

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Уральское Отделение
Институт экологии растений и животных

БИОСФЕРА И ЧЕЛОВЕЧЕСТВО

СБОРНИК МАТЕРИАЛОВ
КОНФЕРЕНЦИИ МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ
ПАМЯТИ Н.В.ТИМОФЕЕВА-РЕСОВСКОГО
(24-28 апреля 2000 г.)



Екатеринбург
Издательство «Екатеринбург»
2000

ISBN 5-88464-033-1

УДК 504 + 574/577

ББК 20.1 + 28.0

Б 637

Биосфера и человечество. Материалы конф. молодых ученых памяти Н.В.Тимофеева-Ресовского. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000. 352 с.

В сборнике представлены материалы молодежной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Н.В.Тимофеева-Ресовского, которая прошла в Институте экологии растений и животных УрО РАН 24-28 апреля 2000. Работы посвящены изучению биоразнообразия, проблемам эволюции, генетики и адаптации организмов, анализу антропогенных изменений экосистем.

Редакционная коллегия: И.Л.Гольдберг, И.Б.Головачев, И.Н.Михайлова
Корректор: Г.В.Быкова
Верстка: Я.Н.Смирнов
Дизайн обложки: Е.А.Воронова

*Конференция была проведена при финансовой поддержке
Президиума УрО РАН, ФЦП «Интеграция»,
РФФИ (грант № 00-04-58016),
Экологического фонда Свердловской области*

ЛР № 066028
от 28.07.98

Подписано в печать 10.09.2000 г. Формат 60x84 ¹/₁₆
Бумага писчая. Гарнитура Times. Печать офсетная.
Печатных листов 22,0 Тираж 300 экз. Заказ №
АО «Полиграфист», г.Екатеринбург.
Цена договорная.

Книга сверстана в издательстве «Екатеринбург».
620003, Екатеринбург, ул. Крестинского, 27/44.

ISBN 5-88464-033-1

© Коллектив авторов, 2000
© Оформление. Издательство
«Екатеринбург», 2000

В 2000 году исполняется 100 лет со дня рождения выдающегося русского ученого-биолога Николая Владимировича Тимофеева-Ресовского, члена многих академий мира, лауреата нескольких престижных международных премий. С течением времени все более очевидным становится масштаб личности, яркость дарования Н.В.Тимофеева-Ресовского, значимость его вклада в развитие таких основополагающих разделов естествознания как генетика, учение о популяциях, радиационная биогеоценология, теория эволюции и учение о биосфере. Его жизнь была полна драматических событий, однако он утверждал, что возможность работать в науке открыта всегда, и учил, как это нужно делать. Ученые многих специальностей считают Н.В.Тимофеева-Ресовского своим учителем, поскольку он дал им главное — единую методологию естественно-научных исследований, умение добиваться строгих и точных формулировок всех принципов и понятий, отличать «существенное от несущественного».

Мировая общественность высоко оценила научный вклад Н.В.Тимофеева-Ресовского, включив его 100-летний юбилей в список знаменательных дат ЮНЕСКО. В знак уважения к крупнейшему из современных ученых-биологов и замечательному человеку в Институте экологии растений и животных УрО РАН с 24 по 28 апреля 2000 г. была проведена конференция молодых ученых, посвященная его памяти. В ней приняли участие около 200 молодых сотрудников из академических институтов, университетов России, заповедников. Тематика конференции была широка — «Биосфера и человечество», она включала такие разделы как: генетика и фенетика; учение об эволюции и проблемы адаптации; радиоактивные и токсические элементы в биосфере и их воздействие на биоту; биоразнообразие на популяционном и экосистемном уровнях. Организаторам конференции удалось создать для участников творческую атмосферу, исходя из принципов и стиля работы Н.В.Тимофеева-Ресовского. Все молодые ученые смогли показать и обсудить результаты своих исследований, найти достойных единомышленников и оппонентов. В предлагаемом сборнике трудов публикуются материалы конференции. Открывается сборник статьей-лекцией, подготовленной специально для этой конференции академиком РАН, д.б.н., проф. Владимиром Ильичом Ивановым, одним из самых талантливых и любимых учеников Н.В.Тимофеева-Ресовского. Наиболее интересные на взгляд авторитетной комиссии доклады молодых ученых представлены в виде статей, другим дано право опубликовать результаты своих работ в виде кратких сообщений или тезисов.

*Академик РАН
В.Н.Большаков*

ПУТЬ Н.В. И Е.А.ТИМОФЕЕВЫХ-РЕСОВСКИХ В НАУКЕ И ИХ ВКЛАД В ГЕНЕТИКУ

В.И.Иванов (профессор, академик РАН)

Медико-генетический научный центр РАН, г.Москва

С лёгкой руки Даниила Александровича Гранина вошло в широкий обиход слово «Зубр», вынесенное им в название повести о Николае Владимировиче Тимофееве-Ресовском, хотя при жизни Николая Владимировича никто его так не называл. Случилось же это так. Приехав к нам домой с рукописью повести, Даниил Александрович рассматривал висящий на стене большой портрет Николая Владимировича кисти художника Рубена Габриэляна и заинтересовался композицией картины. А на ней, кроме поясной фигуры Николая Владимировича в полупрофиль справа, изображены: (вверху) небольшой фотопортрет Нильса Бора и (внизу) стоящий на столе массивный чугунный зубр каслинского литья. Об изображении на картине портрета Нильса Бора просил художника сам Николай Владимирович: «Ты уж, Рубен, расстарайся, чтобы Нильсушка обязательно присутствовал». И выполнить это желание Рубену было нетрудно, так как в многоярусном интернациональном научном «иконстасе» в кабинете Николая Владимировича на биостанции Миасово, где писался портрет, фотография Бора, одного из наиболее чтимых и любимых Николаем Владимировичем учёных мужей, занимала весьма почётное место. Каслинский же зубр привлек внимание художника своей массивностью, чем хорошо уравновешивал крупную фигуру основного персонажа. Моя жена Татьяна Александровна называла картину «три зубра» — зубр как таковой, «зубр» физики XX века Нильс Бор и «зубр» отечественной генетики и биологии Тимофеев-Ресовский. После же того, как повесть Д.А.Гранина «Зубр» появилась, сначала в «Новом мире», потом в виде книг на нескольких языках в разных странах, вызвав широкий отклик не только литературной критики, но и обсуждения реальной судьбы её героя его сторонниками и противниками, слово «зубр» стало почти нарицательным, приобретая смысловые оттенки то мощного и колоритного богатыря, то исчезающего зоологического вида. Инициатива Е.С.Саканян по посмертной реабилитации Н.В.Тимофеева-Ресовского и появление трёх её фильмов: «Рядом с «Зубром», «Охота на «Зубра», «Герои и предатели» — ещё усилили общественный интерес к Тимофееву-«Зубру», при этом фамилию героя стали часто опускать или убирать из названий. Например, в 1992 г. я готовил статью для строго академичного журнала «Вестник Российской Академии Наук» о научных работах Н.В.Тимофеева-Ресовского по охране природы. Мне казалось, что всякий беллетристический оттенок в данном журнале неуместен, но редакция предложила (и опубликовала) мой материал под названием «Природоохранные идеи «Зубра» (без подзаголовка).

Сами Елена Александровна и Николай Владимирович Тимофеевы-Ресовские при неформальном общении называли друг друга со времён первого знакомства в студенческие годы и до конца своих дней: он её — Лёлька (иногда Лёля), она его — Колюша (так называется и очерк о нём их друга художника О.А.Цингера). Так же называли их и другие друзья, близкие им по возрасту. Среди сотрудников и друзей помоложе они фигурировали сначала как тётя Лёля и дядя Колюша, а позже стали бабой Лёлей и Дедом.

Сегодня, когда имя Николая Владимировича Тимофеева-Ресовского, выдающегося русского учёного, ровесника 20-го века, на слуху не только в научных кругах, гораздо менее известно, что Елена Александровна более полувека была его верным другом, спутницей, сотрудницей, добрым гением и ангелом-хранителем. При этом Елена Александровна оставила большой след в науке не только как сотрудница Николая Владимировича, но и как самостоятельный учёный-генетик, эволюционист, гидробиолог, радиобиолог и др. (она внесла в копилку естествознания более 60 первоклассных публикаций).

Научная работа занимала в жизни четы Тимофеевых доминирующее положение. Можно даже сказать, лишь слегка утрируя, что без научного аспекта их жизнеописание было бы очень далёким от оригиналов. Чтобы восполнить пробел в описаниях их жизни как учёных, в данном очерке основное внимание будет уделено характеристике научной работы Тимофеевых-Ресовских на фоне общих сведений об их жизни.

Елена Александровна Тимофеева-Ресовская (в девичестве Фидлер) родилась 21 июня 1898 г. в Москве в большой старомосковской семье русско-германско-итальянского происхождения. Отец Елены Александровны — Александр Александрович Фидлер, был известным московским педагогом, директором одной из мужских гимназий.

Получив аттестат зрелости, Елена Александровна поступила на Естественное отделение Физико-математического факультета Московского университета. В студенческие годы под влиянием профессоров Н.К.Кольцова, С.С.Четверикова и С.Н.Скадовского определился основной круг научных интересов Елены Александровны, в который вошли зоология беспозвоночных, экспериментальная биология, генетика, гидробиология с гидрофизиологией.

В круговерти вынужденных миграций в период гражданской войны какое-то время Елена Александровна была студенткой Симферопольского университета, где состоялось её знакомство с Владимиром Ивановичем Вернадским, одним из руководителей этого университета, тогда уже близким к завершению построения основ биогехимии и учения о биосфере. Позже это знакомство нашло отражение в большом цикле приоритетных научных работ Николая Владимировича и Елены Александровны Тимофеевых-Ресовских, обозначенном ими как «опыты по экспериментальной радиационной биогехимии» (в разговорной версии — «вернадскология с сукачёвским уклоном»). Позже за этим направлением естествознания закрепилось название «радиоэкология».

Вернувшись в Москву в ту же кольцовско-четвериковскую школу, Елена Александровна завершила университетское образование, активно включилась в начатые тогда С.С. Четвериковым исследования по прослеживанию путей от генов к признакам и стала тесно сотрудничать в этой области с Колюшей, другим из старших учеников Сергея Сергеевича, что привело к появлению в последующем целой серии научных публикаций, а также к их венчанию в московском храме «Успения на Могильцах», рождением их сыновей Дмитрия и Андрея (прозванных по мотивам городского фольклора тех лет Фомкой и Ерёмкой; причём по приходу случая прозвище закрепилось только за старшим из братьев) и чуть более, чем полувек-овым (без добровольных разлук) образцовым супружеским союзом, который прервался со смертью Елены Александровны на первый день православной Пасхи 29 апреля 1973 г.

Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский в автобиографической записке, которая не раз уже публиковалась полностью и по частям, сообщал о своих ранних годах следующее: «Родился в Москве 7 сентября 1900 г. Отец — Владимир Викторович Тимофеев-Ресовский (1850—1913), инженер путей сообщения. Мать — Надежда Николаевна, урождённая Всеволожская (1868—1928).

Учился сперва в Киевской I Императорской Александровской гимназии (1911—1913), а затем в Московской Флёровской гимназии (1914—1917), далее в Московском свободном университете им. Шанявского и в I Московском государственном университете (1917—1925).

Работал: преподавателем биологии на Пречистенском рабфаке в Москве (1920—1925), преподавателем зоологии на биотехническом факультете Московского практического института (1922—1925), ассистентом при кафедре зоологии (проф. Н.К.Кольцов) Московского медико-педологического института (1924—1925) и научным сотрудником Института экспериментальной биологии ГИНЗ — директором проф. Н.К. Кольцов (1921—1925)».

Начало научной карьеры Николая Владимировича совпало с тяжёлым временем гражданской войны. Спокойное течение академических занятий неоднократно прерывалось мобилизациями в Красную армию и подработками на хлеб насыщенный до преподаванием, то погрузочно-разгрузочными работами, более доходными и хлебными, чем научная работа и педагогика вместе взятые. Тем более, что с 1922 г. у него появились обязанности главы семьи. Однако, всё это не уменьшило настойчивости и увлечённости начинающего учёного, а работоспособности у него было с избытком.

Уже в 1923 г., ещё студентом, он стал полноправным участником зоологических и генетических работ в группе Н.К.Кольцова — С.С.Четверикова. В первой же своей публикации, посвященной изменчивости проявления жилкования крыльев у дрозофилы, Николай Владимирович ввел два фундаментальных понятия генетики: проявление и выражение генотипа, понимая под первым «самый факт проявления генотипа во внешних признаках», а под вторым — «форму и степень проявления данного генотипа у отдельных организ-

мов». Эта статья стала стартом одного из основных направлений научной работы Николая Владимировича, которое он успешно развивал на протяжении всей жизни. Параллельно Н.В. и Е.А. Тимофеевы-Ресовские под началом С.С. Четверикова приступили к изучению генетики природных популяций дрозофил, что также вылилось в одно из главных направлений не только их научной работы, но и всей современной генетики — учение о микроэволюции, о чём см. ниже. Тогда же Н.В. Тимофеев-Ресовский совместно с Д.Д. Ромашовым дали ранний, правда, не старт, а скорее «фальстарт» ещё одному будущему направлению науки о наследственности — радиационной генетике: облучив выборку дрозофил из природной популяции, они, в отличие от всех своих (и чужих) последующих опытов такого рода, не обнаружили в потомстве облучённых мух каких-либо генетических изменений. Позже авторы поняли, что они не сумели правильно спланировать наблюдения.

В 1925 г. Тимофеевы-Ресовские по приглашению берлинского профессора нейроанатомии Оскара Фогта, участвовавшего в Москве в лечении В.И. Ленина, а позже в исследовании его мозга, и по рекомендации проф. Н.К. Кольцова и наркомздрова СССР Н.А. Семашко переехали в Германию, где проработали в Институте исследования мозга Общества содействия наукам им. Кайзера Вильгельма (ныне — Общество Макса Планка, аналог нашей Академии Наук) в Берлине и его пригороде Бухе до 1946 года. Возглавлявшийся Н.В. Тимофеевым-Ресовским научный коллектив, начав своё существование в статусе генетического отдела, перед войной стал самостоятельным институтом биофизики и генетики, а нынче вырос в крупный авторитетный центр молекулярной биологии им. Макса Дельбрюка (сотрудника Н.В. Тимофеева-Ресовского доверенных лет).

В Германии Николай Владимирович продолжил и развил научные работы во всех трёх начатых ещё в Москве направлениях. Работа Н.В. по изменчивости проявления генотипов сразу заинтересовала его директора профессора Фогта, увидевшего её возможное приложение к классификации болезней человека. Уже в 1926 г. в журнале «Naturwissenschaften» появилась их совместная публикация на эту тему, в которой русские термины «проявление» и «выражение» были заменены латино-германскими синонимами «Penetranz» (от латинского penetrare — проникаю) и «Expressivitaet» (от латинского expressus — выразительный) с германизированными окончаниями. В такой версии, с модификацией только суффиксов и окончаний применительно к разным европейским языкам, они вошли в международную генетическую номенклатуру, в том числе вернулись в Россию как пенетрантность и экспрессивность в публикации Н.В. Тимофеева-Ресовского 1929 года.

Дальнейший экспериментальный и теоретический анализ характеристик изменчивости проявления генотипов привёл их автора к выводу о генетической обусловленности самих этих характеристик, о взаимодействии генов в формировании признаков: «признак, даже

просто менделирующий, подвергается воздействию многих генов, и обратно, отдельный ген обладает множественным действием. Это создаёт представление о целостном действии генотипа и о воздействии наследственной конституции на проявление и выражение отдельного гена». Так было положено начало современным представлениям о системной регуляции фенотипического проявления генотипа.

За этими первыми работами последовал каскад исследований о гетерогенных группах генов, контролирующих одни и те же признаки, о специфичности проявления генов, о влиянии на этот процесс температуры среды, о зависимости жизнеспособности отдельных мутаций и их комбинаций от генетических, внутриорганизменных и внешнесредовых факторов и т.д. Распространение принципа системной регуляции с отдельных фенотипических признаков на индивидуальное развитие организмов в целом позволяет приблизиться к ключевой проблеме онтогенеза: каким образом достигается удивительная стройность многокомпонентного и многофакторного процесса роста и развития многоклеточных организмов, так что в полужидкой субстанции живой протоплазмы лишь при незначительных «шумовых возмущениях», т.е. с высокой точностью и надёжностью в *должное* время и в *должном* месте случается *должное*.

В исследованиях по проявлению генов участвовала и Елена Александровна. Первая (к тому же сразу большая — 25 журнальных страниц) её научная публикация (1926) была посвящена изменчивости фенотипических проявлений наследственных признаков у *Drosophila funebris*. Тогда (да и позже) этот вид дрозофилы редко становился объектом генетических исследований, поэтому публикации Е.А.Тимофеевой-Ресовской по генетическим аномалиям полового развития, по детальному анализу открытой ею мутации *Polyphaen* и по вариации проявлений ряда мутаций, бывшие приоритетными в то давнее время, сохраняют научное значение и до сих пор. Одновременно, Елена Александровна выполнила и опубликовала несколько работ по изменчивости признаков в популяциях божьей коровки *Epilachna chrysomelina*.

В 60-е годы в Обнинске Тимофеевы-Ресовские ещё раз вернулись к проблемам проявления генов в индивидуальном развитии организмов, на этот раз вместе со своими учениками и сотрудниками тех лет В.И.Ивановым, Е.К.Гинтером и другими.

Параллельно исследованиям проявления генов Тимофеевы-Ресовские продолжили в Германии работы по генетике и эволюции популяций. В 1927 г. они опубликовали первую статью, посвящённую генетическому анализу свободноживущей популяции *Drosophila melanogaster* из южной части Берлина. Они установили, что в природной популяции, как и в лабораторных культурах, присутствует в скрытом виде большое количество мутаций. Это наблюдение подтвердило ранее сделанный вывод С.С.Четверикова о высокой генетической гетерогенности природных популяций. За первой работой последовали другие: по географической изменчивости популяций, по относительной жизнеспособности разных генотипов в популя-

циях и генетическому полиморфизму последних, по радиационной генетике популяций и др. Особое место в истории популяционной и эволюционной генетики занимает серия из трёх их публикаций 1940 года: 1) по распределению особей (во времени и пространстве) в популяциях разных видов дрозофилы, 2) по «областям активности» особей из популяций *Drosophila funebris* и *Drosophila melanogaster* и 3) по динамике численности популяций. Фундаментальность полученных результатов послужила основанием для включения этой серии работ в посмертное издание избранных трудов Н.В.Тимофеева-Ресовского в 1996 году.

Кульминационным моментом популяционно-генетических работ Н.В.Тимофеева-Ресовского явились его публикации 1939–1941 годов, в которых (с каждым сообщением всё чётче) изложены фундаментальные положения генетических основ эволюционного процесса (учение о микроэволюции). В отечественной литературе суть этого учения дана Н.В.Тимофеевым-Ресовским в 1958 г. в классической статье «Микроэволюция», опубликованной В.Н.Сукачёвым в «Ботаническом журнале». По определению Н.В.Тимофеева-Ресовского, элементарными объектами процесса микроэволюции (видообразования) являются популяции, а элементарным эволюционным событием — изменение их генотипического состава. Материалом для последнего служат мутации, появление и судьба которых в популяциях определяются комбинированным воздействием таких факторов как мутационный процесс, колебания численности популяций, изоляция, миграция и отбор по приспособленности.

Анализ Тимофеевым-Ресовским микроэволюционного процесса интересен ещё в одном отношении: в нём ярко проявилась методология его научных построений. В подлежащем рассмотрению природном явлении строго вычленяются (1) его элементарная материальная основа, (2) основные факторы, воздействие которых на элементарный материал составляет механизм явления, (3) основные условия, определяющие течение процесса, и, наконец, (4) элементарные события, представляющие собой результат воздействия комплекса факторов на элементарный материал в конкретных природно-исторических условиях. Николай Владимирович говорил, что такой методологический подход сложился у него под влиянием копенгагенских коллоквиумов Нильса Бора, в которых он участвовал в предвоенные годы. Наверное, так оно и было. К этому следует добавить только, что общетеоретические подходы физиков нашли в его лице чрезвычайно чуткого и восприимчивого реципиента.

В последние годы жизни Н.В.Тимофеев-Ресовский вернулся к проблеме эволюционной теории и популяционной биологии и дал их новое развёрнутое изложение в двух книгах, написанных одна совместно с Н.Н.Воронцовым и А.В.Яблоковым, а другая совместно с А.В.Яблоковым и Н.В.Готовым, обе изданы в Москве и в Йене.

Неудачно начав радиационно-генетические эксперименты, Н.В.Тимофеев-Ресовский не утратил интереса к мутационным исследованиям. Уже в 1925 г. он опубликовал свои наблюдения по спон-

танному возникновению мутаций в культурах дрозофилы, а в 1928 году. (на этот раз успешные) опыты по получению мутаций с помощью облучения. Е.А.Тимофеева-Ресовская также была одной из первых, кто вслед за докладом Г.Мёллера на V международном генетическом конгрессе в 1927 году в Берлине опубликовал данные о генетических эффектах рентгеновского облучения (три публикации 1930 года). За сим последовали их общие и отдельные публикации, посвященные разным аспектам спонтанного и радиационно-индуцированного мутационного процесса.

Примерно в это же время началось сотрудничество Николая Владимировича в области радиационной генетики и биофизики с германскими физиками. Особенно продуктивным было его сотрудничество с видным физиком-экспериментатором, дозиметристом К.Г.Циммером (после войны — сотрудником того же атомного объекта МВД в Сунгуле на Южном Урале, а позже — директором радиобиологического центра в Карлсруэ, ФРГ) и молодым тогда физиком-теоретиком М.Дельбрюком (ещё до войны он выехал в США по рокфеллеровской стипендии, остался там и продолжал биофизические исследования, а в 1969 г. совместно с А.Херши и С.Лурия получил нобелевскую премию по физиологии и медицине за исследования структуры и размножения вирусов). За короткий срок Тимофеев-Ресовский, Циммер и Дельбрюк детально изучили количественные зависимости частоты мутаций от дозы облучения, мощности дозы и её распределения во времени, качества излучения, включая пионерские опыты с нейтронами. Результаты этих работ широко публиковались в Европе и США и принесли авторам известность мировых лидеров в радиационной генетике и биофизике.

Исключительно значение имела их совместная работа, вышедшая в 1935 г. в известиях Геттингенского научного общества под названием «О природе генных мутаций и структуре гена». Среди их коллег эта статья была известна как «Drei Mensch Werk» (по числу авторов) или «Grunes Pamphlet» по цвету обложки). Эта работа — образец продуктивной кооперации трёх взаимодополняющих друг друга исследователей: К.Г.Циммер обеспечивал точную дозиметрию разных видов излучений, М.Дельбрюк разрабатывал изящные математические решения задач о микрогеометрии взаимодействия излучений с биосубстратом, а Н.В.Тимофеев-Ресовский был душой всего дела, исполнителем всех генетических экспериментов, к тому же он привнёс в исследование представления своего учителя Н.К.Кольцова о «наследственных молекулах». В совокупности это привело не только к формулировке основ современной радиационной генетики, но и к определению (в «домолекулярные» времена!) вероятного размера отдельного гена — примерно 300 атомных радиусов, т.е. величины макромолекулярного порядка. Спустя полвека, один из ведущих специалистов по структуре макромолекул, нобелевский лауреат М.Перуц высказал мнение, что популяризация «зелёной тетради» в широких кругах естествоиспытателей была наиболее важным итогом публикации известной книги другого нобелевского лауреата (даже дважды) Э.Шрёдингера «Что такое жизнь?».

Развитие генетической, радиобиологической и биофизической линий продолжалось и в последующих исследованиях Н.В.Тимофеева-Ресовского. В 1947 г. в Лейпциге, когда он и К.Г.Циммер работали на Южном Урале на «объекте 0211» МВД СССР, при этом первый из них как заключённый, вышла на немецком языке совместная книга этих двух авторов «Биофизика. Т.1. Принцип попадания в биологию». Позже, уже в период жизни в Обнинске (1964–1981), Н.В.Тимофеев-Ресовский с сотрудниками более позднего «отечественного набора» подготовил ещё две книги, подытоживающие эти линии исследований: «Применение принципа попадания в радиобиологии» совместно с В.И.Ивановым и В.И.Корогодиным (Москва, 1968; Йена, 1972) и «Введение в молекулярную радиобиологию» совместно с А.В.Савичем и М.И.Шальновым (Москва, 1981).

Двадцать лет жизни и работы в Германии были для семьи Тимофеевых-Ресовских в общем благополучными: они были молоды, здоровы, счастливы в семье и работе, имели тесные научные и дружеские контакты с коллегами в России и других республиках СССР, в Германии, в других странах Европы, Америки, Азии. Но...

Серьёзные неприятности начались где-то с 1936-го — 1937-го годов. В Германии усиливался нацизм, и некоторым друзьям Тимофеевых, иногда с их помощью, пришлось спешно покинуть страну. В СССР нарастала волна репрессий, в которых среди многих погибли близкие родственники Елены Александровны и Николая Владимировича. Ему было предложено вернуться в СССР. От такого шага его предостерег в письме Н.К.Кольцов. Затем начались Вторая мировая и Великая отечественная войны, и Тимофеевы стали практически заложниками. Хотя их личная жизнь осложнилась только необходимостью регулярных явок в полицию для очередных краткосрочных перерегистраций, всякие внегерманские контакты полностью прекратились. Правда, и в это время Колюша старался быть полезным для своих коллег, оказавшихся среди военнопленных или «остарбайтеров», добываясь их зачисления в свой отдел. Мало кто из них сейчас жив, но до конца своих дней они сохраняли благодарность к своему освободителю.

Самым большим личным переживанием Елены Александровны и Николая Владимировича той поры были арест и заключение в гитлеровский концентрационный лагерь (где он позже и погиб в самом конце войны) старшего сына Дмитрия (Фомы). Эта трагедия оставила в душах родителей неизлечимую рану. Единственное, что позволяло им сохранять свойственные им оптимизм и жизнерадостность, так это никогда не угасавшая надежда, что бесследно сгинувший первенец непременно найдётся и вернётся к родителям. В этой связи можно расценивать как дар Провидения, что достоверные сведения о гибели Дмитрия были получены уже после смерти его родителей.

В октябре 1945 г. исчез из Буха Николай Владимирович: за ним пришла машина советской администрации, чтобы отвезти его как «консультанта» в Берлин, очутился же он значительно дальше — в Москве на Лубянке. В это трудное время Елену Александровну с сы-

ном гимназистом Андреем поддержал профессор генетики берлинского университета Х.Нахтсхайм, предложивший ей место своего ассистента. К счастью, и «*via dolorosa*» Николая Владимировича после Лубянки — Бутырок — КарЛаг'а — дистрофии — пеллагры завершилась в 1947 году его переводом на уже упомянутую «шарашку» — засекреченный атомный «объект» МВД в Сунгуле Челябинской области, где ему во главе большого коллектива заключённых, пленных и вольнонаёмных специалистов предстояло исследовать биологические последствия ядерных взрывов, радиации и радиоактивных загрязнений организмов животных, растений, человека, а также территорий и акваторий. Эти направления исследований были для Николая Владимировича и Елены Александровны не в новинку: как отмечено выше, ещё во время гражданской войны Елена Александровна общалась в Симферополе с В.И.Вернадским, который позже неоднократно был гостем и собеседником семьи Тимофеевых в Берлине. Так что его идеи и данные о ключевой роли живых организмов в миграции, концентрации и рассеянии химических элементов в биосфере Земли были ими восприняты в полной мере. К тому же, в начале 40-х годов Тимофеев-Ресовский начал со своими берлинскими сотрудниками эксперименты по прослеживанию радиоактивных веществ в живых организмах и среде их обитания.

Получив в Берлине собственноручное письмо-приглашение мужа, тогда уже сотрудника Сунгульского «почтового ящика», Елена Александровна, не колеблясь ни минуты, со всем скарбом, включая большую библиотеку Николая Владимировича, отправилась в дальний путь, в заповедный горно-таёжный уголок Южного Урала на берегу дивного озера Сунгуль, где им предстояло жить и работать до 1955 г.

Здесь за несколько лет ими был накоплен огромный бесценный массив данных по распределению естественных и искусственных радиоактивных элементов в тканях животных и растительных организмов, между основными живыми и космными компонентами наземных, почвенных и пресноводных биогеоценозов (тогда этот термин В.Н.Сукачёва ещё не был вытеснен позже возникшим термином «экосистемы») и по влиянию излучений и излучателей на отдельные организмы, их популяции и биосообщества. В те годы все эти работы проходили под грифом секретности и оставались недоступными для научной общественности, хотя параллельно получаемые сходные результаты биологов из Лос Аламоса уже публиковались открыто.

На волне рассекречивания в СССР (после 1953 года) данных радиобиологических исследований сунгульский отдел Н.В.Тимофеева-Ресовского был передан в Институт биологии Уральского филиала Академии наук СССР в Свердловске (ныне Екатеринбург). Биофизические, радиобиологические и радиационно-генетические исследования получили дальнейшее развитие. Одна из ключевых ролей в гидробиологической части этих исследований принадлежала Елене Александровне. Общие итоги её радиогидробиологи-

ческих исследований обобщены ею в капитальном труде — «Распределение радиоизотопов по основным компонентам пресноводных водоёмов» (1963). О фундаментальном значении этого труда свидетельствует тот факт, что он в самое короткое время дважды вышел в США на английском языке.

Переезд Тимофеевых-Ресовских с секретного «объекта» в большой город, крупный промышленный и научно-технический центр имел своим следствием также восстановление старых родственных и дружеских (московские семьи Залоговых, Курсановых, Реформатских) связей, появление новых знакомых и друзей в Свердловске, Москве, Ленинграде, Новосибирске и многих других городах России и СССР. Расширению круга научного и дружеского общения Тимофеевых-Ресовских много способствовали проводившиеся ими с 1957 года летние конференции с тематикой «от астрономии до гастрономии» на биостанции Миассово в Ильменском заповеднике, выделенной Уральским филиалом АН СССР для тимофеевских опытов с радиоизотопами в лабораторных и природных условиях. Так зародилась устойчивая тимофеевская научная всесоюзная школа численностью свыше сотни участников. И если главой школы был, конечно, Николай Владимирович, то душой её была Елена Александровна. Это она писала десятки и сотни писем, улаживала все шероховатости, служила буфером между слишком горячими головами, включая своего Колюшу, заступницей за обиженных и многое другое. Причём всё это она, как всегда, делала с мягкой доброжелательностью и дружелюбием, не поступаясь, однако, истиной и справедливостью. Самым ругательским её ругательством неизменно было: «ну совершенно невозможный господин!».

С переездом Тимофеевых в Свердловск связано и знакомство с ними автора данного очерка. В том же 1955 году, когда в Свердловск перебрались Тимофеевы-Ресовские, и я приехал в этот город, где поступил учиться на биологический факультет Уральского государственного университета, имея неблагонадёжную анкету выходца из русской семьи, проживавшей в г.Харбине. Примерно через год основатель биофака и тогдашний его декан, теперь уже покойный, профессор Григорий Васильевич Заблуда, в своё время отказавшийся принять в Московском университете кафедру физиологии растений не выдержавшего гнёта репрессий профессора Дмитрия Анатольевича Сабина, пригласил меня к себе в кабинет и обратился примерно с такими словами: «Владимир Ильич, (Григорий Васильевич всех называл по имени и отчеству) сейчас генетика в нашей стране находится в загоне, её полностью подавило лысенковское «учение», но неизбежно настанет день, когда необходимость генетической основы для развития всей биологии будет осознана и наступит её возрождение. У нас в городе с недавних пор живёт и работает один из крупнейших генетиков мира, у которого есть чему поучиться. Это — Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский. Но у него очень плохая биография — долгая жизнь в Германии, да ещё в военные годы, потом Гулаг. Ваша биография получше, но тоже с изъянами, а ваши успехи в университете представляются мне обнадеживающи-

ми. Идите к Тимофееву, учитесь у него, а потом вместе будем возрождать генетику в нашем университете». Я послушался доброго совета и стал учеником и Николая Владимировича, и Елены Александровны. Вскоре мы сдружились семьями до самого конца их жизни и храним о них благодарную память по сей день.

В конце 50-х годов научный авторитет Н.В.Тимофеева-Ресовского среди учёных СССР был так велик, что его стали не только приглашать с лекциями в Ленинградский и Московский университеты и ведущие академические центры, с докладами на самые разнообразные конференции по всему СССР (Колыша без Лёльки никуда не ездил — ни в командировки, ни в отпуска), но и предлагали перебраться из Свердловска на постоянную работу в Новосибирский академгородок, Гатчинский и Пушкинский академические центры, строящийся Институт медицинской радиологии АМН СССР в Обнинске и в ряд других мест. После раздумий и колебаний, особенно со стороны Елены Александровны, поскольку в Свердловске оставался их сын Андрей, патриот Урала и своего коллектива в Институте физики металлов, выбор остановился на Обнинске, куда Тимофеевы могли перебраться вместе с основной группой сотрудников и который находится в родной для Николая Владимировича «Калуцкой губернии».

В 1964 г. состоялся переезд Тимофеевых-Ресовских на последнее на их полном странствии жизненном пути место жительства — «наукоград» Обнинск. Поначалу жизнь в Обнинске складывалась для Тимофеевых и нас, их сотрудников, совсем не плохо. Отдел, возглавляемый Н.В., имел хорошие возможности для работы. Компания сложилась интересная и продуктивно работающая. Елена Александровна, старше нас всех по возрасту, не побоялась начать совсем новые для неё опыты с тогда для всех новым объектом — «ботанической дрозифилы», крестоцветным эфемерным растеньицем *Arabidopsis thaliana* (L.) *Huenh*. Энтузиазма и работоспособности нам было «не занимать статью», так что за 1966–71 гг. в СССР и за границей только с её участием вышла дюжина публикаций по радиобиологии и радиационной генетике этого модельного объекта, теперь занимающего одно из ведущих мест в генетических исследованиях во всём мире.

В эти годы Николай Владимирович продолжал возглавлять исследования по нескольким направлениям: радиобиология и, особенно, радиационная генетика, генетика развития, экспериментальная и теоретическая биогеоценология, космическая биология, математическое моделирование биологических структур и процессов. Синтезом работ во всех этих направлениях была разработана им проблемы, которую он считал теоретически и практически центральной в естествознании второй половины XX века, — «Биосфера и Человечество».

Чета Тимофеевых-Ресовских всегда, в том числе и в обнинский период своей жизни, совмещала интенсивную научную работу с насыщенной общением частной жизнью. При этом дружеское общение в их кругу, отнюдь не аскетическое, всегда было богато содержательными разговорами на темы науки, искусства, литературы при минимальном обсуждении политических и бытовых вопросов. Квартира Тимофеевых на Солнечной улице (ныне улица Лейпунс-

кого) в Обнинске была центром притяжения нескончаемой череды местных и приезжих паломников, не считая званных вечеров, и Елене Александровне приходилось регулировать их потоки. При этом все беседы велись за неизменным чайным столом.

Такая идиллия продолжалась лет пять, когда Елена Александровна собралась на покой, а над головой Николая Владимировича снова начали сгущаться тучи политических обвинений по инициативе работников ЦК, Калужского обкома и Обнинского горкома КПСС. В итоге, чтобы не ставить под удар организатора и директора Института медицинской радиологии Георгия Артемьевича Зеденидзе, всегда поддерживавшего Тимофеевых-Ресовских, вышел на покой и Николай Владимирович, скоро, правда, приглашенный Олегом Георгиевичем Газенко в качестве консультанта в Институт медико-биологических проблем, в каком-то качестве Николай Владимирович и пребывал до конца жизни.

Однако, уход Тимофеевых на покой был полусимволическим: они перестали ежедневно бывать на службе, оставаясь по-прежнему социально высоко активными. Так было и в последний день жизни Елены Александровны. Как всегда, на Пасху Тимофеевы устроили парадный завтрак для своих друзей-учеников-сотрудников. Завтрак проходил в обычной оживлённой обстановке с куличами, сырной пасхой, окороком, икрой, рыбными деликатесами и пр. Елена Александровна была весела и, пожалуй, несколько более обычного румяна. Конечно, она вспомнила и про Фомочку. После полудня, когда большинство гостей уже отбыло, Елене Александровне стало плохо и чем дальше, тем хуже. Вскоре ей уже никто не мог помочь, только Николай Владимирович прочёл последнюю напутственную молитву. Так в первый день Православной Пасхи, когда, по народному поверью, доводится переселяться в мир иной только праведникам, ушла из жизни Елена Александровна Тимофеева-Ресовская (урождённая Фидлер) — настоящий учёный и прекрасной души человек. Похоронена Е.А.Тимофеева-Ресовская на Обнинском городском кладбище. В её память ежегодно в Фомино Воскресенье (первое после Пасхи) Николай Владимирович заказывал панихиды в Храме Троицы Живоначальной на Воробьёвых горах. После богослужения его участники — родственники, друзья и дети друзей Тимофеевых — собирались на большое поминальное застолье на квартире М.А.Реформатской и Г.Н.Поспелова.

Для Колюши уход Лёльки был тяжелейшим ударом. Между собой они установили другую очерёдность и время от времени обсуждали, как будет жить Лёлька, когда умрёт Колюша, тем более, что тяжёлые удары судьбы подорвали его богатырское здоровье. Провидение распорядилось иначе. Колюша же до конца дней считал уход Лёльки невосполнимой утратой, отвергал предлагаемую ему помощь по хозяйству от пожилых родственников и давних подруг, делая некоторую скидку лишь племяннице Елены Александровны, тоже теперь покойной Татьяне Алексеевне Кисловской и близко сдружившись с одной из последних своих сотрудниц Тама-

рой Илларионовной Никишановой. Это не мешало ему общаться и азартно обсуждать научные вопросы с широким кругом своих учеников, друзей и коллег. Опасаясь обидеть кого-либо, не упомянув его или её имя, назову, тем не менее, имена нескольких наиболее запомнившихся мне коллег, сотрудничавших с Н.В. в последние годы, перечислив их по алфавиту: Л.А.Блюменфельд, Н.Н.Воронцов, О.Г.Газенко, Е.К.Гинтер, Н.В.Глотов, Н.Г.Горбушин, В.И.Иванов, В.И.Корогодин, А.В.Савич, Ю.М.Свирижев, А.Н.Тюрюканов, М.И.Шальнов, А.В.Яблоков, А.А.Ярилин.

Возраст и болезни брали своё. Николай Владимирович слабел, у него открывались всё новые недуги. Летом 1980 г. ему стало совсем тяжело, так что его сыну Андрею Николаевичу, верному другу и помощнику Николаю Григорьевичу Горбушину и автору этих строк пришлось поочерёдно, но постоянно находиться возле больного. Не признавая дней своего рождения, празднуя обычно только свои именины на зимнего Николу 19(6) декабря, в тот год Николай Владимирович пожелал видеть друзей у себя дома на своё 80-летие, но не 19 сентября, что соответствовало бы действительной дате, а 7 сентября по новому стилю, хотя он родился 7 сентября по старому стилю. На его восьмидесятилетия было много друзей из Обнинска, Москвы, Пушкина и других мест. Праздник был с грустинкой, так как юбилей с трудом преодолевал слабость и боли. Сохранилось несколько фотографий, сделанных С.Э.Шнолем, на которых Колюша поочерёдно снят с одним из гостей. Это напоминает обряд прощания. Да так оно и было. Уже на следующий день Николай Владимирович слёг в больницу. Попытки врачей ещё раз поднять его на ноги не увенчались успехом, и ранним утром 28 марта 1981 года Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский, прочитав последние молитвы, в ясном сознании скончался на руках Н.Г.Горбушина. Ушёл человек—эпоха, ровесник уходящего XX века, «Зубр». Похоронен Колюша, по его желанию, рядом со своей верной Лёлькой.



*Елена Александровна и Николай Владимирович
Тимофеевы-Ресовские. Миассово, 60-е годы.*

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ГУСЕНИЦ ЗАУРАЛЬСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА (*LYMANTRIA DISPAR* L.) В УСЛОВИЯХ ЛАБОРАТОРНОГО КУЛЬТИВИРОВАНИЯ

Е.М.Андреева

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Непарный шелкопряд является одним из наиболее широко распространенных вредителей лесов и имеет почти гюларктическое распространение (Кожанчиков, 1950). Вспышки массового размножения этого фитофага наблюдаются ежегодно в разных частях ареала (Воронцов, 1977). Изучение особенностей питания непарного шелкопряда имеет важное значение для количественной оценки потребляемой массы корма, ее усвоения, а также использования потребленной и утилизированной энергии на рост гусениц; при прогнозировании численности и для оценки дефолиации в биоценозе (Вшивкова, 1983). Изучение особенностей питания имеет большое значение в настоящее время, когда широко обсуждается вопрос о трофической агрессивности азиатской формы непарного шелкопряда (Баранчиков и др., 1994). Объектом исследования была зауральская географическая популяция непарного шелкопряда (Распопов, 1970). Цель исследования — определение возможных различий по трофическим показателям между микропопуляциями с разных кормовых пород, входящими в состав зауральской популяции непарного шелкопряда, и оценка наследования этих различий.

Материалы и методы

В лабораторных исследованиях были использованы кладки, собранные в 1998-99 гг. с двух кормовых пород в трех микропопуляциях зауральской популяции непарного шелкопряда: Свердловская обл. (Каменский район, береза), Челябинская обл. (Еткульский район, береза), Курганская обл. (окрестности г. Кургана, ива). Гусеницы после отрождения содержались индивидуально в чашках Петри при одинаковой температуре (27°C) и влажности (60%). Выращивание проводилось на искусственной питательной среде (ИПС) (Ильиных, 1996). Всего в работе было использовано по 150 гусениц в 1998 и 1999 гг. свердловской микропопуляции, 150 (1998 г.) и 100 (1999 г.) курганской и 84 гусеницы челябинской микропопуляции. Начиная с четвертого возраста и до начала окукливания у гусениц ежедневно определялись величина прироста биомассы, количество потребленного корма и выделенных экскрементов. Полученные данные использовались для вычисления следующих показателей, применяемых для оценки трофических параметров у насекомых (Waldbauer, 1968): коэффициент утилизации корма ($KУ=(C-F)/C*100$, %), эффективность использования потребленной (ЭИП= $P/C*100$, %) и усвоенной энергии (ЭИУ= $P/(C-F)*100$, %) на рост гусениц, где С — количество поглощенного корма, F- количество выделенных экскрементов, P — прирост биомассы. Пищевые индексы рассчитывались на воздушно-сухую массу корма, гусениц и экскрементов. Также учитывались пол, количество личиночных возрастов и общая продолжительность фазы гусеницы.

Результаты и обсуждение

Как показали результаты выращивания гусениц из кладок 1998 года, собранных в трех микропопуляциях зауральской популяции непарного шелкопряда, кормовая порода микропопуляции оказывает значительное влияние на трофические показатели (для ЭИП, который рассматривается обычно как КПД питания $F=84.4$, $P=1.26 \cdot 10^{-17}$). Нами выявлены различия между микропопуляциями, входящими в состав единой популяции; они менее значимы для микропопуляций, развивающихся на одной кормовой породе, в данном случае — на березе (Челябинск и Екатеринбург).

Внутри одной микропопуляции по эффективности питания за весь период онтогенеза гусениц не наблюдается различий между самцами и самками. Однако самцы характеризуются более высоким показателем утилизации корма и меньшим значением ЭИУ, чем самки.

Наибольший размах изменчивости показателей питания в микропопуляциях наблюдается при наличии особей с различным количеством личиночных возрастов (ЛВ). Отметим, что обычно гусеницы непарного шелкопряда, дающие самцов, проходят пять ЛВ, дающие самок — шесть. Однако, наличие дополнительных возрастов или явление окукливания самок после пяти ЛВ встречается достаточно часто. Как показали результаты, у гусениц, проходящих в ходе онтогенеза 5, 6 или 7 личиночных возрастов, существуют различия в энергетических показателях. Так, у гусениц-самок с 5 и 7 ЛВ наблюдается относительно низкий коэффициент утилизации пищи и резкое увеличение значения ЭИП в последних возрастах, также они потребляют значительно меньшее количество корма. В целом эти гусеницы обладают более высоким показателем ЭИП, по сравнению с гусеницами, имеющими нормальное количество возрастов (Таблица). Такие же закономерности отмечены у самцов и наблюдаются во всех изученных микропопуляциях.

Для изучения наследования трофических параметров бы проведен повторный эксперимент с кладками 1999 года.

Таблица. Трофические показатели гусениц непарного шелкопряда с различным количеством личиночных возрастов. Каменск-Уральский, 1999 г.

Трофический показатель	Количество личиночных возрастов		
	5	6	7
самки			
масса потребленного корма,	2169.0±307	2833.7±141	2365.0±246.
КУ	35.2±1.8	34.8±0.9	32.0±0.8
ЭИП	11.5±1.1	8.4±0.1	13.3±0.7
ЭИУ	33.1±4.4	24.7±0.9	41.6±3.0
самцы			
масса потребленного корма,	948.5±24.4	1000.0±52.4	1389.6±599.
КУ	36.5±0.6	37.2±1.0	35.4±2.7
ЭИП	9.8±0.2	8.9±0.3	12.3±1.1
ЭИУ	27.4±0.9	24.3±1.0	35.3±5.9

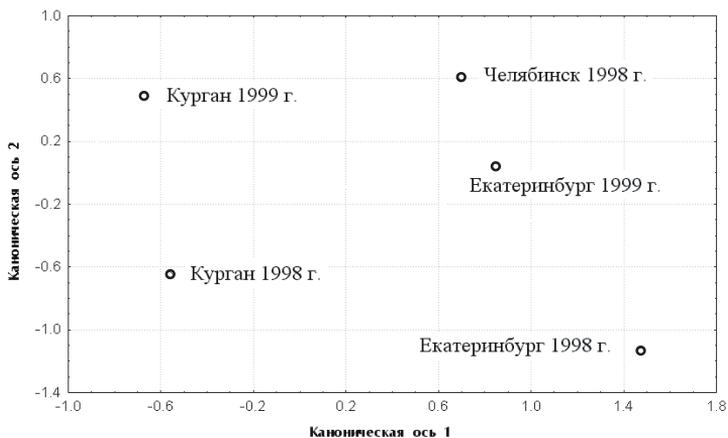


Рисунок. Дискриминантный анализ трофических показателей самок разных микропопуляций зауральской популяции непарного шелкопряда.

При сравнения микропопуляций в пространственно-временном аспекте был использован дискриминантный анализ по комплексу трофических показателей (Рисунок).

Принимая во внимание влияние дополнительных ЛВ и учитывая, что в микропопуляциях Челябинска и Екатеринбурга в 1998 г. доля самцов с нормальным количеством возрастов была незначительной, в анализе были использованы только самки, прошедшие в ходе онтогенеза шесть ЛВ.

Следует отметить, что гусеницы курганской микропопуляции 1999 года выращены из лабораторных кладок и являются F1 поколением гусениц, выращенных из природных кладок 1998г., т.е. их родители и они сами были выращены на ИПС, а кладки свердловской микропопуляции в 1998-99 годах были взяты из природы. Использование однофакторного дисперсионного анализа показало, что по основным показателям питания: КУ, ЭИП, ЭИУ — различий между результатами двух лет внутри одной микропопуляции, как курганской, так и свердловской, не существует, что позволяет говорить о наследовании данных признаков, а не о действии материнского эффекта (Rossiter, 1991). Отметим также, что на протяжении двух лет сохраняются и межмикропопуляционные различия по трофическим показателям.

Сравнивая полученные нами результаты с данными других исследователей при выращивании гусениц из одной микропопуляции на различных кормовых породах (Вшивкова, 1983), можно отметить сходные тенденции изменения энергетических показателей. В целом, гусеницы, питавшиеся естественным кормом, обладали более высокими показателями утилизации корма и низкими значениями ЭИП, чем при выращивании на ИПС. Вероятно, эти различия обусловлены влиянием эффекта корма. Так, например, при добавлении в ИПС 1.5% танинов у гусениц в четвертом ЛВ коэффициент утилизации пищи составлял 46.3 ± 1.5 , а на среде без танинов — 37.3 ± 1.2 . Нами также не было получено эффекта группы при выращива-

нии гусениц на ИПС (Андреева, 2000), тогда как другими исследователями при выкармливании гусениц лиственной он отмечается (Конигов, 1978 и др.).

Выводы

1. Гусеницы с дополнительными ЛВ имеют трофические показатели, отличные от показателей, характерных для гусениц с нормальным количеством личиночных возрастов.

2. Выявлены различия по комплексу трофических показателей между микропопуляциями, входящими в состав зауральской популяции непарного шелкопряда.

3. Учитывая, что динамика показателей питания в ходе онтогенеза гусениц непарного шелкопряда при выращивании на ИПС гусениц с разных кормовых пород (березы и ивы) имеет сходные тенденции с изменениями данных параметров при выкармливании гусениц с одной кормовой породы листьями березы и ивы другими исследователями, можно говорить об адаптации микропопуляций к питанию кормом, свойственному данной микропопуляции.

Литература

- Андреева Е.М. Роль фактора плотности в онтогенезе зауральской популяции непарного шелкопряда при лабораторном культивировании // Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала: Тез. конф. Сыктывкар, 2000. С.5-7.
- Баранчиков Ю.Н., Вшивкова Т.А., Монтгомери М.Е., Солдатов В.В. Экспериментальное сравнение интенсивности роста и развития гусениц европейской, азиатской и американской популяций непарного шелкопряда. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 1994. 24 с.
- Воронцов А.И. Некоторые итоги изучения непарного шелкопряда // Насекомые — вредители лесов Башкирии. Уфа, 1977. С.3-25.
- Вшивкова Т.А. Эколого-физиологические параметры роста гусениц непарного шелкопряда на основных кормовых растениях в Сибири // Роль взаимоотношений растение-насекомое в динамике численности лесных вредителей. Красноярск, 1983. С.126-137.
- Ильиных А.В. Оптимизированная искусственная питательная среда для культивирования непарного шелкопряда (*Ocneria dispar* L.) // Биотехнология. 1996. №1. С.42-43.
- Кожанчиков И.В. Фауна СССР. Волнянки. М.-Л.: АН СССР, 1950. Т.12. 582 с.
- Конигов А.С. Регуляторы численности лесных насекомых. Новосибирск: Наука, 1978. 96 с.
- Распопов П.М. Особенности динамики численности непарного шелкопряда в лесах Курганской, Челябинской и Свердловской областей // Леса Урала и хозяйство в них. Вып.5. Свердловск, 1970. С.117-120.
- Rossiter M.C. Environmentally-based maternal effects: a hidden force in insect population dynamics? // Oecologia. 1991. V.87. P.288-294.
- Waldbauer G.P. The consumption and utilization of food by insects // Adv. Insect Physiol. 1968. V.5. P.229-288.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ВОЗРАСТА ПО СЛОЯМ В КОСТЯХ СКЕЛЕТА БОЛЬШОГО ПЕЩЕРНОГО МЕДВЕДЯ

О. П. Бачура, А. А. Воробьев

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г. Екатеринбург*

Определение индивидуального возраста животных имеет большое значение в популяционных исследованиях. В настоящее время достаточно полно разработана методика определения возраста по слоям дентина и цемента в зубах млекопитающих многих таксономических групп. Кости посткраниального скелета используются для этой цели значительно реже. И, наконец, в единичных работах исследован фоссильный и субфоссильный материал.

Цель проделанной работы — апробирование стандартной методики определения индивидуального возраста на костях посткраниального скелета большого пещерного медведя. В качестве материала использованы коллекции костных остатков большого пещерного медведя из пещер Тайн и Виашер (Средний Урал), которые датируются поздним плейстоценом.

Три образца (один клык и две трубчатые кости от молодой и от взрослой особей) были декальцинированы по стандартной методике в 5%-ной азотной кислоте. Однако после декальцинации было обнаружено, что образцы костей непригодны для приготовления микросрезов, потому что распались как в продольном, так и в поперечном направлениях, а клык практически полностью растворился. Из этого был сделан вывод, что стандартная методика обработки костного материала, включающая декальцинацию азотной кислотой, неприменима для ископаемого материала. Вследствие этого в дальнейшем работа велась только с аншлифами костей.

Были сделаны аншлифы разных участков диафиза заведомо взрослых длинных трубчатых костей: в проксимальной части (под верхним эпифизом), в средней части и в дистальной (над нижним эпифизом), причем анализировались все поверхности костей: передняя, задняя, медиальная и латеральная. Общее количество сделанных срезов — более 50. Было обнаружено, что ростовые слои видны только на передней и медиальной стенках средней части диафиза бедренной кости. На всех участках диафизов остальных костей (плечевой, лучевой, локтевой, большеберцовой и малой берцовой) ростовые слои не были обнаружены.

Затем были изучены аншлифы нескольких бедренных костей, происходящих от неполовозрелых особей разного индивидуального возраста: 0+ (лончаки) и 1+ (пестуны). Слои ни на одном из образцов не были обнаружены. Наблюдаемый факт вполне хорошо согласуется с литературными данными: у современного бурого медведя, по крайней мере, до 1,5 лет не образуется годовых слоев.

На основании проделанной работы сделаны следующие выводы:
1. Стандартная методика декальцинации в 5% азотной кислоте вызывает разрушение фосфорных костных остатков и потому неприменима.

2. Определение возраста остатков большого пещерного медведя лучше всего проводить, используя срезы переднемедиальной стенки средней части диафиза бедренной кости.

3. У большого пещерного медведя, как и у буроого, не наблюдаются годовых слоев в длинных трубчатых костях, как минимум, до 2-х лет жизни, что делает невозможным применение методик определения индивидуального возраста молодых особей по ростовым слоям.

Авторы выражают благодарность Н.Е.Бобковской за постоянную помощь, Н.Л.Погодину за работу с микросрезами и Н.Г.Ерохину за техническое содействие.

ИЗУЧЕНИЕ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ОЗИМОЙ РЖИ (*SECALE CEREALE L.*)

А.А.Белозерова

Тюменский госуниверситет

В Тюменской области из озимых зерновых культур наиболее распространена озимая рожь, обладающая высокими адаптивными свойствами. Растения озимой ржи характеризуются перекрестным типом опыления, поэтому их популяции гетерогенны. Для выявления форм с ценными биологическими признаками и расширения границ отбора представляется интересным изучение генетической структуры популяций во взаимосвязи с изменчивостью количественных признаков.

Исследования проведены на 12 образцах различного эколого-географического происхождения (Чулпан, Восход 1, СГП-96, Гетера, Гетера х (Самрегнер х Иммуная 1) х Россиянка, Гетера 2НРdЕг, Ильмень, Волна, Супермалыш 2, Имериг 1Н1, Гибридная 7, Сложный гибрид 5/1996).

Изучение структуры популяций озимой ржи по окраске зерновок проводили по методике, описанной З.В.Абрамовой (1992). Оценка количественных признаков выполнялась при выращивании растений на прокаленном песке, повторность опыта четырехкратная, объем выборки 50 семян. На 10-й день эксперимента учитывались следующие морфометрические параметры: длина побегов и корней, количество листьев и корней, ширина первого листа, масса побегов и зародышевых корней. Изучение выделенных вариантов по окраске зерновок проводили в полевых условиях в 1998-99 гг. Норма высева — 100 всхожих семян каждого варианта. Основные статистические параметры рассчитаны по общепринятой методике (Лакин, 1988).

Изученные популяции озимой ржи характеризовались разнородностью по окраске зерновок, которая была разделена на два типа: желтая и зеленая. У всех образцов наблюдалось преобладание желтоокрашенных семян в выборке. Соотношение семян с зеленой и желтой окраской в выборках изученных популяций варьировало от 1:39 у сорта Гибридная 7 до 1:2 у селекционной линии СГП-96. Сравнение структуры образцов по окраске зерновок с теоретически ожидаемым соотношением генотипов, рассчитанным с использованием закона Харди — Вайнберга, показало, что только две из опытных популяций - Гетера и Супермальш 2 - были близки к равновесному состоянию.

Изученные популяции различались и по окраске всходов. В одних случаях встречаемость растений с антоцианом выше в вариантах с зеленоокрашенными зерновками (сорта Гетера, Восход 1), в других — с желтоокрашенными (СГП-96), что указывает на необходимость при отборе по этому признаку учитывать особенности каждой конкретной популяции.

Изучена изменчивость количественных признаков образцов на ранних этапах онтогенеза (длина проростков, ширина первого листа, количество листьев, количество и длина корней, масса побегов и корней). Отмечены различия между растениями исходной популяции и выросшими из семян после разбора их на желтые и зеленые, хотя четкой закономерности не выявлено.

При оценке популяций на разных фазах развития в полевых условиях установлены различия между изученными вариантами по следующим признакам: высота растений, число листьев на побеге, площадь листовой поверхности, длина первого междоузлия, длина главного колоса с остями и без остей, число зерен в главном колосе. При этом отмечено как снижение, так и увеличение данных показателей по сравнению с исходной популяцией.

Таким образом, обнаружено, что изученные образцы озимой ржи различались по ряду признаков как между собой, так и внутри каждой проанализированной популяции. Проявление признаков на фенотипическом уровне в различные периоды онтогенеза может быть использовано для отбора озимых форм ржи с высокими адаптивными свойствами.

СТРУКТУРА БИОМАССЫ И БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ СТЕПНОЙ ЗОНЫ БУРЯТИИ

И.В.Белоусов, Л.А.Иванов

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

Концепция функциональных типов растений (ФТР) в последние годы привлекла большое внимание в связи с возможностью ее использования для прогнозирования изменения растительности при

глобальных флуктуациях климата. В настоящее время существуют разные подходы для определения ФТР. Большинство исследователей признает, что ФТР — это группы видов со сходными требованиями к экотопу и однотипной реакцией на изменение условий среды (Scarce, 1996). Анализ различий в морфологических и физиологических характеристиках, лежащий в основе количественного определения ФТР, способствует оценке их экологического значения. К настоящему времени проведено изучение указанных групп характеристик для видов, относящихся к разным жизненным формам, экологическим группам, таксонам, типам фотосинтетического метаболизма (Poorter et al. 1997; Пьянков, Иванов, 2000). Однако, за некоторым исключением, изученные виды относятся к бореальной флоре. Данные по биохимии и распределению биомассы степных видов отсутствуют.

Исследования были проведены в июле 1999 г. в окрестностях оз. Соленое в 80 км к югу от Улан-Удэ. На изученной территории имеется большое разнообразие местообитаний (степь, сухие склоны, солончаки, болото, берег озера) и растительных группировок (чиевники, разнотравье, караганники, змеевковая степь).

Изучение структуры биомассы включало определение показателей площади листьев (весовой метод) и массы целого растения, а также массы листьев, корней, стеблей и генеративных органов. Эти данные были использованы для расчета доли отдельных органов в биомассе целого растения, так называемых индексов отдельных органов, а также площади единицы массы листьев и отношения площади листьев к массе целого растения. Показатели структуры биомассы изучены у 60 видов преимущественно травянистых покрытосеменных растений. Биохимический анализ листьев изучен у 74 видов. Изучение биохимического состава включало определение содержания минеральных веществ, нитратов, органических кислот, растворимых и нерастворимых углеводов. В качестве среднего значения для группы использовали медиану.

Тип строения мезофилла листьев изученных видов определен Л.А.Ивановой.

Более 70% изученных видов имели биомассу в интервале 0-2 г и общую площадь листьев 0-80 см². Виды, образующие 50% модальные классы по корневому, стеблевому и листовому индексам, имели значения указанных индексов в пределах 10-40%. 50% модальный класс видов по генеративному индексу лежал в пределах 5-20%. Химический состав листьев изученных растений очень варьировал, особенно содержание минеральных веществ. В пределах всего массива видов оно варьировало в пределах 16,7-391,4 мг/г, в среднем 72,8 мг/г. Содержание органических кислот в листьях изменялось от 0,28 мэкв./г до 3,88 мэкв./г, а у большинства видов составляло 0,5-2 мэкв./г. Содержание растворимых сахаров в пределах всего массива видов варьировало от 11,4 мг/г, до 145,5 мг/г, в среднем 46,4 мг/г. Количество неструктурных полисахаридов в листьях было 20,6 мг/г -128,9 мг/г.

На основе литературных данных (Пешкова, 1972) изученные виды были разделены на экологические группы по отношению к условиям увлажнения и засоления.

Галофиты и гликофиты имели достоверные отличия по содержанию минеральных веществ в листьях ($p < 0,001$). Это может быть объяснено повышенной концентрацией минеральных солей в типичных местообитаниях галофитов и выработанными у них специфическими механизмами адаптации.

При анализе растений разных жизненных форм наблюдали достоверное расхождение групп в пространстве дискриминантных функций (рис. 1).

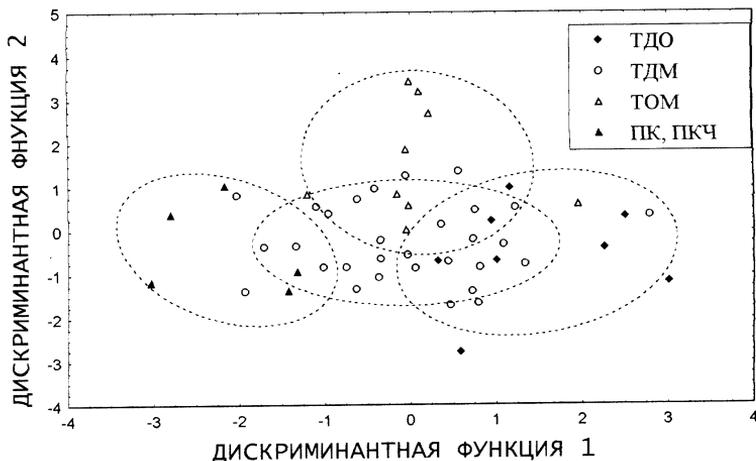


Рис. 1. Дискриминантный анализ видов растений разных жизненных форм.

В ряду травянистые двудольные однолетники (ТДО) — травянистые двудольные и однодольные многолетники (ТДМ, ТОМ) — полукустарники, полукустарнички (ПК, ПКЧ) наблюдали увеличение доли подземных органов в общей массе растения. ТОМ достоверно отличался от ТДМ более низким содержанием в листьях органических кислот.

Нами не обнаружено достоверных различий между группами мезофильных и гигрофильных видов по изученным нами биохимическим и морфологическим параметрам. В то же время, ксерофильные виды достоверно отличались от мезофитов и гигрофитов сразу по нескольким показателям: масса растения, площадь единицы массы листа, стеблевой индекс, содержание растворимых сахаров в листе (рис. 2).

Мы не обнаружили достоверных отличий по изученным параметрам между группами видов с изопалисадным (ИП) и дорзвентральным (ДВ) типом мезофилла. В ряду злаки с гомогенным типом мезофилла (ГОМ.ЗЛ) — ИП, ДВ — C_4 -двудольные виды (C_4) происходило уменьшение содержания в листьях органических кислот. По-

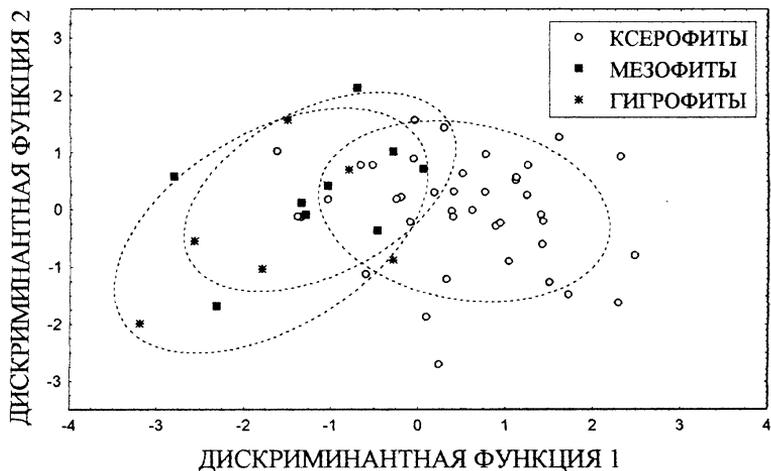


Рис.2. Дискриминантный анализ групп растений с разным отношением к условиям увлажнения.

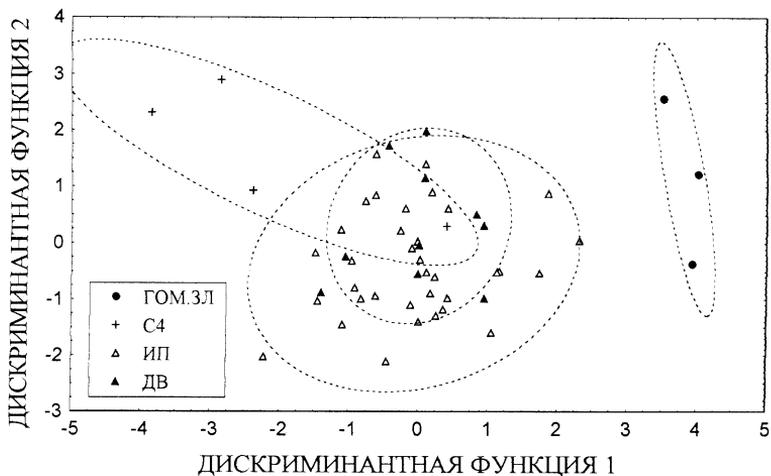


Рис.3. Дискриминантный анализ групп растений с разным типом строения мезофилла листа.

вышенное содержание органических кислот в листьях C_4 -двудольных растений может быть объяснено особенностями фотосинтетического метаболизма.

Таким образом, наличие морфологических и биохимических отличий между видами растений разных жизненных форм, экологических групп, с разным типом строения мезофилла листа, позволяет говорить о взаимозависимости метаболизма растений и их экологического поведения, а также дает возможность на основе данных объективных характеристик видов выделять функциональные типы растений.

Литература

- Пешкова Г.А. Степная флора Байкальской Сибири. М.: Наука, 1972. 208 с.
- Пьянков В.И., Иванов Л.А. Структура биомассы у растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2000. №1. С.3-10.
- Poorter H., van Berkel Y., Baxter R. The effect of elevated CO_2 on the chemical composition and constructional costs of leaves of 27 C_3 species // Plant, Cell and Environment. 1997. V.20. P.472-482.
- Scarpe C. Plant functional types and climate in a Southern African savanna // J. Veget. Sci. 1996. №7. P.397-404

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ И РАЗНООБРАЗИЯ ПЕРВИЧНОПИРОГЕННЫХ СООБЩЕСТВ НА МЕСТЕ КОРЕННЫХ ПИХТО-ЕЛЬНИКОВ ВИСИМСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Н.В.Беляева

Висимский заповедник, г. Кировград

В результате пожара летом 1998 г. на территории Висимского заповедника возникли обширные гаревые биогеоценозы, представляющие интерес с точки зрения изучения сукцессионных процессов.

Наблюдения проводились на двух постоянных фенологических площадях, попавших в зону пожара (пихто-ельник крупнопоротниковый коренной и пихто-ельник большехвостоосоковолипняковый, коренной) и двух пробных площадях в сохранившемся и сгоревшем участках коренного пихто-ельника высокотравно-папоротникового.

Определение проективного покрытия видов растений осуществляли с помощью точечного метода. В качестве показателей разнообразия рассчитывали индекс доминирования Симпсона, индекс разнообразия Шеннона. Опробованы индекс внутривидовой

го разнообразия Животовского и производный от него показатель доли редких видов в сообществе, рекомендованные автором для описания разнообразия как на популяционном, так и на биоцено- тическом уровне. Соответствие эмпирических данных различным моделям распределения обилий видов проверялось в интерактивной информационной системе BioSystem96.

К концу первого послепожарного сезона (1998 г.) растительность гарей характеризовалась прерывистой и очень неоднородной горизонтальной структурой, что свидетельствует о неравно- мерном ее выгорании в зависимости от условий микрорельефа, микроклимата и пожарной устойчивости видов. Отсутствовало деление растительности на ярусы, поскольку все отрастающие побеги кустарников по габитусу и размерам соответствовали жиз- ненной форме трав. В 1999 г. общее проективное покрытие травяно-кустарничковых видов достигло и даже слегка превысило контрольный уровень. В качестве доминирующих видов выдели- лись *Equisetum sylvaticum*, *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis obtusata*, *Rubus idaeus*, причем сразу после пожара наблюдалось семенное возобновление последнего.

В биологических спектрах травяно-кустарничковой расти- тельности гарей произошло снижение доли гемикриптофитов и хамефитов. Среди геофитов отмечено наибольшее число видов, исчезнувших из состава фитоценозов (представители таежного мелкотравья). В почве в жизнеспособном состоянии сохранились семена терофитов.

Пожар привел к существенным изменениям разнообразия ран- нее коренных растительных сообществ, о чем свидетельствует уменьшение величины индексов Шеннона и Животовского. Во всех первичнопирогенных сообществах произошло бесспорное уменьшение их видового богатства, сопровождавшееся снижением выравненности видовых обилий. Увеличение значений индек- са Симпсона для гаревых фитоценозов по сравнению с контро- лем свидетельствует об очень высоком уровне доминирования в них, вплоть до ситуации практически монодоминантного сооб- щества *Ch. angustifolium* на месте пихто-ельника большехвосто- осоково-липнякового (нулевой индекс Шеннона).

Проверка соответствия эмпирических данных теоретическим кривым показала, что наиболее адекватно они описываются ги- перболической моделью распределения видов по обилию, имею- щей наибольший средний индекс корреляции опытных данных с аппроксимирующими кривыми. Отмечена близость полученных кривых распределению типа геометрического ряда, которым обычно описывают фитоценозы на ранних стадиях сукцессии, а также распределения видов внутри отдельного яруса раститель- ного сообщества.

ПИТАНИЕ БАРСУКА (*MELES MELES L.*) НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

Е.В.Бердышева, Е.В.Зиновьев, Н.И.Марков

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г. Екатеринбург*

Барсук (*Meles meles L.*) является одним из важнейших компонентов природных сообществ лесной и лесостепной зон. Особая роль, которую данный вид играет в экосистемах, определяется в основном особенностями его биологии (ночная деятельность), а также тем, что барсук является единственным, помимо медведя, облигатным полифагом в отряде хищных.

Специальных исследований биологии и, в частности, биоценологических связей барсука на Урале до настоящего времени не проводилось. В связи с этим целью нашего исследования было, во-первых, сделать оценку общего состава кормов, используемых барсуком в данном регионе. С другой стороны, мы попытались дать количественную оценку широты спектра питания барсука в целом и применительно к одной из важнейших групп кормов — насекомым.

Изучение спектра питания барсука производилось путем анализа состава экскрементов животных. Сбор материала производился в августе-сентябре 1998 г. и в июне-июле 1999 г., в центральных и южных районах Свердловской области, лежащих, соответственно, в зоне смешанных и сосновых лесов и зоне лесостепи. Для исследования проводился сбор экскрементов барсука вблизи нор, в характерных для этого зверя «уборных». Всего было собрано 20 проб экскрементов. Оценка значимости в питании барсука растительности, насекомых и позвоночных производилась для всех 20 проб. Анализ видового состава энтомофауны в экскрементах барсука проводился на материале 17 проб. Оценивали встречаемость различных видов кормов как процент проб, в которых были отмечены остатки данного вида корма, от общего числа проб.

Полученные результаты позволяют говорить о том, что, как и в большинстве других северных регионов, одним из основных объектов летнего питания барсука являются насекомые, однако достаточно высока также доля позвоночных животных, в частности, млекопитающих и амфибий. Высокая доля млекопитающих является в целом характерной для северных популяций; хорошая представленность амфибий объясняется, по-видимому, обилием данного вида корма, что, в свою очередь, определяется достаточной увлажненностью и наличием крупных водоемов в районе сбора проб. Растительные остатки в большинстве проб представлены сельскохозяйственными культурами.

Стратегия питания барсука (согласно динамике индекса разнообразия кормов в пробах по Симпсону) состоит в потреблении достаточно широко (не менее 50% от возможного числа) спектра объектов питания, среди которых преобладают не менее двух типов, то есть относительно слабо выражено предпочтение одних типов корма по сравнению с другими. Насекомые в питании барсука представлены в основном жесткокрылыми,

причем, в отличие от общепринятой точки зрения, что барсук питается практически только крупными наземными формами, наши данные свидетельствуют, что в рационе вида достаточно широко и в значительном объеме представлены фило- и дендробионты. Существенную роль в питании барсука могут играть также водные насекомые. Отмечено, что в рационе барсука отсутствуют или малочисленны некоторые таксоны жесткокрылых, наиболее массовые в лесных сообществах. Это касается в первую очередь крупных и среднеразмерных видов жуужелиц, населяющих напочвенный ярус и активных в ночное время (таких как *Pterostichus niger*, *P.melanarius* и др.). К числу же наиболее значимых в спектре питания можно отнести навозников *Geotrupes stercorarius*. Стратегия поедания барсуком насекомых состоит, по-видимому, в потреблении в ходе отдельных охот представителей относительно небольшого спектра видов и экологических групп.

Энтомологическая часть работы выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 99-04-49028.

ВОЗДЕЙСТВИЕ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ НА БАКТЕРИО- И ЗООБЕНТОС ВОДОЕМОВ ВЕРХНЕ- ВОЛЖСКОГО БАСЕЙНА И МЕТОДЫ ЕГО ОЦЕНКИ

Н.А.Березина, Н.А.Лантвева

Институт биологии внутренних вод РАН, пос.Борок, Ярославская обл.

Донные отложения — сложная среда, играющая важную роль в круговороте вещества и энергии. Детрит, присутствующий на любом типе грунта, — необходимый материал для развития бактерий и питания донных беспозвоночных-детритофагов. Уровни развития бактерио- и зообентоса взаимосвязаны и зависят от многих характеристик грунтов, в том числе, их качества. Целью настоящей работы был анализ современных методов оценки качества донных отложений на основе материалов экологического мониторинга состояния бактерио- и зообентосных сообществ экосистем малых рек Верхневолжского бассейна. Материал по составу бактерио- и макрозообентоса, был собран в течение вегетационного сезона 1997 г. общепринятыми методиками, на 15 стандартных станциях малых рек Верхневолжского бассейна: Сары, Вексы, Лахости, Могзы, Пахмы и Которосли. Исследуемый бассейн испытывает антропогенное воздействие разной степени, как бытовое, так и техногенное. Характер загрязнения оценивали по составу гетеротрофных специализированных групп бактерий — сапрофитов, фенольных и нефтяных. Об уровне загрязнения судили по количеству развивающихся в грунте бактерий и донных организмов, а также видовому разнообразию последних.

Количественные показатели бактерио- и зообентоса, определяемые прежде всего скоростью течения и осадконакопления, температурой воды, механическим и химическим составом грунта, ва-

рыировали взаимосвязанно; как правило, илы, обогатенные микроорганизмами, характеризовались и высокой биомассой зообентоса. Уровень загрязнения грунтов оценивали по известным индексам для оценки состояния среды — 7 показателям бактериобентоса (общему числу бактерий, количеству сапрофитов, фенольных, нефтяных, бактерий группы кишечной палочки, уровню деструкции и продукции) и 8 показателям зообентоса (индексу сапрофитности Пантле-Букка, индексу видового разнообразия Шеннона, индексам Балушкиной, Пареле, Райта Гуднайта, по методу Вуддивисса, соотношению олигохет к хирономидам). Наиболее сходными были оценки качества грунтов, основанные на количестве сапрофитов и олигохет (коэффициент корреляции Спирмена $K = 0.77$), а также на общем числе бактерий и разнообразии зообентоса ($K = 0.75$). На основе этих показателей была разработана обобщенная классификация для оценки качества седиментов, в которой выделены 5 классов загрязнения. В качестве наиболее доступных, удобных и адекватных ситуации рекомендуем использовать 2 микробиологических и 2 зоологических критерия: численность сапрофитов; общее количество бактерий; видовое разнообразие макрозообентоса; относительную численность олигохет сем. *Tubificidae*.

В результате оценки качества грунтов изученных рек выделены участки с разной степенью загрязнения. Наиболее загрязненными (уровень выше средней степени) следует считать донные отложения р.Пахмы. Грунты р.Которосли в нижнем течении и в районе п.Красные Ткачи, а также донные отложения р.Векса и р.Устье ниже г.Борисоглеб характеризуются средней степенью загрязнения. Донные отложения на остальных исследованных станциях были слабо загрязнены. Грунты, относящиеся к классу чистых, в изученном бассейне не обнаружены.

ЭМБРИО- И КАРИОЛОГИЧЕСКИЕ АНОМАЛИИ *LATHYRUS PRATENSIS* L. В ОКРЕСТНОСТЯХ БИОСТАНЦИИ УРГУ

А.А.Бетехтина

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

В данной работе исследовалась репродуктивная сфера и кариологические особенности *Lathyrus pratensis* в окрестностях биостанции УрГУ. Изучение репродуктивной сферы показало, что в целом она формируется аномально. Это сказывается прежде всего в крайне низком уровне семенной продуктивности. Диапазон изменчивости данного признака от 2 до 18%.

Отчасти на разрыв между реальной и потенциальной семенной продуктивностью оказало влияние поражение бобов паразитическими грибами. На одном из исследуемых участков приблизительно 12% плодов были заполнены спорами гриба. Здоровых семян в таких бобах практически не наблюдалось.

На снижение семенной продуктивности также повлияло поражение семян насекомыми. Часть плодов содержала семена, эндосперм которых был полностью выеден. Однако вышеперечисленные факторы не оказали значительного влияния на продуктивность семян ценопопуляции чины луговой в целом. Возможно, что столь низкая семенная продуктивность обусловлена либо отсутствием опылителей, либо нарушениями в женской репродуктивной сфере.

Нами было также обнаружено, что большое количество семян или не прорастает вообще, или прорастает с отклонениями. Доля таких семян составила 30%.

В то же время нами были выявлены некоторые отклонения в протекании процессов микроспорогенеза. Так, мы наблюдали: несинхронное расхождение хромосом в анафазе второго деления, выбрасывание хромосом за плоскость веретена деления, отсутствие расхождения хромосом в анафазе второго деления. На конечных этапах микроспорогенеза мы наблюдали пустые тетрады микроспор и монады.

При изучении зрелого гаметофита мы обнаружили некоторые тератологические отклонения в строении андроеца. На одном из участков 8% цветков были поражены цветковой плесенью. При этом пыльники имели коричневую окраску. При микроскопировании наблюдалось большое количество стерильной пыльцы и споры гриба.

Однако, все вышеперечисленные аномалии не оказали значительного влияния на уровень стерильности ценопопуляции чины луговой в целом. Количество фертильной пыльцы достаточно для оплодотворения.

Цитогенетическое изучение *Lathyrus pratensis* в окрестностях биостанции УрГУ показало, что в целом кариотип данного растения стабилен. Нами было выявлено только одно отклонение от нормы: отсутствие одной из хромосом в единичной метафазной пластинке. Диплоидное число хромосом всех изученных особей равно 14.

Выводы

1. Ценопопуляция *Lathyrus pratensis* в окрестностях биостанции УрГУ характеризуется низкой семенной продуктивностью.
2. Большое количество семян, около 30%, либо не прорастает вообще, либо прорастает с отклонениями.
3. Изучение формирования мужского гаметофита показало, что большое количество аномалий наблюдается в анафазе второго деления. Но подобные нарушения практически не сказываются на уровне стерильности чины луговой в окрестностях биостанции. Количество фертильной пыльцы достаточно для оплодотворения.
4. Кариотип чины луговой в окрестностях биостанции УрГУ стабилен. Диплоидное число хромосом у всех изученных особей равно 14.

**ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И
ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА САРАНЧОВОГО
PODISMA PEDESTRIS L. В ГОРАХ ЦЕНТРАЛЬНОГО
АЛТАЯ**

И.А.Ванькова

Новосибирский госуниверситет

Транспалеарктический вид *Podisma pedestris* L. (бескрылая кобылка) распространен в лесной и лесостепной зонах, где он часто многочислен и даже вредит сельскому хозяйству. Благодаря редукции крыльев у этого вида снижена миграционная способность, поэтому он удобен как модельный объект при изучении пространственного размещения и популяционной структуры саранчовых. В 1988 г. была обнаружена изолированная популяция *P. pedestris* в бассейне р.Эдиган. На протяжении ряда лет (1988, 1989, 1992, 1998) ее отличали высокий уровень численности, наличие макроптерных особей и наблюдаемое расширение популяционного ареала.

Нами была исследована фенотипическая изменчивость *P. pedestris* как вида в целом на материале, собранном экспедициями кафедры общей биологии Новосибирского государственного университета в 1961-1999 гг. в южных частях Сибири, в Казахстане и на Алтае. Было выделено 5 фенотипических признаков: брахиптерность-макроптерность, цвет задней части боковой лопасти переднеспинки — коричневый или черный, цвет задних голеней — синий или фиолетовый, количество шипов на наружной стороне левой задней голени (8-14) и количество шипов на внутренней стороне левой задней голени (8-13). Всего 21 дискретная вариация. В дальнейшем исследовались коллекционные серии вида (не менее 25 самцов и 25 самок), собранные в 1998 г. в бассейне р.Катунь. Всего изучено около 1000 экземпляров имаго саранчовых из 12 выборок.

Анализ распределения основных феновариантов показывает значительное фенотипическое сходство популяционных групп бескрылой кобылки долины р.Эдиган, а также близость к ним выборки, взятой у пос. Чемал (долина р.Катунь), что, по-видимому, является результатом завоза саранчовых из района р.Эдиган. В то же время следует отметить достаточное фенотипическое своеобразие саранчовых, собранных близ с.Еланда и у р.Бийки. Популяционная группировка устья р.Бийки наиболее своеобразна из всех исследованных выборок. Здесь выявлены максимальные доли особей с фиолетовыми ногами (56,58%) и с черными участками боковых лопастей переднеспинки (31,60%).

Всего на исследованной территории можно выделить 4 популяционные группировки, разделенные как пространственно, так и фенетически: чемальскую, еландинскую, эдиганскую и группировку р.Бийки. Популяционную систему долины р.Эдиган, в свою очередь, можно разделить на две подсистемы: центрально-левобережную и группировку правобережья и устья.

Выявленные закономерности организации пространственной структуры алтайской популяции бескрылой кобылки подтверждают ее низкую миграционную способность и, следовательно, указывают на высокую вероятность внутривидовой дифференциации в условиях гор Центрального Алтая. Но в то же время возможные случаи миграции особей этого вида позволяют расширить популяционный и видовой ареал, а также противодействуют пространственной изоляции отдельных популяций вида.

Работа выполнена при поддержке гранта Международного ортоптерологического общества, грантов «Университеты России» и ФЦП «Интеграция».

ДИНАМИКА БИОМАССЫ И ПРОДУКЦИИ НАДЗЕМНОЙ СФЕРЫ ЧАСТУХИ ПОДОРОЖНИКОВОЙ (*ALISMA PLANTAGO-AQUATICA* L.) В РАЗНЫХ ЭКОТОПАХ

Н.В.Васильева, А.Г.Лапиров

*Институт биологии внутренних вод РАН, пос.Борок,
Ярославская обл.*

Определение биомассы и продукции макрофитов, а также динамики этих показателей является одной из центральных проблем изучения водоемов (Белавская, 1975, 1982).

В 1997 году нами были проведены наблюдения за развитием частухи подорожниковой в естественных условиях. Изучение проводили в течение вегетационного сезона (с июня по август), один раз в неделю, на трех постоянных площадках. Площадки располагались по мере снижения степени увлажнения на участке нарушенной луговины среди кустарника (ивняка) вблизи п.Борок. Первая площадка была заложена у края рытвины на глубине 47-61 см, вторая — в понижении, в 3 м от рытвины (гл. 0-15 см), третья располагалась на небольшом возвышении в 4-х метрах от рытвины. Следует отметить, что в течение вегетационного сезона наблюдались значительные колебания глубины произрастания растений на площадках 1 (от 0 до 61 см) и 2 (от 0 до 15 см), что связано с количеством атмосферных осадков.

Исследования показали, что за вегетационный сезон средняя биомасса надземной части на площадках 1 и 2 превышает таковую на площадке 3 в 20-25 раз. При этом кривая изменений общей биомассы надземной сферы на площадке 1 имеет два максимума, в конце июня и в середине июля, а на площадке 2 один максимум — в середине июля. Это связано с тем, что на площадке 1, в условиях резкого колебания уровня, у растений произошла смена генераций листьев — первые, достигшие максимума развития, в конце июля отмерли, а вторая генерация достигла максимума развития через 15 дней. На площадке 2 в течение вегетационного сезона колеба-

ния уровня были более сглажены, смены поколений листьев не произошло, биомасса надземной сферы возростала и достигла максимума к началу июля. На площадке 3 биомасса надземной сферы имела очень низкие величины, что, на наш взгляд, связано с недостаточным увлажнением. Максимальная продукция также наблюдалась на 1-ой площадке, а минимальная на 3-ей.

Все вышеизложенное говорит о том, что, хотя частуха подорожниковая и обладает широкой экологической амплитудой, лучше она развивается в условиях достаточной влажности и слабого колебания уровня воды.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ПО ПИТАНИЮ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ НА ЮГЕ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Л.В.Великанова

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г. Екатеринбург*

В настоящее время проведены многочисленные исследования по изучению влияния естественных абиотических факторов (характер биотопа, погодные условия и т.д.) на пищевой рацион животных. Однако, мало изучено воздействие химического загрязнения среды на состав корма. Остается также открытым вопрос о видовой специфике кормового рациона как взрослых птиц, так и их птенцов (Мальчевский, 1959). В связи с этим целью работы было изучение структуры рациона птенцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в условиях токсического загрязнения среды обитания.

Исследование было проведено в конце июля 1999 года на территориях, подверженных воздействию выбросов Среднеуральского медеплавильного завода. В состав выбросов входят тяжелые металлы (Cu, Zn, Pb, Cd) и SO₂. Пробные площадки с искусственными гнездовьями были расположены в градиенте токсической нагрузки: максимальное загрязнение (импактная зона) — 1-1,5 км от завода, умеренное загрязнение (буферная) — 4 км, и территория с минимальным уровнем загрязнения (фоновым) — 20 км.

Под наблюдением находилось 7 гнездовых мухоловки-пеструшки. Все птицы в период гнездования были тесно связаны с биотопом, что определило различия популяционных показателей в группировках птиц. Методом шейных лигатур от птенцов было получено 109 порций корма, при анализе которых обнаружены беспозвоночные, относящиеся к 8 отрядам и 16 семействам.

Наши данные по питанию мухоловки-пеструшки на юге Свердловской области согласуются с литературными данными по рациону этого вида на незагрязненных территориях в Подмосковье (Иноземцев, 1978). Относительное обилие беспозвоночных, обнаруженных в пищевых комках, уменьшается в ряду: двукрылые (*Diptera*),

чешуекрылые (*Lepidoptera*), перепончатокрылые (*Hymenoptera*), пауки (*Aranei*) и жесткокрылые (*Coleoptera*), веснянки (*Plecoptera*), равнокрылые (*Homoptera*), полужесткокрылые (*Hemiptera*).

Отмечены различия в структуре рациона птенцов мухоловки-пеструшки в градиенте токсической нагрузки. На фоновой территории преобладают двукрылые (до 35% рациона), за ними следуют полужесткокрылые (13%), жесткокрылые, чешуекрылые и пауки (каждый отряд — около 10%); на буферной — чешуекрылые (23%), перепончатокрылые (25%), представленные в основном личинками пилильщиков; на импактной — перепончатокрылые (32%), с преобладанием коконов муравьев, пауки (23%), чешуекрылые (18%), находящиеся на стадии личинки.

Таким образом, токсическое загрязнение способствует деградации фитоценозов и, как следствие этого, изменению структуры сообщества беспозвоночных. Возможно, выявленные нами различия в пищевом рационе мухоловки-пеструшки, обитающей на исследуемой территории, обусловлены именно последним. В целом, отмечено увеличение доли малоподвижных форм беспозвоночных в рационе птиц на загрязненных территориях.

Литература

Иноземцев А.А. Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1978. 264 с.

Мальчевский А.С. Гнездовая жизнь певчих птиц. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1959. 280 с.

О БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ОДНОГО ИЗ ПРОИЗВОДНЫХ 1,2,4-ТРИАЗИНОВ

А.Ю.Вигоров

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Биологическая активность производных 1,2,4-триазинов, которые относятся к азотсодержащим гетероциклам, недостаточно изучена. Задачами работы были определение разнообразия биологического действия на растения 3,6-(п,п'-дихлордифенил)-4[Н]-1,2,4-триазин-5-она и поиск простого, быстрого и информативного способа выявления биологической активности подобных веществ и экотоксикантов. Синтез производного 1,2,4-триазина был проведен на кафедре органической химии УГТУ-УПИ под руководством проф. В.Л.Русинова и к.х.н. Д.Н.Кожевникова, по методике, разработанной на кафедре.

Опыты провели в январе на всходах редиса, мари белой и гороха (всего 480 экз.). Применили обычные биометрические методы (пакеты Statgraphics и Systat). Различия размеров и изменчивости растений оценили с помощью t-критерия Стьюдента, S-метода Шеффе и F-критерия Фишера.

Семядольные листочки трехдневных всходов редиса (сорт Изабель) смочили суспензией вещества в дозах 5 и 10 кг/га. Через 3 и 5 дней всходы измерили штангенциркулем, взвесили на торсионных весах. Достоверные различия между размерами контрольных и опытных всходов проявились через 3 дня по длине стебля (была меньше контрольной на 9,8 мм или 18%), ширине листа (на 0,9 мм или 8%) и сырой массе без корешков (на 24 мг или 19,6%). Увеличились асимметрия и эксцесс распределений, изменчивость длины стебля. После выдерживания всходов в холодильнике еще 2 дня у них была меньше контрольной лишь длина стебелька (на 8 мм или 11,5%), но непропорционально удлиннились черешки листа. Триазин, темнота и холод, действуя вместе, ослабили корреляционные связи между органами редиса. По комплексу признаков (кластерный анализ, метод средней связи) наиболее четкие различия контрольных и опытных растений найдены через 3 дня после обработки. Задержка роста всходов не была связана с внешним состоянием листьев (числом черных точек менее 1 мм), т.е., вероятно, и с нарушением фотосинтеза, которое известно для симм-триазинов.

Семена мари белой сеяли в песок, пропитанный почвенным отваром. Препарат вносили в лунки в дозах 4, 12 и 80 кг/га. Растения (65 экз.) измерили через 10 суток (8 суток после появления всходов). Эта методика оказалась менее удобной, чем в опытах с редисом, т.к. всхожесть семян была мала (10%), и нежные всходы менее удобно измерять. Всходы мари белой отставали в росте от контрольных пропорционально концентрации вещества. При дозе 80 кг/га всходы отстали в росте от контрольных на 7 мм (на 68%), пропорции растений изменились.

У 8-дневных проростков гороха выдержали по 12 мин. в суспензии вещества (20 мг на 10 мл воды) верхушки стебля или отмытые корешки. Через 10 дней у дорошенных в земле всходов сравнили число междоузлий, длину стебля, длину и ширину самых верхних (на основном побеге) листьев, длину верхнего усика и число сформировавшихся листьев. Эффект воздействия препарата проявился только в том, что исчезла корреляция между размерами «правых» и «левых» верхних листьев. Это могло быть следствием нарушений стабильности развития растений.

Таким образом, в опытах с одним из новых производных 1,2,4-триазинов на трех видах двудольных растений обнаружены новые проявления его биологической активности — изменения роста и пропорций растений, сопряженности частей и асимметрии органов. Найден несложный, удобный прием изучения биологической активности подобных соединений. Из трех использованных видов растений наиболее пригодным оказался редис.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСПОЛОЖЕНИЯ ПИТАТЕЛЬНЫХ ОТВЕРСТИЙ НА ДЛИННЫХ ТРУБЧАТЫХ КОСТЯХ БОЛЬШОГО ПЕЩЕРНОГО МЕДВЕДЯ

А.А.Воробьёв*, Д.И.Ражев**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,

**Институт истории и археологии УрО РАН, г.Екатеринбург

При изучении костных остатков большого пещерного медведя (*Ursus spelaeus* Ros. et Hein.) из пещеры Тайн (Средний Урал, 59°25' с.ш. и 57°43' в.д.) было отмечено, что местоположение и количество питательных отверстий (foramen nutricium, далее f.n.) на большинстве длинных трубчатых костей варьирует. Было проведено описание их изменчивости по следующим направлениям: выделены типы и варианты расположения f.n.; изучена частота их встречаемости на правых и левых элементах скелета и в разных возрастных группах.

Коллекция представляет собой остатки особей, относящихся к одной популяции (Воробьёв, 1995). Ранее была предложена методика определения индивидуального возраста трубчатых костей (Воробьёв, 1998). Для каждой кости определялись: правая или левая, индивидуальный возраст, тип расположения f.n. (альтернативное положение f.n. относительно плоскостей кости). На малой берцовой, fibula (рис. 1) f.n. входит дорзально или вентрально относительно фронтальной плоскости; на локтевой, ulna (рис. 2), бедренной, femur (рис. 3) и плечевой, humerus (рис. 4) костях f.n. входит латерально или медиально относительно сагиттальной плоскости. На большеберцовых (tibia) и лучевых (radius) костях вариаций по месторасположению и количеству f.n. нет. На бедренных и плечевых костях неполовозрелых особей были найдены дополнительные, более мелкие f.n. Все они описаны как варианты основных типов (рис. 3,4). Общий объём материала составил 259 костей по меньшей мере от 52 особей.

Соотношение основных типов и вариантов расположения f.n. для всех проанализированных костей представлено в таблицах 1 и 2.

Следует отметить, что на одной локтевой и одной бедренной костях, отнесённых к размерно-возрастному классу 0+, f.n. не было обнаружено. На индивидуальном скелете особи возраста 1+ обе локтевые кости отнесены к типу 2, в то время как правая плечевая кость имеет тип 1, а левая — тип 2. То есть у одной особи типы расположения f.n. на правых и левых костях могут совпадать, а может проявляться флуктуирующая асимметрия.

Анализ соотношения числа правых и левых элементов скелета, отнесённых к одному типу, проводился методами непараметрической статистики с помощью критерия Колмогорова-Смирнова (Плохинский, 1970). Различие между количеством правых и левых элементов скелета во всех случаях оказалось недостоверным даже при большой ответственности результатов исследований, и при дальнейшем анализе правые и левые кости были объединены.

Отмечено, что по мере взросления животных количество питательных отверстий уменьшается (видимо, вследствие облитерации дополнительных f.p.), и во взрослом состоянии встречены лишь основные типы. Таким образом, варианты расположения f.p. пред-

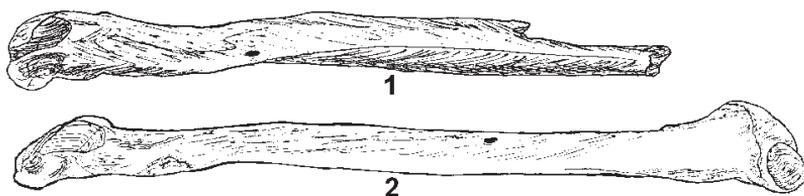


Рис. 1. Расположение питательного отверстия на малой берцовой кости (*fibula, sinister, adultus*). Дорзальный вид.

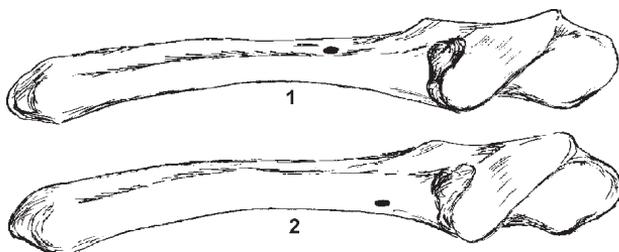


Рис. 2. Расположение питательного отверстия на локтевой кости (*ulna, dexter, juvenis*). Дорзальный вид.

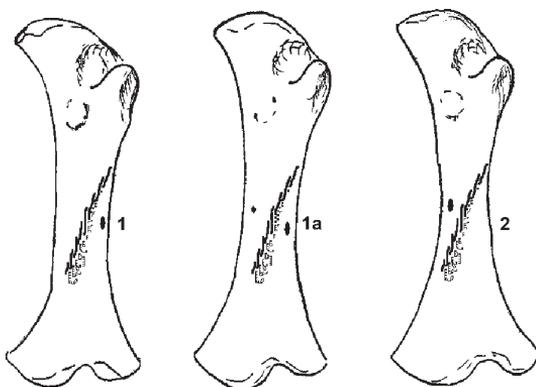


Рис. 3. Расположение питательных отверстий на бедренной кости (*femur, dexter, juvenis*). Вентральный вид.

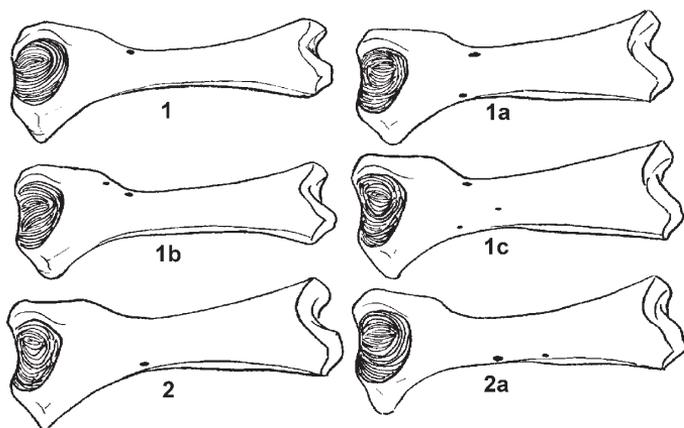


Рис. 4. Расположение питательных отверстий на плечевой кости (*humerus, sinister, juvenis*). Вентральный вид.

ставляют собой возрастные модификации одного из основных типов, что позволяет группировать их при анализе (табл. 3).

Обнаружено, что у локтевой, малой берцовой и плечевой костей практически на всех возрастных стадиях преобладает тип 2, хотя достоверных отличий от равновероятного распределения нет. В выборке бедренных костей преобладает тип 1, но также статистически не достоверно. Возрастная динамика соотношения разных типов представлена в таблице 3.

При составлении этой таблицы были дополнительно использованы кости из пещеры Тайн, описанные ранее по иной методике, но позднее утраченные.

Как можно заметить из таблицы 3, в целом соотношение между основными типами расположения f.n. у разных костей сохраняется на разных возрастных стадиях. Следовательно, для получение

Таблица 1. Соотношение типов на локтевой (*ulna*) и малой берцовой (*fibula*) костях

Возраст (года)	Локтевая кость (<i>ulna</i>)		Малая берцовая кость (<i>fibula</i>)	
	1 тип	2 тип	1 тип	2 тип
>3	1/2	3/6	1/3	6/2
2+	0/1	0/1	1/0	3/0
1+	3/0	1/4		
0+	7/8	10/25		
0	0/1	4/1	0/1	1/3
Всего:	11/12	18/37	2/4	10/5

* Здесь и далее: в числителе – количество правых, в знаменателе – левых костей.

Таблица 2. Соотношение типов на бедренной (femur) и плечевой кости (humerus)

Возраст (года)	Бедренная кость (femur)			Плечевая кость (humerus)					
	1	1a	2	1	1a	1b	1c	2	2a
>3	2/1		2/4	2/3				1/0	
1+	2/0	0/1	2/0	0/1				2/0	1/0
0+	11/5		12/14	8/9	6/8		0/1	19/8	1/1
0	1/0	1/1	6/2	2/1	4/5	0/1		4/4	0/1
Всего:	16/6	1/2	22/20	12/14	10/13	0/1	0/1	26/12	2/2

ния соотношения основных типов расположения f.p. можно объединять правые и левые кости всех возрастов.

В результате анализа коллекции костных остатков из пещеры Тайн:

1. Выделены основные типы расположения питательных отверстий (f.p.) и их возрастные варианты на 4 длинных трубчатых костях большого пещерного медведя.

Таблица 3. Соотношение основных типов разных костей

Кость	Молодые (0, 0+, 1+, 2+)				Взрослые (>3)			
	1 тип		2 тип		1 тип		2 тип	
	Экз.	%	Экз.	%	Экз.	%	Экз.	%
Локтевая (ulna)	29	32%	63	68%	8	33%	16	67%
Малая берцовая (fibula)	2	22%	7	78%	4	33%	8	67%
Бедренная (femur)	33	40%	49	60%	6	40%	9	60%
Плечевая (humerus)	71	52%	66	48%	8	73%	3	27%

2. Доказано отсутствие достоверных различий между правыми и левыми элементами скелета по принадлежности к любому из выделенных типов.

3. Установлено, что в процессе онтогенеза особей не происходило изменения соотношения выделенных типов.

4. Определено соотношение основных типов расположения питательного отверстия.

Благодарности

Авторы выражают огромную признательность М.В.Ражевой, которая выполнила большую часть рисунков, использованных в работе; отдельное спасибо Н.Г.Ерохину и О.П.Бачура за разумные советы в ходе выполнения работы.

Литература

Воробьев А.А. Тафономический анализ остатков большого пещерного медведя из пещеры Тайн // Механизмы поддержания биологического разнообразия: Материалы конф. Екатеринбург, 1995. С.30-32.

Воробьев А.А. Остатки большого пещерного медведя из пещер Среднего Урала // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Материалы конф. Екатеринбург, 1998. С.19-28.

Плохинский Н.А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 362 с.

ПРОЦЕСС ПРОРАСТАНИЯ И ДИНАМИКА ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ СПОР *FOMES FOMENTARIUS* (Fr.) Fr.

А.А.Вотинцева

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Трутовик настоящий (*Fomes fomentarius* (Fr.) Fr.), является одним из основных биодеструкторов древесных остатков в лесных экосистемах бореальной зоны, в том числе и на Урале. Споры *F. fomentarius* являются удобным объектом для изучения процесса прорастания спор базидиальных грибов. Они обладают крупными размерами, цилиндрические, с бесцветной оболочкой и цитоплазмой с каплями резервных липидов.

Для проращивания спор применялась методика посевов на предметные стекла и последующей инкубацией во влажной камере при температуре 19-25°C. В качестве питательной среды использовался 2,0%-ный сусло-агар.

Споры прорастают, в течение 24-х часов образуя, как правило, две ростковые трубки, появляющиеся из апикальных ростковых пор. Впервые показано, что в ходе прорастания одноклеточные споры становятся многоклеточными, за счет образования внутренних перегородок. Число перегородок варьирует от одной до четырех. Каждая часть споры является самостоятельной клеткой, что подтверждается способностью клеток споры прорасти асинхронно, а также тем, что исчезновение цитоплазмы в одной клетке споры не препятствует нормальному прорастанию другой.

Процесс прорастания спор *F. fomentarius* разделен на четыре фазы:

Фаза I — инициация прорастания. Форма и размеры спор не изменяются. Увеличивается плотность цитоплазмы, которая в результате исчезновения липидных включений становится гомогенной.

Фаза II — появление ростковой трубки. Начинается и усиливается изменение формы спор, которая в результате вытягивания апикальных концов приобретает веретеновидную форму. Плотность цитоплазмы значительно снижается, и происходит митотическое деление ядра. Между дочерними ядрами, как правило, образуется перегородка. Затем ядра мигрируют в область формирующейся ростковой трубки, которая отделяется от полости споры поперечной перегородкой.

Фаза III — удлинение ростковой трубки. Ядра исчезают и плотность цитоплазмы повышается.

Фаза IV — развитие мицелия. Происходит образование первой поперечной перегородки в ростковой трубке и развитие гаплоидного мицелия, заключающееся в его удлинении и ветвлении.

В течение девяти месяцев (с 07.1999 до 04.2000) количество прорастающих спор *Fomes fomentarius* уменьшилось на 51% (с 94 до 43%). Снижение жизнеспособности спор сопровождается изменением числа ростковых трубок. Если в первые месяцы двумя трубками прорастало 92-91% спор, то к концу наблюдений — лишь 24%. Одновременно увеличилось (с 19 до 45%) количество спор, первоначально образующих две трубки, но в одной из них рост прекращался, и цитоплазма исчезала. Количество спор, изначально формирующих одну трубку, возросло с 9 до 30%. Кроме этого, наблюдалось появление боковых ростковых трубок, увеличение числа внутриспоровых перегородок, а также фрагментация спор на отдельные клетки.

Выводы

1. В процессе прорастания спор *Fomes fomentarius* выделены четыре фазы: фаза инициации прорастания, фаза появления ростковой трубки, фаза удлинения ростковой трубки и фаза развития мицелия.

2. В ходе прорастания одноклеточные споры становятся многоклеточными, за счет образования внутренних поперечных перегородок. Каждая клетка многоклеточной споры способна к формированию ростковой трубки.

3. Жизнеспособность спор со временем снижается. В течение девяти месяцев способность к прорастанию утратили более половины (51%) спор.

4. Снижение жизнеспособности спор сопровождается уменьшением количества апикальных и образованием боковых ростковых трубок, увеличением числа поперечных перегородок в прорастающей споре, а также фрагментацией спор на отдельные клетки.

ПОКАЗАТЕЛИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ И УСТОЙЧИВОСТИ СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ОЦЕНКЕ АНТРОПОГЕННОГО ВЛИЯНИЯ НА БИОГЕОЦЕНОЗЫ

С.Н.Гашев, Н.А.Сазонова

Тюменский госуниверситет

Для оценки степени воздействия на биоценозы сельскохозяйственной трансформации земель были использованы традиционные показатели биоразнообразия сообществ мелких млекопитающих (Одум, 1996), а также оригинальные показатели (Гашев, 1999).

Материал собран в 1998-99 гг. в южных районах Тюменской области. Заложено 22 пробных площади на землях разной транс-

формированности: поля; залежи молодые (1-2 года) и старые (более 5 лет), целинные участки; отработано 4125 ловушко-суток; отловлено 510 зверьков, относящихся к 15 видам.

В целом прослеживается увеличение общего количества видов и относительного обилия животных от поля к залежам разного срока давности и к целине. В ряду изучаемой восстановительной сукцессии возрастают индексы видового разнообразия Симпсона и Шеннона, индекс видового богатства. На поле эти характеристики имеют среднее значение, что определяется достаточно большим числом встреченных здесь видов при сравнительно низком обилии (таблица).

Таблица. Показатели видового разнообразия сообществ мелких млекопитающих исследованных местообитаний

Показатели	поле	молодая залежь	старая залежь	целина
количество видов, экзempl.	2,17 ±0,32	2 ± 0,5	3,25 ± 1,31	5 ± 1,05
относительное обилие, кол-во/ 100 л-с	9,83 ±1,76	12,52 ±5,33	10,6 ± 3,68	12,05 ±2,14
индекс видового богатства, кол-во видов / экзempl.	1,77 ±0,46	0,91 ±0,38	1,67 ±0,63	2,54 ±0,57
индекс видового разнообразия Шеннона, отн.ед.	0,63 ±0,09	0,4 ±0,24	0,57 ±0,25	1,08 ±0,25
индекс видового разнообразия Симпсона, отн. ед.	0.41 ±0,1	0,25 ±0,09	0,3 ±0,12	0,51 ±0,11
индекс доминирования Симпсона, отн. ед.	0.59 ±0,09	0,75 ±0,1	0,45 ±0,17	0,49 ±0,11
индекс выровненности по Пielу, отн.ед.	0,74 ±0,15	0,46 ±0,19	0,5 ±0,18	0,61 ±0,12

Однако эти показатели, на наш взгляд, не дают исчерпывающей характеристики сообществ организмов. В связи с этим, мы предлагаем ряд новых характеристик, в основу которых положен индекс антропогенной адаптированности отдельных видов, входящих в сообщество. На основании этих индексов и обилия конкретных видов в сообществе млекопитающих рассчитываются следующие экологические характеристики: показатель эвсинантропии, индекс антропогенизации, показатель антропофилии, индекс естественности и показатель ранимости сообщества. Наиболее информативным яв-

ляется индекс антропогенной адаптированности сообщества. Использование этого индекса для характеристики сообществ в ряду естественной восстановительной сукцессии «поле — молодая залежь — старая залежь — целина» показало, что антропогенная адаптированность сообщества мелких млекопитающих поля наибольшая, затем наблюдается снижение показателя от молодой залежи к старой. На целине она на порядок меньше (рис. 1). Такое резкое снижение индекса свидетельствует о снижении удельного веса синантропов и антропофилов при восстановлении исходного (целинного) типа сообщества. Коэффициент корреляции имеет высокое значение ($r = -0,96$ при $P < 0,05$). Регрессионный анализ показал, что зависимость линейного типа: $Y = (-25,86 * X + 114,36) \pm 8,17$ при $P < 0,05$.

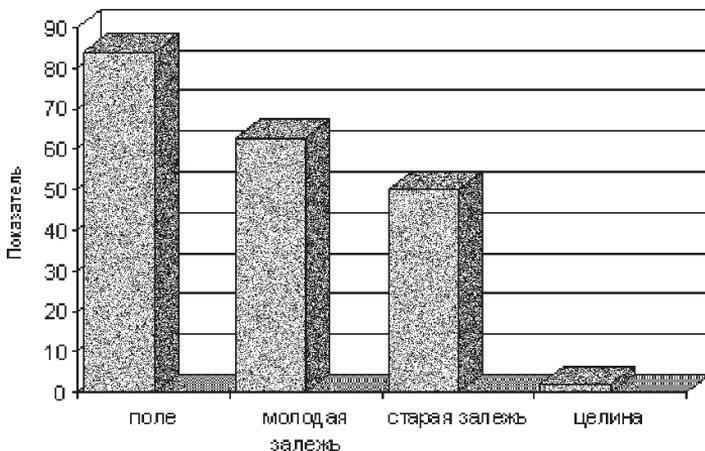


Рис. 1. Индекс антропогенной адаптированности сообществ мелких млекопитающих исследованных местообитаний.

Эти характеристики сообщества млекопитающих дополняются показателями его упругой, резистентной и общей устойчивости, которые основаны на индексе видового разнообразия Симпсона, индексе видового богатства и ряде коэффициентов, специфичных для отдельных зональных типов экосистем суши Земли, природно-климатических зон и подзон, а также сукцессионной стадии развития конкретной экосистемы или сообщества живых организмов той или иной группы.

Упругая и резистентная устойчивости возрастают при восстановлении с/х земель. Общая устойчивость также возрастает от залежи к целине, где она на порядок больше (рис. 2). При этом в молодых сообществах устойчивость определяется в основном резистентными свойствами, а в зрелых — упругими.

Отдельно рассматривается половозрастная структура популяций доминирующих видов и всего сообщества в целом, а также их репродуктивные особенности, которые оцениваются при помощи следую-

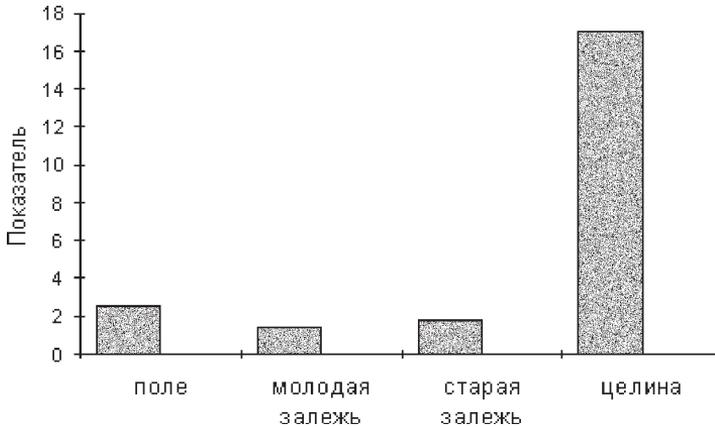


Рис.2. Общая устойчивость сообществ мелких млекопитающих исследованных местообитаний.

щих характеристик: доля беременных самок, количество эмбрионов на беременную самку, процент резорбции эмбрионов. Наиболее информативным в этом плане является показатель общей успешности размножения, включающий в себя указанные выше характеристики.

При изучении состояния сообществ млекопитающих на нарушенных землях, можно наблюдать высокие значения общей успешности размножения на старой залежи и целине; на поле она имеет наименьшее значение (рис.3).

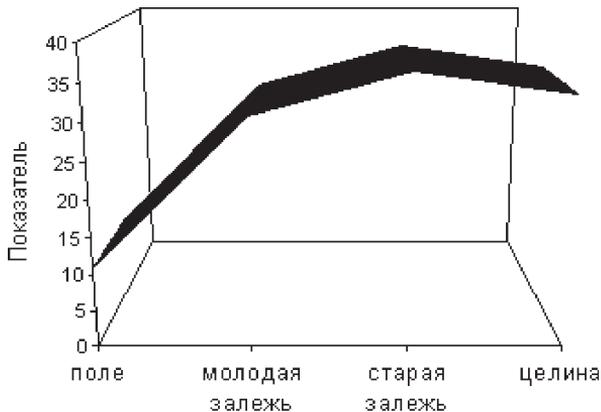


Рис.3. Успешность размножения сообществ мелких млекопитающих исследованных местообитаний.

На основании всего комплекса индексов рассчитывается обобщенный показатель благополучия сообщества. Этот показатель увеличивается от молодой залежи к старой, а на целине он почти в 10 раз выше, чем на залежных участках (рис.4).

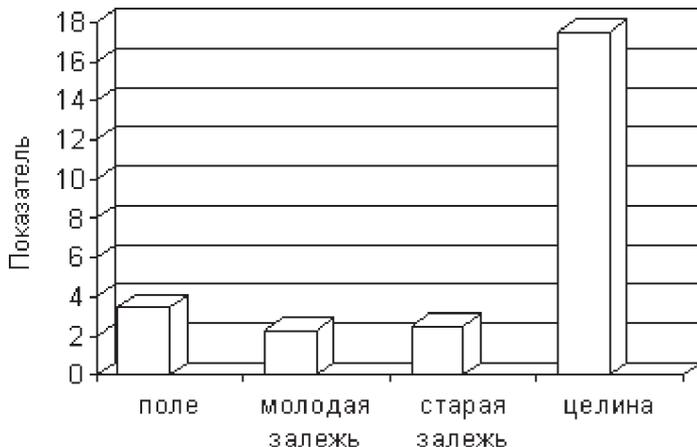


Рис.4. Обобщенный показатель благополучия сообществ мелких млекопитающих исследованных местообитаний.

Таким образом, градиент «поле — молодая залежь — старая залежь — целина» представляет собой ряд естественной восстановительной сукцессии, характеризующий в том числе и восстановление исходного типа сообществ мелких млекопитающих на землях, нарушенных сельскохозяйственным производством.

Эти же показатели хорошо зарекомендовали себя при изучении сообществ мелких млекопитающих урбаноценозов и загрязненных территорий.

При проведении исследований подобного рода, в целях осуществления мониторинга окружающей среды или биоиндикации тех или иных факторов среды, предлагаемый набор параметров сообществ разных видов, в целом, позволяет наиболее полно оценить сообщества, дать исчерпывающую характеристику в аспекте их антропогенной адаптированности и устойчивости к внешним воздействиям.

Литература

Гашев С.Н. Статистический анализ сообществ мелких млекопитающих. Руководство по использованию программы Mammalia. Тюмень: ТюмГУ, 1999. 19 с.

Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1996. Т.1. 376 с.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ В УСЛОВИЯХ РЕКРЕАЦИОННОЙ НАГРУЗКИ

А.В.Гилев

Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г.Екатеринбург

Рост городского населения и развитие транспортной сети приводит к возрастанию рекреационной нагрузки на пригородные леса. В наибольшей степени действию этого фактора подвержены лесопарки — участки леса, непосредственно примыкающие к городу и специально отведенные для отдыха горожан. В связи с этим актуальной задачей становится изучение влияния рекреации на лесные биоценозы и их отдельные компоненты.

Рыжие лесные муравьи, строящие крупные, хорошо заметные гнезда, одними из первых испытывают действие рекреационного фактора. Известно, что рекреационная нагрузка оказывает на муравьев угнетающее действие. Это выражается в снижении числа гнезд, их размеров, сокращении площади кормовых территорий (Бугрова, 1987). Целью нашей работы было изучение изменчивости окраски рыжих лесных муравьев в условиях рекреационной нагрузки.

Материал и методика

Работа проводилась в 1993-1994 гг. в окрестностях г. Екатеринбурга. Всего вокруг Екатеринбурга насчитывается 11 лесопарков. Все они были обследованы. Большая часть площади лесопарков покрыта сосновыми лесами, а также вторичными осиново-березовыми лесами. В качестве контроля были взяты пункты в 20 км севернее и 10 км южнее г.Екатеринбурга.

Рыжие лесные муравьи обнаружены в 10 лесопарках. Всего обнаружено 5 видов муравьев (таблица). Достаточный для анализа материал был собран по трем наиболее широко распространенным видам в 8 лесопарках (в таблице отмечены звездочками). С каждого обнаруженного муравейника была взята выборка 30-70 рабочих особей. Всего изучено более 5000 муравьев. У собранных муравьев изучались частоты вариаций окраски головы и груди (Гилев, 1999). Полученные результаты обрабатывались статистически с использованием критерия Хи-квадрат (Лакин, 1990). Все обсуждаемые ниже различия достоверны ($p < 0.05$).

Результаты и обсуждение

У исследованных видов муравьев изменчивость, которую можно трактовать как связанную с рекреационным фактором, обнаружена у *Formica rufa* и *F.pratensis* по частотам вариаций окраски переднегруди. У *F.polyctena* все выборки из лесопарков и контроля достоверно не различаются.

Таблица. Встречаемость рыжих лесных муравьев в лесопарках г. Екатеринбурга

Районы	<i>F.aquilonia</i>	<i>F.lugubris</i>	<i>F.polystena</i>	<i>F.pratensis</i>	<i>F.rufa</i>
1. Железнодорожный			+		
2. Калиновский*			+	+	+
3. Лесоводов России			+		
4. Нижне-Исетский*			+	+	+
5. Оброшинский*	+		+	+	+
6. Пышминские Озерки*					+
7. Уктусский*			+	+	+
8. ЦПКиО					
9. Шарташский*	+			+	
10. Шувакишский*			+		+
11. Юго-Западный*		+	+	+	+

Для *F.rufa* отмечено большое сходство муравьев из контроля и из удаленных частей лесопарков (1-3 км от городской застройки). Доля светлых вариантов (1-3) в контроле составила 81%, в лесопарках — 70-85%.

Для муравейников, расположенных вблизи города (0-0.3 км; Юго-Западный, Уктусский и Нижне-Исетский лесопарки), отмечено снижение доли светлых вариантов до 51-60% (рис., а). Особенно отчетливо это проявляется на примере Нижне-Исетского лесопарка, где имеются выборки из удаленной и близкорасположенной частей (на рисунке, а, выделены рамочкой).

Для *F.pratensis* характерна большая изменчивость окраски как в контроле, так и в лесопарках: доля светлых вариантов в контроле составляет 50-67%, в лесопарках 26-63% (рис., в). Отмечается тенденция к повышению доли темных вариантов в Уктусском, Шарташском, Калиновском лесопарках. Вместе с тем сравнение двух выборок из Шарташского лесопарка, с участков вблизи городской застройки (0 км) и удаленного (3 км), демонстрирует значительное, достоверное увеличение доли темных вариантов (на рис., в выделены рамочкой). Значительно повышена доля темных вариантов в Оброшинском лесопарке, где поселение муравьев располагалось в непосредственной близости от железнодорожной станции. в данном случае муравьи испытывали действие не только рекреационной нагрузки, но, вероятно, и факторов, связанных с железной дорогой (загрязнение тяжелыми металлами, вибрации и т.д.).

Таким образом, рекреационная нагрузка является достаточно «мягким» фактором: изменения в окраске рабочих особей появляются только

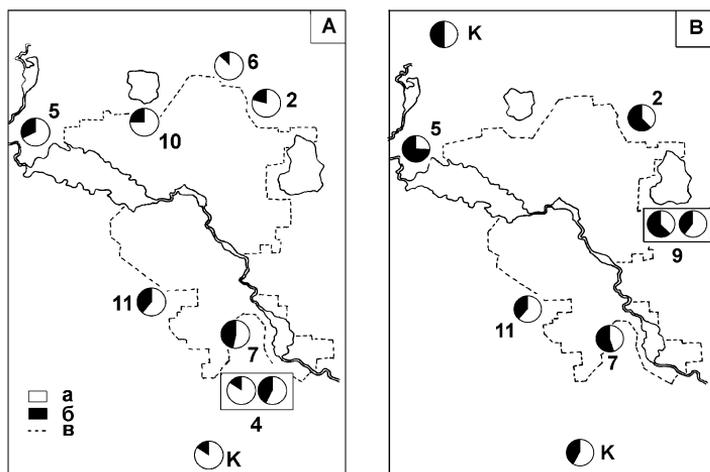


Рисунок. Изменчивость окраски *F. rufa* (а) и *F. pratensis* (в) в лесопарках г.Екатеринбурга. Цифрами обозначены лесопарки (см. Табл.); к — контроль; а — светлые варианты окраски; б — темные варианты окраски; в — границы города.

на участках вблизи городской застройки, интенсивно посещаемых людьми. Другие антропогенные факторы, такие как радиоактивное загрязнение или выбросы медеплавильного производства, вызывают гораздо более выраженные изменения окраски (Гилев, 1998, 1999). Следует отметить также, что влияние рекреации приводит к потемнению окраски, а влияние загрязнений — наоборот, к осветлению муравьев.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 98-04-48594.

Литература

- Бугрова Н.М. Влияние рекреации на рыжих лесных муравьев в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка // Муравьи и защита леса. Новосибирск, 1987. С.65-68.
- Гилев А.В. Изменчивость рыжих лесных муравьев в условиях техногенной нагрузки // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Материалы конф. Екатеринбург, 1998. С.28-36.
- Гилев А.В. Изменчивость окраски рыжих лесных муравьев в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Развитие идей академика С.С.Шварца в современной экологии: Материалы конф. Екатеринбург, 1999. С.24-27.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.

ИСТОРИЯ ФАУНЫ ГРЫЗУНОВ ПРИУРАЛЬСКОЙ СУБАРКТИКИ В ГОЛОЦЕНЕ

И.Б.Головачев

Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г.Екатеринбург

Под Приуральской Субарктикой в данной работе понимается территория, включающая Восточный и Западный макросклоны Полярноуральского хребта, примыкающие части Большеземельской тундры, а также южную часть полуострова Ямал. Граница между поздним плейстоценом и голоценом принимается вслед за Н.А.Хотинским (1977) между 10 и 11 тыс. лет назад. Настоящая работа является попыткой обобщить имеющиеся для указанной территории сведения о составе и количественном соотношении остатков грызунов из серии местонахождений голоценового возраста, открытых и исследованных во второй половине 90-х годов. Обилие ископаемого материала, наличие местонахождений синхронного возраста и серии радиоуглеродных дат позволяют провести типологизацию фаунистических комплексов для основных этапов голоцена описываемой территории. Имеющиеся в литературе сведения по истории климата и растительности Южного Ямала и Северных районов Западной Сибири в позднем плейстоцене и голоцене дают возможность сопоставить собственные данные с данными дендрохронологического, палинологического, палеокарпологического анализов.

Материал и методы

Результаты изучения состава и структуры фаунистических комплексов каждого из местонахождений опубликованы ранее (Головачев, 1997, 1998, 1999; Головачев, Смирнов, 1999; Кузьмина, Головачев, 1999; Смирнов, Головачев, 1998; Смирнов, Андричева и др., 1999; Smirnov, Golovachov, 1999). Там же подробно рассмотрены методики, примененные для анализа ископаемых остатков. Получены радиоуглеродные даты по костям из отдельных слоев. Краткие сведения о стратиграфии местонахождений, объеме и абсолютном возрасте взятого в анализ материала представлены в таблице.

Современная фауна грызунов Приуральской Субарктики включает 9 видов (Большаков, Балахонов, 1986; Балахонов, Штро, 1995): копытный лемминг (*Dicrostonyx torquatus* Pallas, 1779); сибирский лемминг (*Lemmus sibiricus* Kerr, 1792); полевка Миддендорфа (*Microtus middendorffii* Poljakov, 1881); узкочерепная полевка, тундровый подвид (*Microtus gregalis major* Ognev, 1918); темная, или пашенная полевка (*Microtus agrestis* L., 1861); полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pallas, 1778); красно-серая полевка (*Clethrionomys rufocanus* Sundevall, 1846-1847); сибирская красная полевка (*Clethrionomys rutilus* Schreber, 1780); водяная полевка (*Arvicola terrestris* L., 1758). Азональным

Таблица. Количество и абсолютный возраст зубов грызунов из позднечет-
вертичных местонахождений Приуральской Субарктики

Местонахождение	Слой (глубина)	Кол-во взятых в анализ коренных зубов	Радиоуглеродный возраст
Пымва-Шор	6 низ	254	21910±250 (ТУа-11501)
	6 верх	1322	13090±60 (САМС-38221)
	5 низ	751	11125±80 (ТУа-1934)
	5 верх	641	
	4 низ	413	10000±250 (ГИН-9004)
	4 верх	419	
	3 низ	373	8500±250 (ГИН-9005)
3 верх	99		
Грот Зверобой	4 низ	190	*
	4 середина	195	*
	4 верх	80	*
	3б низ	33	4100±200 (ГИН-9006)
	3б верх	74	*
	3а низ	38	4100±200 (ГИН-9006)
	3а верх	199	*
	1 низ	156	*
Наун-Пэ	1 верх	250	*
	низ	98	2400±120 (ГИН-10213)
	середина	106	*
Янгана-Пэ 3	верх	595	*
	-73-103 см	211	2450±80 (ГИН-10214)
	-53-73 см	377	*
	-23-53 см	340	*
Янгана-Пэ 4	0-23 см	170	*
	2	2576	1720±120 (ГИН-10157)
	1	597	*

Примечание: приводимый в таблице материал в местонахождении располагается от глубины к поверхности; * — радиоуглеродная дата для слоя отсутствует.

элементом для данной территории является обитающая в котловине ручья Пымва-Шор лесная мышовка (*Sicista betulina* Pallas, 1778). Основной ареал ее располагается значительно южнее. Данный вид сохранился локально в лесном рефугиуме, его нахождение здесь фиксируется по крайней мере со времени голоценового оптимума (Смирнов и др., 1999). Наличие лесной растительности на этой широте, видимо, связано с действием геотермальных источников. В южной части Приуральской Субарктики возможно нахождение лесного лемминга (*Myopus schisticolor* Lilljeborg, 1884), который отмечен в районе поселка Аксарка (Шварц и др., 1971).

В ископаемом состоянии на территории региона отмечены все перечисленные виды; род копытных леммингов в позднечетвертных слоях местонахождения Пымва-Шор представлен вымершими таксонами, эволюционно предшествующими современному (*D. ex gr. torquatus-guilielmi*; *D. guilielmi* — определение Н.Г.Смирнова).

Определение видов грызунов проводилось по неразрушенным щечным зубам, процентное соотношение которых считали пропорциональным участию видов в сообществе. Определение сложно диагностируемых форм (*Lemmus — Myopus*; *Microtus middendorffii — M. agrestis*) проводили по специально модифицированным методикам (Агаджанян, 1972; Головачев, 1997; Смирнов и др., 1998; Chaline et al., 1989). Определение морфологических стадий копытных леммингов проведено по методике Н.Г.Смирнова (1999). Для вычисления доли остатков видов использовали количество максимально представленных одноименных моляров, за 100% бралась их сумма в каждом слое. Для видов, диагностируемых только по определенному зубу, в расчетах использовалось количество последнего.

Результаты и обсуждение

Наиболее древним из описываемых является местонахождение Пымва-Шор, возраст остатков грызунов из которого датируется от позднего плейстоцена до бореального периода голоцена. Нет оснований считать, что процесс накопления костного материала шел с перерывами. Позднеплейстоценовые горизонты (*весь слой 6 и низ слоя 5*) характеризуются наличием комплекса, состоящего из остатков копытного и настоящего леммингов, а также иногда узкочерепной полевки. Копытный лемминг во всех горизонтах, относящихся к этому времени, является абсолютным доминантом (более 80% остатков). Все перечисленные виды в настоящее время являются типичными обитателями тундровой зоны. Позднеплейстоценовое время связано с последним из четвертичных оледенений. В это время на Севере Западной Сибири в условиях резко континентального климата существовал комплекс перигляциальной растительности (по Н.А.Хотинскому, 1977). Доминирование среди остатков грызунов криоксерофила — копытного лемминга — также свидетельствует о жестких и холодных климатических условиях.

Формирование *верхней части слоя 5 и всего слоя 4* относится к отрезку поздний дриас — предбореальное время. Помимо остатков упомянутых тундровых видов, встречающихся в позднеплейстоценовых горизонтах, появляется полевка Миддендорфа, вид более влаголюбивый. Также появляются остатки видов, тяготеющих в настоящее время к лесным биотопам — лесного лемминга, лесных полевок. В верхней части слоя 4 появляются остатки пашенной полевки, а также видов, в настоящее время населяющих околородные биотопы — водяной полевки и полевки-экономки. Абсолютным доминантом по числу остатков в фауне по-прежнему является копытный лемминг, хотя доля его снизилась до 50%. Виды, тяготеющие к лесным и околородным биотопам, единичны; исключение составляет лесной лемминг, доля остатков которого составляет 4-12%. Изменение в составе фауны свидетельствует о смягчении климатических условий, что фиксируется и по данным палинологического и дендрохронологического анализов (Хотинский, 1977; Хантемиров, Шиятов, 1999).

Возраст всех горизонтов *слоя 3* относится к бореальному периоду. В это время фауна грызунов наиболее богата по составу и насчитывает 11 видов. Присутствуют все ранее перечисленные типично

тундровые виды. Кроме лесного лемминга, пашенной и лесных полевок, среди видов, тяготеющих к лесным биотопам, появляется еще лесная мышовка. Состав группы видов, населяющих околородные биотопы, не меняется, однако доля их остатков в сообществе значительно возрастает и достигает для водяной полевки 20%, а полевки-экономки — 30%. Несколько ниже (от 14 до 19%) доли остатков лесных полевок и настоящего лемминга. Остатки копытного лемминга встречаются значительно реже и составляют 2-4%.

По данным палинологии, на Полярном Урале голоценовый оптимум (наиболее теплое время) начался значительно раньше, чем на Среднем и Южном Урале, около 8 тысяч лет назад (Сурова и др., 1975), что сопровождалось смещением северной границы леса к северу от ее современного положения (вплоть до Среднего Ямала). По данным дендрохронологического анализа наибольшая степень облесненности и наиболее северное продвижение древесной растительности в регионе (до 71°30' с.ш.) наблюдалось в интервале 10500-7400 лет назад (Хантемиров, Шиятов, 1999). Снижение доли остатков тундровой группы видов и увеличение числа остатков лесных и околородных гризунов в слое 3 совпадает с максимумом развития древесной растительности и соответствует представлениям о более раннем, по сравнению с другими регионами, начале голоценового оптимума в Приуральской Субарктике.

Материалами не представлено атлантическое время, которое, по данным дендрохронологии, на Ямале отличалось относительной стабильностью климатических условий (Хантемиров, Шиятов, 1999). На атлантический период на Полярном Урале приходится максимальное распространение еловых и березовых лесов, имеющее 3 фазы: первая и третья соответствуют распространению еловых лесов, вторая — максимальному распространению березы (Сурова, Троицкий, 1971; Сурова и др., 1975). Затем, на рубеже атлантического и суббореального времени, началось похолодание, обусловившее деградацию лесной растительности, что усилилось в субатлантическое время (Сурова и др., 1975).

Серия местонахождений на восточном макросклоне Полярного Урала содержит материал, относящийся к суббореальному и субатлантическому времени. Присутствуют остатки всех перечисленных гризунов, во времени колеблется долевое участие видов в составе фауны. Наиболее древними по времени образования являются отложения грота Зверобой, нижние слои которого (4, 3б, нижняя часть 3а) формировались в конце атлантического — начале суббореального времени. Преобладают остатки лесных полевок и лесного лемминга (более 50%). Доминирует рыжая полевка. Доля остатков тундровой группы видов наименьшая, остатки водяной полевки и полевки-экономки в сумме часто превышают 20-25%. В верхних частях слоев 3б и 4 доля остатков тундровой группы видов возрастает, что коррелирует с увеличением континентальности климата.

Остатки из верхней части слоя 3а, слоя 1 грота Зверобой и всех остальных местонахождений представляют субатлантическое время. Доля тундровой группы видов преобладает (до 80%), остатки копытного

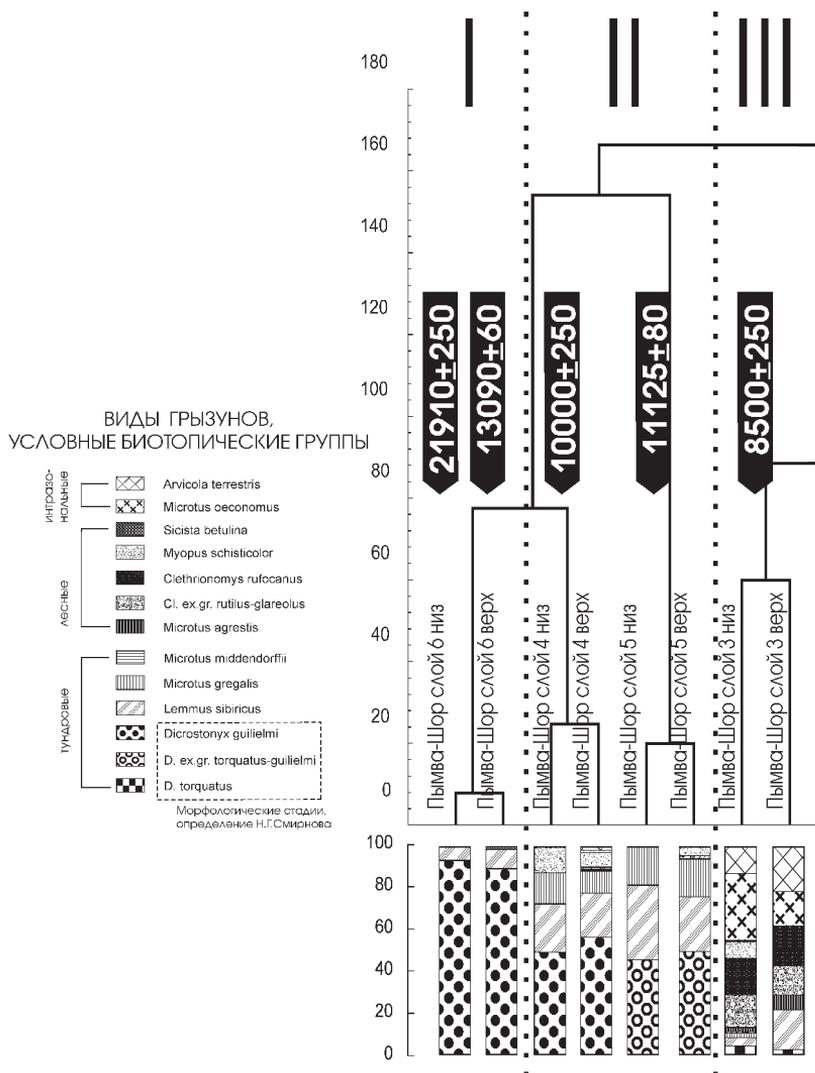


Рисунок. Основные типы фаун грызунов позднечетвертичных местонахождений Приуральской Субарктики.

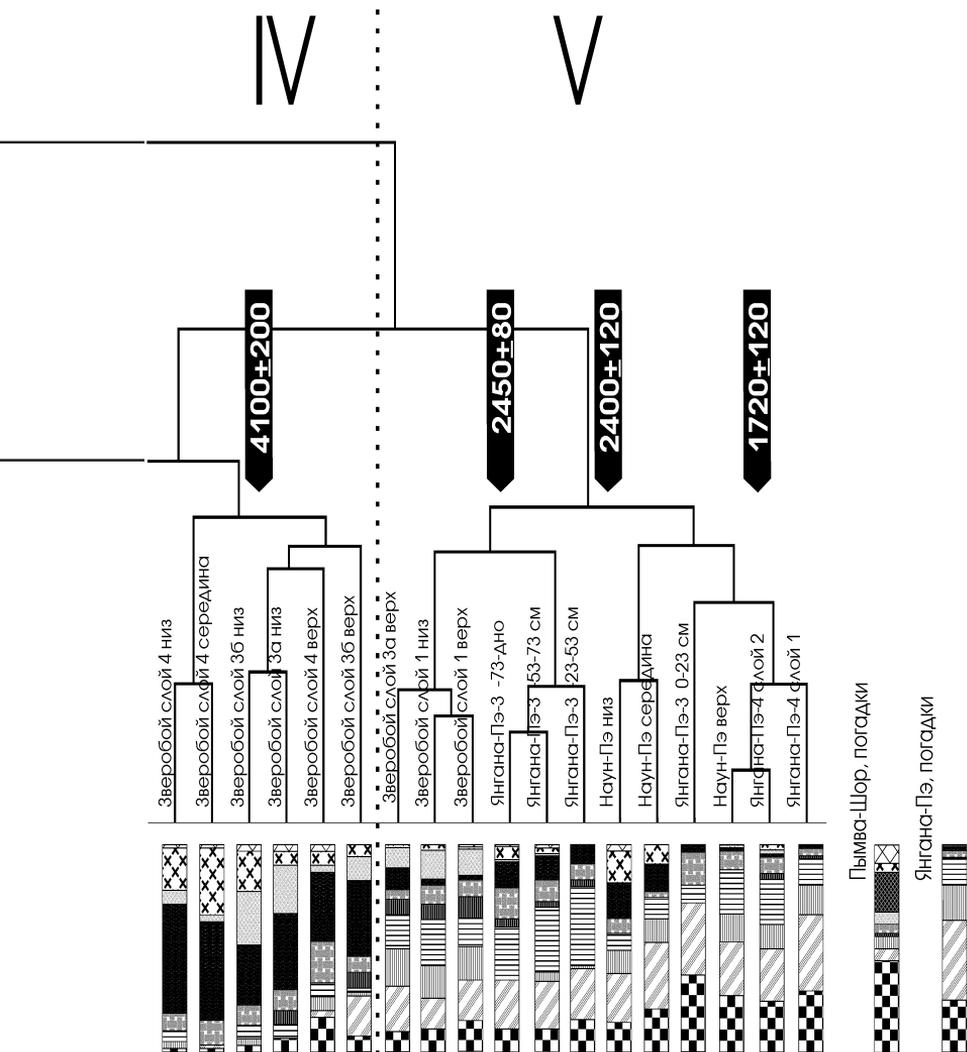


Рисунок. Продолжение.

го, настоящего леммингов и полевки Миддендорфа представлены пропорционально, чуть ниже доля остатков узкочерепной полевки. Виды околородных биотопов становятся немногочисленными, в некоторых слоях могут отсутствовать. Виды лесных биотопов присутствуют во всех стратиграфических подразделениях, преобладают лесные полевки, в целом группа также немногочисленна. Наиболее близким по составу фауны и структуре животного населения к современному варианту можно считать слой 1 местонахождения Янгана-Пэ-4, которое представляет собой скопление органических остатков под брошенным гнездом канюка (Кузьмина, Головачев, 1999). С увеличением континентальности климата и отступлением к югу северной границы леса на Ямале в позднем голоцене, структура животного населения грызунов изменяется в сторону преобладания остатков тундровой группы видов. Изменения состава фауны не наблюдаются.

Кластерный анализ процентного соотношения остатков грызунов из всех стратиграфических подразделений позднечетвертичных местонахождений Приуральской Субарктики представлен на рисунке. Использован метод взвешенных парных групп, Манхэттенские расстояния.

На основании имеющихся данных выделено **5 типов** фаун грызунов, характерных для позднего плейстоцена-голоцена Приуральской Субарктики (см. рис.):

I тип характерен для позднего плейстоцена. Виды лесных и интразональных (околородных) биотопов отсутствуют, на долю тундровой группы видов приходится 100% остатков. Более 50% составляют копытные лемминги.

Несколько меньше доля остатков настоящего лемминга. Полевки Миддендорфа и узкочерепная — отсутствуют или редки.

II тип характерен для времени перехода плейстоцен-голоцен. Остатки тундровой группы видов грызунов значительно преобладают над остальными. Доминирует копытный лемминг. Доля остатков настоящего лемминга меньше и сопоставима с узкочерепной полевкой. Доля остатков лесной группы видов не превышает 15%. Представители группы интразональных видов единичны.

III тип характерен для времени голоценового оптимума (бореальный период). Доля тундровой группы видов меньше двух других. Остатки настоящих леммингов преобладают над остатками копытных. Остатки видов лесной группы многочисленны, сопоставимы с группой интразональных видов. Внутри лесной группы преобладают остатки представителей лесных полевок.

IV тип характерен для конца атлантического — начала суббореального периода. Представители тундровой группы видов единичны. Присутствуют остатки как леммингов, так и полевок. Лесная группа видов составляет более 50% от общего числа остатков. Преобладают представители рода лесных полевок и лесной лемминг. Доля остатков группы интразональных видов превышает или сопоставима с объемом группы тундровых видов.

V тип характерен для позднего голоцена, к нему же можно отнести и современную фауну грызунов. Группа тундровых видов

составляет более 50% остатков. Доля остатков копытных леммингов ниже, чем настоящих, и сопоставима с количеством остатков полевок Миддендорфа и узкочерепной. Остатки группы лесных видов занимают второе место по объему. От прошлого к современности их доля снижается. На восточном макросклоне в настоящее время отсутствует лесной лемминг. Виды интразональной группы немногочисленны, местами — единичны.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 99-04-49032.

Литература

- Агаджанян А.К. Грызуны из плейстоценовых отложений Мамонтовой горы // Териофауна плейстоцена. М., 1972. С.24-69.
- Балахонов В.С., Штро В.Г. Некоторые виды наземных позвоночных в подзоне кустарниковых тундр Ямала // Современное состояние растительного и животного мира полуострова Ямал. Екатеринбург, 1995. С.159-193.
- Большаков В.Н., Балахонов В.С., Бененсон И.Е., Бердюгин К.И., Садыков О.Ф., Тюрина Н.А., Хантемиров Р.М. Мелкие млекопитающие Уральских гор (экология млекопитающих Урала). Свердловск, 1986. 101 с.
- Головачев И.Б. Видовая диагностика в трибе *Lemmini* Евразии с учетом внутривидовой изменчивости одонтологических признаков // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном уровне: Материалы конф. молодых ученых-экологов Урал. региона (1-4 апреля 1997 года). Екатеринбург, 1997. С.55-59.
- Головачев И.Б. Голоценовые грызуны из грота «Зверобой» на Полярном Урале // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Материалы конф. Екатеринбург, 1998. С.36-45.
- Головачев И.Б. Новые данные по динамике фауны грызунов Полярного Урала в голоцене (местонахождения Янгана-Пэ-3, Наун-Пэ) // Развитие идей академика С.С.Шварца в современной экологии: Материалы конф. Екатеринбург, 1999. С.28-37.
- Головачев И.Б., Смирнов Н.Г. Позднекайнозойская история грызунов Приуральской Субарктики // VI съезд Териологического общества: Тез. докл. (13-16 апреля 1999 г., Москва). М., 1999. С.59.
- Кузьмина Е.А., Головачев И.Б. Позднеголоценовые грызуны из местонахождения Янгана-Пэ-4 на Полярном Урале // Развитие идей академика С.С.Шварца в современной экологии: Материалы конф. Екатеринбург, 1999. С.100-104.
- Смирнов Н.Г., Головачев И.Б., Бачура О.П., Кузнецова И.А., Чепраков М.И. Сложные случаи определения зубов грызунов из отложений позднего плейстоцена и голоцена тундровых районов Северной Евразии // Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири. Челябинск, 1998. С.59-89.
- Смирнов Н.Г., Головачев И.Б. История голоценовой фауны грызунов Полярного Урала // Главнейшие итоги в изучении четвертичного периода и основные направления исследований в XXI веке: Тез.докл. к Всерос. совещанию. СПб, 1998. С.242-243.

- Смирнов Н.Г., Андреичева Л.Н., Корона О.М., Зиновьев Е.В., Головачев И.Б., Павлов П.Ю., Хуфтхаммер А-К. Материалы к характеристике биоты Приуральской Субарктики в голоценовом оптимуме // Биота Приуральской Субарктики в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург, 1999. С.23-60.
- Смирнов Н.Г. Новое в четвертичной палеотерииологии европейского северо-востока // Геология и минеральные ресурсы европейского северо-востока России: новые результаты и новые перспективы: Материалы XIII Геологического съезда Республики Коми. Сыктывкар, 1999. Т.П. С.286-288.
- Сурова Т.Г., Троицкий Л.С. О динамике растительного покрова, климата и оледенения на Полярном Урале в голоцене (по данным палинологических исследований) // Палинология голоцена. М., 1971. С.121-135.
- Сурова Т.Г., Троицкий Л.С., Пуннинг Я.-М. Палеогеография и абсолютная хронология голоцена Полярного Урала // Изв. Академии Наук Эстонской ССР. Т. 24. Химия. Геология. 1975. № 2. С.152-159.
- Хантемиров Р.М., Шиятов С.Г. Основные этапы развития древесной растительности на Ямале в голоцене // Экология. 1999. № 3. С.163-169.
- Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 200 с.
- Шварц С.С., Пястолова О.А., Большаков В.Н. О находке лесного лемминга в тундре // Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных. Свердловск, 1971. С.30-31.
- Chaline J., Brunet-Lecomte P., Brochet G., Martin F. Les lemmings fossiles du genre Lemmus (Arvicolidae, Rodentia) dans le Pleistocene de France // Geobios. 1989. N.22, fasc.5. P.613-623.
- Smirnov N.G., Golovachov I.B. Holocene history of small mammals in the Urals // The Holocene History of the European Vertebrate Fauna — Modern Aspects of Research. Berlin, 1999. P.209-221. (Archaeologie in Eurasien; V.6).

КОНИДИАЛЬНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ

Н.В.Голумбиевская, А.А.Вотинцева

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Ксилотрофные грибы — уникальная экологическая группа организмов, ответственных за биологическое разложение древесины. Поэтому изучение их экологических и биологических особенностей, в частности, репродуктивных процессов, является крайне перспективным направлением.

Цель данной работы — изучение особенностей репродукции ксилотрофных базидиомицетов.

Объекты и методика исследований

Сбор споровых отпечатков был проведен летом 1999 года. Эксперименты проводились в лабораторных условиях с использованием твердой питательной среды (2%-й сусло-агар). Инкубирование проводилось в термостате при $t=28^{\circ}\text{C}$ и при комнатной температуре ($20-25^{\circ}\text{C}$).

В качестве объектов исследования были выбраны 6 представителей порядка *Poriales* с однолетними (*Trametes hirsuta*, *T. ochraceae*, *T. versicolor*, *T. gibbosa*) и многолетними плодовыми телами (*Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*).

Виды рода *Trametes* являются сапротрофами, реже паразитами на древесине лиственных пород, вызывают белую гниль. По типу стратегии они относятся к эксплерентным видам, быстро размножаясь и заселяя освободившиеся территории.

Fomes fomentarius и *Fomitopsis pinicola* реализуют К-стратегию (виоленты). Они образуют многолетние плодовые тела, вызывая белую (*F. fomentarius*) и бурую (*F. pinicola*) гниль. В пределах Среднего Урала *F. fomentarius* встречается на лиственных породах, *F. pinicola* — на лиственных и хвойных.

Результаты и обсуждение

Процесс образования конидий у всех 4 видов рода *Trametes* протекает аналогично (рис. 1).

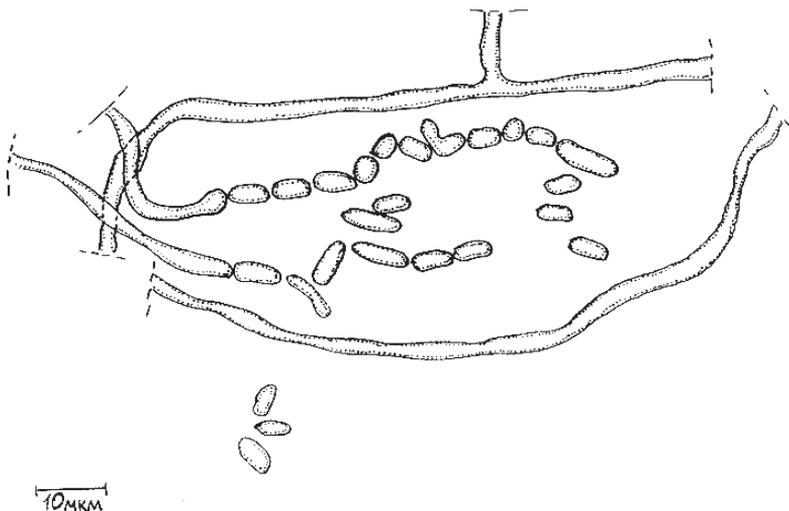


Рис. 1. Образование артроконидий *Trametes hirsuta* (x400).

После достижения колонией определенного размера (около 460 мкм для *Trametes hirsuta*) наиболее старые участки гиф, лежащие в верхнем слое, начинают распадаться на отдельные клетки, которые могут быть идентифицированы как артроконидии. Как правило, артроконидии локализуются в центре колонии, где образуют большие скопления, придающие зернистый вид мицелию. Первоначально артроконидии располагаются цепочками, повторяя расположение конидиогенной гифы. Со временем артроконидии образуют более или менее сплошную многослойную пленку, в которой встречаются и целые гифы. Время образования артроконидий видоспецифично. Самое раннее появление (через 27 часов) зафиксировано у *Trametes hirsuta*. Образование артроконидий у *T. ochraceae* и *T. versicolor* начинается через 72 и 48 часов соответственно. Самое позднее — через 96 часов — у *T. gibbosa*. Артроконидии у всех исследуемых видов эллипсоидные, с гладкой клеточной стенкой и гомогенной цитоплазмой. Их размеры колеблются в пределах 4-8x1-4 мкм (*T. hirsuta* — 5,0-6,8x1,8-2,6 мкм, *T. ochraceae* — 4,4-7,2x1,5-2,9 мкм, *T. versicolor* — 4,2-5,3x1,8-2,3 мкм, *T. gibbosa* — 3,0-7,7x2,1-4,4 мкм).

Установлено, что артроконидии способны прорасти без какого-либо периода покоя с образованием мицелия, который в свою очередь способен давать следующую генерацию артроконидий, морфологически не отличающихся от материнских. По нашим предположениям, конидиальная стадия является обязательной для видов рода *Trametes* (рис.2) и может присутствовать и в циклах развития грибов, относящихся к этому же типу жизненных стратегий.

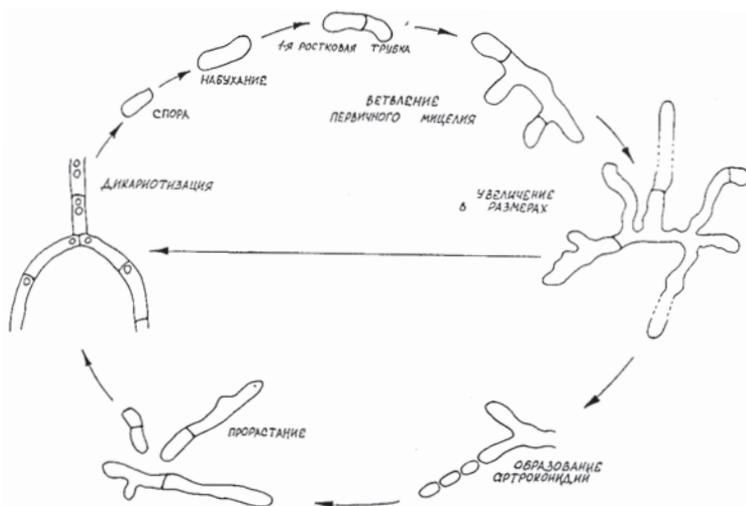


Рис.2. Жизненный цикл видов рода *Trametes*.

У *F.fomentarius* и *F.pinicola* образование конидий происходит в результате появления на гаплоидном мицелии коротких, отделяющихся перегородкой, боковых ответвлений (рис.3).

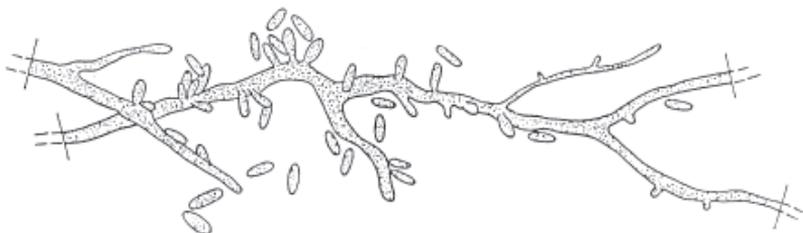
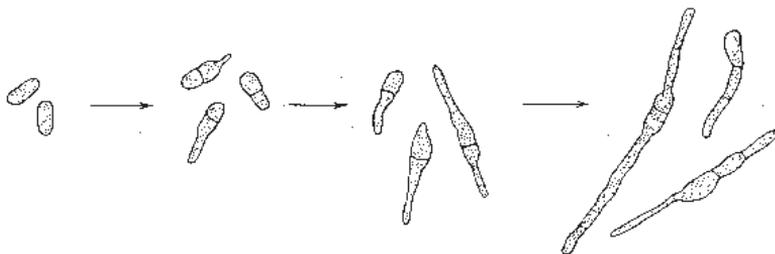


Рис.3. Образование конидий *Fomitopsis pinicola* на среде с экстрактом коры сосны (x400).

По способу образования эти структуры схожи с голотипическими бластоконидиями — отшнуровывающиеся выросты материнской клетки. Бластоконидии обоих видов цилиндрические, с гладкими клеточными стенками и гомогенной цитоплазмой. Размеры клеток варьируют незначительно (*F.fomentarius* -6-7,1x2,5-3,5 мкм, *F.pinicola* -6-7,5x1,1-2,6 мкм). Конидии прорастают без периода покоя, формируя две, реже одну, апикальные ростовые трубки. Перед прорастанием клетки увеличиваются в объеме и образуют центральную поперечную перегородку, разделяющую конидию на две части (рис.4).

А.



Б.

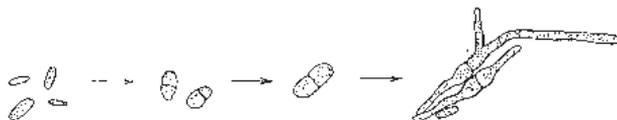


Рис.4. Прорастание конидий *F.fomentarius* (А) и *F.pinicola* (Б) на среде с экстрактом коры сосны (x400).

Особенностью этих двух видов является то, что у них бластокоидии образуются только при воздействии на первичный гаплоидный мицелий экстрактов коры. Наиболее интенсивное образование цилиндрических конидий у *F. pinicola* наблюдается при добавлении в среду экстракта сосны (рис.3). Под воздействием экстрактов коры березы образуются конидии другой морфологии: каплеобразной формы, образующие своеобразные «грозди» на концах гиф. *F. fomentarius* образует конидии лишь при внесении в среду экстрактов сосны, а экстракты коры березы не инициируют формирование бластокоидий.

Таким образом, конидиальная стадия для *F. pinicola* и *F. fomentarius*, вероятно, не является обязательной, т.к. ее появление было зафиксировано только на средах с добавлением экстрактов коры деревьев.

Выводы

Образование конидий у видов рода *Trametes* происходит по типу артроконидий и, видимо, является облигатной стадией их жизненных циклов. У *F. pinicola* и *F. fomentarius* образование бластокоидий инициируется экстрактами коры сосны и березы, и для данных видов можно предполагать факультативный характер конидиальной стадии.

Образование конидий можно рассматривать как дополнительный вариант развития грибов, способствующий повышению эффективности их размножения и расселения.

РЕДКИЕ ВИДЫ СКАЛЬНОЙ БРИОФЛОРЫ СРЕДНЕГО УРАЛА

И.Л.Гольдберг*, А.Я.Березина**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,

**Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Флора листостебельных мхов Среднего Урала на настоящий момент изучена достаточно полно, однако данные о распространении и встречаемости видов не проанализированы, не выделены редкие виды. В региональной Красной книге отсутствует раздел «Мохообразные».

Местом обитания многих редких и интересных растений, в том числе эндемиков и реликтов, служат скальные обнажения (Горчаковский, 1969), поэтому они особенно интересны с точки зрения бриолога.

На Среднем Урале широко распространены выходы горных пород, разнообразных по минералогическому составу: кислых (гранитов и гранитоидов), основных (диабаз, габбро), ультраосновных (дунитов, пироксенитов, серпентинитов) — магматических и метаморфических, а также осадочных карбонатных (известняков).

Анализ литературных и гербарных (гербарии ИЭРиЖ и БИН) данных, а также собственных сборов позволил выявить на Среднем Урале 98 облигатных скальных видов мхов. Из них 77 видов

(79%) могут быть отнесены к редким, имеющим единичные (31 вид, или 41%) или немногочисленные местонахождения.

11 наиболее богатых редкими скальными видами семейств представлены в таблице, остальные 13 включают по 1-2 вида.

Таблица. Состав семейств, ведущих по числу редких скальных видов

Семейства	Число видов	Представители
Pottiaceae	10	Didymodon tophaceus, D.fallax, D.fallax var. reflexus, Gymnostomum aeruginosum, Oxystegus tenuirostris, Tortella fragilis, Tortula mucronifolia, T.muralis, T.norvegica, T.obtusifolia
Grimmiaceae	7	Grimmia affinis, G.muehlenbeckii, G.montana, G.ovalis, Racomitrium canescens, R.microcarpon, Schistidium strictum
Bryaceae	7	Bryum algovicum, B.elegans, B.intermedium, B.pallescens, B.subelegans, Pohlia elongata, P.longicollis
Dicranaceae	7	Cnestrum schistii, Cynodontium asperifolium, C.fallax, C.tenellum, Dichodontium pellucidum, Dicranodontium denudatum, Rhabdoweisia crispata
Amblystegiaceae	5	Campylium calcareum, C.halleri, Hygrohypnum luridum, H.ochraceum, Platydictya jungermannioides
Orthotrichaceae	4	Amphidium lapponicum, Orthotrichum alpestre, O.cupulatum, Ulota curvifolia
Hypnaceae	4	Homomallium incurvatum, Hypnum recurvatum, H.revolutum, Orthothecium intricatum
Bartramiaceae	3	Bartramia ithyphylla, Bartramia pomiformis, Plagiopus oederiana
Brachytheciaceae	3	Brachythecium erythrorrhizon, B.glaciale, B.plumosum
Ditrichaceae	3	Ditrichum cylindricum, D.flexicaule, Saclania glaucescens
Mniaceae	3	Cyrtomnium hymenophylloides, Mnium ambiguum, Plagiomnium confertidens

Анализ распространения редких скальных видов в Евразии (рис. 1) показывает, что большая их часть относится к горному (25 видов) и арктогорному (20 видов) элементам. Гипоарктогорный элемент насчитывает 11 видов, неморальный — 8, бореальный — 4, степной — 1. Для 8 видов не удалось установить принадлежности к тому или иному географическому элементу.

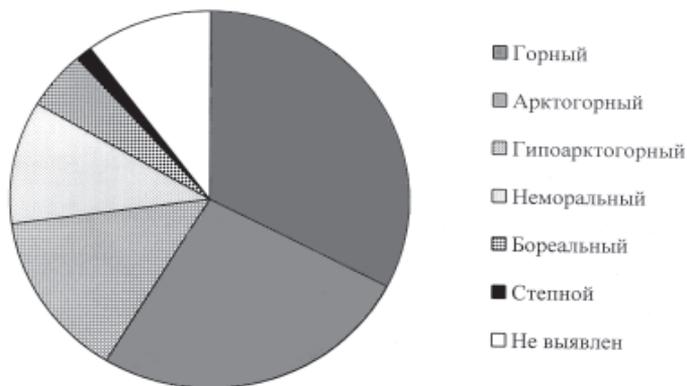


Рис. 1. Соотношение географических элементов.

Таким образом, редкие скальные виды Среднего Урала связаны своим распространением и, возможно, происхождением в основном с горными и арктическими районами Евразии.

Участие неморальных видов, вероятно, обусловлено тем, что многие из них продвигаются по скальным обнажениям в северные районы за пределы своего основного ареала. Возможно, этим объясняется и наличие степного элемента.

Большая часть редких мхов произрастает только на известняках (*Anomodon attenuatus*, *Campylium halleri*, *C. calcareum*, *Didymodon fallax* var. *reflexus*, *Hypnum revolutum*, *Myurella sibirica*, *Tortula norvegica* и др.). Некоторые виды были найдены исключительно на выходах кислых (*Amphidium lapponicum*, *Cynodontium fallax*, *Grimmia affinis*, *Ulota curvifolia*) или основных (*Andreaea rupestris*, *Brachythecium erythrorrhizon*, *Polytrichastrum alpinum*, *Pseudoleskeella papillosa*) пород.

Редкая встречаемость многих скальных видов мхов может быть обусловлена несколькими причинами:

1) некоторые виды (*Fabronia ciliaris*, *Tortula obtusifolia*, *Anomodon attenuatus*, *Plagiomnium confertidens* и др.) находятся на Среднем Урале близ границ своих ареалов;

2) ряд редких на Среднем Урале видов имеет частую встречаемость на Северном, Приполярном и Полярном Урале, а также на вершинах Южного Урала (*Andreaea rupestris*, *Ditrichum flexicaule*, *Polytrichastrum alpinum*, *Racomitrium canescens*) — это «сниженные альпийцы», распространенные преимущественно в высокогорных и отчасти арктических районах Евразии (рис. 2);

3) возможно, многие местообитания видов (*Seligeria donniana*, *S. diversifolia*, *Funaria pulchella*) остаются не выявленными из-за

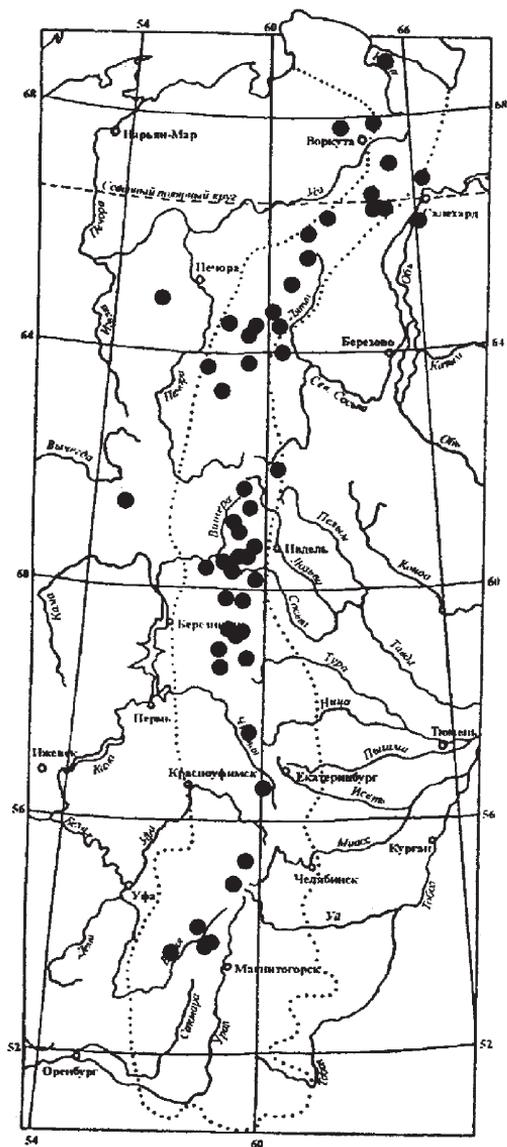


Рис. 2. Распространение *Polytrichstrum alpinum* на Урале.

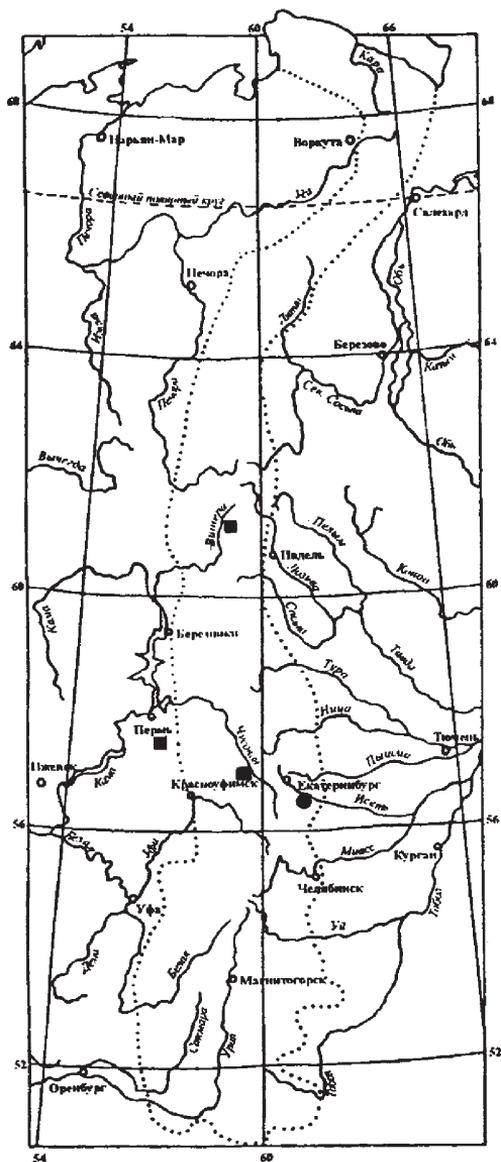


Рис. 3. Распространение *Funaria pulchella*(●) и *Seligeria donniana*(■) на Урале.

мелких размеров мохообразных и трудности их различения в полевых условиях (рис. 3);

4) в настоящее время большое значение приобрели антропогенные факторы, приводящие к сокращению численности и полному исчезновению наиболее уязвимых растений.

Имеющиеся на сегодняшний день сведения позволяют отнести редкие виды скальных мхов к категориям III или IV, принятым для Красных книг Комиссией по редким и исчезающим животным, растениям и грибам при Минприроды Российской Федерации.

Разрабатывая научные основы охраны мохообразных, следует учитывать, что практическую ее организацию можно осуществить только путем заповедания районов обитания целого ряда редких видов, мест их концентрации, какими на территории Свердловской области являются обнажения коренных пород. Практически все обследованные нами скалистые обнажения уже объявлены памятниками природы областного или районного значения, что означает запрет на их хозяйственное использование при наличии свободного доступа к ним населения (Прокаев, 1963).

Литература

- Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск, 1969. 258 с. (Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР; Вып. 66).
- Прокаев В.И. Физико-географическая характеристика юго-западной части Среднего Урала и некоторые вопросы охраны природы этой территории. Свердловск, 1963. 188 с. (Тр. Комис. по охране природы; Вып. 2).

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА ХВОЙНЫХ ПОРОД В УСЛОВИЯХ ЗАПАДНОСИБИРСКОЙ СУБАРКТИКИ

В.М.Горячев, Ю.В.Карасева

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г.Екатеринбург*

Известно, что климатические факторы оказывают большое влияние на продуктивность, состав и структуру растительных сообществ. Особенно четко это прослеживается в экстремальных условиях, таких как верхняя граница леса, северный предел распространения древесной растительности. В таких условиях формирующиеся годичные слои прироста у древесных пород обладают повышенной реакцией на воздействия средо- и климатообразующих факторов, поскольку их лимитирующая роль здесь особенно выражена. Получаемые из этих районов древесно-кольцевые хронологии, как

правило, имеют высокую чувствительность и синхронность. Это позволяет производить реконструкцию не только собственно радиального прироста, но и внешних факторов, которые оказывают наибольшее влияние на его погодичное и многолетнее изменение (Шиятов, 1986). В ряде работ показано, что в субарктических районах синхронность радиального прироста некоторых видов хвойных пород прослеживается на расстоянии до 200-300 км (Феклистов и др., 1997, Мазепа, 1998). Следует заметить, что в настоящее время сеть дендрохронологических точек в субарктических районах Евразии нерегулярна, в частности, недостаточно исследована территория, расположенная между бассейнами рек Оби и Енисея.

В связи с выше сказанным целью исследования являлось построение древесно-кольцевых хронологий и выявление климатически обусловленных колебаний радиального прироста ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour.) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), произрастающих в долине нижнего течения реки Надым.

Образцы древесины для построения древесно-кольцевых хронологий брались с наиболее старых деревьев на трех лесных участках плакорных местообитаний и с отдельно стоящих деревьев в пойме р.Надым. Анализ полученных древесно-кольцевых хронологий проведен с помощью стандартного пакета программ для обработки дендрохронологических рядов (Holmes et al., 1986; Rimer, 1991). Для дендроклиматического анализа использованы данные средних месячных температур воздуха и осадков метеорологической станции Салехард за период с 1884 по 1996 гг.

Рассмотрение кривых, отражающих динамику радиального прироста изученных видов хвойных, показало, что максимальная ширина годичных колец в рядах прироста у отдельных деревьев может наступать как в периоды 30-40, 50-80, так и 90-160 лет. Наблюдаемые несинхронные периоды резкого повышения радиального прироста у деревьев, вероятно, обусловлены изменением фитоценологических условий. Следует подчеркнуть, что отмечаемые различия в динамике индексов прироста чаще наблюдались в периоды, когда их амплитуда была близка к средней динамической норме. Это позволяет утверждать, что локальные условия произрастания деревьев, независимо от типа условий местообитания и климатического фона, в отдельные периоды являлись определяющими в изменении величины радиального прироста древесины.

Оценка статистических характеристик обобщенных древесно-кольцевых хронологий изученных видов хвойных деревьев показала, что наиболее высокая синхронность (86-89%) и наибольшая корреляция (0,78-0,90) отмечаются между рядами прироста ели в разных типах местообитаний; несколько меньшее сходство наблюдается между рядами прироста ели и лиственницы, где синхронность составила 80-82%, а корреляция — 0,56-0,69. Между рядами прироста деревьев кедра отмечается средняя синхронность (73%) при значении корреляции 0,66. Самая низкая синхронность и даже ее отсутствие отмечается между рядами прироста кедра и ели, кедра и лиственницы. По

показателю чувствительности наибольшими значениями характеризуются ряды прироста лиственницы (0,30-0,33), а наименьшими — кедра (0,19-0,20). Чувствительность в рядах прироста ели составляет 0,20-0,22. Различия этих показателей между древесно-кольцевыми хронологиями изученных видов хвойных деревьев в разных условиях местообитания оказались менее существенными.

Для выявления особенностей многолетнего снижения и повышения величины радиального прироста был проведен спектральный анализ обобщенных рядов индексов прироста. Анализ частотных спектров показал, что в них выделяется до 8 значимых циклов длительностью от 2 до 20 лет. При этом общими являются 2, 3, 20-летние и реже циклы с периодом 4-8, 10 и 17-лет. Наиболее весомый вклад в многолетнее изменение прироста изученных видов хвойных имеют циклы с периодом 17 и 20 лет. Следует отметить, что для рядов индексов прироста ели и лиственницы характерен 20-летний цикл, а для рядов прироста кедра — 17-летний. Сходство в 2-4-летнем колебании индексов прироста обусловлено в большей степени климатическими условиями, определяющими характер изменения погоды в конкретные годы и вегетационные периоды.

Графическое сопоставление индексов прироста изученных видов хвойных и средней месячной температуры воздуха июля показало, что у ели и лиственницы повышение и снижение индексов прироста (рисунок — кривые 2 и 3) чаще совпадает с соответствующими колебаниями температуры (кривая 1) в отличие от кедра (кривая 4).

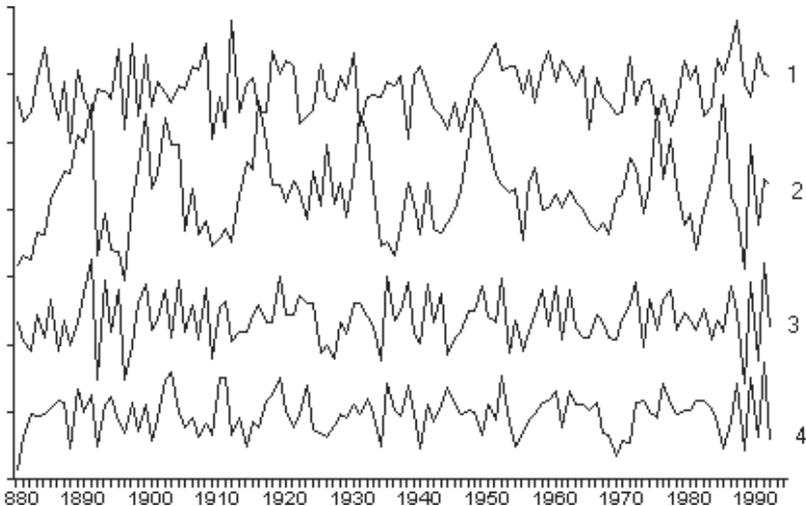


Рисунок. Динамика средней суточной температуры июля (1) и индексов прироста обобщенных древесно-кольцевых хронологий лиственницы (2), ели (3) и кедра (4).

Одновременное снижение значений индексов прироста у этих видов хвойных, совпадающее с низкими значениями температуры воздуха июля, наблюдалось в 1899, 1903, 1914, 1941, 1968 и 1992 гг., а повышение — в 1913, 1915, 1918, 1948, 1967 и 1969 годах. Корреляционным анализом установлено, что у лиственницы положительная наибольшая и достоверная статистическая связь отмечается со средними месячными температурами мая и июня (0,26 и 0,22). Для рядов индексов прироста ели отмечается отрицательная корреляция со средней месячной температурой июля (-0,36) и сентября (-0,2), а для рядов прироста кедра — с температурами апреля (-0,22), августа (-0,23) и положительная — с температурой октября (0,27). Различия в величине связи у изученных видов хвойных деревьев, несомненно, определяются спецификой реакции радиального прироста на действие внешних факторов, трансформированных локальными условиями и видовыми особенностями роста. Следует отметить, что более тесная связь индексов прироста изученных видов хвойных деревьев со средней месячной температурой воздуха отмечается в повышено увлажненных местообитаниях (пойма и 1-я надпойменная терраса).

В результате проведенных исследований построено 8 обобщенных древесно-кольцевых хронологий (3 по ели, 3 по лиственнице и 2 по кедру) длительностью от 130 до 290 лет, характеризующих динамику радиального прироста изученных видов хвойных в пойменных и плакорных местообитаниях. Установлено, что специфика динамики радиального прироста изученных видов хвойных деревьев проявляется как через особенности изменения многолетнего хода прироста, оцененные по показателям чувствительности и синхронности, так и через различия величины связи прироста с термическими условиями весенне-летних и летне-осенних месяцев. Выявлено, что в пределах одних условий местообитания различия в динамике радиального прироста более выражены между разными видами хвойных деревьев. Различия в динамике радиального прироста деревьев одного вида, произрастающих в разных условиях местообитания, менее значительны.

Литература

- Мазепа В.С. Пространственно-временная изменчивость радиального прироста хвойных видов деревьев в субарктических районах Евразии. Автореферат дис... доктора биол. наук. Екатеринбург, 1998. 38 с.
- Феклистов П.А., Евдокимов В.Н., Барзут В.М. Биологические и экологические особенности роста сосны в северной подзоне европейской тайги. Архангельск: ИПЦ АГТУ, 1997. 140 с.
- Шиятов С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 136 с.
- Holmes R.L., Adams R.K., Fritts H.C. Tree-ring chronologies of western North America: California, eastern Oregon and northern Great Basin, with procedures used in the chronology development work, including users manuals for computer programs COFECHA and ARSTAN. Chronology Series VI. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson. 1986.
- Rimer T.T. User's Guide for Personal Computer. Gottingen: Univ.Press, 1991. 35 p.

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ ПЕРИФИТОНА — ИНДИКАТОРЫ ЗАГРЯЗНЕНИЯ РЕК ПЫШМЫ И МУРЗИНКИ

М.Н.Губанова

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Проблема охраны воды от загрязнения на современном этапе жизни общества имеет глобальный характер. Приоритетным в гидробиологических исследованиях рек стало изучение функционирования водных экосистем. Основным компонентом фитоценозов рек является группа диатомовых водорослей, успешно используемая в целях мониторинга водных экосистем.

В целях оценки экологического состояния рек Пышмы и Мурзинки в 1999 году начаты исследования по изучению водорослевого перифитона. В задачу настоящего исследования входило: изучить видовой состав диатомовых водорослей, дать их эколого-географическую характеристику и оценить сапробиологическое состояние рек. Комплексный экологический мониторинг показал надежность применения метода биоиндикации, с помощью которого выявляются изменения, не улавливаемые обычными физико-химическими методами. Характерную реакцию на воздействие антропогенных факторов дают водоросли — один из самых удобных объектов биоиндикации (Ивашов, 1998).

Изучению водорослевого перифитона на Урале начали уделять внимание лишь с 70-х годов. В связи с интенсивным промышленным освоением Крайнего Севера, основные исследования проведены на реках и озерах Полярного и Приполярного Урала (Ярушина, 1983; Добринская и др., 1985; Шубина, 1986; Стенина, 1995, 1996, 1997).

За период исследования было выявлено 60 видов, разновидностей и форм диатомовых водорослей, относящихся к 18 родам и 6 семействам. Из общего числа обнаруженных видов, разновидностей и форм подавляющее большинство диатомей относится к классу *Pennatophyceae* (16 родов, 41 вид и 17 разновидностей и форм), наиболее богато представлены роды: *Achnantes* — 10 видов, разновидностей и форм, *Navicula* — 10, *Gomphonema* — 7, *Nitzshia* — 6, *Synedra* — 5, остальные 11 родов представлены единичными видами. Класс *CentropHYceae* представлен одним семейством и только 2 видами: *Melosira varians* и *Cyclotella meneghiniana*. Это объясняется тем, что исследованный материал ограничен пробами бентоса и обрастаний, поэтому присутствие планктонных видов случайно. Общее количество видов в реках сравнительно близко. Основные различия проявляются на уровне подпорядков *Raphidioneae*, *Monoraphineae* и *Diraphineae*. В подпорядке *Monoraphineae* по числу видов преобладает род *Achnantes*, насчитывающий 10 видов, разновидностей и форм. Наиболее разнообразен по составу подпорядок *Diraphineae*, содержащий 15 видов, разновидностей и форм. Он включает 6 родов семейства *Naviculaceae*, как типично донных (*Navicula*, *Pinularia*, *Gyrosigma*, *Amphora*), так и при-сущих обрастаниям (*Cymbella* и *Gomphonema*). Число общих видов

на обеих реках составляет 22 вида с учетом разновидностей и форм; доминирующими на обеих реках являются *Melosira varians*, *Synedra ulna*, *Cocconeis placentula*, *Navicula radiosa*, *Navicula mutica*, *Cymbella ventricosa*, *Gomphonema parvulum* и *Nitzschia amphibia*.

В географическом отношении перифитон представлен в основном широко распространенными видами-космополитами (71% от общего числа видов), значительную часть составили обитатели умеренных широт — бореальные виды — (21%) и небольшую группу — северо-альпийские виды (8%). Анализ видового состава показал, что наибольшим разнообразием отличаются донные виды, на которые приходится 59% общего числа видов. Представители обрастающий составили 37%. Количество истинно планктонных видов и эпифитов не превышало 2%.

Большинство видов, выявленных в процессе настоящих исследований, являются олигогалобами — 98%. Из них 77% составляют индифференты — диатомовые водоросли пресных водоемов, не реагирующие на изменение содержания солей в воде, и 19% — галофилы, которые реагируют на незначительное повышение солей. Еще меньше (2%) количество галофобов — обитателей пресных вод, в которых не содержится солей. Мезогалобные виды, которые населяют солоноватые водоемы, также составляют 2%. Встречаемость этих видов может быть случайной.

Анализ видового состава изученных рек на сапробность показал, что среди найденных форм выявлено 60% видов индикаторов. Основу видового состава составили виды умеренного органического загрязнения. В реке Мурзинке бета-мезосапробы составили 53%, и альфа-мезосапробы — 17%. Загрязнение р.Пышмы хозяйственными стоками обусловило развитие водорослей альфа-мезосапробов до 32% и появление аномальных форм среди видов доминантов. Сапробиологический анализ позволяет охарактеризовать реку Мурзинку как умеренно-загрязненную органическими веществами, а Пышму — как реку с повышенным загрязнением органическими веществами и тяжелыми металлами.

ПАТОЛОГИЧЕСКИЕ СТРУКТУРЫ В ДРЕВЕСИНЕ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ (*LARIX SIBIRICA* LDB.) И ЕЛИ СИБИРСКОЙ (*PICEA OBOVATA* LDB.) ИЗ РАЗЛИЧНЫХ МЕСТОБИТАНИЙ НА ПОЛЯРНОМ УРАЛЕ И ПРИОБСКОМ СЕВЕРЕ

М.А.Гурская

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г.Екатеринбург*

Климатические факторы определяют физическое состояние среды, которая влияет на протекание процессов жизнедеятельности всех организмов. Такие экстремальные погодные явления в течение веге-

тационного сезона, как поздние весенние и ранние осенние заморозки, резкие перепады температур и низкие температуры оказывают большое влияние на функционирование экосистем, особенно в условиях Крайнего Севера. Климатический сигнал, который содержится в древесно-кольцевых хронологиях, позволяет использовать годичные кольца для реконструкции, оценки современного состояния и прогноза климатических условий среды (Ваганов и др., 1996).

В данной работе исследуется нарушение процессов дифференцирования и созревания элементов ксилемы хвойных, произрастающих в разных орографических условиях, под воздействием экстремальных климатических явлений. Задачами этой работы было сравнить частоту образования патологических структур в древесине двух видов хвойных, лиственницы сибирской и ели сибирской, произрастающих на северном пределе своего распространения, провести сравнение частоты образования и типов патологий из разных местообитаний, выделенных по типу местности, выявить годы, в которые образуется наибольшее количество патологических структур.

В работе представлены образцы деревьев *Larix sibirica* и *Picea obovata*, взятые на трех пробных площадях (ПП). Эти ПП представляют собой 2 района: горный, находящийся на восточном макросклоне Полярного Урала и равнинный, расположенный на Приобском Севере. Образцы из горного района собраны на двух ПП. ПП1 находится на юго-западном склоне г.Сланцевая, на верхней границе леса, на высоте 300 м н.у.м. ПП2 находится у подножья г.Сланцевая, днище долины реки Собь, на высоте 100 м н.у.м. Равнинный район представлен одной пробной площадью и представляет собой плакор на высоте 60 м н.у.м. Все выбранные ПП представляли собой участки елово-лиственничного редколесья (сомкнутость около 0.1), площадью 1-2 га. Редколесья выбраны потому, что в густом древостое образуется свой микроклимат, который сложно интерпретировать на основе данных ближайшей метеостанции. По режиму увлажнения ПП относились к свежим местообитаниям. Высота травяно-кустарничкового яруса была не выше 50 см.

На выбранных ПП были собраны образцы 40-50 модельных деревьев каждого вида на высоте 0,2 и 1 м. Число колец в собранных образцах колебалось от 10 до 150. Всего просмотрено 10700 шт. колец у *Larix sibirica* и 11300 шт. колец у *Picea obovata*. Для каждого вида на одной ПП приходилось не менее 3000 колец. Собранные образцы были перекрестно датированы между собой для определения календарного года образования той или иной патологической структуры.

В древесине изучаемых объектов было выявлено несколько типов патологических структур. В последующий анализ были выбраны те структуры, для которых из литературы известно, что они формируются под влиянием экстремальных климатических событий, обусловленных температурой. Это морозобойные кольца (Glerum, Farrar, 1966), светлые кольца (Filion et al., 1986) и изменения плотности ксилемы (Fritts, 1976).

Анализ образцов показал, что в древесине *Larix sibirica* и *Picea obovata* образуются все 3 типа выбранных патологических структур. У лиственницы их количество колеблется от 2 до 3% от общего числа просмотренных колец. У ели содержание патологий несколько выше, оно колеблется от 2.5 до 6%. Преобладание патологий у *Picea obovata* в некоторых местообитаниях обусловлено увеличением числа морозобойных колец по сравнению с *Larix sibirica*.

Из двух рассматриваемых высот дерева, 20 см и 1 м, морозобойные кольца выявлены только на высоте 20 см, что указывает на наличие заморозков на почве, тогда как в воздухе на высоте 1 м температура не была критической.

В горном районе на верхней границе леса морозобойные кольца практически отсутствуют (менее 0.1%). Их отсутствие по сравнению с днищем долины и плакором на равнине может быть объяснено инверсией температуры и небольшими суточными амплитудами температуры на вершинах гор и на верхних частях склонов по сравнению с равниной и в горной долиной.

Несмотря на то, что вегетационный сезон у ели несколько короче, чем у лиственницы, или равен ему, общее число морозобойных колец в древесине ели в морозобойных местообитаниях оказалось значительно выше и составило около 4%, а в ксилеме *Larix sibirica* около 1%. С возрастом у многих видов древесных растений количество морозобойных колец убывает, что и наблюдается у изучаемых видов, причем у *Larix sibirica* значительно быстрее, чем у *Picea obovata*.

Высокая восприимчивость растущих элементов ксилемы хвойных к заморозкам в течение сезона роста зависит от толщины коры. Комплекс луба и корки выступает в качестве теплоизолирующего слоя, уменьшающего колебания температуры в формирующемся подкоровом кольце. Толщина коры в 2 мм является предельной для образования морозобойных колец у обоих видов. У ели толщина коры увеличивается медленнее, чем у лиственницы, что обусловило большее число морозобойных колец в ксилеме ствола. Толщина коры может служить объяснением преобладания морозобойных колец у ели, хотя она описывает только обратную пропорциональную линейную связь образования морозобойных колец.

Большое влияние на формирование морозобойных колец на значительном удалении от сердцевинных колец играет сила и длительность заморозка, зависящая от температуры вторгнувшейся воздушной массы и от микроклиматических условий, обусловленных орографическими, эдафическими факторами среды, а также высота и сомкнутость травяно-кустарничкового яруса, физиологическое состояние дерева, фитоценотические отношения, формирующиеся в сообществе и т.д.

Распределение морозобойных колец в течение текущего столетия в образцах ели и лиственницы позволяет выделить годы, в которые морозобойные кольца образуются синхронно у обоих видов. В ранней древесине морозобойные кольца образовались в 1910, 1913, 1945, 1953, 1977, 1992, 1993, 1994 годах, в поздней древесине эти структуры образовались в 1918, 1958, 1969, 1997 годах. В годы синхронного повреждения заморозками ксилемы у лиственницы процент поврежденных

годовых колец ниже, чем у ели в любом местообитании. В эти годы наблюдались особо интенсивные заморозки, которые вызвали образование морозобойных колец в древесине обоих видов. Температура в эти годы опускалась от +4.5°C до -1.1°C, амплитуда между минимальной и максимальной температурой составила в среднем $12.1 \pm 1.3^\circ\text{C}$. Можно выделить годы, в которые высок процент повреждений у *Picea obovata*, но они полностью отсутствуют у *Larix sibirica*. Такими годами во второй половине 20 века являются 1985 и 1987. Возможно, в эти годы заморозки были недостаточно долгими или сильными (минимальная температура и амплитуда температуры составили соответственно 5.0°C и 14.1°C; -1.1°C и 14.4°C), либо повреждения образовались на фоне действия другого фактора, например, почвенной влажности, т.к. ель является более мезофитной породой, чем лиственница.

Ель является более удобным объектом для дендроклиматических исследований, основанных на анализе частоты образования морозобойных колец, несмотря на более короткий вегетационный сезон, благодаря большему периоду сензитивности ксилемы к заморозку, по сравнению с лиственницей.

Распределение морозобойных колец на протяжении последних 100 лет на двух ПП участках, подверженных заморозкам (горная долина и плакор) показывает, что, несмотря на относительно близкое расположение этих ПП, горный рельеф оказывает определенное влияние на распределение заморозков. Горные долины обладают своим микроклиматом, своей особой динамикой и амплитудой температуры, отличными от расположенных рядом равнинного и горного участков, что обусловлено орографическими инверсиями температуры.

Светлые кольца и флуктуации плотности образуются в древесине хвойных в любом возрасте и в любом местообитании. На верхней границе леса они составляют большую часть патологий, что обусловлено меньшим количеством морозобойных колец по сравнению с долинным и равнинным местообитаниями.

В древесине ели значительно чаще образуются светлые кольца, характеризующиеся отсутствием клеток поздней древесины, в то время как в древесине лиственницы формируются клетки поздней древесины, обладающие тонкими стенками.

Светлые кольца и флуктуации плотности образуются синхронно в одни и те же годы у обоих видов во всех рассматриваемых местообитаниях. Эти структуры выявлены более чем в 20% случаев в 1917, 1918, 1925, 1958, 1966, 1968, 1969, 1970, 1978, 1987, 1992, 1996 годах. Это указывает на то, что образование светлых колец происходит под воздействием общего фактора, действующего на большой территории, а именно — длительного понижения температуры воздуха на протяжении всего вегетационного сезона на большой территории. Флуктуации плотности формируются под воздействием более кратковременных понижений температуры в течение вегетационного сезона. В некоторых случаях их образование совпадает с образованием светлых колец. Это говорит о том, что в эти годы наблюдалось чередование холодной и теплой погоды в течение лета на большой территории.

Таким образом, патологические структуры, формирующиеся у обоих изучаемых видов, являются хорошими маркерами экстремальных климатических явлений, так как обладают высокой синхронностью образования. Морозобойные кольца, представляющие собой прямой ответ на заморозки, позволяют реконструировать температурные особенности разных местообитаний в течение вегетационного периода. Светлые кольца и флуктуации плотности, являясь косвенным ответом на ухудшение условий среды, позволяют реконструировать температурные особенности вегетационного сезона на больших территориях.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 97-05-64400.

Литература

- Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 246 с.
- Glerum C., Farrar J.L. Frost ring formation in the stem of some coniferous species // Canad. J. Bot. 1966. V.44, №7. P.879-886.
- Filion L., Payette S., Gautier L., Boutin Y. Light rings in subarctic conifers as a dendrochronological tool // Quaternary Research. 1986. V.26. P.230-279.
- Fritts H.C. Tree ring and climate. London: Academic Press inc., 1976. 568 p.

АДАПТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ХИЩНЫХ ЖУЖЕЛИЦ, ОБИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ МУРАВЬИНЫХ ПОСЕЛЕНИЙ

Е.А.Дорошева

Новосибирский госуниверситет

Контакты с рыжими лесными муравьями в местах их массовых скоплений, таких, как пригнездовые участки и фуражировочные дороги, опасны для хищных жужелиц, связанных с муравьями топической и, возможно, трофической конкуренцией. Однако о взаимодействии этих насекомых на индивидуальном уровне почти ничего не известно. Цель настоящей работы — выяснить, какими способами жужелицы, встречающиеся на кормовых участках муравьев, избегают нежелательных столкновений с конкурентами.

С помощью ловушек Барбера на территории колонии *Formica polyctena* Forst., расположенной в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка, исследовано пространственное распределение трех массовых видов: *Carabus regalis* F.-W., *Pterostichus magus* Mnnh, *Pterostichus oblongopunctatus* F. Их численность максимальна на

периферии колонии (соответственно 1,5 экз/10 л.-с., 27 экз/10л.-с. и 11 экз/10л.-с.), тогда как вблизи муравейников встречена только единственная особь *C.regalis*. При этом представители всех трех видов встречены и на незначительном удалении от муравьиных дорог (соответственно 1 экз/10 л.-с., 3,4 экз/10л.-с. и 1,8 экз/10л.-с.), что делает их конфликты с муравьями весьма вероятными.

Способность жужелиц четырех видов (31 особь *Carabus regalis*, 20 *Pterostichus niger* Schall, 52 *Pterostichus magus*, 42 *Pterostichus oblongopunctatus*) избегать встреч с муравьями исследовалась в лабораторных опытах с помощью Y-образных лабиринтов, где в одном из отсеков находился муравей. Если жужелица приближалась к муравью, тот нападал на нее, как и в природной ситуации. После 1-3 столкновений часть жуков изменяла свое поведение так, чтобы избежать контактов с муравьем. Для этого они прибегали к следующим поведенческим стратегиям: 1) попытка обойти муравья; 2) поворот после соприкосновения с муравьем; 3) поворот на расстоянии от муравья не менее 1 см; 4) избегание отсека с муравьем; 5) остановка, не доходя до муравья.

Распределение стратегий среди разных видов жужелиц оказалось в значительной степени видоспецифичным. При этом по мере приобретения опыта жуки переходили от стратегий 1 и 2 к более эффективным (3, 4). Доля особей, обучившихся успешно действовать в лабиринте, была максимальной среди видов, по размерам близких к муравьям (*Pterostichus magus* и *Pterostichus oblongopunctatus*), и снижалась у более крупных (*Carabus regalis*, *Pterostichus niger*).

Для исследования поведения жужелиц на участках с высокой динамической плотностью муравьев жуков выпускали вблизи муравьиной дороги и наносили на картосхему участка траектории их передвижения. Контролем служили участки вне колонии. Траектории сравнивали с помощью коэффициента извилистости (КИ), определяемого как отношение отдаления (расстояния от начальной до конечной точки траектории) к общей длине пробега. Обработано 380 траекторий 38 жуков. Скорость движения и время остановок измеряли при движении вблизи муравьиных дорог и на лабораторных аренах (всего 150 опытов).

В наименьшей степени траектории при приближении к муравьиной дороге изменялись у *C.regalis*. Они не уклонялись от отдельных муравьев, а резко ускоряли движение и почти переставали останавливаться. Существеннее, чем у *C.regalis*, менялся КИ у *P.magus* и *P.oblongopunctatus*, старающихся избегать столкновений с муравьями. При этом *P.oblongopunctatus* ускоряли движение и огибали муравьев, в то время как *P.magus*, напротив, неподвижно замирали и пережидали, пока муравей пробежит мимо, что отразилось в увеличении времени, затраченного на остановки.

Работа поддержана грантами РФФИ (99-04-49713) и «Университеты России» (991-049).

РОЛЬ ПУРПУРНЫХ НЕСЕРНЫХ БАКТЕРИЙ В ПРИРОДНЫХ ПРОЦЕССАХ БИОДЕГРАДАЦИИ УГЛЕВОДОРОДОВ

С.В. Драчук, А.И. Маркина, Н.А. Помаз, Д.Г. Смирнова, Н.Н. Фирсов

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

Исследовали микрофлору почвенных проб, отобранных на территории г.Екатеринбурга и его окрестностей, с различной степенью загрязнения нефтепродуктами. Во всех исследованных пробах, наряду с нефтеокисляющими грибами и бактериями, обнаружены фотогетеротрофные несерные пурпурные бактерии, растущие анаэробно на свету, используя яблочную или масляную кислоты. В качестве контроля использовали почвенные образцы, свободные от нефтяного загрязнения, в которых пурпурные бактерии обнаружены не были (табл. 1).

Таблица 1. Численность нефтеокисляющих микроорганизмов и несерных пурпурных бактерий в почвенных пробах с различным содержанием углеводородов

№ пробы	содержание углеводородов(%)	нефтеокисляющие бактерии (млн.кл./ г сух. почвы)	нефтеокисляющие грибы (тысячи КОЕ/ г сух. почвы)	пурпурные бактерии (тыс. кл. / г почвы)	
				яблочная кислота	масляная кислота
1	1,20	10,6	2,47	130	51,5
2	7,25	9,5	6,19	2,1	2,2
3	2,69	8,8	4,84	25,5	0
4	1,64	39,5	47,62	105	6,1
5	2,83	0,12	16,76	1,3	2,2
6	3,02	32,9	61,92	31,1	13
7	11,65	990	12,6	220	0
8	0	20,1	3,6	0,4	0
9	0	3,6	3,4	0	0
10	0	65,2	43,5	0	0

Из загрязнённой нефтепродуктами почвы выделена чистая культура несерных пурпурных бактерий (штамм S1). На основании ряда признаков (морфологии клеток, спектра поглощения), установлена принадлежность бактерий штамма S1 к роду *Rhodospseudomonas*. Нефтепродукты (дизельное топливо, бензин, керосин) в отсутствие других источников углерода не поддерживали анаэробный рост на свету бактерий *Rhodospseudomonas sp.* S1. Добавление в среду с яблочной кислотой дизельного топлива (1 об.%) не препятствовало росту бактерий штамма S1, однако удельная скорость роста, в среднем, снижалась примерно на 30%.

Бактерии исследуемого штамма в качестве единственного источника углерода в анаэробных условиях на свету способны использовать насыщенные жирные кислоты (пропионовую, масляную). Рост на пропионате (табл. 2) стимулировался нитратом, который, вероятно, выступает в качестве акцептора электронов в отсутствие молекулярного кислорода (нитратное дыхание).

Таблица 2. Рост бактерий *Rhodospseudomonas* sp. S1 на жирных кислотах с различными источниками азота

Источники азота	Удельные скорости роста (час ⁻¹)	
	пропионовая к - та	масляная к - та
KNO ₃	0,030 ± 0,007	0,005 ± 0,002
NH ₄ Cl	0,013 ± 0,001	0,005 ± 0,002
без N	0,007 ± 0,001	0,003 ± 0,002

Рост бактерий штамма S1 наблюдали при добавлении в среду культуральной жидкости, на которой были выращены нефтеокисляющие грибы и актиномицеты. Таким образом, можно предположить, что фотогетеротрофные бактерии являются составной частью микробного нефтедеградирующего комплекса. При этом первичная деградация алканов нефти осуществляется аэробными микроорганизмами, а продукты неполного окисления углеводородов (жирные кислоты) ассимилируются в анаэробных условиях фотогетеротрофными пурпурными бактериями.

ДИАГНОСТИКА УРАЛЬСКИХ ВИДОВ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК ПО ПЕРВОМУ НИЖНЕМУ КОРЕННОМУ ЗУБУ

М.Е.Дружинин

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Введение

Млекопитающие различных систематических групп имеют в зубной системе ряд морфологических черт, отличающих их друг от друга (Смирнов и др., 1986). Но некоторые близкородственные виды имеют переходные формы, которые практически невозможно отнести к конкретному таксону, что заставляет многих исследователей пользоваться открытой номенклатурой. К таким видам относятся и лесные полевки.

Род *Clethrionomys* на Урале представлен тремя видами: красной (*Clethrionomys rutilus* Pall.), рыжей (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) и красно-серой полевкой (*Clethrionomys rufocanus* Sund.).

Эти виды широко распространены в пределах лесотаяжной зоны, а также проникают в степную и тундровую зоны. Многочисленные работы (Огнев, 1950; Воронцов, 1961 и др.) показали, что лесные полевки различаются по биотопической приуроченности и используют различные группы кормов, отдавая предпочтение то более разнообразным и высококалорийным (*Cl.rutilus*), то более однообразным, менее питательным, но зато весьма обильным кормам (*Cl. glareolus*, *Cl. rufocanus*).

Цель работы — сравнительно-морфологическое изучение зубной системы лесных полевок трех видов и возможность использования морфологических характеристик первого нижнего моляра для видовой идентификации лесных полевок.

Автор благодарен А.В.Бородину и Т.В.Струковой за помощь на всех этапах выполнения работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 99-05-65659.

Материал и методика

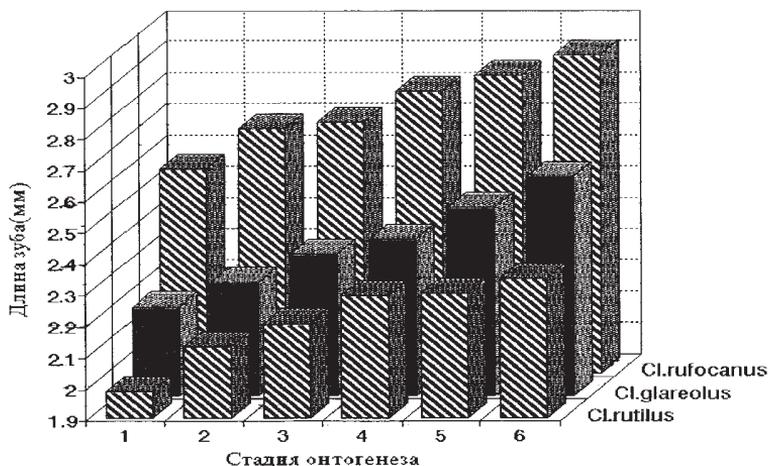
Для анализа особенностей зубной системы современных видов лесных полевок изучено 109 первых нижних коренных зубов (M_1), из которых 51 принадлежат *Clethrionomys rutilus* (Кондососьвинский заповедник), 31 — *Clethrionomys glareolus* (Оренбургская обл.) и 27 — *Clethrionomys rufocanus* (Приполярный Урал).

Промеры производились с помощью бинокля МБС-10 и окуляр-транспортира. Схема промеров представлена на рис. 1.



Рис. 1. Схема промеров: 1 — длина зуба, 2 — ширина зуба, 3—8 ширина слияний дентиновых полей, H_k — высота коронки.

А



Б

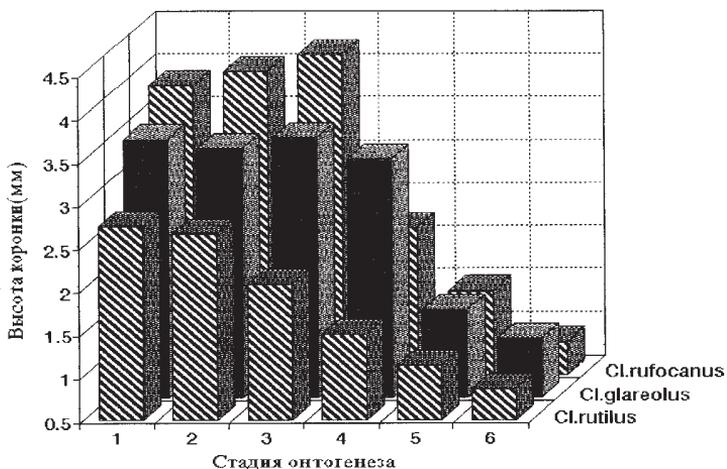


Рис. 2. Изменение размерных характеристик зубов в зависимости от стадии онтогенеза у лесных полевок: А — среднее значение длины зуба, Б — среднее значение высоты коронки.

Онтогенетические стадии зуба выделялись по степени сформированности корней зубов (Громов, Ербаева, 1995).

Результаты и обсуждение

Анализ морфологических характеристик зубов показал, что у всех трех видов с возрастом происходят аналогичные изменения: увеличение длины жевательной поверхности и уменьшение высоты коронки (рис. 2). Если зубы одного онтогенетического возраста хорошо отличаются по размерам, то без учета онтогенетической стадии зуба или возраста зверька имеются широкие области перекрытия.

Наиболее специфичны и хорошо определяемы зубы красно-серой полевки. Уже при использовании такого простого метрического признака как длина жевательной поверхности, этот вид резко отделяется от двух остальных (рис. 3). Видовое определение красной и рыжей полевок в отдельных случаях затруднено из-за наличия переходных форм. Использование таких признаков как длина жевательной поверхности, ширина зуба, высота коронки недостаточно для полной идентификации видов, т. к. имеются зоны перекрытия. Поэтому при видовой идентификации красной и рыжей полевок необходимо использовать комплекс различных признаков.

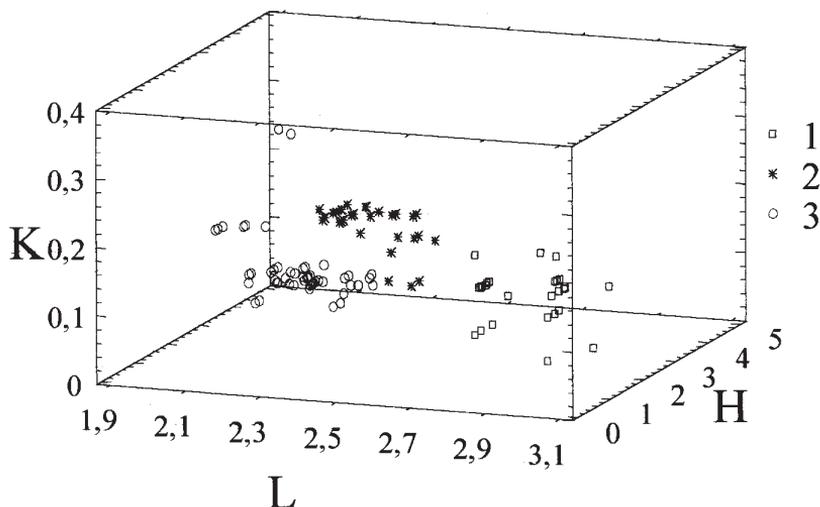


Рис. 3. Соотношение длины зуба (L , мм), высоты коронки (H , мм) и индекса отношения ширины дентинового слияния призм параконидного отдела к ширине жевательной поверхности (K) у современных полевок рода *Clethrionomys*: 1 — *Cl. rufocanus*; 2 — *Cl. glareolus*; 3 — *Cl. rutilus*.

Кроме размерных характеристик, для диагностики используются морфотипические характеристики рисунка жевательной поверхности зуба. Существенной характеристикой в данном случае является степень слияния дентиновых полей (Бородин, 1992, 1995). Один из качественных методов оценки этого показателя основан на регистрации слияния между соседними дентиновыми полями по принципу: да — нет. Мы попытались заменить такой качественный анализ на количественный. Из изученных параметров для дифференциации M_1 зубов исследуемых видов самой удачной оказалась следующая комбинация: длина зуба, высота коронки и индекс отношения ширины дентинового слияния призм параконидного отдела к ширине жевательной поверхности. Анализ по этим признакам впервые позволил разделить все три вида в трехмерном пространстве (рис.3).

Литература

- Бородин А.В. Возможности использования соотношения видов полевок рода *Clethrionomys Tilesius* (1850) при палеофаунистических исследованиях // История современной фауны Южного Урала. Свердловск, 1992. С.87-97.
- Бородин А.В. Полевки рода *Clethrionomys* из голоценовых отложений Лобвинской пещеры // Материалы по истории современной биоты Среднего Урала. Екатеринбург, 1995. С.103-119.
- Воронцов Н.Н. Экологические и некоторые морфологические особенности рыжих полевок европейского северо-востока // Труды Зоол. Ин-та АН СССР. 1961. Т.29. С.101-136.
- Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб, 1995. 522 с. (Определители по фауне России, издаваемые Зоол. институтом РАН; Вып.167).
- Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны. Т.7. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 707 с.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 164 с.

КОЛИЧЕСТВЕННО–МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ СИСТЕМЫ КРОВИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ В ЛЕТНИЙ И ОСЕННИЙ ПЕРИОДЫ

А.Ю.Дружинина

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург.

Для интегральной характеристики состояния экосистемы, пригодности ее для животных и человека в настоящее время все более широкое применение находит экологическое нормирование, в основе которого лежат биоиндикаторы состояния различных компонен-

тов биоценоза. В качестве биологических индикаторов используют состояние популяций и отдельных особей мышевидных грызунов.

Нами выбран широко распространенный вид мышевидных грызунов *Clethrionomys glareolus*. В качестве тест-системы выбрана кроветворная система, которая объединяет работу многих физиологических систем организма, прямо или опосредованно реагируя на воздействующие факторы. Несмотря на динамичность реакции системы крови, данные в литературе по этому вопросу ограничены. Как правило, приводят число лейкоцитов, эритроцитов, гемоглобина, реже гематокрита, ретикулоцитов. Практически отсутствуют показатели клеточности кроветворных тканей, индексов эритроцитов, характеризующие функциональное состояние жизненно важных клеток организма. Использование комплекса гематологических показателей с учетом индексов эритроцитов позволяет выявить скрытые изменения в системе крови и может способствовать выявлению механизмов приспособления к условиям среды обитания мышевидных грызунов.

Задача исследований сводилась к оценке «экологической нормы кроветворения», изучению в едином эксперименте комплекса показателей кроветворных органов и периферической крови, в том числе индексов эритроцитов, с учетом сезона года, пола и физиологического состояния рыжей полевки, обитающей на экологически чистых территориях, выявлению путей приспособления к изменяющимся условиям существования животного организма.

Для выполнения поставленных задач в июне и октябре 1999 года в Ильменском заповеднике было отловлено 31 животное (в июне — 8 самцов, 9 самок, в октябре — 8 самцов, 6 самок), у которых с учетом сезона, пола и физиологического состояния были исследованы морфофизиологические (масса селезенки, семенников, надпочечника, тела, индекс селезенки) и гематологические (клеточность кроветворной ткани и периферической крови, индексы и соотношение эритроцитов разных размеров и др.) показатели.

Найдено, что у полевок осеннего отлова снижается ($p < 0,05$) масса тела самцов, объем эритроцитов самок, имеет тенденцию к возрастанию число эритроцитов малого диаметра (4 мкм), значимо возрастающих ($p < 0,05$) лишь у размножающихся самок наряду с повышением концентрации гемоглобина в эритроците. Число эритроцитов большего размера (5,4 мкм и 6,1 мкм) значимо выше у летних размножающихся животных, при этом у самцов больше, чем у самок и осенних неразмножающихся самцов. С долей эритроцитов разных диаметров коррелируют показатели гемоглобина, гематокрита, клеточности кроветворных органов. Понижается (в случае концентрации NaCl 0,475%) устойчивость эритроцитов размножающихся осенних самок по сравнению с летними. Резистентность эритроцитов осенних самцов выше, чем осенних самок ($p < 0,05$). Использование методов статистической обработки подтвердило, что в целом различия показателей эритроцитов разных групп животных имеют место и связаны с полом и сезоном. Изученные индексы эритроцитов могут быть использованы для выявления путей приспособления животного организма к изменяющимся условиям существования.

Показатели селезенки (масса, индекс, клеточность), клеточность костного мозга, число лейкоцитов, ретикулоцитов, эритроцитов, гемоглобин, гематокрит летних и осенних животных статистически не различимы ($p > 0,05$), что дает основание объединять показатели животных летнего и осеннего отлова.

ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РИСУНКА НАДКРЫЛИЙ *COCCINELLA SEPTEMPUNCTATA* ПОПУЛЯЦИИ ЮГА КУЗБАССА

Н.Б.Ермак

Новокузнецкий Филиал-Институт
Кемеровского государственного университета

В настоящее время большое внимание уделяется изучению влияния антропогенных ландшафтов на проявление и закрепление новых адаптивных фенотипов. Классическим объектом, позволяющим наглядно и в сжатые сроки проводить фенотипические исследования, являются жуки семейства *Coccinellidae*, которые отличаются широким полиморфизмом.

В своей работе мы поставили цель — выявить фенотипические изменения рисунка надкрыльев наиболее распространенного на юге Кузбасса представителя семейства *Coccinellidae* — *Coccinella septempunctata*. В сентябре 1996 г. нами был обследован ряд населенных пунктов с разной степенью атмосферного загрязнения. В ходе изучения собранного материала было выявлено значительное многообразие морфологических форм окраски элитр, из которых мы выделили следующие фенотипические группы: I. *Classica carbonaria* (характеризуется наличием 12-ти красных пятен на черных надкрыльях); II. *Atypica* (двенадцать красных пятен на черных надкрыльях, два и более из которых соединяются между собой анастомозами); III. *Pantherina* (рисунок неопределенной формы в виде пятен и штрихов (название взято по типизации Лусиса)); IV. *Tigrina* (рисунок в виде двух и более полос, соединенных перемычками (по типизации И.А.Захарова)); V. *Turica* (семь черных пятен на красных надкрыльях); VI. *6-pustulata* (шесть крупных красных пятен на черных надкрыльях (по результатам Межереса) (рисунок).

Сопоставляя соотношения выделенных фенотипических групп в популяциях вышеуказанных пунктов, четко прослеживали доминирование первой группы, особенно в Центральном районе Новокузнецка и в Осинниках.

При уменьшении доли особой группы *Classica carbonaria* (Центральный район г.Новокузнецка, ст.Курегеш, г.Таштагол), увеличивается количество представителей группы *Turica*, т.е. типичной семиточечной божьей коровки. Одновременно на этих базах отмечается увеличение доли переходных форм — групп *Atypica*, *Tigrina*, *Pantherina* (таблица).

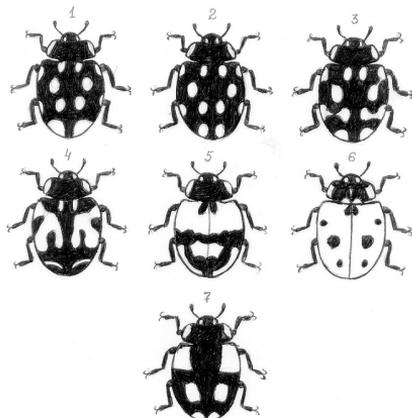


Рисунок. Варианты рисунка на надкрыльях *Coccinella septempunctata*, выявленные в ходе работы: I (1, 2) — *Classica carbonaria*, II (3) — *Atypica*, III (4) — *Panterina*, IV (5) — *Tigrina*, V (6) — *Typica*, VI (7) — *6-pustulata*.

Таблица. Соотношение выявленных фенотипов *Coccinella septempunctata* на изученных территориях

	I	II	III	IV	V	VI
Центральный район	91,02%	6,14%	2,52%	0,3%	-	-
Кузнецкий район	84,45%	5,41%	6,34%	3,09%	0,69%	-
г.Осинники	90,95%	3,72%	4,78%	0,53%	-	-
ст.Курегеш	63,72%	8,81%	9,51%	6,41%	11,1%	0,4%
г.Таштагол	56,10%	7,11%	10,52%	7,45%	19,71%	

Одновременно с изучением особенности окраски, были просчитаны различия в размерах *Coccinella septempunctata*, которые колебались от 4 до 8 мм.

В Центральном районе и г.Осинники динамика размеров наблюдалась от 6 до 8 мм, в районе Старокузнецка — от 5 до 8 мм, а на станции Курегеш и в Таштаголе наблюдалось максимальное разнообразие размеров тела жуков.

В ходе проведенного исследования авторами выявлено значительное фенотипическое многообразие *Coccinella septempunctata* на территории юга Кузбасса; фенотипические описания морф напоминают аналогичные у других видов семейства, ранее описанные в литературе. Наблюдалось значительное превышение темноокрашенных форм над *Turica* и переходными. Обнаружено, что с уменьшением запыленности территории увеличивается фенотипическое многообразие *Coccinella septempunctata*. С убыванием уровня загрязнения территории увеличивается разнообразие популяции не только по окраске элитр, но и по размерам.

КОГО БОЛЬШЕ В ГОРНОЙ ТУНДРЕ: ХИЩНИКОВ ИЛИ ФИТОФАГОВ?

А.И.Ермаков

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г.Екатеринбург*

Введение

Несмотря на то, что правило экологической пирамиды остается одним из ключевых в экологии, оно часто применяется аксиоматически, без твердой фактической основы. Являясь иллюстрацией соотношения между главнейшими участниками функционирования биоценоза: продуцентами, консументами и редуцентами, экологическая пирамида может выражаться в единицах массы (пирамида биомасс), числа особей (так называемая пирамида чисел Элтона) или заключенной в особях энергии (пирамида энергий). Количественный анализ этих соотношений или трофодинамический подход становится приоритетным при биоценологических исследованиях.

Особый интерес в этом плане представляют экосистемы Крайнего Севера, высокогорья, аридные зоны, техногенные ландшафты. Здесь, в силу особых, близких к пессимальным, климатических, почвенных и др. условий, наблюдается угнетение звена продуцентов и снижение первичной продуктивности. Очевидно, что это должно сказываться на вышестоящих уровнях экологической пирамиды. Так, в работах Ю.И. Чернова (1980, 1992) отмечается, что в животном населении биоценозов высоких широт наблюдается повышение удельного веса, а точнее, видового разнообразия и таксономической представленности хищных форм над растительноядными. Складывается ли подобная картина при исследовании количественных продукционно-энергетических отношений в биоценозе? Ответа на этот вопрос пока нет, но (цитируя упомянутого автора): «если такая тенденция реальна, то это может служить основанием для постановки интересных с трофоэнергетических и эволюционных позиций вопросов».

Методика

Цель настоящей работы — оценить количественное соотношение (по численности и биомассе) хищных и растительноядных беспозвоночных в горно-тундровых энтомоценозах. Использованы данные учетов беспозвоночных при помощи стандартного биоценометра, разбора почвенных проб, энтомологических укосов, почвенных ловушек Барбера и воздушных ловушек Малеза, произведенных автором в ходе исследований 1996-99 гг. в высокогорной части Южного (г.Большой Ирмель) и Северного Урала (г.Косвинский Камень, массив Денежкин Камень). Ученных беспозвоночных размерной

категории мезофауны (Гиляров, 1941) разделили на три группы по характеру питания: зоофаги (пауки и сенокосцы; многоножки — геофилы и костянки; клопы *Saldidae*, *Anthocoridae*; жуки *Carabidae*, *Cantharidae*, *Coccinellidae*, большинство отмеченных *Staphylinidae*; из перепончатокрылых — *Formicidae*, *Vespidae* и паразитоиды; кровососущие двукрылые), фитофаги (личинки и имаго прямокрылых, равнокрылых, клопов *Miridae*, жесткокрылых *Chrysomelidae*, *Curculionidae*, *Elateridae* и др.; личинки чешуекрылых и пилильщиков; антофильные насекомые) и прочие (дождевые черви, клопы *Lygaeidae*, имаго и личинки жуков *Byrrhidae*, *Scarabaeidae*, *Mordellidae*, *Sylphidae*, *Leiodidae*, некоторых *Elateridae*, двукрылых — *Tipulidae*, *Empididae* и др., некоторых бабочек и перепончатокрылых). Термины «зоофаг» и «фитофаг» используются в широком понимании: к зоофагам отнесены паразитические формы, к фитофагам — насекомые-опылители. Третья группа включает беспозвоночных с невыясненными трофическими связями, афагов, сапрофагов и т.п.

Отнесение того или иного объекта к конкретной трофической группе проводилось на основании преобладающего типа питания на данном этапе его развития. Помимо собственных наблюдений, использованы литературные данные по трофической приуроченности отдельных таксонов и результатам трофодинамических исследований населения беспозвоночных высокогорных экосистем (Берман, 1974; Есюнин, 1987).

Результаты

Частично отвергнув точку зрения Д.И.Бермана (1974) о том, что горно-тундровые биоценозы характеризуются слабо выраженной стратиграфической структурой, и беспозвоночные в них сосредоточены в очень узких вертикальных пределах, мы проанализировали соотношение беспозвоночных разных трофических групп в основных биотических ярусах (рисунк).

Подвижные, придающие своеобразный физиономический облик горным тундрам хищные беспозвоночные доминируют только в напочвенных ярусах, их обилие составляет, в зависимости от характера обитания, от 86 до 95% общей численности герпетобионтных беспозвоночных (Ермаков, 1999). В других биотических ярусах зоофаги уступают по численности фитофагам и прочим беспозвоночным. Несмотря на то, что одной из характерных черт высокогорной мезофауны является ярусная подвижность (в силу значительных суточных перепадов гидротермического режима), можно четко выделить отдельные стратиграфические (ярусные) комплексы беспозвоночных.

Фитофаги более многочисленны в почвенном и травянисто-кустарничковом ярусе, здесь они трофически приурочены либо к корневой (массовой червец *Arctorhiza cataphracta*, листоеды *Chrysolina*, личинки некоторых жуков, двукрылых), либо к зеленой части растений (прямокрылые, равнокрылые, некоторые клопы, имаго листогрызущих жуков, личинки чешуекрылых и пилильщиков и др.). Хортобионтные зоофаги представлены не столь разнообразно:

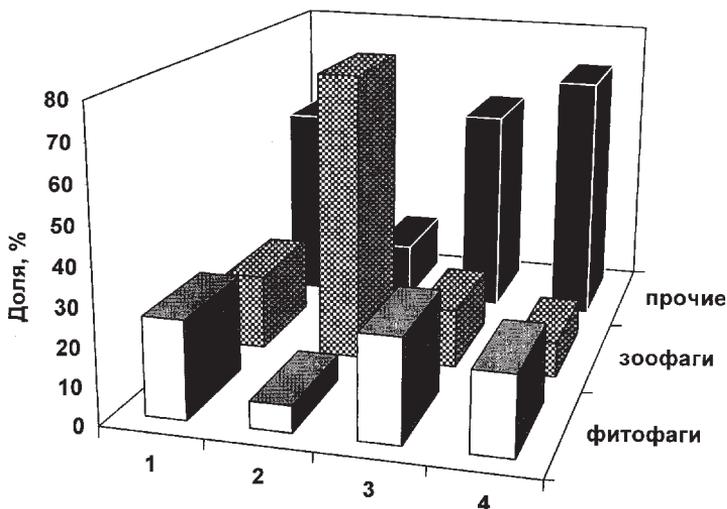


Рисунок. Относительное обилие беспозвоночных разных трофических групп в биоценологических ярусах: 1 — почвенный и подстилка, 2 — мохово-лишайниковый и напочвенный, 3 — травянисто-кустарничковый, 4 — аэробильный (Северный Урал, горный массив Денежкин Камень, ерниковая тундра).

пауки и сенокосцы, личинки и имаго некоторых клопов, жесткокрылых (*Cantharidae*, *Coccinellidae*) и мух. Наконец, среди беспозвоночных аэробильного комплекса отметим антофильных насекомых, которых мы отнесли условно к фитофагам. Очевидно, что их численность занижена и может быть увеличена за счет беспозвоночных, трофическая специализация которых до конца не выяснена.

Отношение «зоофаги / фитофаги» в изученных биоценозах изменяется как по численности, так и по биомассе, в довольно больших пределах: от 0.1 до 10 и более (таблица). Показательно, что наибольшее значение соответствует каменной горной тундре, а минимум — кустарничковой травяно-моховой с участками стланиковой формы можжевельника. Это подтверждает гипотезу о повышении биоценотической роли зоофагических форм и снижении растительоядных при повышении экстремальности среды. Впрочем, это связано главным образом с наличием и доступностью кормовых ресурсов, условий для размножения, убежищ, а также с подвижностью самих организмов.

Сравнивая отношение «хищник / фитофаг», приведенное для горных тундр Юго-Восточного Алтая (Берман, 1974) и равное 1:5, 1:6 отметим, что автор к фитофагам относит сапротрофных беспозвоночных, в том числе дождевых червей *Eisenia nordenskioldi* —

Таблица. Процентное соотношение численности (в числителе) и биомассы (в знаменателе) беспозвоночных мезофауны из разных трофических групп в горно-тундровых биоценозах (средние значения за сезон; прочерк — отсутствие данных)

Характеристика биоценоза	Трофические группы		
	Зоофаги	Фитофаги	Прочие
Кустарничково-моховая лишайниковая тундра, 900 м, плечо г. Косьвинский Камень, Сев. Урал.	53.4	12.5	34.1
	4.3	1.1	94.6
Кустарничково-травяно-моховая тундра, 1300 м, г. Косьвинский Камень, Северный Урал.	44.3	11.2	45.5
	1.9	0.4	97.7
Каменистая тундра, 860 м, Кулаковский перевал, Денежкин Камень, Северный Урал.	42.3	3.7	54.0
	4.9	0.5	94.5
Кустарниковая тундра, 900 м, Кулаковский перевал, Денежкин Камень, Северный Урал.	30.7	15.2	54.1
	21.2	19.6	59.1
Кустарничковая тундра, 1100 м, основание г. Рубель, Денежкин Камень, Северный Урал.	16.7	21.7	61.6
	2.0	1.6	96.5
Травяно-моховая заболоченная тундра, 1300 м, г. Рубель, Денежкин Камень, Сев. Урал.	35.3	22.8	41.9
	5.1	4.5	90.3
Травяно-моховая пятнистая тундра, 1250 м, пер. Рубель, Денежкин Камень, Сев. Урал.	34.2	7.8	58.0
	2.3	1.1	96.7
Кустарничково-травяно-моховая тундра, гора Малый Иремель, Южный Урал.	10.3	68.0	21.6
	5.8	35.3	58.9
Лишайниковая тундра, гора Северный Басег, Средний Урал (Есюнин, 1987) ¹	28.9	66.4	4.7
	-	-	-
Каменистая тундра, гора Северный Басег, Средний Урал ¹	40.3	51.3	8.4
	-	-	-
Мохово-горцовая, кустарничковая тундра, Сев. Басег, Средний Урал (Есюнин, 1987) ¹	45.1	42.8	12.1
	-	-	-
Кустарничковая (черничниковая) тундра, г. Сев. Басег, Средний Урал (Есюнин, 1987) ¹	46.7	51.8	1.5
	-	-	-
Разнотравно-лишайниковая тундра, 2500 м, Курайский хребет, Ю-В Алтай (Берман, 1974) ²	16.2	82.8	1.0
	5.4	93.9	0.7

Примечание: ¹(Есюнин, 1987): учтены только стратобиотные и хортобиотные беспозвоночные; ²(Берман, 1974): в группу фитофагов включены сапротрофные беспозвоночные - потребители отмерших растительных тканей (дождевые черви, личинки комаров-долгоножек и толкунчиков, пластинчатосые жуки и т.п.)

вида, который по данным Т.С.Перель (цит. по: Берман, 1974) в условиях горных тундр питается вегетативными частями растений. В исследованных нами биоценозах этот вид образует до 98% биомассы почвенной мезофауны; если условно отнести его в группу растительноядных беспозвоночных, отношение биомасс «зоофаг /фитофаг» или «хищник / жертва» колеблется от 1:4 до 1:40.

Литература

- Берман Д.И. О соотношении трофических групп в биоценозе разнотравно-лишайниковой горной тундры Юго-Восточного Алтая // Бюлл. МОИП. 1974. Т.79, вып.3. С.52-63.
- Гиляров М.С. Методы количественного учета почвенной фауны // Почвоведение. 1941. № 4. С.48-77.
- Ермаков А.И. Комплекс герпетобионтных беспозвоночных в высокогорных экосистемах Северного Урала // Развитие идей академика С.С.Шварца в современной экологии: Материалы конф. Екатеринбург, 1999. С.53-60.
- Есюнин С.Л. Особенности комплексов беспозвоночных горных биоценозов заповедника «Басеги» // Фауна и экология насекомых Урала. Свердловск, 1987. С.167-177.
- Чернов Ю.И. Жизнь тундры. М.: Мысль, 1980. 236 с.
- Чернов Ю.И. Кого больше в тундре — хищников или фитофагов? // Ценогические взаимодействия в тундровых экосистемах. М., 1992. С.111-127.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ КОВАРИАЦИЯ В ПАЗАРИТАРНЫХ СИСТЕМАХ

О.Н.Жигилева

Тюменский госуниверситет

Среди разнообразных биотических связей паразитизм представляет собой, пожалуй, наиболее сложное и наименее изученное явление. Хотя исследованию паразито-хозяйинных отношений посвящено большое количество работ, многие стороны паразитарного процесса остаются не раскрытыми. В частности, почти не используется в паразитологии популяционно-генетический подход, давно и успешно применяющийся к изучению свободноживущих организмов. Это объясняется объективными трудностями в определении самого понятия «популяция» у паразитов вследствие сложности их жизненных циклов, а также необходимостью изучать одновременно и хозяев (Гусев и др., 1984; Ромашов, 1997).

Взаимодействующие популяции паразитов и хозяев образуют паразитарные системы, которые являются местом протекания микроэволюционных и адаптационных процессов, определяющих развитие паразито-хозяйинных отношений. Эволюция и адаптация паразитов и

хозяев носят сопряженный характер, поэтому весьма актуальным представляется генетический анализ популяций паразитов в комплексе с их хозяевами.

Целью настоящей работы является изучение закономерностей сопряженной генетической изменчивости в паразитарных системах. Были поставлены следующие задачи: оценка уровней генетической изменчивости во взаимодействующих популяциях паразитов и хозяев; анализ генетической структуры популяционных паразитарных систем и поиск ассоциативных связей между изменчивостью паразитов и хозяев.

Материалы и методы

Материалом исследования послужили следующие позвоночные животные и их паразиты (табл. 1): чир *Coregonus nasus*, пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (р.Пур, г.Самбург, декабрь 1997 г.), и собранные от них скребни *Neoechinorhynchus crassus*, а также другие паразиты пыжьяна — плероцеркоиды *Diphyllobothrium ditremum*, *D.dendriticum*, цестоды *Proteocephalus exiguus*, полостные нематоды *Philonema sibirica*, ракообразные *Salmincola* sp.; язь *Leuciscus idus* из р.Обь у г.Ханты-Мансийска (декабрь 1995 г.), и метацеркарий *Opisthorchis felineus*; остромордая лягушка *Rana arvalis* (гг. Тюмень, Ирбит, Мегион; Нижне-Тавдинский, Аромашевский районы, июнь-июль 1995-1999 гг.) и четыре наиболее массовых ее паразита — *Pneumonoeces sibiricus*, *Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis* и *Cosmocerca ornata*; узкочерепная полевка *Microtus gregalis* и цестоды *Paranoplocephala omphalodes*, мышшь полевая *Apodemus agrarius* и цестоды *Hymenolepis diminuta* (Ишимский район, 1998-1999); полевки красная *Clethrionomys rutilus* и рыжая *Cl.glareolus* (Нижне-Тавдинский район, 1997-1998 гг.) и нематоды семейства *Heligmosomatidae*. В качестве материала использовались пробы крови коров, забитых в Исетском районе в марте 1998 и 1999 гг., и собранные от них личинки II-III возрастов подкожного овода *Hypoderma bovis*; сыворотка крови овец и паразитирующие у них в ранах личинки миазных мух *Wohlfahrtia magnifica*, полученные из Курганской области в 1995 г., а также желудочные овода лошадей *Gastrophilus pecorum*, *G. intestinalis*.

Для изучения генетической изменчивости применяли метод электрофореза белковых экстрактов в 7,5% ПААГ. У позвоночных в мышцах, крови и печени, у насекомых в гемолимфе, у гельминтов в тканях тела изучали неспецифические эстеразы, ААТ, ЛДГ, МДГ, СОД, ферментные белки. Приготовление проб, растворов и гистохимическую окраску проводили по стандартным методикам (Корочкин и др., 1977).

Результаты и обсуждение

В таблице 1 представлены оценки уровней генетической изменчивости у исследованных животных.

Уровни генетической изменчивости грызунов, остромордой лягушки и язя оказались выше средних оценок полиморфности и гетерозиготности позвоночных животных, указанных в литературе. Так, С.В. Межжерин (1992) оценивает средний уровень гетеро-

Таблица 1. Уровни генетической изменчивости разных групп животных

Группа животных	Объем выборки	Количество изученных локусов	Доля полиморфных локусов	Средняя гетерозиготность на локус
Позвоночные				
Чир	71	21	0.238	0.107
Пьжъян	64	21	0.238	0.113
Язь	36	11	0.500	0.143
Остромордая лягушка	486	13	0.392	0.142
Красная полевка	65	16	0.727	0.210
Рыжая полевка	71	15	0.809	0.194
Узкочерепная полевка	204	13	0.469	0.123
Мышь полевая	119	13	0.413	0.177
Коровы	30	22	0.227	0.093
Овцы	8	7	0.429	0.125
Членистоногие				
<i>H. bovis</i>	94	18	0.438	0.138
<i>W. magnifica</i>	28	6	0.333	0.169
<i>G. pecorum</i>	28	19	0.526	0.094
<i>G. intestinalis</i>	12	9	0.444	0.066
<i>Salmincola sp.</i>	12	8	0.250	0.021
Гельминты				
<i>Diphyllobothrium sp.</i>	35	10	0.500	0.070
<i>P. exiguus</i>	44	3	0.333	0.333
<i>P. omphalodes</i>	18	3	0.667	0.159
<i>H. dimimuta</i>	13	5	0.800	0.246
<i>O. felineus</i>	22	5	0.000	0.000
<i>P. sibiricus</i>	117	12	0.238	0.094
<i>Rh. bufonis</i>	120	7	0.571	0.209
<i>O. filiformis</i>	65	7	0.215	0.080
<i>C. ornata</i>	34	5	0.900	0.332
<i>Ph. sibirica</i>	40	4	0.000	0.000
<i>Heligmosomatidae</i>	17	7	0.714	0.272
<i>N. crassus</i>	95	5	0.900	0.359

зиготности у бесхвостых амфибий в 0.075, Ф. Айала и Дж. Кайгер (1988) для рыб приводят оценки полиморфности и гетерозиготности, равные соответственно 0.306 и 0.078, В.Б. Федоров (1993) для 69 видов отряда *Rodentia* указывает среднюю гетерозиготность 0.042. Повышенная изменчивость исследованных животных, по-видимому, является характерной чертой этих видов, широко распространенных и обладающих высокой экологической валентностью.

У чира показатели изменчивости примерно в два раза выше по сравнению с оценками, полученными А.Б. Локшиной (1980), у пыжьяна, напротив, изменчивость оказалась суженной — 0.238 и 0.113 против 0.269 и 0.154 (Локшина, 1980). Это может быть объяснено межпопуляционными различиями. А.Б. Локшина исследовала искусственные популяции сига, в течение ряда лет воспроизводящихся в условиях Ропшинского рыбного хозяйства, мы изучали дикие популяции этих рыб из естественных водоемов. Уровень гетерозиготности овец укладывается в диапазон 0.120-0.144, описанный В.И. Глазго (1985) для разных пород.

У личинок паразитических насекомых показатели изменчивости сопоставимы с оценками полиморфности и гетерозиготности свободноживущих насекомых, что объясняется сходными условиями обитания имаго. У разных видов гельминтов показатели полиморфности сильно варьируют, что является следствием небольшого числа изученных у них локусов. При усреднении данных по всем изученным видам паразитов и сравнении их с литературными данными об изменчивости 57 видов беспозвоночных (Айала, Кайгер, 1988) получены сходные результаты.

При сопоставлении уровней изменчивости сочленов популяционных паразитарных систем выявлены следующие закономерности. Уровни полиморфности у паразитов, как правило, больше чем у хозяев, что согласуется с литературными данными о более высокой изменчивости беспозвоночных животных по сравнению с позвоночными. У трематод, *Ph. sibirica*, *O. filiformis* и *W. magnifica* полиморфность снижена как по сравнению с их хозяевами, так и со средними значениями для беспозвоночных животных. Пониженная полиморфность указывает на консервативность популяционной структуры и, на наш взгляд, является показателем стабильности формируемых ими паразитарных систем.

Уровень гетерозиготности испытывает меньшее влияние объема выборки и числа изученных локусов. У гельминтов с широкой гостальной специфичностью, паразитирующих у широко распространенных видов хозяев с повышенной изменчивостью, гетерозиготность также высока (цестоды и нематоды грызунов и лягушек). У паразитов пыжьяна, изменчивость которого сужена, гетерозиготность также понижена. Меньшая гетерозиготность олигогостальных паразитов по сравнению с полигостальными указывает на более низкий адаптивный потенциал и ограничивает возможности занятия других гостальных биотопов. Следовательно, данные паразитарные системы могут существовать лишь в стабильных внешних условиях и уязвимы при любых их изменениях.

Анализ различных популяций остромордой лягушки позволяет проследить изменение паразитологической ситуации в различных условиях. Лягушки из разных районов исследования достоверно отличаются по частотам аллелей белковых локусов и показателям зараженности (табл. 2).

В каждом пункте формируется специфический паразитоценоз, структура которого складывается под влиянием четырех факторов: иммунофизиологического состояния популяции хозяина, комплекса внешних условий, межвидовых взаимоотношений паразитов и саморегуляции паразитарных систем.

Согласно теории саморегуляции паразитарных систем (Беляков и др., 1987), изменчивость паразитов закономерно меняется по фазам эпизоотического процесса. В частности, в фазу резервации наблюдается расширение изменчивости, а в фазу максимального соответствия среде (вспышки численности) — сужение. При сопоставлении данных об изменчивости *O. filiformis* и хозяина с показателями зараженности данным паразитом лягушек из разных популяций было обнаружено, что в тех паразитарных системах, где показатели зараженности выше, наблюдается тенденция к сужению генетической изменчивости паразитов. По-видимому, в разных районах исследования зафиксированы различные фазы инвазионного процесса.

P. sibiricus и *Rh. bufonis* занимают один гостальный биотоп, являются антагонистами, поэтому в регуляции их численности большая роль принадлежит межвидовой конкуренции. Замечена раздельная встречаемость этих видов паразитов. В тех районах, где высока зараженность лягушек *Rh. bufonis*, *P. sibiricus* встречается редко. С запада на восток экстенсивность инвазии *P. sibiricus* нарастает, а *Rh. bufonis* уменьшается. Известно, что *Rh. bufonis* высокопатогенна для амфибий и вызывает у них тяжелое заболевание. При гельминтологическом вскрытии ирбитских лягушек, почти 100% зараженных нематодой, обнаружены кальцификация и прободение ткани легких. Массивность инвазии достигала 161 экземпляр этого гельминта на легкое при средней интенсивности 21,73. Ситуацию в Ирбите следует рассматривать как нарушение равновесия в паразитарной системе. У *Rh. bufonis* обнаружены достоверные различия по уровням гетерозиготности между популяциями Ирбита, Кучака и Аромашево. Высокая лабильность генетической структуры и высокий адаптивный потенциал при ослаблении конкуренции со стороны трематоды позволили *Rh. bufonis* максимально увеличить свою численность в Ирбите. Предпосылкой нарушения равновесия можно считать пониженный адаптивный потенциал ирбитских лягушек, а в качестве причины предполагать действие какого-либо экстремального естественного или антропогенного фактора. В Аромашевском районе гетерозиготность лягушек также понижена, а *Rh. bufonis* имеет повышенный адаптивный потенциал, но размножение этого паразита сдерживается *P. sibiricus*. По-видимому, трематода оказывается более конкурентоспособной в стабильных условиях среды. При изменении экологических условий можно прогнозировать нарушение равновесия и в паразитарной системе Аромашево. Похожая ситуация наблюдается и в системе лягушка — *C. ornata*.

Таблица 2. Показатели генетической изменчивости и зараженности остромордой лягушки из разных районов исследования

Вид животного	показатель	Ирбит, 1996	Тюмень, 1997	Кучак, 1997	Аромашево, 1999
<i>Rana arvalis</i>	Р	0.385	0.385	0.385	0.333
	He	0.128	0.194	0.142	0.124
<i>P. sibiricus</i>	Р	0.250	0.167	0.250	0.286
	He	0.113	0.056	0.059	0.149
	ЭИ	19.8±3.1*	45.5±7.5	46.7±5.2	63.2±2.7*
	ИИ	3.69±1.87	3.60±1.15	2.48±0.36	4.28±0.40
<i>O. filiformis</i>	Р	0.286	0.143	0.143	0.286
	He	0.083	0.061	0.069	0.107
	ЭИ	29.6±3.6*	90.9±4.3*	64.6±5.0*	43.2±2.8*
	ИИ	2.46±0.41	7.89±3.31	7.75±2.02	2.32±0.18
<i>Rh. bufonis</i>	Р	0.714	-	0.600	0.400
	He	0.299	-	0.078*	0.250
	ЭИ	96.3±1.5*	40.9±7.4	37.8±5.1	31.6±2.6
	ИИ	21.73±2.86	2.25±0.37	3.78±1.14	3.82±0.57
<i>C. ornata</i>	Р	0.800	-	-	1.000
	He	0.431	-	-	0.233
	ЭИ	39.5±3.8*	4.6±3.2*	6.3±2.6	47.7±2.8
	ИИ	2.91±0.48	1.0	1.67±0.67	1.91±0.17

Условные обозначения: Р — полиморфность, He — гетерозиготность, ЭИ — экстенсивность инвазии, ИИ — интенсивность инвазии, * — различия с другими районами достоверны ($P > 0.05$).

У паразитов и хозяев обнаружено сходство по абсолютной электрофоретической подвижности фракций ряда белковых систем. Среди паразитов лягушек наибольшее сходство с хозяином наблюдается у *P.sibiricus* практически по всем изученным белкам. У сиговых рыб электрофореграммы эстераз обнаруживают сходство с аналогичными белками дифиллоботриумов, протеоцефалосов и неозхиноринхусов. Подобная ситуация наблюдается и в ряде других паразитарных систем как в наших исследованиях, так и других авторов (Дрюченко, Шишова-Касаточкина, 1978).

Сходство белковых спектров паразитов и хозяев может быть конвергентным, выработанным в процессе их длительной коэволюции. В условиях внутренней среды организма хозяина у паразитов отбираются варианты ферментов, близкие к хозяйским по своим характеристикам.

В качестве дополнительного фактора отбора может выступать иммунитет хозяина, обеспечивающий худшую приживаемость паразитов с резко отличными от хозяйских белками.

Возможно и другое объяснение феномена сходства белков паразитов и хозяев. Известно, что в ходе эволюции случайность играет закономерную роль, и процесс видообразования может захватывать одни блоки генетической информации, не меняя другие. Таким образом, сходство белков далеких в эволюционном плане групп позвоночных и беспозвоночных животных могло случайно сохраниться в эволюции, но сыграть положительную (закономерную) роль в формировании паразитарной системы. В этом случае сходство белков выступает как преадаптация к установлению прочных паразито-хозяинных отношений.

Явление биохимического полиморфизма препятствует установлению полного сходства белковых систем паразитов и хозяев. Сопоставление генотипов хозяев и выделенных от них паразитов выявило их несовпадение, а при статистическом сравнении частот генов во взаимодействующих популяциях паразитов и хозяев в ряде случаев обнаружены достоверные различия (табл.3,4). Пространственное и временное варьирование частот аллелей у паразитов и хозяев происходит не синхронно вследствие разных величин изменчивости, направления и скорости естественного отбора.

Тем не менее, значение хозяина как одного из ведущих факторов формирования генетической структуры популяции паразитов не стоит недооценивать. Статистическое сравнение частот генов по белковым локусам у скребней *N.crassus*, выделенных от разных видов сиговых рыб, достоверно отличающихся по всем изученным локусам, показало наличие достоверных различий и между паразитами. Индекс сходства по Нею между скребнями из разных хозяев составил всего 0,59, что соответствует межвидовым различиям, хотя между самими рыбами сходство составляет 0,89. По-видимому, обитание в разных видах хозяев является эффективным изолирующим механизмом и *N.crassus* образует обособленные внутривидовые группировки, приуроченные к разным видам сигов.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ КОВАРИАЦИЯ В ПАРАЗИТАРНЫХ СИСТЕМАХ

Таблица 3. Частоты генов по сопряженным белковым локусам у остромордой лягушки и *P.sibiricus* (* различия достоверны)

Локус	Район исследования	ген	Частоты генов		t факт.	
			<i>R. arvalis</i>	<i>P. sibiricus</i>		
Эстераза-1	Ирбит	A	0,132±0,029	0,071±0,049	1,07	
		B	0,257±0,037	0,036±0,035	4,33*	
		C	0,610±0,042	0,893±0,058	0,39	
	Тюмень	A	0,227±0,063	0,000±0,000	3,6*	
		B	0,432±0,075	0,000±0,000	5,76*	
		C	0,341±0,071	1,000±0,183	3,3*	
	Нижне-Тавдинский	A	0,122±0,034	0,073±0,027	2,84*	
		B	0,356±0,050	0,271±0,045	1,27	
		C	0,522±0,053	0,656±0,048	1,89	
	Аромашевский	A	0,264±0,026	0,154±0,041	2,24*	
		B	0,351±0,028	0,397±0,055	0,74	
		C	0,385±0,028	0,449±0,056	1,02	
	AAT	Тюмень	A	0,341±0,071	0,333±0,086	0,07
			B	0,659±0,071	0,667±0,086	
		Нижне-Тавдинский	A	0,378±0,051	0,500±0,051	1,69
B			0,622±0,051	0,800±0,051		
Аромашевский		A	0,313±0,027	0,575±0,075	4,30*	
		B	0,687±0,027	0,425±0,055		

Таблица 4. Сравнительная характеристика генетических структур популяций сиговых рыб и паразитирующих у них скребней (* достоверные различия между группами паразитов, **достоверные различия между группами хозяев, *** достоверные различия между паразитом и его хозяином)

локус	ген	Частоты генов		Частоты генов	
		чпр	N. crassus	Пыжьян	N. crassus
Эстераза-1	F	0.786±0.035**	0.781±0.044	0.893±0.028**	0.820±0.038
	S	0.214±0.035	0.219±0.044	0.107±0.028	0.180±0.038
Эстераза-2	F	0.543±0.042**	0.900±0.045*	0.258±0.039**	0.393±0.049*
	S	0.457±0.042***	0.100±0.045***	0.742±0.039***	0.607±0.049***
Эстераза-3	F	0.529±0.042	0.650±0.050	0.500±0.044***	0.107±0.058***
	S	0.229±0.036**	0.350±0.050*	0.500±0.044**	0.893±0.058*
	0	0.243±0.036	0	0	0
Миогены-1	1.0		0.708±0.048		0.500±0.125
	0.8	-	0.208±0.043*	-	0.500±0.125*
	0.3		0.083±0.029*		0
СОД	6.0	0	0	0	0.357±0.091
	4.0	0.768±0.035	1.000±0.105*	0.373±0.043	0.643±0.091
	3.5	0.232±0.035	0	0.627±0.043	0
Индекс сходства популяций по Нею (1972)			0.89		
			0.59		
	0.62		0.61		

Выводы

У мыши полевой, полевок узкочерепной, красной, рыжей, лягушки остромордой, язя и чира изменчивость высокая, у коров и овец — средняя, у пыжьяна понижена.

В большинстве случаев для паразитов характерен тот же уровень изменчивости, что и для их хозяев.

У паразитов и хозяев наблюдается сходство по электрофоретической подвижности фракций белковых систем, что можно рассматривать как преадаптацию к установлению устойчивых паразито-хозяинных отношений или как результат их коэволюции.

Обитание в разных видах хозяев в значительной степени сказывается на внутривидовой генетической структуре паразитов.

Литература

- Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика. М.: Мир, 1988. Т.3. С.72-167.
- Беляков В.Д., Каминский Г.Д., Голубев Д.Б., Тец В.В. Саморегуляция паразитарных систем. Л.: Медицина, 1987. 240 с.
- Гусев А.В., Ройтман В.А., Шульман С.С. Итоги и перспективы изучения паразитов пресноводных рыб // Биологические основы рыбоводства: паразиты и болезни рыб. М.: Наука, 1984. С.63-78.
- Дрюченко Е.А., Шишова-Касаточкина О.А. Роль белкового обмена нематод в адаптированности их к паразитированию // Тр. ГЕЛАН. 1978. Т.28. С.92-103.
- Глазго В.И. Биохимическая генетика овец. Новосибирск: Наука, 1985. 168 с.
- Корочкин Л.И. и др. Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. 278 с.
- Локшина А.Б. Проблемы генетики и селекции рыб // Тр. ГосНИОРХ. 1980. Вып.153. С.46-56.
- Межжерин С.В. Сравнительный анализ аллозимной изменчивости позвоночных животных // Журн. общ. биол. 1992. Т.53, №4. С.549-556.
- Ромашов Б.В. Основные направления паразитологических исследований в биосферных заповедниках в системе биомониторинга // Экологический мониторинг паразитов: Тез. докл. 2 Съезда паразитологического общества. СПб, 1997. С.88-90.
- Петров О.Е. Среда обитания паразитов и генетическая изменчивость // Успехи совр. биол. 1993. Вып.113, №6. С.702-716.
- Федоров В.Б. Генетическая изменчивость лесного лемминга по совокупности изозимных локусов // Экология. 1993. №1. С.70-82.

**ЗВУКОВОЙ, ПРЕДУПРЕЖДАЮЩИЙ ОБ ОПАСНОСТИ,
СИГНАЛ ГИБРИДНЫХ ФОРМ СУСЛИКОВ
(*SPERMOPHILUS MAJOR* x *S. ERYTHROGENYS*) ЮЖНОГО
ЗАУРАЛЬЯ**

М.Е.Жилин

Курганский госуниверситет

Сравнительно недавно на территории Курганской области с помощью методов биоакустической диагностики установлена зона

интерградации рыжеватого (*Spermophilus major*) и краснощекого (*S. erythrogegens*) сусликов (Никольский, Стариков, 1997). Применение этих методов оказалось возможным благодаря видовой специфике предупреждающего об опасности сигнала всех видов рода *Spermophilus* Евразии (Никольский, 1979).

Так, сигнал рыжеватого суслика в 100% случаев состоит из 4-х фаз частотной модуляции (рис.1). Длительность сигнала варьирует в широких пределах от 190 до 540 мс. В сигнале краснощекого суслика в 100% случаев отсутствует 4-я фаза частотной модуляции (рис.2). Длительность его сигнала колеблется от 40 до 160 мс. Таким образом, продолжительности сигналов об опасности рыжеватого и краснощекого сусликов не перекрываются.

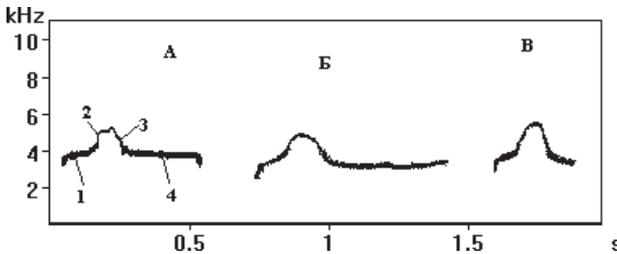


Рис. 1. Характеристики частотной модуляции (сонограммы) звукового предупреждающего об опасности сигнала рыжеватого суслика (1-4 — фазы частотной модуляции сигнала).

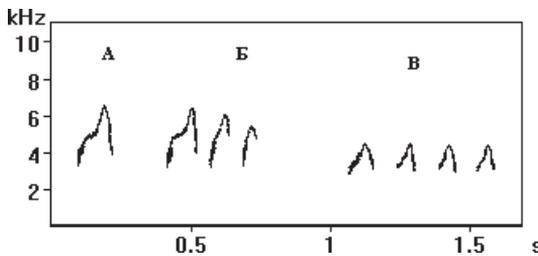


Рис. 2. Характеристики частотной модуляции (сонограммы) звукового предупреждающего об опасности сигнала краснощекого суслика (Б, В — серии криков).

В итоге, диагностическими для этих видов грызунов являются два признака: наличие 4-й фазы частотной модуляции в сигнале рыжеватого суслика и значительно большая длительность его сигнала.

В результате изучения сусликов из популяций гибридной зоны нами обнаружено, что у 76% особей звуковые, предупреждающие об опасности, сигналы имеют целый ряд нарушений характеристик частотной модуляции, не позволяющих диагностировать их как сигналы рыжеватого или краснощекого сусликов. Среди этих нарушений наи-

более часто встречаются следующие: 1) сильно модулирована 4-я фаза частотной модуляции, образуя на сонограммах дополнительную вершину (рис.3, А, Б); 2) вершина характеристики частотной модуляции уплощена (рис.3, В, Г, Ж); 3) вершина характеристики частотной модуляции модулирована (рис. 3, Е); 4) некоторые элементы характеристики частотной модуляции имеют резкие ступенчатые флуктуации (рис.3, Д); 5) 4-я фаза частотной модуляции выражена плохо, в результате чего сигнал имеет короткую длительность и почти симметричную характеристику модуляции частоты (рис.3, З); 6) характеристика частотной модуляции не отличается от типичной для сигнала краснощекого суслика, но длительность сигнала превосходит свойственный этому виду верхний предел (рис.3, И); 7) вершина характеристики частотной модуляции неопределенно многократно модулирована, в сочетании с большой длительностью сигнала и отсутствием 4-й фазы частотной модуляции (рис.3, Г).

В целом у гибридов признаки звуковых реакций промежуточные по отношению к родительским типам, однако более сходны с акустическими особенностями сигнала рыжеватого суслика. Это касается как характеристик частотной модуляции сигнала, так и его длительности. В звуковых сигналах гибридов, как правило, хорошо выражена первая гармоника, что характерно для сигнала рыжеватого суслика. У гибридов нет тенденции к увеличению максимального значения основной частоты сигнала при увеличении его длитель-

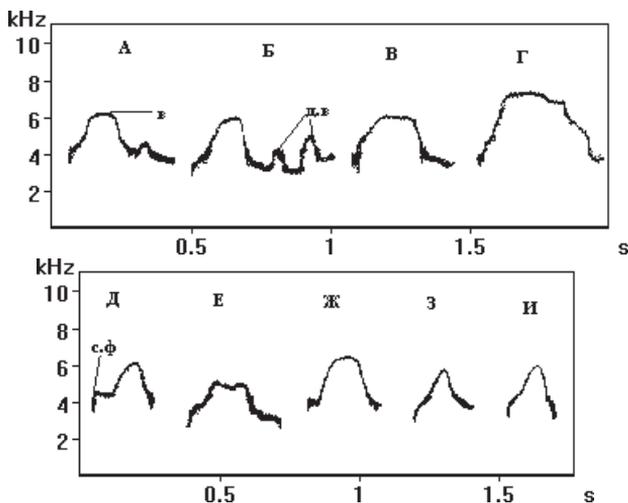


Рис. 3. Сонограммы звукового предупреждающего об опасности сигнала сусликов из популяций гибридной зоны (в — вершина характеристики частотной модуляции, д.в — дополнительная вершина характеристики частотной модуляции, с.ф. — ступенчатая флуктуация частотной модуляции сигнала).

ности, характерной для сигнала краснощекого и не характерной для сигнала рыжеватого сусликов. В то же время в звуковых реакциях отдельных гибридных сусликов наблюдается организация сигнала в серии в виде ряда чередующихся одиночных, сдвоенных и, в некоторых случаях, строенных криков. Сходная организация сигнала присутствует у краснощекого суслика (рис.2, Б, В). Сигнал рыжеватого суслика всегда представлен одиночными криками.

Характеристики частотной модуляции сигнала гибридов, так же, как и его длительность (от 180 до 590 мс), максимальное (от 4,9 до 7,4 кГц) и минимальное (от 2,5 до 3,9 кГц) значения основной частоты и глубина модуляции (от 2 до 4,2 кГц), не имеют достаточно четкой географической изменчивости ($p < 0,05$).

Максимальное значение основной частоты в сигнале гибридов коррелирует с минимальным значением (0,60), а также с глубиной модуляции сигнала (0,77).

Проведенные с помощью методов биоакустической диагностики исследования позволили существенно расширить предполагаемую площадь гибридной зоны. Так, ранее предполагалось, что на левом берегу р. Тобол рассредоточены единичные поселения гибридов. Наши исследования показали, что здесь, как и на правом берегу, формируется достаточно устойчивая зона интерградации, причем западная граница ее в отдельных местах удалена от р. Тобол на 70 км.

Литература

Никольский А.А. Видовая специфика предупреждающего об опасности сигнала сусликов (*Citellus, Sciuridae*) Евразии // Зоол. журн. 1979. Т.58, № 8. С.1183-1194.

Никольский А.А., Стариков В.П. Изменчивость звукового сигнала, предупреждающего об опасности, у рыжеватого (*Spermophilus major*) и краснощекого (*S. erythrogenys*) сусликов (*Rodentia, Sciuridae*) в зоне контакта на территории Курганской области // Зоол. журн. 1997. Т.76, № 7. С.845-857.

МУТАБИЛЬНОСТЬ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА *TARAXACUM OFFICINALE* S.L. В ГРАДИЕНТЕ ТЕХНОГЕННОЙ НАГРУЗКИ И ВОЗМОЖНЫЕ ПРИЧИНЫ ЕЕ ВОЗНИКНОВЕНИЯ

Т.В. Жуйкова

Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г. Екатеринбург

Экологическая оценка качества среды требует получения целого ряда разнообразных показателей. Система критериев оценки состояния фитоценозов техногенных территорий, основанная на

генетическом, биоценотическом, морфологическом, физиолого-биохимическом подходах к изучению природных популяций, включает такие показатели как уровень мутабельности, продуктивность, репродуктивная способность, жизнеспособность семян, морфологические изменения, химический состав и др. (Шматков, Грициан, 1990). В популяциях растений, находящихся в зонах антропогенного воздействия, выявляется общая для всех черта — тотальное повышение числа генеративных клеток с различными патологиями, приводящее к повышению частоты морфологических и хлорофильных нарушений. Патологии и нарушения чаще всего носят неспецифический характер (Частоколенко, Бондарь, 1990; Бондарь, Частоколенко, 1996). В связи с этим целью исследования было выявление уровня мутабельности семенного потомства двух морфологических форм *Taraxacum officinale* s.l., произрастающих в условиях токсического загрязнения, и анализ возможных причин тератогенеза.

Материал и методы

Для оценки техногенного воздействия на мутабельность в природных популяциях травянистых растений в качестве объекта исследования были использованы две морфологические формы сборного вида одуванчика лекарственного *Taraxacum officinale* s.l. — *T. officinale* f. *dahlstedtii* и *T. officinale* f. *pectinatiforme*.

В период с 1996-1998 гг. во время массового цветения одуванчика (июнь) проводили сбор семян с растений, произрастающих на участках с различным содержанием тяжелых металлов в почве (Zn, Cu, Pb, Cd). Градиент токсической нагрузки изменялся от 1,00 до 33,00 отн. ед. (Безель и др., 1998).

Для анализа жизнеспособности и мутабельности семенного потомства двух форм одуванчика из разных ценопопуляций была проведена серия лабораторных экспериментов. Проращивание проводили в рулонной культуре на дистиллированной воде. В опыте использовали семена с десяти материнских растений (Р — растения) каждой формы из исследуемых ценопопуляций. Повторность в опытах трехкратная. Общее количество исследуемых материнских растений — 120, проанализированных семян — 18000 шт.

Результаты и их обсуждение

Мутабельность семенного потомства.

Наши предыдущие исследования показали, что в градиенте токсической нагрузки с увеличением загрязнения жизнеспособность семенного потомства (энергия прорастания, всхожесть, выживаемость и др.) *T. officinale* f. *dahlstedtii* повышается, а у *T. officinale* f. *pectinatiforme* остается постоянной относительно фоновой выборки (Жуйкова и др., 1999). Наряду с качественными показателями жизнеспособности, в опыте визуально оценивали и учитывали число аномальных растений — морфологические и хлорофильные мутации у проростков. Последнее включало в себя учет семей, имеющих аномальные формы (m_a), частоту аномалий в семье (m_c) и общее число аномалий на выборку (m_i).

В качестве морфологических изменений рассматривали морфозы семядольных листьев: раздвоение и срастание семядолей, «трехлистники» (тройные семядоли), разные размеры последних и т.п., а также морфологические изменения настоящих листьев, которые в основном проявлялись в асимметрии и скручивании листовой пластинки.

Вторая группа аномалий — хлорофильные или (шире) — пигментные мутации, выражались в изменении нормальной окраски зеленых частей проростков на белую (*albina*), желтую (*xantha*), бледно- или желто-зеленую (*chlorina*, *viridis*). Подобные виды мутаций приводят к повышению или снижению жизнеспособности, или даже к летальным эффектам на самых ранних этапах онтогенеза (Иванов, 1974).

Анализ показал, что число семей с морфозами в выборках исследуемых форм варьировало от 0 до 30%. Между отдельными вариантами выявлены достоверные различия. У проростков *T. officinale* f. *dahlstedtii* с наиболее загрязненных участков буферной зоны и импактного отмечена большая доля растений (m_a), в потомстве которых число аномальных форм (m_b) выше 5%. В других вариантах число растений с аномальным потомством и число морфозов внутри семьи меньше, чем на загрязненных участках. Оценка по методу множественных сравнений Шеффе показала достоверность различий у *T. officinale* f. *dahlstedtii* между фоновой ценопопуляцией и остальными участками по общему числу аномалий на выборку (m_i).

У *T. officinale* f. *pectinatiforme* во всем градиенте токсической нагрузки чаще встречаются родительские растения с числом аномалий в потомстве (m_b) менее 5%. Однако во всех выборках встречаются и семьи с высокой долей морфозов — до 15%.

Для более четкого выявления различий показателя в градиенте токсической нагрузки использовали относительные единицы, а именно отношение общего числа аномалий на выборку у растений с загрязненных участков к таковым с фонового (рисунок).

У проростков *T. officinale* f. *dahlstedtii* доля аномальных форм по мере возрастания токсической нагрузки в местах произрастания материнских растений увеличивается. У второй формы показатель

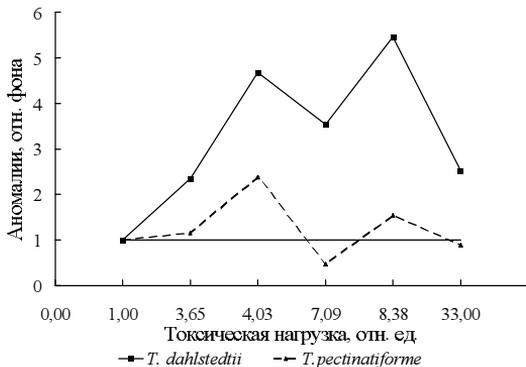


Рисунок. Характеристика морфозов двух форм одуванчика в зависимости от градиента токсической нагрузки.

варьирует незначительно по сравнению с фоновой выборкой. Влияние токсической нагрузки на долю морфозов в выборках *T. officinale f. dahlstedtii* и отсутствие такового у *T. officinale f. pectinatiforme* подтверждено результатами двухфакторного дисперсионного анализа (таблица), в котором в качестве фиксированного фактора рассмотрена токсическая нагрузка на участках, случайный фактор — материнские растения. Выявлена также достоверная компонента изменчивости Р-растений у *T. officinale f. pectinatiforme* и различия, обусловленные взаимодействием факторов.

Различия между формами одуванчика по общему числу аномалий на выборку подтверждены результатами двухфакторного дисперсионного анализа (модель с постоянными эффектами). В качестве действующих на показатель факторов рассмотрены токсическая нагрузка на исследуемых участках и различие между формами. В импактной зоне процент аномальных форм выше у *T. officinale f. dahlstedtii*, в фоновой — у *T. officinale f. pectinatiforme* ($P < 0.05$).

Таким образом, статистически установленная разница по числу морфозов между формами у *T. officinale f. dahlstedtii* проявляется в увеличении показателя в градиенте повышающейся токсической нагрузки, а у *T. officinale f. pectinatiforme* в поддержании значений на относительно постоянном уровне, близком к фоновому.

Возможные причины возникновения мутабельности.

Систематическое изучение физиологических и биохимических механизмов тератологических изменений у растений началось с кон-

Таблица. Значение F — критерия для показателя «аномалии» семенного потомства *T. officinale f. dahlstedtii* (1) и *T. officinale f. pectinatiforme* (2)

Источник изменчивости	Форма одуванчика	Число степеней свободы	Аномалии, %
Токсическая нагрузка	1	5; 120	3.8**
	2		2.1
Материнские растения	1	9; 120	1.7
	2		1.9*
Взаимодействие факторов	1	45; 120	1.6*
	2		1.9**

Примечание: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$.

ца 50-х гг. (Школьник, Смирнов, 1966; Федоров и др., 1969 и др.). В литературе имеются многочисленные сведения о влиянии на морфологическую изменчивость различных внешних факторов: ионизирующих излучений, переменных, высоких и низких температур, ультразвуковых волн, засоления, избытка и недостатка микроэлементов, в том числе и тяжелых металлов (Действие..., 1973; Савин, 1981; Динева и др., 1993). Анализ литературных данных и собственные исследования позволяют говорить о первичной неспецифической ответной реакции растений на воздействие экстремальных внешних факторов (Жуйкова, 1999). В связи с этим представляло интерес провести анализ и систематизацию возможных причин изменения мутабельности при воздействии токсических веществ, в частности, тяжелых металлов. На основании литературных данных построена схема процессов, происходящих в организме, которые ведут к возникновению мутантных форм. Любой тератологический агент действует на организм двояко. Во-первых, нарушает гормональную регуляцию, что проявляется в снижении содержания ауксинов и гиббереллинов. Во-вторых, усиливает пентозофосфатный путь окисления сахаров, что в свою очередь способствует активизации ферментов биосинтеза фенолов — фенилаланинамиаки-лиазы и полифенолоксидазы. Нарушение фенольного обмена, накопление фенолов и окисление их до хинонов приводит либо к нарушению проницаемости мембран, накоплению фермента рибонуклеазы, вызывающей целый ряд внутриклеточных нарушений (распад липосом, на которых идет биосинтез белка; нарушение структуры ДНК и РНК, вплоть до полной деградации последних и деградации ядрышка), и, как следствие, к нарушению синтеза белков, либо сразу к нарушению синтеза НК и белков. Последнее, в свою очередь, обуславливает синтез модифицированных белков или полную остановку их синтеза, что в конечном итоге приводит к нарушению деления клеток и тератологическим изменениям (Школьник, Смирнов, 1970; Школьник, 1981; Растения..., 1983, Барсукова, 1997 и др.).

Таким образом, первопричиной возникновения мутабельности вегетативных органов является нарушение фенольного обмена, приводящее к синтезу модифицированных белков и к нарушению хода клеточных делений.

Выводы

В поколении F_1 у растений *T. officinale f. dahlstedtii* и *T. officinale f. pectinatiforme*, произрастающих в условиях повышенного содержания тяжелых металлов в почве, наблюдаются морфологические и хлорофилльные изменения в вегетативных органах на начальных этапах онтогенеза. Численно у обеих форм преобладают морфологические нарушения.

Установлена разница по числу морфозов между формами, которая у *T. officinale f. dahlstedtii* проявляется в увеличении показателя в градиенте повышающейся токсической нагрузки, а у *T. officinale*

f. pectinatiforme в поддержании значений на относительно постоянном уровне, близком к фоновому.

Причиной морфозов, возникающих под действием тяжелых металлов, является нарушение фенольного обмена, и, как следствие, изменение ритмики процессов клеточных делений.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 99-05-64587).

Литература

- Барсукова В.С. Физиолого-генетические аспекты устойчивости растений к тяжелым металлам. Новосибирск, 1997. 63 с.
- Безель В.С., Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н. Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов // Экология. 1998. № 5. С.376-382.
- Бондарь Л.М., Частокотенко Л.В. Существование популяций растений в условиях техногенного давления в 30-километровой зоне СХЗ (Сибирский химический комбинат) // Радиоадаптивность и радиоактивные элементы в среде обитания человека. Томск, 1996. С.387-389.
- Действие ионизирующего излучения на клеточные мембраны. М.: Атомиздат, 1973. 112 с.
- Динева С.Б., Абрамов В.И., Шевченко В.А. Генетические последствия действия нитрата свинца на семена хронически облучаемых популяций *Arabidopsis thaliana* // Генетика. 1993. Т.29, №11. С.1914-1919.
- Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н., Безель В.С. Разные стратегии адаптации растений к токсическому загрязнению среды тяжелыми металлами (на примере *Taraxacum officinale* s.l.) // Экология. 1999. №3. С.189-196.
- Жуйкова Т.В. Ценопопуляции *Taraxacum officinale* s.l. в условиях токсического загрязнения среды: Автореф. дис... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1999. 26 с.
- Иванов В.И. Радиобиология и генетика арабидопсиса. М.: Наука, 1974. 191 с. (Проблемы космической биологии; Т. XXVII).
- Растения в экстремальных условиях минерального питания: эколого-физиологические исследования / Под ред. М.Я. Школьника, Н.В. Алексеевой-Поповой. Л.: Наука, 1983. 176 с.
- Савин В.Н. Действие ионизирующего излучения на целостный растительный организм. М.: Энергоиздат, 1981. 120 с.
- Федоров А.А., Школьник М.Я., Васильев Н.П., Смирнов Ю.С. Влияние избытка азота на появление морфологических изменений у декоративных растений и о возможных причинах этого явления // Ботан. ж. 1969. Т.54, №12. С.1895-1909.
- Частокотенко Л.Ф., Бондарь Л.М. Цитогенетические аспекты устойчивости популяций растений к антропогенным стрессам // Проблемы устойчивости биологических систем. Харьков, 1990. С.135-136.

- Школьник М.Я., Смирнов Ю.С. О возможных причинах серпентиноморфозов и морфологических изменений у растений, вызванных высокими концентрациями бора // Ботан. ж. 1970. Т.55, №12. С.1764-1781.
- Школьник М.Я. Физиологические причины тератологических изменений у растений // Ботан. ж. 1981. Т.66, №2. С.153-168.
- Шматков Г.Г., Грициан Н.П. Методология и опыт оценки состояния фитоценозов техногенных территорий // Проблемы устойчивости биологических систем. Харьков, 1990. С.91-92.

АНАЛИЗ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СОСТАВА ФАУНЫ РАЗНОУСЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ (*MACROLEPIDOPTERA*, *HETEROCERA*) НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

Г.А.Замишина

Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г.Екатеринбург

Исследование структуры биоценозов актуально для понимания их функционирования. Для каждого биоценоза характерен определенный набор разнообразных организмов и определенные соотношения между ними. Известно, что значительная роль в биогенном круговороте вещества и энергии принадлежит насекомым; в то же время, многие группы их в ряде регионов изучены слабо. Такова богатая видами и разнообразная группа ночных разноусых чешуекрылых, которые не только вносят большой вклад в функционирование естественных биоценозов, но и многие из них наносят серьезный ущерб сельскому и лесному хозяйству. В то же время большой сводок по этой группе для Среднего Урала, в отличие от дневных (булавоусых) чешуекрылых, нет; самая обширная работа (208 видов), выполнена А.В.Ошевым в 1961 году по коллекциям Пермского музея, созданным в основном в конце прошлого века. В основу настоящей работы положены сборы, сделанные в июне-августе 1997-98 г. на биостанции УрГУ в окрестностях г. Двуреченска, Сысертского района. Учет чешуекрылых проводился в ночное время при помощи светоловушки.

Видовой состав полученной коллекции *Macrolepidoptera*, *Heterocera* включает 339 видов, принадлежащих к 13 семействам: *Arctiidae* (19), *Lymantriidae* (6), *Lasiocampidae* (8), *Drepanidae* (4), *Sphingidae* (8), *Saturniidae* (1), *Notodontidae* (17), *Cymatophoridae* (5), *Psychidae* (1), *Cossidae* (1), *Hepialidae* (3), *Noctuidae* (142), *Geometridae* (124). При дальнейших исследованиях список будет пополняться.

При сравнении списков *Heterocera* для разных географических точек (Пермь, Белоруссия, Москва, Германия) оказалось, что соотношение по семействам остается одним и тем же, около 90% видового разнообразия составляют совки (*Noctuidae*), пяденицы (*Geometridae*), медведицы (*Arctiidae*) и хохлатки (*Notodontidae*). Можно предположить,

что по распределению групп фауна Среднего Урала не отличается от лесной зоны Европы (а, возможно, и всей Палеарктики).

Обилие в семействах зависит скорее от общего числа видов, чем от числа массовых. Коэффициент корреляции между числом видов и их обилием составил в 1997 году 0,867, в 1998 — 0,846.

Доминантные виды (каждый более 2% от общего обилия) составляют в совокупности около 50% от числа отловленных особей. Из 11 доминантных видов 4 (*Euproctis chrysorrhoea*, *Semiotisa liturata*, *Boarmia maculata*, *Spilarctia lutea*) сохраняли свое преобладание и в 1997, и в 1998 году. Отсутствующие виды малочисленны и, вероятно, не попались по случайным причинам.

ГЛАЗЧАТЫЕ ПЯТНА КАК ПОРОГОВЫЕ ФЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ РИСУНКА КРЫЛЬЕВ БАБОЧЕК. НА ПРИМЕРЕ БАРХАТНИЦ (*LEPIDOPTERA*: *NYMPHALIDAE*: *SATYRINAE*)

Е.Ю.Захарова

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Цветовой рисунок крыльев бабочек возник как средство визуальной коммуникации при отпугивании хищников, затаивании, поиске половых партнеров и т.д. Поверхность крыла, на которой он развивается, представляет собой монослой клеток, состоящий из чередующихся параллельных рядов эпидермальных клеток и чешуек. Как правило, каждая чешуйка синтезирует единственный пигмент, а весь рисунок в целом строится как черепичная мозаика, т.е. система распределения пигмента, включающая набор гомологичных элементов.

Общая схематизация крылового рисунка чешуекрылых приводится в работах Б.Н.Шванвича (1955; Schwanwitsch, 1956) и Хенке (Henke, 1933). Подвергнув детальному анализу структуру элементов, составляющих рисунок крыльев бабочек семейства *Nymphalidae*, Ничаут (Nijhout, 1990) предложил основной нимфалидный план рисунка и общую модель его формирования. Он рассматривает семейство *Nymphalidae* в широком смысле с включением подсемейств *Nymphalinae*, *Satyrinae*, *Brassolinae* и *Amathusiinae*. Основной нимфалидный план рисунка состоит из асимметричной и симметричной систем полос, глазчатых пятен, парафокусных элементов и субмаргинальной полосы.

Из всех элементов рисунка наибольший интерес представляют глазчатые пятна, которые к настоящему времени достаточно изучены с точки зрения молекулярной биологии, генетики и биологии развития. Рядом авторов принимается, что глазчатые пятна возникли как защитный механизм, т.е. они могут отпугивать потенциальных хищников и представляют собой наглядный законченный продукт естественного отбора. Кроме того, обладая относительной независимостью отдельных элементов друг от друга, одна часть ри-

сунка может реагировать на давление естественного отбора без взаимодействия с другими частями рисунка, что, по-видимому, невозможно для млекопитающих.

Механизм генетической детерминации и развития глазчатого пятна на крыле бабочки подробно изучен Брэйкфилдом с соавторами (Brakefield et al., 1996). Оказалось, что процесс является четырехстадийным и начинается в имагинальном диске личинки 5-го возраста (рис. 1).

I стадия — личиночный предрисунк — обусловлена широкой экспрессией гена *Distal-less* (*Dll*), чьи транскрипты обнаруживаются в раннем эмбриогенезе, как показано на дрозофиле, и отвечает за формирование конечностей, крыльев и придатков головы. На II стадии происходит детерминация фокуса, т.е. центра будущего глазчатого пятна, что соответствует по времени позднему 5-му возрасту и ранней куколке. Далее следует III стадия — сигнализация фокуса, т.е. активация и распространение фокусного сигнала, в результате чего образуется поле клеток, составляющее центр будущего пятна. Последней IV стадией детерминации глазчатого пятна является ста-

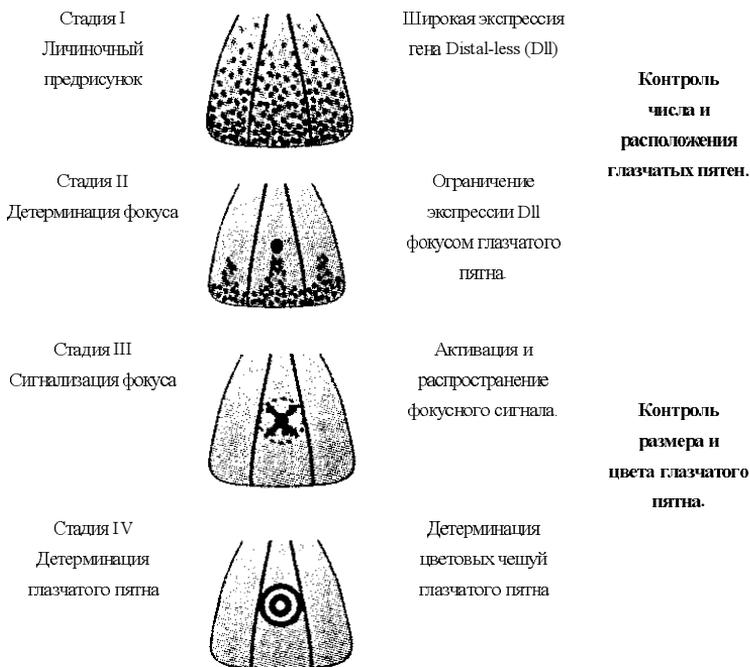


Рис. 1. Модель развития глазчатых пятен бабочек (по: Brakefield et al., 1996).

для дифференциации цветowych чешуек.

Авторы (Brakefield et al., 1996), рассматривая проблему дивергенции различных видовых рисунков, приводят данные о формировании глазчатых пятен как у видов, имеющих их в своем рисунке, так и у тех, у которых они не развиваются. Оказалось, что у видов с разным количеством и расположением глазчатых пятен закладываются одинаковые предрисунки, но происходит дивергенция на стадии детерминации фокуса. Наоборот, у видов, не имеющих глазчатых пятен (например, *Danaus plexippus*), в имагинальных дисках не обнаруживается полосок срединной линии и пятен, хотя транскрипты гена DII присутствуют у всех видов чешуекрылых.

Несмотря на раннюю закладку глазчатых пятен в крыловом рисунке и их видовую дифференциацию на стадии ранней куколки, глазчатые пятна являются весьма изменчивым признаком по окончательному проявлению в рисунке и тем более по размеру.

Настоящая работа посвящена изучению фенотипической изменчивости глазчатых пятен крылового рисунка представителей подсемейства *Satyrinae*, семейства *Nymphalidae*.

Материал и методы

Материалом послужили репрезентативные выборки 10 массовых видов бархатниц с территории Свердловской, Челябинской и Курганской областей общим объемом 4554 экзепляра: *Coenonympha glycerion* (890 экз.), *C. arcania* (473 экз.), *C. pamphilus* (372 экз.), *Aphantopus hyperantus* (1155 экз.), *Maniola jurtina* (170 экз.), *Minois dryas* (382 экз.), *Lasiommata maera* (95 экз.), *L. petropolitana* (112 экз.), *Lopinga achine* (790 экз.), *Oeneis tarpeia* (70 экз.).

Основной объем материала был собран автором в течение полевых сезонов с 1993 по 1999 год; кроме того, были проанализированы выборки, сделанные проф. Ю.И.Новоженовым, студентами и сотрудниками кафедры зоологии УрГУ. Автором была обработана коллекция чешуекрылых Института экологии растений и животных УрО РАН с любезного разрешения В.Н.Ольшванга.

При анализе изменчивости размеров пятен использовались индексы пятен, т.е. диаметры пятен на вентральной поверхности крыльев, отнесенные к длине соответствующего крыла, как это принято в литературе для нивелирования влияния общего размера особи.

Камеральная обработка материала, помимо непосредственного проведения измерений на МБС-10, включала биометрические методы с применением элементарной описательной статистики, кластерного, дисперсионного и дискриминантного анализов в стандартных пакетах и расчета фенетических дистанций по Хартману с помощью пакета программ PHEN, разработанного А.Г.Васильевым.

Результаты и обсуждение

Первый раздел работы как необходимый предварительный этап

любого фенетического исследования посвящен выделению и каталогизации фенотипов среди глазчатых пятен крылового рисунка бабочек. Для этого была создана общая база данных, куда заносилась информация о наличии пятен в каждой ячейке крыла на правой и левой сторонах каждой особи. В качестве фенетических признаков принимались пятна, стабильность проявления которых была меньше 100%, причем такие пятна обязательно должны обнаруживаться на обеих сторонах особи одновременно. Случаи редких асимметричных находок не вносились в общий каталог и не рассматривались подробно в связи с флуктуирующим характером ненаправленной асимметрии. Например, для *Arphantopus hyperantus* пятно в ячейке R5-M1 переднего крыла никогда не были найдены нами в крыловом рисунке одной особи слева и справа, но встречались 4 раза из 1155 экземпляров на одной из сторон (т.е. частота встречаемости составляет 0,0035%).

Следующим шагом исследования было выявление структуры коррелятивных связей между глазчатыми пятнами крылового рисунка. Мы получили определенную структуру фенотипических корреляций, для иллюстрации которой в качестве примера приводим дендрограмму сходства глазчатых пятен крылового рисунка самок *Coenonympha glycerion* (рис.2).

Все пятна рисунка заднего крыла образуют обособленный кластер за исключением G7, который оказывается слабо коррелятивно связан со всеми другими признаками. Пятна G1. G3. G4. G5 являются ста-

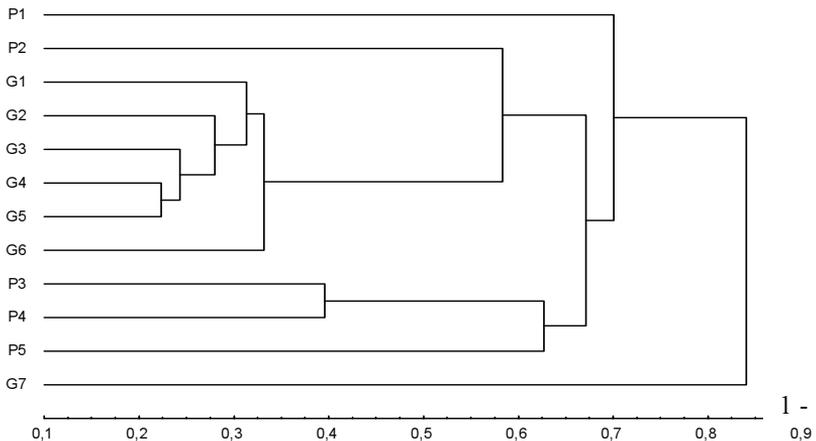


Рис.2. Дендрограмма сходства глазчатых пятен крылового рисунка самок *Coenonympha glycerion*. (Пятна рисунка переднего крыла обозначены буквами P, пятна заднего крыла — буквами G).

бильными по своему проявлению в рисунке и всегда присутствуют на заднем крыле самок. Пятна G2, G6 и G7 являются фенами, причем частота их встречаемости неодинакова. Если пятна G2 и G6 отсутствуют всего у 1 и 2% особей, соответственно, то фен G7 является довольно редким и встречается в рисунке у примерно 6% особей в выборке.

Пятна рисунка переднего крыла не связаны значительно ни друг с другом, ни с пятнами заднего крыла, но пятна рисунка соседних ячеек крыла P3, P4, P5 входят в один кластер, и при этом все они являются фенетическими.

В целом анализ структуры корреляций между глазчатыми пятнами показал, что наиболее тесно связаны друг с другом:

во-первых, пятна, обладающие 100% стабильностью проявления, либо близкой к таковой; во-вторых, пятна, расположенные в соседних ячейках крыла; в-третьих, пятна в гомологичных ячейках переднего и заднего крыльев.

Полученный результат подтверждает и дополняет вывод Ничаута о высокой скоррелированности соседних гомологичных элементов рисунка.

Таким образом, некоторые глазчатые пятна крылового рисунка оказываются фенетическими, альтернативно варьирующими признаками, в разной степени скоррелированными друг с другом.

Значительный объем литературы посвящен изучению эпигенетической изменчивости и представлениям о пороговых признаках (Berry, Searle, 1963; Brakefield et al., 1996; Васильев, 1988, 1992, 1996 и др.) и их поддержанию в популяциях, например, с помощью частотно-зависимого отбора (Roff, 1998). Природа пороговости признаков заключается, по мнению М.А.Шишкина (1986), в том, «что развитие представляет собой систему с ограниченным выбором возможных результатов и что все они независимо от их начальных причин имеют одну и ту же основу — количественные пороговые нарушения нормальной координации процессов онтогенеза (рассогласование скоростей реакций, изменение концентраций реагирующих веществ и т.д.)». При достижении критической (пороговой) величины признак проявляется в фенотипе и варьирует как обычный количественный признак. Если в процессе его эмбриональной закладки пороговый уровень не достигается, признак вообще не проявляется в фенотипе.

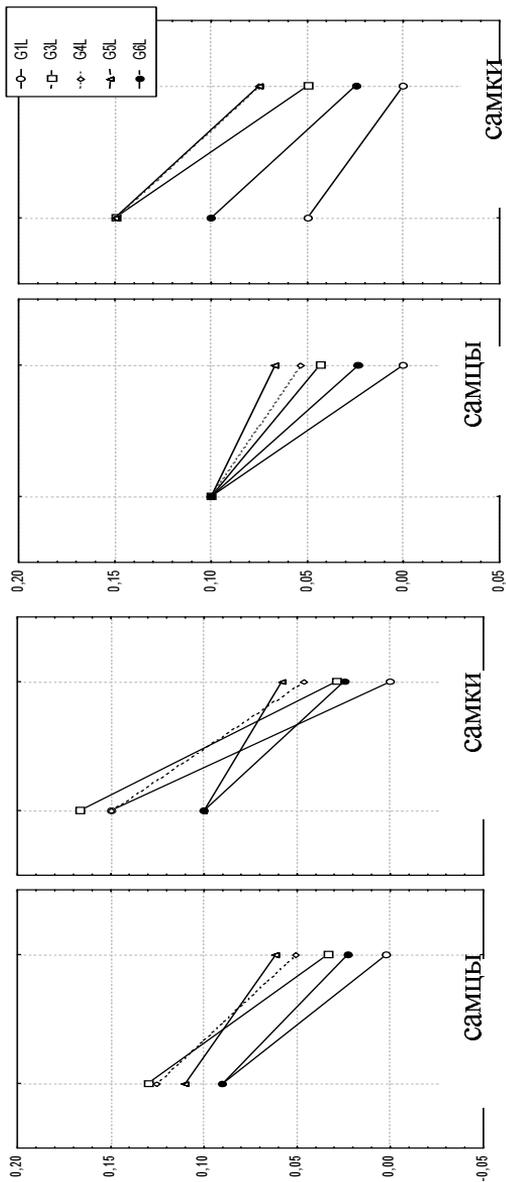
Выделенные нами фены крылового рисунка в ходе своего развития имеют эпигенетические пороговые ограничения, что иллюстрируется результатами многофакторного дисперсионного анализа (рис.3).

Анализ промеров пятен с учетом качественного дискретного состояния одного из фенетических признаков (его наличие, либо отсутствие) показал общую тенденцию того, что на развитие фена оказывает влияние достижение остальными пятнами определенных размеров. У обоих полов и во всех изучаемых популяциях глазчатое пятно, выделенное как фен, развивается на крыльях с более крупными, достигшими порогового размера, остальными пятнами рисунка.

Сравнение популяций по метрическим признакам в пространственно-временном аспекте проводилось методом дискриминантного анализа, который, как известно, основан на максимизации отношения

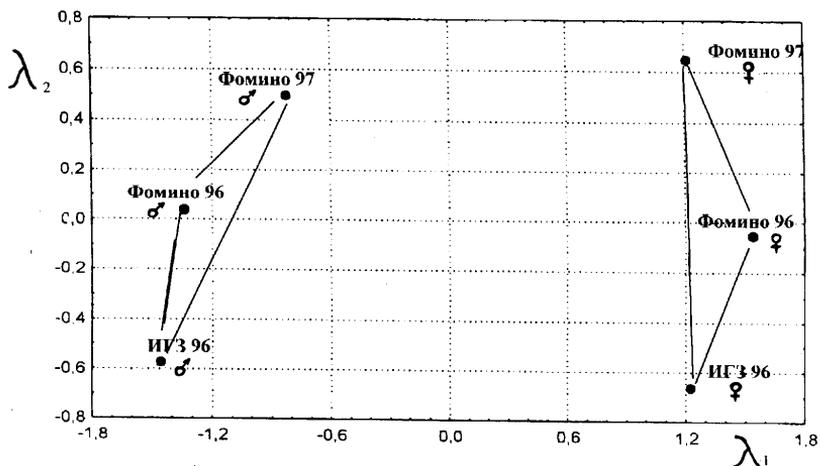
Челяб. обл., музей-заповедник «Аркаим»

Курганская обл., Петуховский р-н.

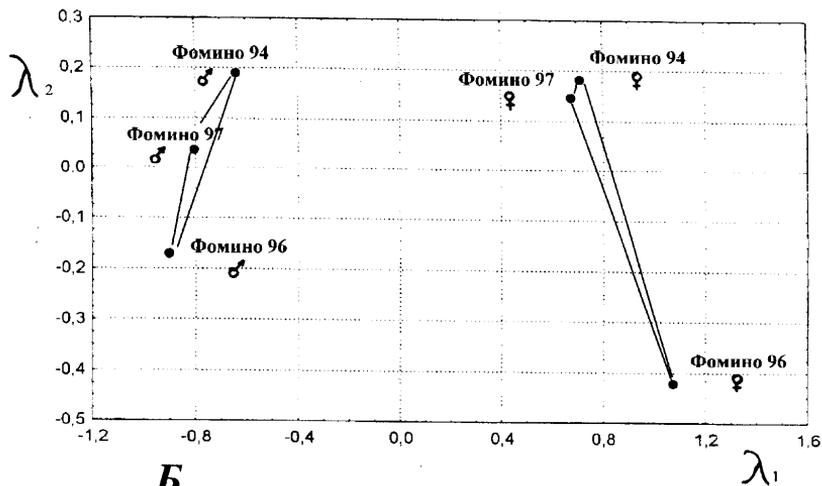


Наличие фена G2 + - + - + - + -

Рис.3. Результаты дисперсионного анализа промеров пятен задних крыльев *Coelopturha raptivius*.



A



B

Рис. 4. Соотношение хронографических, хорологических и половых различий (дискриминантный анализ). А — *Coenonympha glycerion*; Б — *Coenonympha arcania*.

межгрупповой дисперсии к внутригрупповой. Пример результатов приведен на рисунке 4.

В пространстве первых двух канонических осей отображены центроиды выборок с учетом половой принадлежности, места и года взятия. Общая тенденция заключается в том, что полигоны изменчивости самцов и самок не перекрываются, в то время как колебания во времени и пространстве менее значимы. Это означает, что временная изменчивость в пределах одной популяции сравнима с хорологической изменчивостью изучаемых Средне- и Южноуральских популяций.

Этот вывод был подтвержден при анализе неметрических признаков методом расчета фенетических дистанций по Хартману. Оценка устойчивости проявления фенотипических признаков показала, что фенетические дистанции между последовательными выборками разных лет невелики, но даже эти небольшие различия могут превышать межпопуляционные различия. Фенетические дистанции значительно возрастают и различия являются достоверными по хи-квадрат при сравнении внутрипопуляционных групп по половой принадлежности (рис.5).

Таким образом, результатами дисперсионного и дискриминантного анализов показано значимое влияние фактора пола на фенотипическую изменчивость глазчатых пятен крылового рисунка. Пола отличаются друг от друга и по стабильности проявления фенотипических признаков.

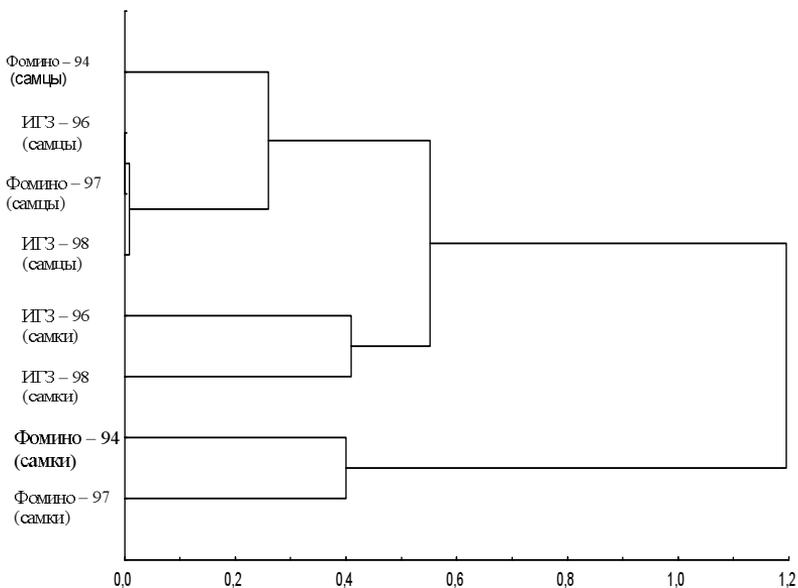


Рис.5. Фенетические дистанции между популяциями *Coenonympha glycerion* с учетом половых, пространственных и временных различий (метод UPGMA).

по размерам пятен (самки имеют как правило большее число пятен и они крупнее, чем у самцов). Поэтому обработка материала и весь анализ проводились отдельно для самцов и самок.

В работе были сделаны следующие выводы:

Для 10 видов бабочек подсемейства *Satyrinae* выделены глазчатые пятна, характеризующиеся как альтернативно варьирующие (фенетические) признаки и составлен их каталог.

Наиболее тесные коррелятивные связи существуют между стабильными пятнами, расположенными в соседних ячейках крыла. Наименее скоррелированы редкие фены друг с другом и остальными пятнами рисунка.

Пороговая природа фенетических глазчатых пятен обнаруживается в том, что они проявляются в крыловом рисунке при достижении остальными пятнами определенного критического, т.е. порогового, размера.

По размерам пятен и степени стабильности проявления фенов существуют половые различия. Самцы обладают меньшим числом и более мелкими пятнами в рисунке, но более широким спектром изменчивости, чем самки.

Литература

- Васильев А.Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М., 1988. С.158-169.
- Васильев А.Г. Эпигенетическая изменчивость и общие проблемы изучения фенетического разнообразия млекопитающих. Киев, 1992. 46 с. (Препринт/ АН Украины, Ин-т зоологии; 92.1)
- Васильев А.Г. Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 47 с.
- Шванвич Б.Н. Об изменчивости рисунка у чешуекрылых, преимущественно *Heterocera* // Зоол. журн. 1955. Т.34, №6. С.1283–1291.
- Шишкин М.А. Эпигенетическая система как объект селективного преобразования // Морфология и эволюция животных. М., 1986. С.63-74.
- Berry R.J., Searle A.G. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton // Proc. Zool. Soc. 1963. V.140, N4. P.577–615.
- Brakefield P.M., Gates J., Keys D., Kesbeke F., Wijngaarden P.J., Monteiro A., French V., Carroll S.B. Development, plasticity and evolution of butterfly eyespot patterns // Nature. 1996. N384. P.236–241.
- Henke K. Zur vergleichenden Morphologie des zentralen Symmetriesystems auf dem Schmetterlingsflügel // Biol. Ztbl. 1933. Bd.53.
- Nijhout H.F. A comprehensive model for colour pattern formation in butterflies // Proc. R. Soc. Lond. B239. 1990. P.81–113.
- Roff D.A. The maintenance of phenotypic and genetic variation in threshold traits by frequency-dependent selection // Journ. Evol. Biol. 1998. V.11, N 4. P.513-529.
- Schwanwitsch B.N. Color-pattern in Lepidoptera // Энтомол. обозрение. 1956. Т.35, N 3. С. 530–546.

КРАНИОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ЛАНДШАФТНО-БИОТОПИЧЕСКИХ ГРУППИРОВОК КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS RUTILUS* PALL.) НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ

А.С.Иванюк

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар

В ряде работ по лесным полевым отмечена биотопическая и межгодовая изменчивость в размерах черепа (Большаков, 1972; Большаков, Васильев, 1975; Кулюкина, Гибет, 1980; Ильенко, Крапивко, 1983; Haitlinger, 1970). В этой связи представляло интерес изучить проявления ландшафтно-биотопической изменчивости у модельного вида — красной полевки — в равнинном, предгорном и горном участках Печоро-Ильчского государственного заповедника. Цель работы поэтому состояла в оценке дифференциации равнинной, предгорной и горной ландшафтно-биотопических группировок красной полевки в Печоро-Ильчском заповеднике по краниометрическим признакам.

Изучена серия черепов, любезно предоставленная к.б.н. А.В.Бобрецовым (материал ежегодно собирался в указанных участках заповедника в июле-августе 1989-1996 гг.), и собственные коллекционные материалы автора, добытые в равнинном районе в июле-августе 1996 г. Анализировали только перезимовавших зверьков красной полевки. Для оценки краниометрической изменчивости использовались 15 параметров: общая и кондилобазальная длина, длина носовых костей, диастемы, верхнего ряда коренных зубов, лицевой части черепа, мозговой части черепа, ширина носовых костей, межглазничного промежутка, мозговой капсулы, скуловая и затылочная ширина, высота черепа и нижней челюсти, расстояние между верхними коренными зубами. Промеры выполнены штангенциркулем с точностью 0,1 мм. Изучены 166 черепов красной полевки (равнинный район заповедника — 37 экз., предгорный — 65, горный — 64). Проведена стандартная биометрическая обработка материала. Множественные межгрупповые сравнения проведены на основе однофакторного дисперсионного анализа S-методом Шеффе (Шеффе, 1980).

Анализ краниометрических признаков на объединенном материале выявил значимые различия между самцами и самками по пяти признакам. Самцы достоверно меньше самок по общей длине черепа, кондилобазальной длине, длине диастемы и длине лицевой части черепа. При этом у самцов достоверно шире расставлены скуловые дуги. Проявление полового диморфизма по многим признакам потребовало провести сравнение ландшафтно-биотопических группировок красной полевки отдельно по самцам и самкам.

Множественное сравнение S-методом Шеффе показало, что самцы красной полевки в горах, по сравнению с равниной, имели достоверно большую длину ($p < 0,05$) и ширину носовых костей ($p < 0,01$), высо-

ту черепа ($p < 0,05$) и ширину мозговой капсулы ($p < 0,05$). Кондилобазальная длина черепа самцов в горной группировке была достоверно меньше, чем в равнинной. Зверьки из предгорной группировки отличались от полевок горной группировки большей общей длиной черепа ($F_s = -3,2$; $p < 0,01$), скуловой шириной ($F_s = 3,8$; $p < 0,01$), затылочной длиной ($F_s = -4,2$; $p < 0,01$). По относительной длине черепа (отношение кондилобазальной длины черепа к длине тела) косвенно можно судить о скорости ростовых процессов (Шварц, 1962). В горах индекс черепа красной полевки составил 23,5%, в предгорьях — 24,5% и на равнине — 23,7%. Можно осторожно предположить, что вероятное замедление роста зверьков в предгорной группировке связано с влиянием относительно большей плотности зверьков в поселении.

Множественное сравнение показало, что у самок межгрупповые различия выражены значительно меньше, чем у самцов. Самки горного и равнинного районов отличаются лишь по ширине носовых костей ($F_s = 3,2$; $p < 0,01$). В предгорной группировке самки имеют большую скуловую ширину ($F_s = -2,6$; $p < 0,05$) и длину мозговой части ($F_s = -3,1$; $p < 0,05$), что наблюдалось и у самцов. Таким образом, у красных полевок, населяющих горы Северного Урала и прилегающие к нему равнины, отмечен половой диморфизм по целому ряду краниометрических признаков. Характер связи морфологической изменчивости с градиентом факторов среды достаточно сложен и, по-видимому, определяется как физическими, так и биотическими условиями среды. Однако, по целому ряду краниометрических признаков наблюдается существенная дифференциация ландшафтных группировок красной полевки.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 00-04-48795.

ПРОБЛЕМЫ АДАПТАЦИИ АМФИБИЙ В УСЛОВИЯХ ПОВЫШЕННЫХ ТЕХНОГЕННЫХ НАГРУЗОК

И.Н.Камкина

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г. Екатеринбург*

Наши исследования проводились на территории г. Н.Тагила — крупнейшего индустриального центра Урала. Цель нашего исследования: изучить адаптивную специфику популяций амфибий в условиях повышенных техногенных нагрузок. Это определило постановку следующих задач: уточнение видового состава и территориального распределения амфибий в исследуемом районе; выявление морфофизиологических и цитологических особенностей амфибий, развивающихся в различных, по уровню антропогенного влияния, условиях.

Для сравнения полученных данных мы разделили исследуемую территорию на 3 зоны по уровню антропогенной нагрузки (Камкина, 1999).

На территории города встречаются два вида лягушек — остромордая (*Rana arvalis*) и озерная (*Rana ridibunda*), и один вид тритонов — обыкновенный (*Triturus vulgaris*). Наиболее распространенной на исследуемой территории является озерная лягушка. Этот интродуцированный из более южных широт вид успешно размножается на территории города. В связи с крупными размерами и отсутствием в природе врагов, озерная лягушка имеет значительные преимущества перед местными видами. В Н. Тагиле появление озерной лягушки отмечено около 20 лет назад. Более высокая температура в городских водоемах позволила ей успешно расселиться и размножиться в условиях повышенных антропогенных нагрузок, вытесняя местные виды. На территории города нами отмечено 15 местообитаний озерной лягушки, в 11 из которых особи этого вида успешно размножаются, а в трех — отмечено многократное икрометание за один сезон. За пределами городской территории озерная лягушка не встречается. Численность взрослых особей озерной лягушки на городской территории колеблется от 10 до 80 экземпляров на 100 метров учетного маршрута. Из местных видов амфибий в городе нами отмечены: остромордая лягушка в семи местообитаниях и обыкновенный тритон — в 3 местообитаниях. Озерная лягушка доминирует во всех водоемах, где она встречается совместно с другими видами амфибий.

Достоверных различий между группировками остромордой лягушки на исследуемой территории по длине тела и индексам печени и сердца не обнаружено. У озерной лягушки различия в длине, индексам печени и пролиферативной активности статистически достоверны. Средний размер сеголеток этого вида наибольший в зоне со слабым уровнем антропогенной нагрузки (1 зона — $29,5 \pm 0,6$ мм; 2 зона — $29,5 \pm 0,5$ мм; 3 зона — $38,8 \pm 0,9$ мм). Анализ имеющегося в нашем распоряжении материала позволил установить различия в митотической активности эпителия роговицы глаза озерной лягушки различных по степени антропогенной нагрузки зон. Наименьший уровень этого индекса у сеголеток из 1 зоны (1 зона — $3,62 \pm 0,56\%$; 2 зона — $6,68 \pm 0,55\%$; 3 зона — $5,31 \pm 0,81\%$). Можно предположить, что поступающие в окружающую среду поллютанты негативно воздействуют на цитологические характеристики сеголеток амфибий, понижая метаболизм клеток. В целом материалы, представленные в данной работе, показывают, что в условиях высоких техногенных нагрузок популяции амфибий обладают рядом морфофизиологических особенностей. Таким образом, городская среда, характеризующаяся повышенным тепловым загрязнением, создает потенциальную возможность возникновения популяций озерной лягушки за пределами ее естественного ареала, а ее высокая устойчивость к химическим загрязнениям делает ее более приспособленной к условиям повышенных техногенных нагрузок и создает опасность исчезновения местных видов амфибий.

РЕАКЦИЯ ЭПИДЕРМАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ

Е.А.Клепикова

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г. Екатеринбург*

В настоящее время большое внимание уделяется изучению различных направлений биомониторинга, в том числе рассматриваются идеи об использовании растений для оценки качества окружающей среды. В ряде работ (Богатырь, 1984; Вовк, 1984; Довбыш, 1984) объектом исследований являются эпидермальные показатели, т.к. эпидерма играет роль защитно-регуляторной системы периферической сферы растения и длительное время сохраняет митотическую активность.

Цель работы: изучить реакцию эпидермального комплекса различных видов растений на загрязнение среды тяжелыми металлами.

Материал и методика

Исследования проводили в 1995-1999 гг. на территории Пышминского района Свердловской области, в зоне воздействия комбината «Уралэлектромедь». Было заложено пять пробных участков с различной степенью токсической нагрузки, сходных по экологическим признакам. Предварительные исследования показали, что территории характеризуются одним типом почв (дерново-подзолистый), с кислотностью от 6,2 до 7,5, количеством органики от 0,7 до 1,2 мкг, сходным видовым составом растительности. Пробы почв брали в поверхностном слое (0-20 см) методом конверта. Концентрацию металлов в почвах определяли методом атомно-абсорбционной спектрометрии. Содержание тяжелых металлов на пробных участках различно; их концентрации колеблются: Cu от 210 до 1192 мкг/г, Zn от 63 до 416 мкг/г, Pb от 45 до 346 мкг/г, Cd от 1,2 до 2,8 мкг/г (Клепикова, 1998).

В качестве объектов исследования рассмотрен ряд многолетних видов: бодяк полевой (*Cirsium arvense* L.), осот полевой (*Sonchus arvensis* L.), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Wigg.) и кульбаба псевдодуванчиковидная (*Leontodon pseudotaraxaci* Schur), относящихся к семейству сложноцветных, а также однолетний вид семейства маревых лебеда раскидистая (*Atriplex patula* L.). Объем использованного материала — 250 растений. Для анализа отбирали взрослые, закончившие фазу интенсивного роста листья генеративных особей. В качестве исследуемых параметров были выбраны количественные характеристики изменения устьиц и эпидермальных клеток с адаксиальной и абаксиальной сторон листа для фоновой и импактной зон. Учет анатомических характеристик эпидермы производился с помощью метода реплик или клиокаст. Реплики брали между средней жилкой и краем листовой пластинки, на равном расстоя-

нии от базальной и апикальной частей листа. Подсчет структурных единиц проводили при увеличении 7 x 40. Данные обработали методами математической статистики.

Результаты и обсуждение

Антропогенное загрязнение местности обычно захватывает все среды: наземно-воздушную, водную, почвенную и биотическую. Поэтому биоиндикация растений скорее позволяет судить о комплексном загрязнении окружающей среды. Но поскольку скорость самоочищения почв от тяжелых металлов крайне низка, а их концентрация в атмосферной среде очень лабильна, то можно предположить, что почвенное загрязнение более значимо. В ряде работ рассматриваются приспособительные реакции организменного уровня, основанные на комплексе метаболических механизмов защиты и коррекции физиологических процессов (Липская, 1984; Алексеев, 1987; Барсукова, 1997; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Одним из решающих методов диагностики и идентификации растений в нецветущем состоянии является их анатомическое исследование (Анели, 1963). Эколого-анатомический метод позволяет глубже понять адаптации растений. В качестве объекта исследований чаще всего используют лист. По степени развития его тканей можно судить об интенсивности физиологических функций. Анализ анатомического строения листа исследованных видов показал, что загрязнение почв тяжелыми металлами по-разному отражается на структуре эпидермального комплекса их вегетативных органов.

Данные таблицы показывают, что наибольшую изменчивость в градиенте токсической нагрузки проявляет количество устьиц. Так, у бодяка полевого, осота полевого и одуванчика лекарственного наблюдается увеличение количества устьиц на верхней эпидерме в импактной зоне, при этом на нижней эпидерме данный параметр достоверно не изменяется. Эту особенность можно связать с возможностью большего оседания пылевых частиц на верхней эпидерме, что приводит к закупориванию устьиц и, предположительно, к образованию новых. У кульбабы псевдоодуванчиковидной и лебеды раскидистой было выявлено уменьшение количества устьиц на обеих сторонах листа в зоне загрязнения, что дает возможность предположить о торможении процесса митотического деления. Для выявления реакции эпидермы листовой пластинки на загрязнение окружающей среды использовали индекс эпидермального комплекса, равный количеству эпидермальных клеток на одно устьице, рассчитанный для фоновой и импактной зон. У бодяка полевого, осота полевого и одуванчика лекарственного выявлено уменьшение индекса в импактной зоне; у кульбабы псевдоодуванчиковидной — увеличение, а у лебеды раскидистой индекс остается неизменным.

Была рассмотрена изменчивость индекса эпидермального комплекса в градиенте загрязнения почв устьем, т.к. именно этот металл преобладает на всех выбранных участках. В результате выявлена обратная пропорциональность индекса эпидермального комплекса концентрации меди в почве у бодяка полевого, осота полевого и одуванчика лекарственного (рис. 1а). У кульбабы псевдоодуван-

Таблица. Показатели эпидермального комплекса (* — разница между фоном и импактной зоной достоверна при $P > 0,95$)

Вид	Показатель, шт. в поле зрения микроскопа	Верхняя эпидерма		Нижняя эпидерма		Индекс эпид. комплекса	
		фон	импакт	фон	импакт	фон	импакт
бодяк полевой	кол-во устьиц	7±2,6	11±4,2*	24±3,4	22±6,6	2,4	1,3
	кол-во эпид. клеток	121±16	135±32	167±16	197±32*		
осот полевой	кол-во устьиц	0,05±0,03	3±2,1*	39±6,7	37±11	-	10
	кол-во эпид. клеток	98±23	121±33,9*	123±27	134±26		
кульбаба псевдоод.	кол-во устьиц	17±3,6	13±2,3*	24±4	21±3,2*	1,4	2,1
	кол-во эпид. клеток	176±27	224±30*	173±28	174±15		
одуванчик лекарственный	кол-во устьиц	14±3,6	18±1,2*	31±9,3	33±2,5	2	1,8
	кол-во эпид. клеток	162±24,8	163±10	177±21	165±3,9		
Лебеда расклевистая	кол-во устьиц	33±9	18±5*	66±9	34±15*	2,5	2,5
	кол-во эпид. клеток	216±51	131±3,5*	175±13	98±10*		

чиковидной выявлена прямая пропорциональность индекса эпидермального комплекса в градиенте увеличения содержания меди в почве (рис. 1б). Отмеченные различия дают возможность предположить наличие у растений разных механизмов приспособления к данному типу загрязнения.

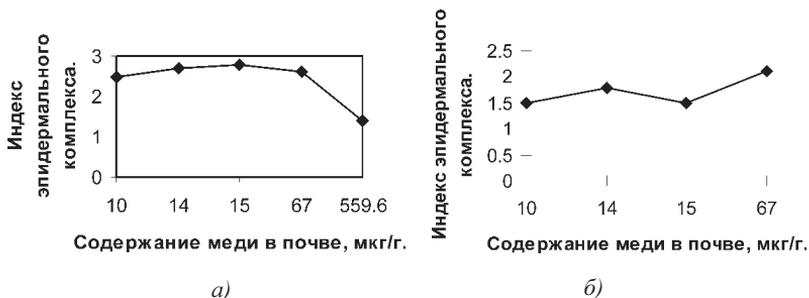


Рисунок. Зависимость индекса эпидермального комплекса листа от концентрации меди в почве у бодяка полевого (а), кульбабы псевдоодуванчиковидной (б).

Выводы

При увеличении токсической нагрузки на почву в наибольшей степени изменяется показатель количества устьиц.

Введенный индекс эпидермального комплекса при увеличении концентрации меди в почве у бодяка полевого, осота полевого и одуванчика лекарственного уменьшается, а у кульбабы псевдоодуванчиковидной увеличивается.

Литература

- Алексеев Ю.В. Тяжелые металлы в почвах и растениях. Л.: Агропромиздат, 1987. 142 с.
- Анели Н.А. Атлас эпидермы листа. Тбилиси, 1963. 112 с.
- Барсукова В.С. Физиолого-генетические аспекты устойчивости растений к тяжелым металлам: Аналит.обзор. Новосибирск, 1997. 63 с. (СО РАН ГПНТВ; Ин-т почвоведения и агрохимии; сер. «Экология»; Вып.47).
- Богатырь В.Б. Роль анатомического строения листа в устойчивости растений, используемых в фитодизайне // Тез. докл. Всесоюз. Конф. по анатомии растений. Л., 1984.
- Вовк А.Г. Особенности строения эпидермы — важный таксономический признак злаков // Тез.докл. Всесоюз. Конф. по анатомии растений. Л., 1984.
- Довбыш Н.Ф. Анатомические изменения в листьях древесных растений под влиянием техногенных выбросов // Тез.докл. Всесоюз. Конф. по анатомии растений. Л., 1984.
- Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. 139 с.
- Клепикова Е.А. Эпидермальный комплекс *Betula verrucosa* в условиях токсического загрязнения среды // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Материалы конф. Екатеринбург, 1998. С.174-175.
- Липская Г.А. Анатомическая структура растений при оптимизации корневого питания кобальтом // Тез.докл. Всесоюз. Конф. по анатомии растений. Л., 1984.

КОНЦЕНТРАЦИЯ РАДОНА (RN-222) В ЖИВОТНОВОДЧЕСКИХ ПОМЕЩЕНИЯХ В РАЗНЫХ РАЙОНАХ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Е.Н.Корсакова, В.М.Мельникова

*Уральская государственная сельскохозяйственная академия,
г.Екатеринбург*

Радиоэкологическая обстановка в Уральском регионе неоднородна и в ряде районов весьма неблагоприятна. Это неблагополу-

чие вызвано как естественной средой, так и деятельностью ряда предприятий Минатома РФ и других ведомств.

Естественный радиоактивный фон отличается высокой мозаичностью, обусловленной включением в геологические комплексы пород природных радионуклидов: калия-40, тория-232, урана-238, радия-226 и, особенно, радона-222. В Свердловской, Челябинской, Оренбургской областях и Республике Башкортостан сосредоточены тысячи локальных скоплений естественной радиоактивной минерализации.

В настоящее время на территории Урала проводится комплексный анализ и обобщение экологических исследований, что позволяет выполнить районирование территории региона и выделить группы эколого-радиогеохимических зон. Эти зоны характеризуются повышенным уровнем естественной радиоактивности верхней части литосферы, подземных вод и концентрации радона в почвенном воздухе.

Значительное облучение живых организмов обусловлено радоном и продуктами его распада. В регионе Урала выявлены обширные территории с аномальной концентрацией 222-Rn в припочвенном воздухе. Радон постоянно поступает в окружающую среду из литологических комплексов земной коры при распаде урана и радия, содержащихся в руде. Наибольшее количество радона содержится в приземном слое атмосферы; чем выше над землёй, тем меньше его концентрация в воздухе.

Токсическое действие радона основано на хорошей растворимости в воде и жидкостях организма. При ингаляции 222-Rn равномерно распределяется по всему организму, но преимущественно циркулирует в желудочно-кишечном тракте, жировой ткани и тканях мозга, где достигает максимальной концентрации через 10-15 минут, а через 2 часа остаются лишь следы. За такой короткий промежуток времени при однократном поступлении радон практически не оказывает пагубного воздействия на организм, но при постоянном введении приводит к дистрофическим и дегенеративным изменениям паренхиматозных органов.

Нами проведены исследования с целью выявления радоноопасных участков на территории сельхозпредприятий Свердловской области. Измерения проводились в совхозах Белоярского и Красноуфимского районов. Уровень радона определяли прибором «Рамон-01» в закрытых и открытых животноводческих и подсобных помещениях согласно инструкции.

Результаты исследований показали, что в совхозах Белоярского района уровень эквивалентной равновесной объемной активности (ЭРОА) радона-222 был существенно ниже существующих санитарно-гигиенических нормативов (1 Бк/м³), а в районах с гористым ландшафтом (Красноуфимский район) в 52 раза больше предыдущего показателя, причем в непроветриваемых помещениях молочно-товарных ферм отмечали 6-кратное превышение нормативов. Эти радоноопасные участки на фермах Красноуфимского района предположительно связаны с крупными разломами земной коры в этих зонах.

Одним из отрицательных действий 222-радона является его влияние на генетический аппарат живых организмов (Гилева, 1993). Проведенный нами цитогенетический мониторинг по исследованию

костного мозга крупного рогатого скота, длительное время содержащегося на данных территориях, подтвердил влияние условий среды на организм. Контролем служили животные из зон, благополучных по радону. Анализ данных цитогенетического исследования костного мозга выявил достоверную разницу у животных из разных территорий области по количеству анафаз с перестройками хромосом: процент хромосомных aberrаций у животных с данных территорий был в 2 раза выше, чем у животных контрольной группы, и составил соответственно 4.53% против 2.23% в контроле. Наши результаты подтвердили негативное действие радона.

Таким образом, выявление радоноопасных территорий с аномальными концентрациями радона должно стать важным звеном в системе агроэкологического мониторинга сельскохозяйственных предприятий и прогнозирования состояния здоровья продуктивных животных на этих территориях.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТА КРОВОХЛЕБКИ

Г.В.Костицин

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

В систематике растений достаточно надежно, хотя и не бесспорно, установлены филогенетические связи высших таксонов (семейств, порядков) и практически ничего не известно о взаимоотношениях низших систематических групп (родов и видов). Для дальнейшей детализации филогенетической системы растений необходимо привлечение новых категорий признаков, позволяющих обсуждать не только «семейные» сходства и различия, но и родовые и видовые особенности объектов классификации. Одним из таких признаков является строение листа, сходное у различных видов одного семейства. Поэтому целью нашей работы является изучение особенностей строения листа кровохлебки как потенциального биосистематического признака.

Исследование морфологического разнообразия показало, что типичный непарноперистый лист этого вида чрезвычайно изменчив. Число боковых листочков сложного листа в естественных условиях составляет 5-6 пар, но колеблется в интервале от одной пары (тройчатый лист) до десяти пар и более.

Все листочки сложного листа отличает зубчатый край. Число зубчиков на одном листочке закономерно изменяется в зависимости от его положения на листе, возрастая от основания к верхушке. Кроме того, по мере увеличения общего числа боковых листочков сложного листа увеличивается и число зубчиков на каждом листочке. При этом сохраняется следующая пропорция: число зубчиков на самых крупных листочках примерно вдвое превышает число листочков сложного листа.

Для получения более точных количественных соотношений, характеризующих закономерную изменчивость строения листа кровохлебки по мере усложнения его строения, необходимы дальнейшие исследования.

Работа выполнена при поддержке РФФИ грант № 00-04-48440.

**МНОГОМЕРНОЕ МОРФОМЕТРИЧЕСКОЕ СРАВНЕНИЕ
«ДОМЕСТИЦИРОВАННЫХ» И ПРИРОДНЫХ ЛИСИЦ
(*VULPES VULPES L.*)**

У.В.Котельникова, А.Г.Васильев

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г.Екатеринбург*

Процесс domestikации изучали многие авторы (Дарвин, 1951; Боголюбский, 1959; Шварц, 1972). Наиболее широко известны работы академика Д.К.Беляева, которым на специализированной звероферме ИЦиГ СО РАН был организован эксперимент по искусственной domestikации серебристо-черных лисиц (Беляев, 1979; Трут, 1987).

Д.К. Беляевым и его сотрудниками в течение нескольких поколений отбирались лисицы, проявляющие интерес и приязнь к человеку. В результате эксперимента сформировались лисицы с морфологическими чертами, характерными для домашних животных (пегости и т.д.). Несмотря на детальный генетический и биохимический анализ экспериментальных стоклов животных краниометрические особенности «ручных» и «диких» лисиц были слабо изучены. В этой связи представляло интерес провести сравнение краниометрических признаков не только в экспериментальных группах животных, но и сравнить их с животными природных популяций.

Материалом для работы послужила коллекция черепов сеголеток серебристо-черных лисиц, которая в настоящее время хранится в зоологическом музее ИЭРиЖ УрО РАН. Материал получен в октябре 1991 года на специализированной звероферме Института цитологии и генетики СО РАН. Черепа сеголеток лисиц из природной популяции, добытые в течение двух промысловых сезонов, с 1976 по 1978 год, в Свердловской области, любезно предоставлены к.б.н. Н.С.Корытиным. Выборка представлена животными трех стоклов: 1) «диких» лисиц, которые не были включены в эксперименты по их одомашниванию; 2) «ручных» лисиц, которые получены в ходе длительного отбора по особенностям поведения; 3) диких лисиц из природной популяции Свердловской области. Изучали черепа одновозрастных сеголеток лисиц с учетом разделения по полу. Общее число изученных черепов — 267 экз. Черепа измеряли по 16 признакам: 1- общая длина черепа (OBSHDL), 2 — кондилобазальная длина черепа (CBD), 3 — длина лицевой части черепа (DLCH), 4 — длина мозговой части черепа (DMCH), 5 — длина верхнего зубного ряда (DVZR), 6 — длина носовых костей (DNOС), 7 — длина резцовых отверстий (DREZC), 8 — длина небных пластинок (DNEBPL), 9 — ску-

ловая ширина черепа (SKSH), 10 — лямбдоидальная ширина черепа (LAMBSH), 11 — межглазничная ширина черепа (MGSH), 12 — заглазничная ширина черепа (ZAGLSH), 13 — максимальная высота черепа (VYSOTMX), 14 — ширина роострума 1 (SHROSTR 1), 15 — ширина роострума 2 (SHROSTR 2) — ширина между подглазничными отверстиями), 16 — ширина затылочного отверстия (SHIRFMAG). Измерения черепа проводили с помощью штангенциркуля с точностью до 0,05 мм. Статистическую обработку материала осуществляли с помощью программы Statistica 5.0. Проводили дискриминантный анализ, и вычисляли обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2). При оценке значимости дискриминантных функций использовали критерий Фишера и его хи-квадрат аппроксимацию (Ким и др., 1989).

Стандартизованные коэффициенты дискриминантных функций приведены в таблице. Достоверные межгрупповые различия наблюдаются по пяти осям, однако масштаб различий не одинаков. Различия вдоль первой оси связаны в основном с дивергенцией сравниваемых внутривидовых форм лисицы: экспериментальных серебристо-черных и природных уральских (рис. 1). Наибольший вклад в дискриминацию форм вносят длина резцовых отверстий и длина верхнего зубного ряда (табл.). Межгрупповые различия вдоль второй оси связаны с проявлением полового диморфизма (рис. 1). Наибольшие различия между самцами и самками проявляются по кондилобазальной и общей длине черепа. По третьей оси проявился эффект, обусловленный домаштизацией животных (рис. 2). Ручные и дикие серебристо-черные лисицы устойчиво различаются друг от друга по сочетанию признаков: межглазничной ширины, общей и кондилобазальной длины черепа. Вдоль четвертой оси прояви-

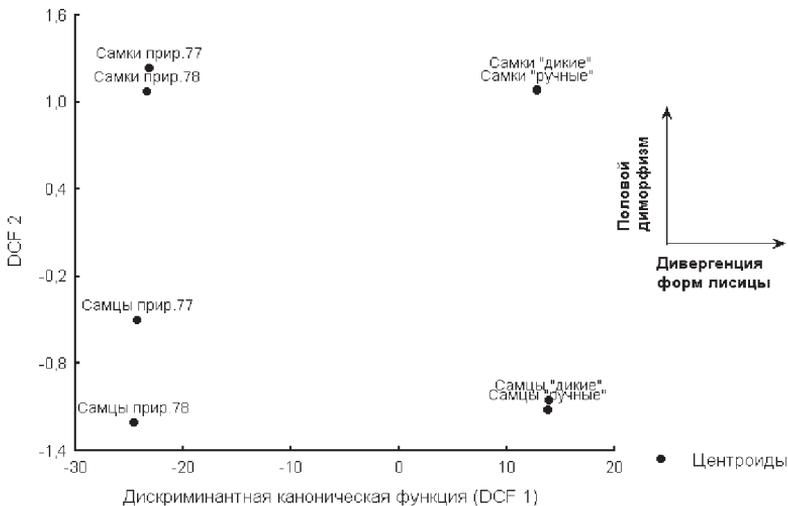


Рис. 1. Дискриминантный анализ формы и размеров черепа сравниваемых групп лисиц: анализ проявления полового диморфизма.

Таблица. Стандартизованные коэффициенты дискриминантных функций при сравнении формы и размеров черепа серебристо-черных лисиц выборок разных лет и животных, содержащихся в неволе

Промеры черепа лисиц	Дискриминантная каноническая функция				
	I	II	III	IV	V
OBSHDL	0,45	-0,41	0,65	-0,48	-0,65
CBD	-0,15	-0,58	0,62	0,33	0,20
DLCH	-0,10	-0,19	-0,37	0,43	0,41
DMCH	0,11	0,07	0,06	-0,47	0,36
SKSH	0,00	-0,15	-0,21	-0,69	0,02
LAMBSH	-0,04	0,03	-0,36	0,27	-0,34
MGSH	-0,09	-0,04	-0,89	0,26	0,35
ZAGLSH	-0,06	0,15	0,26	-0,45	-0,16
VISOTMX	-0,06	0,10	0,45	0,45	-0,03
SHROSTR1	0,12	-0,11	-0,27	-0,15	-0,52
SHROSTR2	-0,06	0,10	-0,08	-0,20	-0,13
SHIRFMAG	-0,01	0,10	-0,25	-0,18	0,50
DVZRS	-0,80	-0,22	-0,03	0,09	-0,49
DNOSS	-0,60	0,24	-0,22	0,04	0,52
DREZCS	1,12	0,05	-0,17	0,12	0,29
DNEBPLS	0,13	0,12	-0,09	-0,26	0,06
Собственные числа	334,32	1,17	0,53	0,39	0,19
Доля общей дисперсии, %	99,32	0,35	0,16	0,12	0,06
Уровень знач.	***	***	***	***	*

Примечание: * - $p < 0,05$; *** - $p < 0,001$; n.s. - различия статистически недостоверны.

лись межгрупповые различия между выборками разных лет из природной уральской популяции лисицы, то есть хронографическая изменчивость (рис.3). Наибольший вклад по данной оси в различия между природными выборками двух промысловых сезонов вносят скуловая ширина черепа, общая длина черепа и длина его мозговой части.

В итоге проведенного многомерного крадиометрического анализа можно заключить, что морфологические изменения, вызванные эффектом искусственной domestikации, превышают по своей величине

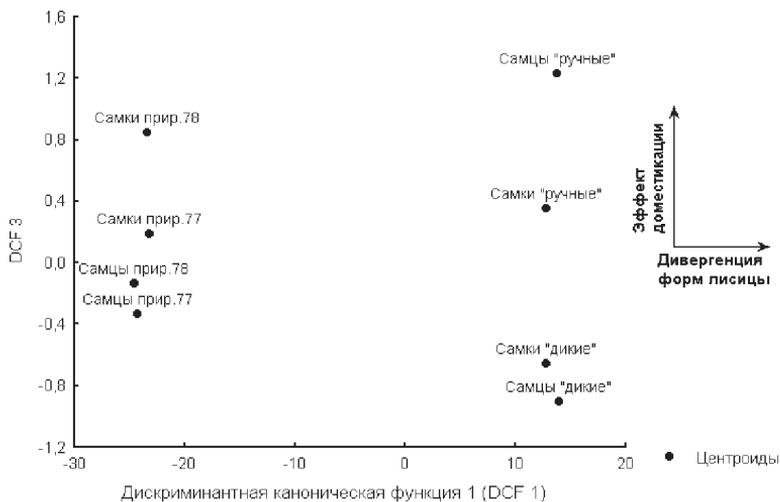


Рис.2. Дискриминантный анализ формы и размеров черепа сравниваемых групп лисиц: оценка эффекта доместикации.

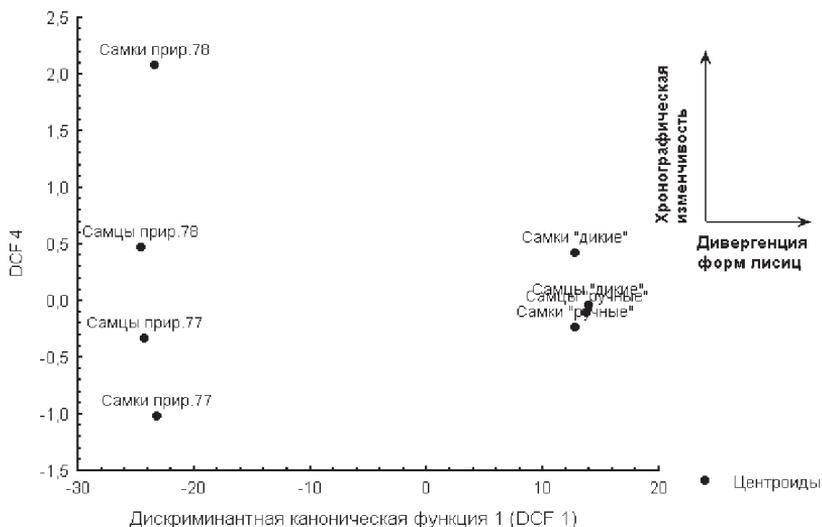


Рис.3. Дискриминантный анализ формы и размеров черепа сравниваемых групп лисиц с учетом хронографической изменчивости природной популяции.

уровень хронографических (внутрипопуляционных) различий в природной популяции. Фактически доместикация приводит к возникновению морфологических различий, достигающих уровня межпопуляционных. Тем не менее, морфологические преобразования в строении черепа лисиц при доместикации меньше по своему масштабу, чем уровень морфологической дивергенции сравниваемых форм (среднерусская и серебристо-черная лисицы).

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 98-04-48594 и ФЦП «Интеграция».

Литература

- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при доместикации животных // Природа. 1979. №2. С.36-45.
- Боголюбовский С.Н. Происхождение и преобразование домашних животных. М.: Советская наука, 1959. 512 с.
- Дарвин Ч. Сочинения. М.: Изд-во АН СССР, 1951. Т.4. 883 с.
- Ким Дж.-О., Мюллер Ч.У., Клекка У.Р. и др. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика, 1989. 215 с.
- Трут Л.Н. Проблема формообразования и целостность организма в контексте дестабилизирующего отбора // Генетика. 1987. Т. XXIII, №6. С.974-986.
- Шварц С.С. Доместикация и эволюция (к теории искусственного отбора) // Проблемы доместикации животных и растений. М. 1972. С.13-17.

РАЗНООБРАЗИЕ HIMATISMENIDA (RHIZOPODA, LOBOSEA) В ПРЕСНОВОДНЫХ И МОРСКИХ МЕСТООБИТАНИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

А.А.Кудрявцев

Санкт-Петербургский госуниверситет

Отряд *Himatismenida* Page, 1987 — своеобразная группа амебодных организмов, выделенная в составе подкласса *Testacealobosia* класса *Lobosea* типа *Rhizopoda*. Ее основным отличительным признаком является наличие над плазматической мембраной гибкой структуры, одевающей клетку не полностью и представляющей собой или слой чешуек, который называется «тектум» (Bark, 1973), или фиброзную «кутикулу» (Pussard et al., 1977).

Роды и, в ряде случаев, виды *Himatismenida* различаются по комбинации светооптических признаков амебы и особенностей ультраструктуры тектума или кутикулы. Однако из 22 известных видов химатисменид лишь 6 изучены современными методами (Bark, 1973; Pussard et al., 1977; Page, Willumsen, 1980; Dykova et al., 1998; Kudryavtsev, 1999a, 2000). На территории Северо-Запада России

биоразнообразии химатисменид не изучалось никогда.

Работу проводили в 1995-2000 гг. Изучали биоразнообразие представителей отряда *Himatismenida* во внутренних озерах Валаамского архипелага (Ладожское озеро), во внутренних озерах острова Средний (губа Чупа, Кандалакшский залив Белого моря) и в акватории Керетского архипелага (Чупинская губа, Кандалакшский залив Белого моря; соленость 6-25%). Из озер отбирали пробы верхнего слоя донного грунта, из морских местообитаний — пробы верхнего слоя грунта со средних и нижних горизонтов литорали. Обработку собранного материала проводили по методикам, изложенным ранее (Kudryavtsev, 1999a, b, 2000).

В ходе работы было изучено 12 видов химатисменид (таблица). Из этих видов только 4: *Cochliopodium actinophorum*, *C. bilimbosum*, *C. gulosum* и *C. larifeili* — детально описаны и легко идентифицируются как по светооптическим, так и по ультраструктурным признакам (Bark, 1973; Page, 1988). Впервые изучена ультраструктура *C. gulosum*. Строеение чешуек тектума его представителей (Kudryavtsev, 2000) подтверждает валидность и систематическое положение этого вида, установленные ранее на светооптическом уровне (Schaeffer, 1926; Kudryavtsev, 1999b). Обнаружен и описан новый вид *C. larifeili* (Kudryavtsev, 1999a). Виды *C. clarum*, *C. echinatum*, *C. granulatum* и *C. minutum* были описаны в литературе лишь на светооптическом уровне (Penard, 1902; Schaeffer, 1926). Результаты нашей работы подтверждают, что их представители обладают тектумом. Детали строения образующих его чешуек уникальны у каждого из этих видов. Это подтверждает валидность этих видов и правильность их включения в род *Cochliopodium*.

Представители вида *C. digitatum* обладают двуслойным фиброзным клеточным покровом толщиной около 1 мкм. Этот покров одевает клетку целиком, образуя лишь временные отверстия для образования клеточных выростов, что является существенным отличием этого клеточного покрова от тектума и кутикулы химатисменид. Поэтому *C. digitatum* должен быть исключен из состава рода *Cochliopodium* и, скорее всего, из состава отряда *Himatismenida*.

Набор светооптических признаков представителей вида *Himatismenida* f. g. sp.1 соответствует диагнозу отряда *Himatismenida*. Клеточный покров этих амёб идентичен тектуму и кутикуле по общему плану строения, но состоит из нескольких слоев уплощенных электронно-плотных пластин, располагающихся параллельно плазматической мембране. Такая структура покрова у химатисменид не отмечена (Bark, 1973; Pussard et al., 1977; Page, Willumsen, 1980). Так как структура клеточного покрова является основным диагностическим признаком родов этого отряда (Page, 1987; Kudryavtsev, 1999a), то, скорее всего, найденный вид требует установления в пределах этого отряда отдельного рода. Новый вид *Himatismenida* f. g. sp.2 по набору светооптических признаков предположительно относится к отряду *Himatismenida*, однако его родовую принадлежность следует уточнить в ходе дополнительных исследований.

В результате этой работы из двух локальных местообитаний,

удаленных друг от друга на 1000 км, выделено 6 пресноводных видов рода *Cochliopodium* из 12 ранее известных. Из этих видов 4 обнаружены в обоих местообитаниях (см. таблицу). В Чупинской губе Белого моря обнаружены оба известных морских представителя рода *Cochliopodium*, что составляет половину всех известных морских видов химатисменид. Поэтому можно утверждать, что в современных фаунистических работах, где упоминаются представители этого отряда, их разнообразие существенно недооценивалось, так как авторы сообщают о находках лишь 1-2 видов (см., например, Sawyer, 1971; Vors, 1992). При этом, в морских местообитаниях нами было найдено больше новых видов химатисменид, чем в пресноводных. Кроме того, был обнаружен новый род. Это может свидетельствовать о том, что разнообразие морских представителей этого отряда исследовано хуже, чем пресноводных.

Исследования поддержаны стипендией для студентов, аспирантов, молодых ученых и специалистов Комитета по науке и высшей школе Администрации Санкт-Петербурга 2000 г. и грантом 992619 по программе «Фундаментальные исследования высшей школы в области естественных и гуманитарных наук. Университеты России».

Таблица. Виды отряда *Himatismenida*, обнаруженные нами в водоемах Северо-Запада России

Виды	Местообитания		
	Валаамский архипелаг	Озера о. Средний	Губа Чупа
1. <i>Cochliopodium actinophorum</i> (Auerbach, 1856) Page, 1976	+	+	-
2. <i>C. bilimbosum</i> (Auerbach, 1856) Leidy, 1879	+	+	-
3. <i>C. clarum</i> Schaeffer, 1926	-	-	+
4. <i>C. digitatum</i> (Greeff, 1866) Penard, 1902	-	+	-
5. <i>C. echinatum</i> Korotneff, 1879	+	-	-
6. <i>C. granulatum</i> Penard, 1890	+	+	-
7. <i>C. gulosum</i> (Schaeffer, 1926) Kudryavtsev, 2000	-	-	+
8. <i>C. larifeili</i> Kudryavtsev, 1999	+	+	-
9. <i>C. minutum</i> West, 1901	+	+	-
10. <i>Cochliopodium</i> sp. (НОВЫЙ ВИД)	-	-	+
11. <i>Himatismenida</i> f. g. sp.1 (НОВЫЙ ВИД)	-	-	+
12. <i>Himatismenida</i> f. g. sp.2 (НОВЫЙ ВИД)	-	-	+

Литература

- Bark A.W. A study of the genus *Cochliopodium* Hertwig and Lesser 1874 // *Protistologica*. 1973. T.9, № 1. P.119-138.
- Dykova I., Lom J., Machackova B. *Cochliopodium minus*, a scale-bearing amoeba isolated from organs of perch *Perca fluviatilis* // *Dis. Aquat. Org.* 1998. V. 34. P. 205-210.
- Kudryavtsev A.A. Description of *Cochliopodium larifeili* n. sp. (Lobosea, Himatistenida), an amoeba with peculiar scale structure, and notes on the diagnosis of the genus *Cochliopodium* (Hertwig and Lesser, 1874) Bark, 1973 // *Protistology*. 1999a. V.1, №2. P.66-71.
- Kudryavtsev A.A. The first isolation of *Cochliopodium gulosum* Schaeffer, 1926 (*Lobosea, Himatistenida*) since its initial description. I. Light-microscopical investigation // *Protistology*. 1999b. V.1, №2. P.72-75.
- Kudryavtsev A.A. The first isolation of *Cochliopodium gulosum* Schaeffer, 1926 (*Lobosea, Himatistenida*) since its initial description. II. Electron-microscopical study and redescription // *Protistology*. 2000. V.1, №3. P.109-111.
- Page F.C. The classification of “naked” amoebae (phylum *Rhizopoda*) // *Arch. Protistenkd.* 1987. V.133. P.199-217.
- Page F.C. A new key to freshwater and soil Gymnamoebae. *Ambleside: Freshwater Biol. Assoc.*, 1988. 122 p.
- Page F.C., Willumsen N.B.S. Some observations on *Gocevia placopus* (Huelsmann, 1974), an amoeba with a flexible test, and on *Gocevia*-like organisms from Denmark, with comments on the genera *Gocevia* and *Hyalodiscus* // *J. Nat. Hist.* 1980. V.14. P.413-431.
- Penard E. Faune rhizopodique du bassin du Lemman. Geneve: Henry Kuendig, 1902. 850 p.
- Pussard M, Senaud J., Pons R. Observations ultrastructurales sur *Gocevia fonbrunei* Pussard 1965 (*Protozoa, Rhizopodea*) // *Protistologica*. 1977. T.13, №2. P.265-285.
- Sawyer T.K. Isolation and identification of free-living marine amoebae from upper Chesapeake Bay, Maryland // *Trans. Amer. Micros. Soc.* 1971. V.90. P.43-51.
- Schaeffer A. A. Taxonomy of the amebas. Washington: Carnegie Inst. of Washington, 1926. 116 p.
- Vors N. Heterotrophic amoebae, flagellates and heliozoa from Tvaerminne area, Gulf of Finland, in 1988-1990 // *Ophelia*. 1992. V.36. P.1-109.

АПОМИКСИС В ПОПУЛЯЦИЯХ УРАЛЬСКИХ МЯТЛИКОВ, РОДСТВЕННЫХ *POA PRATENSIS* L.

Н.А.Кутлунина*, И.Е.Сарапульцев **

*Уральский госуниверситет,

**Институт экологии растений и животных, г.Екатеринбург

В эволюции цветковых растений явление апомиксиса, вероятно, играло значительно большую роль, чем предполагалось ранее. Одним из интереснейших апомиктичных родов является род *Poa* L. (Кордюм, 1970), и в частности, комплекс видов, близких к *P.pratensis* L. Виды этой группы отличаются высокой генетической, морфологической и эмбриологической изменчивостью.

Целью нашей работы было изучение системы размножения видов комплекса мятлика лугового на Урале. В качестве объектов исследования были выбраны арктические мятлики — *P.alpigena* (Blytt) Lindm. и *P.sublanata* Reverd., сочетающие псевдовивипарное (образование вегетативных диаспор в соцветии вместо цветков) и семенное размножение. Семенные и псевдовивипарные особи каждого из изучаемых видов произрастают совместно, образуя единые популяции, и псевдовивипарию, по-видимому, следует рассматривать как форму генетического полиморфизма (Сарапульцев, 1998).

У мятлика альпигенного неоднократно отмечался апомиксис (Nygren, 1950; Clausen et al., 1959), однако известны и амфимиктические популяции. *P.sublanata* эмбриологически не изучен.

Для проведения эмбриологических исследований использовали фиксации, сделанные на п-овах Ямал и Тазовский, Полярном Урале, а также с растений, выращенных в окрестностях Екатеринбургa из семян, собранных в природных условиях. Мы исследовали соцветия, собранные с семенных растений, и смешанные метелки с псевдовивипарных форм. Оценку состояния женского гаметофита проводили на временных препаратах целых зародышевых мешков, вычленившихся экспресс-методом, окраска по Фельгену. Фертильность пыльцы определяли, окрашивая пыльники ацетокармином.

Нами не выявлено видовой специфичности в строении женского гаметофита. Имея типичное для рода строение, зародышевые мешки арктических мятликов имеют ряд особенностей, связанных с неблагоприятными условиями среды: уменьшение объема центральной клетки, образование у антипод конусообразных гаусториальных выростов, которыми они проникают в ткань нуцеллуса (рис. 1).

Фертильность семян у псевдовивипарных образцов составляет 45-47%, у семенных образцов 49-83%. Основной причиной стерильности является дегенерация семян. Зародышевые мешки в таких семечках нет, иногда сохраняются лишь отдельные гомогенно окрашенные клетки. У семенных растений женский гаметофит обычно развивается, но в ряде случаев имеет аномалии, приводящие к стерильности: нарушена дифференциация, дегенерирует

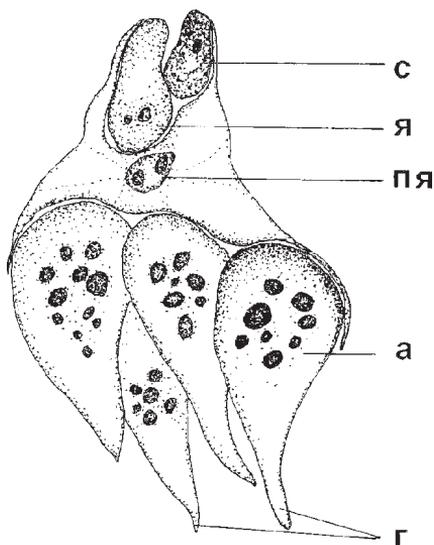


Рис. 1. Зародышевый мешок *P. alpigena* с гаусториальными выростами антипод (*г*). Обозначения: *а* — антиподы, *пя* — полярные ядра, *с* — синергида, *я* — яйцеклетка.

яйцевой аппарат или другие элементы зародышевого мешка (рис. 2). От 50 до 100% фертильных зародышевых мешков оплодотворены, о чем свидетельствует проникновение пыльцевой трубки, разрушенная синергида, дополнительные ядрышки в полярных ядрах, несколько ядер эндосперма. Отмечено опережающее развитие ядер эндосперма по сравнению с зиготой.

У семенного образца *P. alpigena* с самой северной точки сборов (р.Сеяха, п-ов Ямал) в трети семян обнаружено два, а в некоторых — три зародышевых мешка (рис.2). Часто такие зародышевые мешки имеют аномалии и являются стерильными. У аналогичного образца, выращенного в окрестностях Екатеринбурга из семян, собранных на Ямале, в 9,8% семян отмечено два зародышевых мешка. В нескольких семечках этого образца наблюдается партеногенетическое развитие яйцеклетки — формируется многоклеточный проэмбрио при еще не начавших делиться полярных ядрах.

Ни у одного из псевдовивипарных образцов не обнаружено признаков апомиксиса. При прорастивании семян было установлено (Сарапульцев, 1998), что степень полиэмбрионии у семенных растений в несколько раз выше, чем у псевдовивипарных, что согласуется с нашими результатами, так как полиэмбриония традиционно является одним из индикаторов апомиксиса.

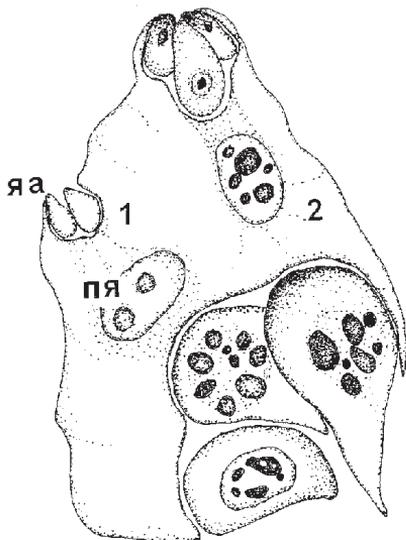


Рис. 2. Два слившихся зародышевых мешка в одной семяпочке (1 и 2). В первом стерильном ЗМ яйцевой аппарат (яа) дегенерирует. Во втором, фертильном ЗМ, в полярных ядрах наблюдается несколько дополнительных ядрышек.

По-видимому, для псевдовивипарных растений биологически ценным является именно половой процесс и связанная с этим генетическая рекомбинация. Однако высокая стерильность мужского и женского гаметофита псевдовивипарных форм указывает на нарушения в процессе мейоза, которые могут быть связаны с высоким уровнем плоидности.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект 00-04-48261.

Литература

- Кордюм Е.Л. Апомиксис в роде *Poa* L. // Апомиксис и селекция. 1970. С.141-149.
- Сарапульцев И.Е. Популяционная структура псевдовивипарных арктических злаков (*Poa alpigena* (Blytt) Lindm. и *P. sublanata* Reverd.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1998. 26 с.
- Clausen J., Hiesey W., Nobs M. Evolutionary processes in apomictic species of *Poa* // Carnegie Inst. 1959. V.58. P.358-360.
- Nygren A. Cytological and embryological studies in Arctic *Poae* // Symb. Bot. Uppsal. 1950. V.10, N.4. P.1-64.

НАЧАЛЬНЫЕ СТАДИИ БОЛОТООБРАЗОВАНИЯ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ (ИЛЬМЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ЗАПОВЕДНИК)

Н.Б. Куянцева

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г. Екатеринбург*

Болота являются составной частью общего растительного комплекса Ильменского заповедника. На их долю приходится около 9% территории. Основная часть болот расположена в восточной «озерной» полосе (Маковский, 1978); большинство из них возникли в процессе зарастания водоемов. Прибрежно-сплавинные образования широко представлены на всех озерах заповедника. Они мало изучены. Их исследование имеет большое значение, так как сплавины, по существу, являются фактором «старения» водоемов, наглядно демонстрируя трансформацию последних в болота.

Целью работы было изучение ряда стадий формирования растительности (в процессе зарастания водоемов), являющихся начальными этапами болотообразования, анализ флористического состава зон растительности, представляющих собой сукцессионный ряд сообществ, их пространственной структуры и состава экбиоморф.

Исследования проводились на территории ИГЗ (Центральное лесничество). В течение одного сезона (1999 г.) удалось выявить фитоценозы, которые могут рассматриваться как стадии разного возраста, относящиеся к одной и той же серии, и выявить климаксовое сообщество данного сукцессионного ряда. При этом использовался метод установления сукцессионных связей на основании сравнительного изучения сообществ, составляющих экологические и фитоценологические ряды (метод «умозаключения» Клементса).

Были заложены (по градиенту влажности), описаны и закартированы 8 экологических профилей по стандартным методикам на следующих озерах: Б.Миассово (южный и северный отроги залива Латочка) — 4; «Зеркальное» — 2; Б.Таткуль — 2. В процессе обработки полевых материалов были составлены флористические списки прибрежно-водной и околводной растительности для каждого озера в отдельности с определением жизненной формы.

Всего было выявлено 95 видов, относящихся к 76 родам и 35 семействам.

Ведущими семействами являются: *Poaceae* (11 видов), *Cyperaceae* (9 видов), *Asteraceae* и *Rosaceae* (по 6), *Lamiaceae* (5), *Polypodiaceae* (4), *Equisetaceae*, *Polygonaceae*, *Ranunculaceae* и *Onagraceae* (по 3 вида). Полученные результаты представлены на рисунке.

Заложённые профили отличаются числом видов: минимум — на «Зеркальном» (30% общего состава); максимум — на оз.Б.Миассово (70% общего состава), оз. Б.Таткуль занимает среднее положение со значением 50% (табл.1).

Таблица 1. Показатели таксономического богатства воздушно-водной и околородной растительности (в числителе — число видов, родов, семейств; в знаменателе — % от общего числа)

Этапы сукцессии	Число таксонов			Соотношение таксонов		
	видов	родов	семейств	Вид/сем.	Род/сем.	Вид/род
Б. Миассово	67/70,5	58/76,3	30/85,7	2,2	1,4	1,2
«Зеркальное»	27/28,4	24/31,5	19/54,3	1,4	0,2	1,4
Б. Таткуль	48/50,5	42/55,3	21/60	2,3	2,0	1,2

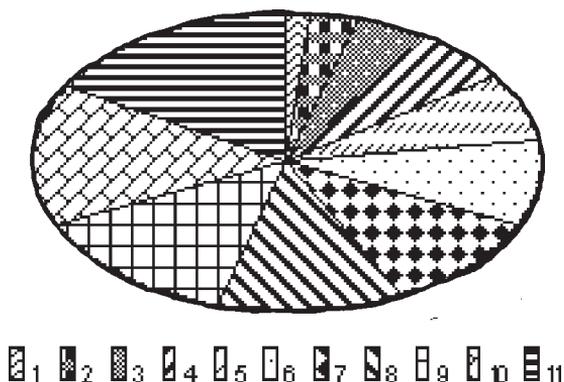


Рисунок. Ранжировка семейств воздушно-водной и околородной растительности по видовому богатству. 1-Росaceae, 2-Сурceaceae, 3- Asteraceae, 4-Rosaceae, 5-Lamiaceae, 6-Polypodiaceae, 7-Equisetaceae, 8- Polygonaceae, 9-Ranunculaceae, 10- Onagraceae, 11-прочие.

Анализ состава экобиоморф в сообществах, формирующихся на сплавах, показал, что наиболее многочисленными по числу видов являются околородные растения. В их группе преобладают травянистые гигрофиты. Среди воздушно-водных больше всего низкотравных гелофитов (табл.2).

Профили можно разделить на 3 группы: характеризующие начальную, переходную и заключительную стадии зарастания. С уменьшением глубины и степени увлажнения нарастает сложность и разнообразие сообществ — увеличивается как число видов, так и чис-

Таблица 2. Состав жизненных форм начальных этапов болотообразования.
(в числителе — число видов, в знаменателе —% от общего числа)

Экобиоморфологические группы	Количество видов		
	Б. Миассово	«Зеркальное»	Б. Таткуль
I Воздушно-водные растения			
1. Гелофиты высокотравные	6/6,3	1/1,1	2/2,1
2. Гелофиты низкотравные	8/8,4	2/2,1	2/2,1
3. Гелофиты приземные	2/2,1	-	-
II Околоводные растения			
1. Травяные гигрофиты	34/35,8	14/14,7	28/29,5
2. Древесные гигрофиты	5/5,3	4/4,2	4/4,2
3. Гигромезофиты	12/12,6	6/6,3	12/12,6

ло ярусов. При этом структура сообществ гелофитов упрощается, а структура сообществ околоводной растительности — усложняется. Наши результаты коррелируют как с исследованиями В.Г.Папченкова (1999) по Среднему Поволжью, так и с работами Е.И.Вейсберг (1997) по Ильменскому заповеднику.

В каждом профиле можно выделить 2-3 зоны по доминантам; за исключением 1-ой зоны растительности, все последующие характеризуются высокой степенью полидоминантности. На фоне примерно одинакового флористического состава весьма существенно варьирует соотношение обилия основных видов. Отличительным признаком инициальных стадий является относительно бедная флора. Между собой 1-е зоны растительности различных профилей отличаются доминантными видами. Так, например, на оз. Б.Миассово преобладают такие виды как *Eleocharis mamillata*, *Glyceria lithuanica*, *Sparganium microcarpum* (профиль №1), *Eleocharis mamillata*, *Calamagrostis neglecta*, *Carex rostrata*, *Alisma plantago-aquatica* (профиль № 2), *Typha latifolia*, *Scolochloa festucacea* (профиль № 3), *Equisetum fluviatile*, *Butomus umbellatus*, *Sagittaria sagittifolia* (профиль №4).

На «Зеркальном» инициальная зона представлена такими видами: *Phragmites australis*, *Comarum palustre*, *Thelypteris palustris* (профиль №1).

Начальные стадии сплавины на оз.Б.Таткуль характеризуются такими доминантами как: *Calla palustris*, *Carex rhynchophylla*, *Thyselinum palustre*.

Причиной этого, по мнению К.В.Горновского (1961), являются физико-химические особенности заселяемого грунта, но эта гипотеза требует проверки.

Сплавинообразование в данной серии идет от надидовой к надводному типу. Объяснение этому кроется в резком колебании уровня воды в прошлом, и особом поведении растений сплавинообразователей на сапропелевых илах (Горновский, 1961).

Климатом описываемой серии является эвтрофное болото на сплаvine (возраст стадий определялся визуально по степени развития древостоя). При анализе большего объема описаний, когда «скачкообразная» реверсия хода сукцессии может быть выявлена статистически и сопоставима с материалом равнинных участков, можно будет говорить о том, что данная демутиация является одной из особенностей процесса «старения» водоемов, характерной для территорий с горным рельефом.

Литература

- Вейсберг Е.И. Структура и динамика сообществ пресноводных макрофитов озер Южного Урала (на примере Ильменского государственного заповедника). Автореф. дис... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 18 с.
- Горновский К.В. Водная растительность озер Б.Миассово и Б.Таткуль // Флора и лесная растительность Ильменского государственного заповедника им. В.И.Ленина. Свердловск, 1961. С.57-84 (Тр. Ильменского гос. заповедника им. В.И.Ленина; Вып. 8).
- Маковский В.И. Растительность и стратиграфия торфяной залежи болот в окрестностях озер Большое Миассово, Большой и Малый Таткуль (Ильменский заповедник) // Ильменский заповедник. Свердловск, 1978. С.35-52.
- Папченков В.Г. Закономерности зарастания водотоков и водоемов Среднего Поволжья. Автореф. дис... докт. биол. наук. СПб, 1999. 30 с.

АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ: СРАВНЕНИЕ ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПОПУЛЯЦИЙ РАЗЛИЧНЫХ ПРИРОДНЫХ ЗОН

И.А.Кшнясев

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г. Екатеринбург*

Европейская рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) — широко распространенный вид лесных грызунов. Ее ареал простирается от Скандинавского и Кольского полуостровов и Васьгана на севере, до Пиренейского и Балканского полуостровов и Алтая на юге; от Британских островов на западе, до Енисея и Западного Саяна на востоке (Европейская..., 1981). Несмотря на достаточно обширную информацию по экологии этого вида, отсутствуют работы по количественному сравнению оценок численности и демографической структуры популяций из различных частей его ареала.

Цель настоящей работы — сравнение демографических признаков популяций европейской рыжей полевки различных природных зон.

Основу данных, привлеченных для анализа, составили материалы многолетних наблюдений (несколько сроков учетов ежегодно) на стационарных участках, расположенных в различных частях ареала европейской рыжей полевки, любезно предоставленные А.Д.Бернштейн (стационары в зоне широколиственных лесов — Тульская область: 21 год наблюдений, учтено около 13,5 тыс. животных и стационар в подтаежной зоне — Удмуртия: 19 лет — 2,5 тыс. особей), а также Э.В.Ивантером (стационар в зоне средней тайги — Карелия: 20 лет — 1,1 тыс. животных). Характеристики природных условий указанных районов описаны ранее (Zhigalsky, 1992). Анализируемые демографические признаки указаны на рисунке и в таблице. Анализ данных был выполнен с использованием методов теории общей линейной модели. Для проверки статистических гипотез выбраны двухсторонние критерии ($\alpha=0,05$).

Анализ основных описательных статистик демографических признаков четырех популяций из трех различных природных зон показал значительный размах межгодовой изменчивости многих признаков и достаточно часто не унимодальный характер их распределений, что, с одной стороны, было интерпретировано как следствие циклического характера динамики исследованных популяций — выявлены цирканнуальные и 2-5ти летние циклы (Кшнясев, 1998а,б; 1999; Жигальский, Кшнясев, 1999) и, с другой стороны, явилось основанием для использования в данной работе непараметрических критериев для межпопуляционных сравнений.

Сезонная динамика плотности и структуры популяций (рисунок) имеет типичный для полевков умеренной зоны вид. Популяции двух стационаров из Тульской области (зона широколиственных лесов) не различаются по совокупности проанализированных демографических признаков (MANOVA: $df_1 = 19$; $df_2 = 1$; Л-Уилкса = 0,093; R-Пао = 0,51; $p = 0,82$). Поэтому, при решении некоторых задач вполне корректным будет объединение данных двух названных стационаров. Единственное значимое ($F(1;19)=9,5$; $p=0,006$) различие получено для доли размножающихся самок в октябре: ряд наблюдений первого стационара характеризуется более высокой долей размножающихся самок.

Популяции зоны широколиственных лесов (Тульская область) и зоны подтаежных лесов (Удмуртия) различаются значимо по совокупности демографических признаков (MANOVA: $df_1=22$; $df_2=17$; Л-Уилкса=0,177; R-Пао=3,58; $p=0,0048$). Наблюдаемые различия по ряду демографических признаков (таблица) могут быть приписаны влиянию взаимодействия эндогенных (плотностнозависимых) и внешних факторов на демографические процессы в исследованных популяциях. Так, несмотря на то, что популяции двух природных зон характеризуются близкими средними значениями плотности, в популяции из Удмуртии, очевидно, имеет место более резкое снижение репродуктивной активности популяции (рис., табл.), по сравнению со стационарами Тульской обл., а различия возрастной структуры популяции в августе (рис., табл.) могут отражать еще и более раннее начало репродукции в популяциях зоны широколиственных лесов.

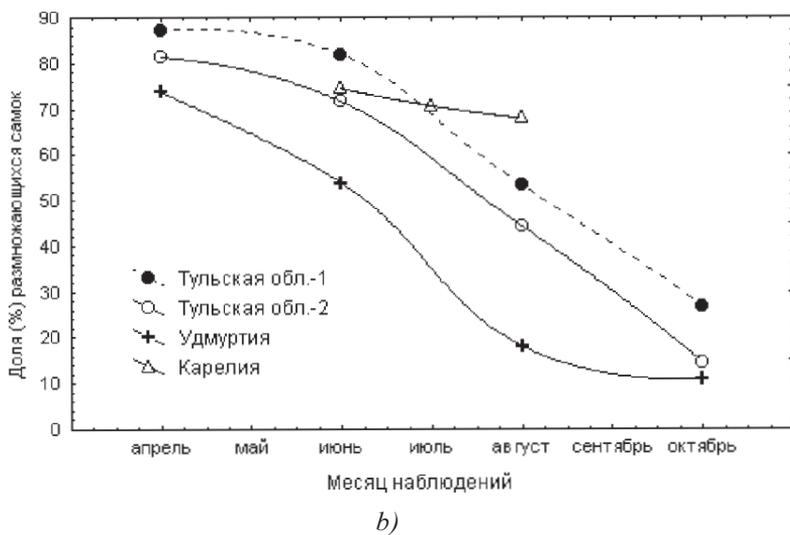
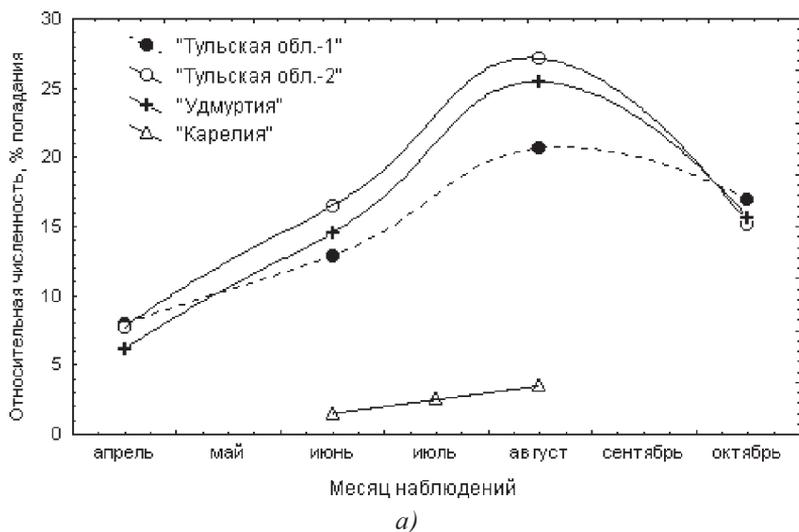


Рисунок (начало). Сезонная динамика (среднеголетние значения):
 а — относительной численности; б — доли размножающихся самок;

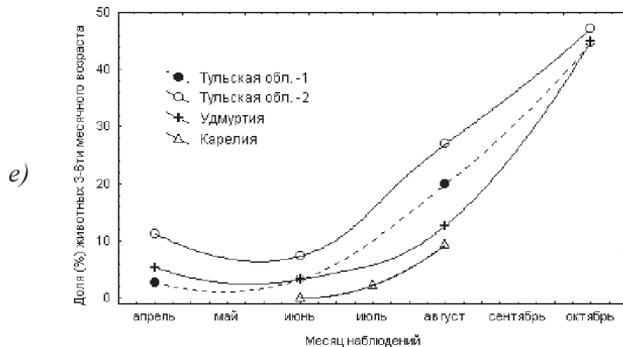
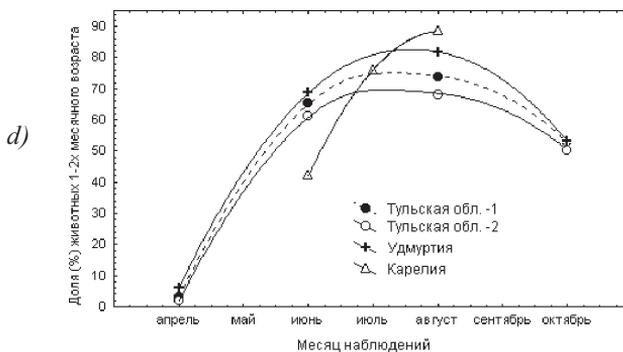
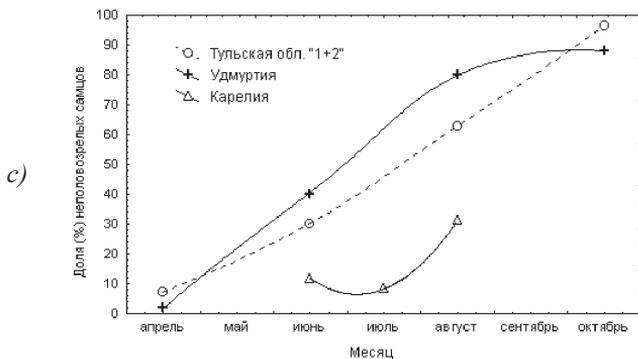


Рисунок (продолжение). Сезонная динамика (среднемноголетние значения): с — доли не половозрелых самцов; d — доли 1-2х месячных животных; e — доли 3-6ти месячных животных исследованных популяций.

АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ...

Таблица. Значимые межпопуляционные различия демографических признаков (Н-критерий Крускала-Уоллиса)

Демографический признак, срок учета	Контрасты	Н	N	P?
Относительная численность (особей / 100 ловушко-суток)				
В июне	$(T1+T2+Y) - K$	31,5	60	0,0001
В августе	$(T1+T2+Y) - K$	32,8	60	0,0001
Доля (%) размножающихся самок				
В июне	$(T1+T2+K) - Y$	7,99	60	0,005
В августе	$(T1+T2+K) - Y$	19,9	60	0,0001
В октябре	$T1 - T2$	7,16	21	0,0075
	$T1 - Y$	10,6	30	0,0011
	$(T2+Y) - T1$	11,84	40	0,0006
Доля (%) неполовозрелых самцов				
В июне	$(T1+T2+Y) - K$	10,79	54	0,001
В августе	$(T1+T2) - Y$	6,69	40	0,01
	$Y - K$	21,55	39	0,0001
	$(T1+T2) - K$	10,31	41	0,0013
	$(T1+T2+Y) - K$	20,41	60	0,0001
Доля (%) 1-2х месячных животных				
В июне	$(T1+T2+Y) - K$	18,81	60	0,0001
В августе	$(T1+T2) - Y$	15,05	40	0,0005
	$(T1+T2+Y) - K$	10,55	60	0,0012
Доля (%) 3-6ти месячных животных				
В июне	$(T1+T2+Y) - K$	13,04	60	0,0003
В августе	$T1 - Y$	4,54	30	0,033
	$T2 - Y$	4,85	29	0,03
	$(T1+T2) - Y$	6,97	40	0,0083
	$T1 - K$	6,99	31	0,0082
	$T2 - K$	9,67	30	0,0019
	$(T1+T2) - K$	12,22	41	0,0005
	$(T1+T2) - (Y+K)$	12,85	60	0,0003

Примечание: T1, T2 - стационары «1» и «2» в Тульской обл. - зона широколиственных лесов; Y - стационар в Удмуртии - подтаежная зона; K - стационар в Карелии - зона средней тайги.

Как можно заключить из результатов, приведенных в таблице, наиболее специфичной является демография самой северной Карельской популяции, что может быть интерпретировано как следствие более поздних сроков начала репродукции (результат влияния климатических условий) и более слабыми плотностными эффектами в популяции среднетаежной зоны, характеризующейся наиболее низкой численностью.

Литература

Европейская рыжая полевка / Под ред. И.В.Башениной. М.: Наука, 1981. 351 с.

- Жигальский О.А. Кшнясев И.А. Структура популяционных циклов рыжей полевки // Доклады Академии Наук. 1999. Т.369, №2. С.281-282.
- Кшнясев И.А. Популяционные циклы европейской рыжей полевки в центре ареала // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1998а. Ч.2. С.102-116.
- Кшнясев И.А. Популяционные циклы европейской рыжей полевки на периферии ареала // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Материалы конф. Екатеринбург, 1998б. С.98-107.
- Кшнясев И.А. Анализ эндогенных механизмов динамики популяции европейской рыжей полевки (на основе материалов многолетних наблюдений в Удмуртии) // Развитие идей академика С.С.Шварца в современной экологии: Материалы конф. Екатеринбург, 1999. С.104-110.
- Zhigalski O.A. Factorial analysis of population dynamics in rodent // Pol. Ecol. Stud. 1992. Vol.18, №1-2. P.3-158.

ХОРОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИЙ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ СИБИРСКОЙ

Е.И.Локосова

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Исследование закономерностей пространственной структуры ценопопуляций древесных растений представляет значительный интерес для современной лесной экологии. Нами на основе микроэкологического подхода, разработанного на примере сосновых лесов (Санникова, 1992), количественно изучались структура и функции ценоэкосистем в ельниках кислично-зеленомошного подзона предлесостепи Зауралья, а также в ельнике кислично-зеленомошном и сосняке чернично-зеленомошном с подростом ели подзона южнотаежных темнохвойных лесов Урала.

На ключевых пробных площадях на двух-трех трансектах, пересекающих участки с различной плотностью древостоя, систематически-выборочно размещалось 80-100 круговых учетных площадок. Постоянный для данной пробной площади размер этих площадок определялся радиусом главных латеральных корней деревьев (7-9 м). Таким радиусом охватывались все деревья, корни которых способны конкурировать с подростом, находящимся в центре площадок. На всех круговых площадках измерялись диаметры стволов, количество и расстояние деревьев до центра площадки, а также их прирост по объему. На квадратных площадках 1x1 м определялись факторы микробиотопа (относительная ФАР, толщина подстилки, влажность почвы на глубине 10 см), проективное покрытие, видовой состав, высота доминирующих видов травяно-кустарничкового яруса, численность, жизненность и рост подростка. Каждая круговая учетная площадка характеризуется некоторой спецификой структуры и взаимоотношений древостоя-эдификатора, подростка и микробиотопа и может рассматриваться как элементар-

ная структурно-функциональная часть биогеоценоза «микроэкосистема»). В пределах «микроэкосистем» изучаемые компоненты дендроценоза и факторы микробиотопа связаны наиболее тесно, но за пределами площадок эти связи резко ослабевают.

Корреляционно-регрессионный анализ полученных нами данных в ельниках *Piceeta holocostiosa* группы показал наиболее тесную связь прироста подроста ели в высоту и по объему в большинстве изучавшихся типов леса с индексом корневой конкуренции древостоя (ККД). Последний определялся как сумма $Z = Z_v/D$; где Z_v — среднегодовой текущий прирост деревьев по объему, а D — расстояние до них от центра площадки (Санникова, Локосова, 1997). Теснота связи роста подроста ели с ККД в сосняке чернично-зеленомошном по сравнению с ельниками-зеленомошниками (r от $-0,50$ до $-0,56$) оказалась несколько ниже — $r = -0,42$. Вероятно, это связано с тем, что корни деревьев сосны и подроста ели находятся в разных почвенных горизонтах, что снижает напряженность их конкуренции. В целом зависимости роста подроста ели в высоту и по объему от индекса ККД аппроксимируются семейством уравнений вида $Y = a * \text{ККД} * b$, где Y — прирост подроста по высоте или по объему.

Наиболее тесная связь ФАР под пологом древостоя (на высоте 1,5 м от поверхности почвы) с индексом ККД отмечается в ельниках кислично-зеленомошных ($-0,52$ и $-0,56$). В сосняке чернично-зеленомошном эта связь проявляется в меньшей степени ($-0,37$), а в условиях бокового освещения под пологом ельника кислично-зеленомошного она крайне слабая. Существенной связи и колебаний влажности верхнего 10-сантиметрового слоя почвы, в котором находится большая часть корней лесных растений, с плотностью и корневой конкуренцией древостоя также не выявлено.

Связь численности подроста ели (в возрасте 15-30 лет) с толщиной подстилки и проективным покрытием нижних ярусов фитоценоза оказалась несущественна.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 99-04-49017.

ВЛИЯНИЕ МЕДИ НА МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ЭЛОДЕИ КАНАДСКОЙ

М.Г.Малёва, Г.Ф.Некрасова

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Соли тяжелых металлов, поступающие в водоемы вместе с промышленными стоками, могут оказывать неблагоприятное воздействие на водные организмы. Одним из наиболее распространенных промышленных поллютантов на Среднем Урале является медь. Имеются сведения о влиянии меди на организмы, обитающие в наземных экосистемах, и практически нет данных об использовании гидробионтов в качестве биоиндикаторов в мониторинге водных экосис-

тем. Не затрагиваются экология, физиология, биохимия макрофитов, а также их роль в процессе самоочищения водоемов.

В модельном эксперименте в лабораторных условиях выращивали элодею канадскую на 5% среде Хогланда-Арнона I при освещении 10 тыс.лк, $t^{\circ} = 20^{\circ}\text{C}$. Опыт включал три варианта: I — контроль (медь отсутствует), II — предельно допустимая концентрация меди (по ГОСТу) (0,001%) и III — концентрация меди выше ПДК (0,01%). После 7-дневного выращивания в листьях элодеи определяли ряд морфо-физиологических показателей (удельный вес в единице площади, число клеток и хлоропластов в 1 дм^2 листа, содержание пигментов, интенсивность дыхания).

Во всех вариантах опыта, включавших обработку ионами меди, наблюдалось уменьшение числа клеток и хлоропластов на единицу площади по сравнению с контрольным вариантом. Это соответствовало изменению их объема. По сравнению с контролем, у элодеи при концентрациях меди 0,001% и 0,01% число клеток уменьшалось, а их объем увеличивался. Исследования показали, что медь вызывает уменьшение удельного веса единицы площади листа по сравнению с контролем. Это свидетельствует о том, что под влиянием различных концентраций меди биологическая продуктивность снижается.

Под действием меди происходит уменьшение содержания хлорофиллов и каротиноидов при расчете на единицу площади. Наиболее сильно выражено влияние высокой концентрации меди (0,01%) на содержание каротиноидов, которое снижалось более чем в 2,5 раза. По общему содержанию пигментов все варианты варьировали в пределах, характерных для высших наземных растений (1,5–2,5 мг/дм^2).

Интенсивность дыхания возрастала под действием различных концентраций меди по сравнению с контрольным вариантом (0,001% и 0,01% Cu^{2+}). Это можно объяснить, вероятно, появлением большого количества низкомолекулярного субстрата при деструкции белка. Не исключено также, что медь могла вызвать активацию или добавочное образование дыхательного фермента цитохромоксидазы.

Можно предположить, что наиболее чувствительными к меди характеристиками листьев элодеи являются удельная поверхностная площадь листа и содержание пигментов. Именно эти показатели подвержены значительному изменению, их легко можно определить даже в условиях полевой лаборатории. В физиологии листа они занимают важнейшее место, так как напрямую могут влиять на продукционный процесс растения.

Анализ результатов показал, что элодея канадская может быть использована в качестве биоиндикатора, очень чувствительного к содержанию в среде меди как поллютанта.

РЕЗУЛЬТАТЫ БИОМЕТРИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ЗУБНОГО АППАРАТА ИСКОПАЕМЫХ АКУЛ РОДА *ISUROLAMNA*

Т.П.Малышкина

Институт геологии и геохимии УрО РАН, г.Екатеринбург

Традиционно при работе с зубами акул палеоихтиологами используется метод визуальной оценки признаков. Вопрос о таксономическом составе палеогенового рода *Isurolamna* Carpetta, 1976 спорен. Часть авторов считают род монотаксонным (*Isurolamna affinis* Casier, 1946)) (Carpetta, 1976). Л.С.Гликман и В.И.Железко (1985) различают в бартонском веке *I. bajaranasi* и *I. menneri* Gluckman et Zhelezko, 1985.

Цель работы — уточнение таксономического состава бартонской части акул рода *Isurolamna* с помощью новых для палеоихтиологии количественных методов. Исходя из этого, были поставлены следующие задачи:

1. На основании биометрических методов разработать методику деления зубов акул рода *Isurolamna* по местоположению их в челюсти.

2. Оценить таксономический ранг различий в морфологическом строении зубов для двух популяций предполагаемых видов акул рода *Isurolamna*.

Автор искренне благодарен В.И.Железко за предоставление материала, А.В.Бородину, Н.В.Глотову, Н.Г.Смирнову, Т.В.Струковой и А.А.Воробьеву за помощь, обсуждение работы и бесценные критические замечания.

Материал и методика

Нами обработаны две выборки (сборы В.И.Железко, Западный Казахстан, полуостров Мангышлак, впадина Карагие, овр. Узунбас) из проб, принадлежащих к разным стратиграфическим горизонтам шорымской свиты палеогена. Привязки даны в работе В.И.Железко и В.А.Козлова (Железко, Козлов, 1999). Для промеров были отобраны верхние и нижние боковые зубы. Проба 8/27 (*Isurolamna bajaranasi*, средний бартон) соответственно 110 и 79 зубов, проба 8/5 (*I. menneri*, верхний бартон) — 55 и 46 зубов.

На основании промеров (рис.1,2) для каждого зуба вычислялись: средняя ширина коронки $a_{(L-6)} = (a1+...+a6)/6$; отношения H/L , H/Wcr , L/Wcr , описывающие общие пропорции зуба; $H/Hsim$, H/Hps , описывающие размеры боковых зубцов; $Dsim/Wcr$, Dps/Wcr , описывающие положение боковых зубцов относительно главной вершины. Отмечалось наличие или отсутствие эмалевого мостика между главной и боковыми вершинами ($M+$ и $M-$).

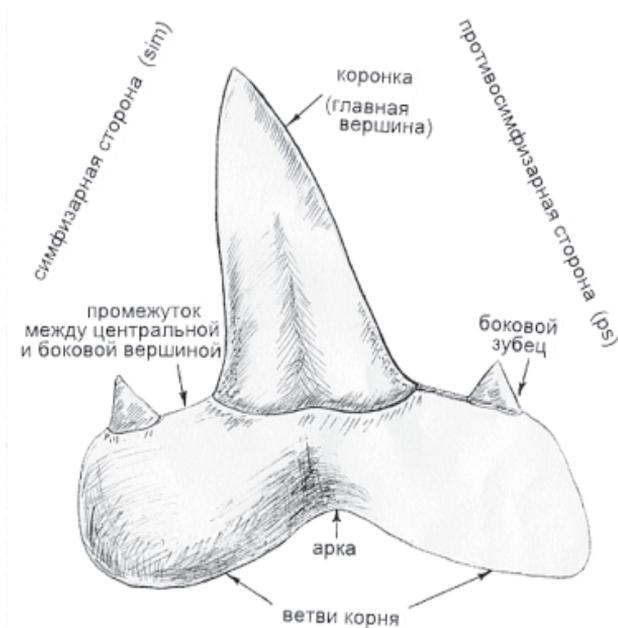


Рис.1. Строение зуба ламноидной акулы.

Результаты

В ходе работы удалось формализовать процедуру дифференцирования зубов акул рода *Isurolamna* по местоположению в челюсти. У представителей отряда *Lamniformes* насчитывается до 8 серий боковых зубов (Гликман, 1964) (рис.3). В обработку были включены зубы только первых боковых серий как наиболее диагностичные. Представленный ниже путь анализа относится только к верхним боковым зубам, так как по нижним боковым значимых отличий между выборками не обнаружено.

Отношения абсолютных величин признаков: было решено разделить зубы на максимальное число дискретных групп методом кластерного анализа. Выяснилось, что наилучшим образом зубы дифференцируются при разделении их на пять кластеров по параметрам Ar и $a(1-6)$ (рис.4). Эти признаки с разных сторон описывают основные пропорции коронки и корня, образуя, таким образом, наиболее стабильную конструкцию количественной характеристики зуба. При этом ряд зубов с постепенным и неравномерным изменением признаков делится на дискретные группы, количество и качество которых соот-

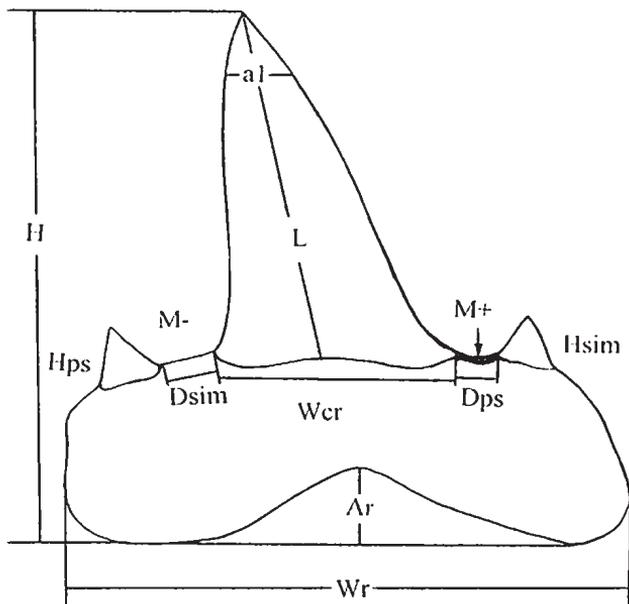


Рис.2. Схема промеров: H — высота зуба; L — длина коронки; Wcr — ширина основания коронки; Wr — ширина корня; Ar — высота арки корня; $Hsim$, Hps — высота бокового зубца с симфизарной и противосимфизарной сторон; $Dsim$, Dps — промежуток между главной и боковыми вершинами; M , $M+$ — наличие или отсутствие эмалевого мостика между главной и боковыми вершинами.

ветствует сериям зубного ряда. Ошибка метода составила 3,5% (4 зуба из 114). Для групп (или кластеров) можно подобрать такой порядок, в котором располагаются серии в зубном ряду.

Анализ составляющих каждого кластера показал следующие изменения формы верхних боковых зубов: к углу пасти увеличивается ширина корня, средняя ширина коронки; относительная длина коронки быстро нарастает и стабилизируется; уменьшается высота арки. Относительная высота боковых зубцов уменьшается, они постепенно приближаются к коронке.

Для сравнения выборок *I.bajarunasi* и *I.menneri* было решено объединить зубы близкого местоположения по результатам кластерного анализа: в первую группу вошли зубы серий 1, 2, 3 (45 зубов *I.bajarunasi* и 29 *I.menneri*), во вторую — серий 4 и 5 (23 и 15 зубов соответственно). Объединенные группы значительно различаются по признакам $a(1-6)$, Ar , $a1$, $a2$ и $a3$.

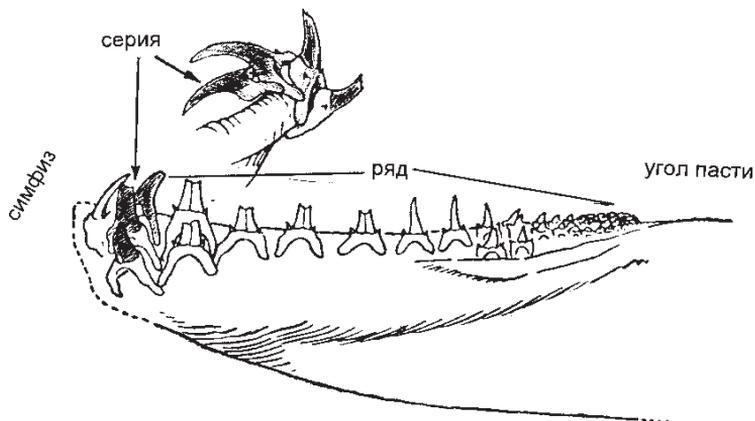


Рис. 3. Строение челюсти ламноидной акулы.

Сравнение между собой зубов выборок 8/27 и 8/5 из группы 1 t-критерием Стьюдента и методом однофакторного дисперсионного анализа не обнаружило значимых различий на 5% уровне по абсолютным размерам зуба, относительной высоте, длине и ширине его коронки и пропорциям корня.

Выборки различаются по боковым зубцам. Выявились увеличение их высоты относительно высоты зуба и длины коронки, тенденция к сближению их с главной вершиной (как крайний случай — образование слитных боковых вершин, когда $D=0$), а также тенденция к образованию эмалевого мостика (таблица).

По второй группе (4 и 5 зубные серии) значимых различий между выборками не обнаружено. Таким образом, темпы морфологической эволюции наиболее высоки у верхних боковых зубов первых трех серий.

Таблица. Процентное соотношение зубов со слитными боковыми зубцами и с эмалевым мостиком

признак		выборка 8/27	выборка 8/5
D=0	Dsim	13,3%	20%
	Dps	17%	30%
M+	Msim	59%	75%
	Mps	60%	76,2%

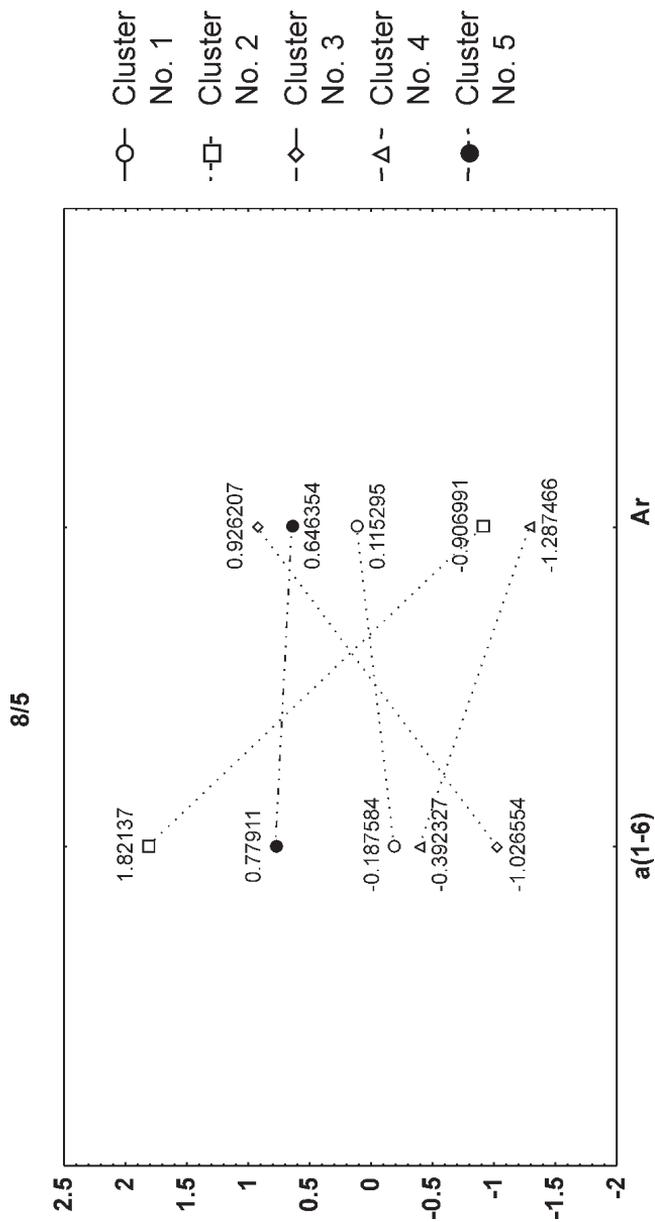


Рис. 4. (часть 1) Результаты кластерного анализа выборок (указаны интервалы для каждого кластера).

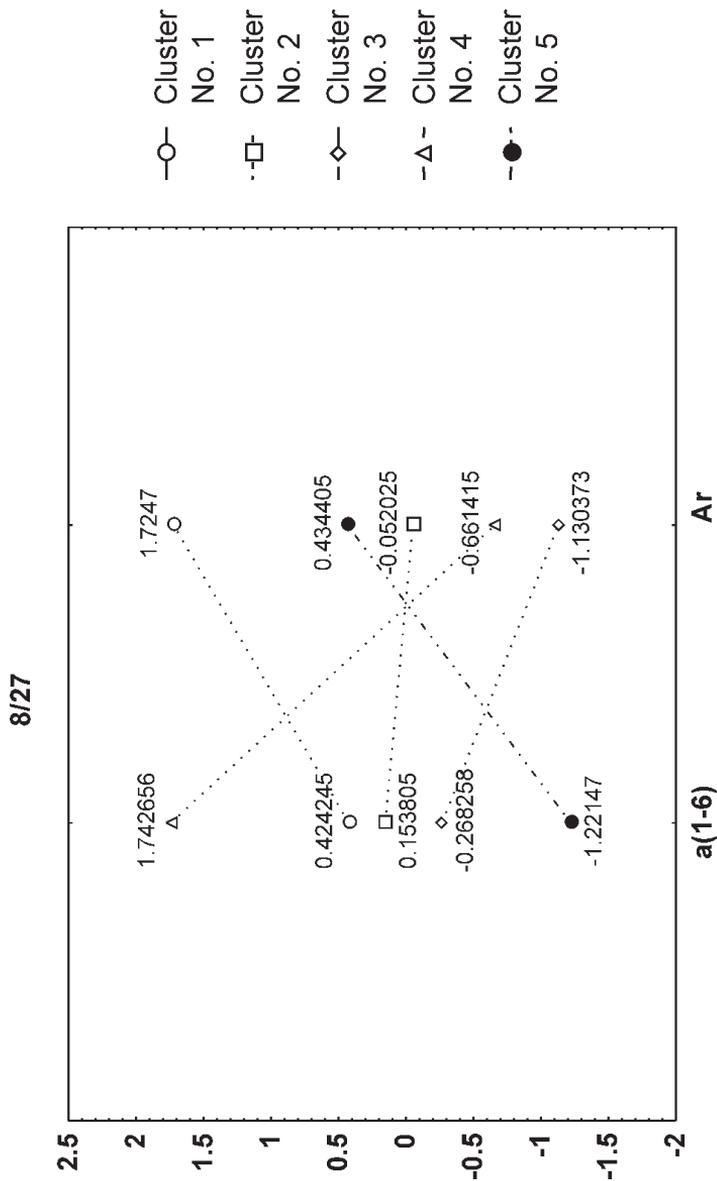


Рис. 4. (часть 2) Результаты кластерного анализа выборки (указаны интервалы для каждого кластера).

Обсуждение

В ходе работы впервые в палеоихтиологической практике была разработана методика топологического дифференцирования зубного ряда акул р. *Isurolamna*.

Принятое в отечественной палеоихтиологии разделение бартонских акул изучаемого рода на два вида основано на эффектах расширения коронок и постепенного слияния боковых зубцов с главной вершиной (Гликман, Железко, 1985). Эти процессы имеют место в эволюции других родов ламноидных акул (род *Macrorhizodus* и др. (Cappetta, 1987)). В нашем же случае весь спектр различий между зубами изученных выборок не получил математического подтверждения. По имеющимся литературным данным, пропорции боковых зубцов, маркирующие изученные нами выборки, достаточно изменчивы (Гликман, 1964) и, соответственно, сами по себе не могут служить диагностическим признаком. Поэтому мы считаем, что выявленные нами различия между изученными популяциями нельзя возводить в ранг видовых.

Настоящие выводы не согласуются с данными других авторов (Гликман, Железко, 1985). Для разрешения этого противоречия необходимо изучение размаха видовой изменчивости и сравнение его с межвидовым. Кроме того, возможно, скорость морфологической эволюции не совпадает с таксономической.

Учитывая вышеперечисленные замечания, окончательный вывод о таксономическом ранге популяций акул рода *Isurolamna* остается задачей будущих исследований.

Литература

- Гликман Л.С. Акулы палеогена и их стратиграфическое значение. М.; Л., 1964.
- Гликман Л.С., Железко В.И. Акулы палеогена Мангышлака и граница эоцена и олигоцена // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1985. Т.60, вып. 5.
- Железко В.И., Козлов В.А. Эласмобранхии и биостратиграфия палеогена Зауралья и Средней Азии. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 1999.
- Cappetta H. *Chonmdrichthyes* II. Mesozoic and Cenozoic *Elasmobranchii*. Handbook of Paleoichthyology. Stuttgart; N.Y., 1987.

ОСТАТКИ КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ГРОТА ЛИСИЙ

М.В.Мамяченкова

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г.Екатеринбург*

Материал происходит из грота Лисий, расположенного в 40 км к северу от г.Североуральска (60°25' с.ш., 60°05' в.д.), в скале левого берега р.Сосьва на высоте 16 м над уровнем воды. Грот имеет

Таблица. Видовой состав костных остатков

Виды	Совре- менность	Горизонты								
		1	2	3	4	5	6	7	8	
<i>Lepus tanciticus</i>	-	-	-	-	-	-	-	24	6	1
<i>Lepus timidus</i>	+	27	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lepus sp</i>	-	-	10	8	5	2	-	-	-	-
<i>Ochotona sp</i>	-	2	3	4	4	3	13	1	-	-
<i>Sciurus vulgaris</i>	+	73	84	39	47	32	83	4	-	-
<i>Tamias sibiricus</i>	+	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rangifer tarandus</i>	+	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Vulpes vulpes</i>	+	5	-	-	-	-	1	1	-	-
<i>Canis lupus</i>	+	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Alopex lagopus</i>	+	-	-	-	-	1	-	2	-	-
<i>Mustela nivalis</i>	+	-	-	1	1	1	-	-	-	-
<i>Mustela putorius</i>	+	-	1	1	-	-	-	1	-	-
<i>Mustela erminea</i>	+	1	-	-	-	-	4	-	-	-
<i>Martes sp.</i>	+	4	-	-	3	1	6	1	-	-
<i>Ursus arctos</i>	+	3	-	-	2	2	6	2	-	-
<i>Lutra lutra</i>	+	-	-	-	1	1	-	-	-	-
<i>Chiroptera</i>		24	19	8	14	24	117	5	-	-
Мамм. ind. Крупные		10	5	2	3	7	68	7	2	2
Мамм. Ind. Средние		103	26	16	56	18	384	42	16	16
Мамм. ind. Мелкие		566	538	512	512	418	1254	340	61	61
Аves ind.		523	212	408	171	401	598	231	17	17
Amphibia ind.		23 14	1318	93,2	667	520	1311	132	37	37
Pisces ind.		2448	1084	1127	843	948	4112	257	68	68

ширину 5 м и глубину 3 м. Раскопки проводились отрядом Института экологии растений и животных УрО РАН.

Грунт из раскопа площадью 1.5 кв.м извлекался по условным горизонтам: горизонт 1 — 3 см, горизонты 2-5 — по 5 см, горизонт 6 — 7 см, горизонты 7-8 — по 5 см. Общая глубина раскопа — 40 см. Стратиграфия отложений: слой 1 — мощность 30 см, серо-коричневый суглинок; слой 2 — мощность 10 см, ржаво-красная глина.

В результате проведенных тафономических и фаунистических исследований выяснено, что попадание костей грызунов и некоторых мелких кунных, очевидно, было результатом жизнедеятельности ночных и дневных пернатых хищников. Обилие остатков рыб и амфибий свидетельствует о посещении грота выдрой. В процессе накопления костей также принимали участие, хотя и в меньшей степени, другие крупные хищные млекопитающие (волк, лисица, песец). Периодически пещера становилась местом зимовки медведя. Выделено три этапа в развитии голоценовой териофауны: первый, характеризующийся присутствием в териокомплексе донского зайца *Lepus tanaiticus* и пищухи *Ochotona sp.* и приблизительно датируемый не позднее середины среднего голоцена (горизонт 6); второй, характеризующийся присутствием зайца-беляка *Lepus timidus* и пищухи *Ochotona sp.* и датируемый поздним голоценом (горизонт 1); третий, с отсутствием пищухи, соответствует современному состоянию териофауны данного района.

Работа выполнена в рамках ФЦНТП «Интеграция».

БИОЭМУЛЬГАТОРЫ МИКРОБНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Л.Ю.Маргаритова, М.С.Куюкина, И.Б.Ившина

*Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН,
г.Пермь*

В народном хозяйстве широко используются синтетические поверхностно-активные вещества (ПАВ, сурфактанты), представляющие собой чаще всего высоко токсичные соединения. В связи с этим, актуален поиск экологически безопасных сурфактантов. Внимание привлекают ПАВ микробного происхождения. Они имеют существенные преимущества перед синтетическими, такие как низкая токсичность, легкая биodeградеability, устойчивая активность в экстремальных условиях среды, возможность их получения на нетрадиционных и относительно дешевых источниках сырья. В настоящее время все более востребованными становятся биосурфактанты, обладающие эмульгирующей активностью. Однако в мире известны лишь единичные коммерческие препараты биоэмульгаторов бактериального происхождения. Поэтому поиск новых продуцентов биоэмульгаторов является важным. Перспективный объект для отбора новых продуцентов биосурфактантов — бактерии рода *Rhodococcus sensu stricto*.

Цель настоящего исследования — изучение способности алканотрофных родококков синтезировать при росте на среде с *n*-алканами биосурфактанты, обладающие эмульгирующей активностью.

Исследовано 40 штаммов родококков, принадлежащих к 5 видам: (*R. erythropolis*, *R. fascians*, *R. «longus»*, *R. opacus*, *R. ruber*) и хранящихся в Региональной профилированной коллекции алканотрофных микроорганизмов ИЭГМ (Ившина и др., 1994). Культивирование родококков проводили на жидкой минеральной среде с использованием в качестве единственного источника углерода *n*-гексадекана (C₁₆) или *n*-додекана (C₁₂) в концентрации 2,0 об.%. Эмульгирующую активность исследуемых штаммов и выделенных неочищенных биосурфактантов определяли по высоте образовавшейся эмульсии методом пробирочной пробы (Коронелли, Юферова, 1990). Для экстрагирования биосурфактантов применяли различные растворители, как традиционные хлороформ: метанол (1:5), так и новый растворитель метил-третичнобутиловый эфир (Ivshina et al., 1998). Расчет параметров и статистическую обработку данных осуществляли методами вариационной статистики (Лакин, 1990), а также с использованием пакета компьютерных программ Excel 97.

Установлено, что исследуемые штаммы родококков образуют из углеводорода и воды стабильные, не расслаивающиеся в течение 2 — 3 дней, эмульсии типа «масло в воде», обладающие разными функциональными характеристиками. Биоэмульсии, продуцируемые штаммами *R. «longus»* ИЭГМ 33 и *R. opacus* ИЭГМ 717, отличаются наибольшие индексы эмульгирования, 52 и 53%, соответственно. Эмульсии *R. erythropolis* ИЭГМ 185, ИЭГМ 256 наиболее однородные и мелко дисперсионные (средний диаметр капель 1.5 — 2 мкм). Эмульсии, продуцируемые *R. ruber* ИЭГМ 73, наиболее стабильны (не расслаиваются в течение 72 часов). По нашим данным, эффективным растворителем для выделения биоэмульгаторов, синтезируемых родококками, является метил-третичнобутиловый эфир, характеризующийся невысокой стоимостью и низкой токсичностью по сравнению с традиционно применяемыми растворителями (хлороформ — метанол, дихлорметан).

Полученные препараты неочищенных биоэмульгаторов перспективны для очистки биотопов от нефтяных загрязнений, интенсификации микробиологических методов повышения нефтедобычи и решения многих других промышленных и экологических проблем.

Литература

- Ившина И.Б., Каменских Т.Н., Ляпунов Я.Э. Каталог штаммов региональной профилированной коллекции алканотрофных микроорганизмов. М.: Наука, 1994. 163 с.
- Коронелли Т.В., Юферова С.Г. Поверхностно-активные свойства некоторых штаммов углеводородоксилирующих бактерий // Вестн.Моск.ун-та. Сер.16. Биология. 1990. №1. С.14-18.

Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.

Ivshina I.B., Kuyukina M.S., Philp J.C., Christofi N. // Word J. Microbiol. Biotechnol. 1998. V.14. P.711-717.

ИЗМЕНЕНИЯ В ЗООПЛАНКТОННОМ СООБЩЕСТВЕ МЕЗОГАЛИННОГО ОЗЕРА СИНЕГЛАЗОВО В СВЯЗИ С АНТРОПОГЕННЫМ ЭВТРОФИРОВАНИЕМ И РАСПРЕСНЕНИЕМ

Е.В. Марушкина

Челябинский госуниверситет

Озеро Синеглазово — водоем площадью около 1200 га, расположенный в черте города Челябинска. Он важен для целей рекреации, а также имеет существенное рыбохозяйственное значение. В течение последних тридцати лет здесь производится выращивание на естественных кормах карпа и пеляди. Тем не менее, в озеро производится сброс недоочищенных бытовых и промышленных сточных вод. В 1988 г. была введена в строй вторая очередь очистных сооружений, что привело к значительному возрастанию объемов сточных вод, поступающих в озеро. В результате этого средняя глубина увеличилась с 2,5 до 3,5 м. Поскольку сточные воды являются пресными, их воздействие на мезогалинный водоем не исчерпывается процессами эвтрофирования. Параллельно происходит снижение минерализации, что в свою очередь влечет перестройку биоценозов. За последние 10 лет общее содержание солей в воде снизилось с 4,5 г/л до 3,0 г/л, улучшился кислородный режим в подледный период, о чем свидетельствует появление в массовых количествах окуня и регулярное выживание пеляди. Целью нашей работы являлась оценка влияния пресных сточных вод на зоопланктонное сообщество мезогалинного озера.

Наблюдения за составом и динамикой зоопланктона оз. Синеглазово производились в 1987-1988 гг. (до ввода в строй второй очереди очистных сооружений) и в 1998-1999 гг. Отбор проб производился путем тотального облова столба воды стандартной сетью Джели (газ-сито №72). При обработке собранных материалов руководствовались стандартной методикой ГосНИОРХ.

Было установлено, что за прошедшие 10 лет в составе сообщества один из доминирующих видов, *Arctodiaptomus salinus*, был замещен *Arctodiaptomus acutilobatus*, исчезла галофильная коловратка *Hexarthra fennica*, но появились *Bithotrephes cederstroemi* и *Asplanchna sp.*, свойственные более пресным водам. В составе зимнего и весеннего сообщества массовое развитие получил *Cyclops vicinus*. В пробах 90-х годов значительно возросло число видов коловраток рода *Brachionus*.

Изменения основных показателей зоопланктона представлены в таблице.

Таблица. Изменение основных показателей состояния зоопланктона в результате антропогенного распреснения

Показатель	1987-1999 гг.	1998-1999 гг.
Средняя биомасса (B), г/м ³	4,16	5,15
Средняя численность (N), тыс. экз./ м ³	97	149
B/N	0,043	0,034
Индекс Шеннона, расчет по численности (Hn)	1,14	2,09
Индекс Шеннона, рассчитанный по биомассе Hb)	0,95	1,52
Число видов (S)	14	18
Индекс Пиелу (E=Hn/logS)	0,3	0,5
Доля основных групп по численности, %		
<i>Cladocera</i>	27	30
<i>Copepoda</i>	66	23
<i>Rotatoria</i>	7	47

Следует заметить, что активный процесс распреснения существенно повлиял на структуру зоопланктонного сообщества. Возросла доля коловраток, что привело к уменьшению средних размеров гидробионтов и существенному увеличению индекса Шеннона, рассчитанному по численности. Увеличилось число видов, возросла выровненность (индекс Пиелу), несколько повысилось значение биомассы и численности.

Таким образом, процессы антропогенного распреснения и эвтрофирования приводят к различным откликам в сообществе зоопланктона. При распреснении снижается биомасса и увеличивается видовое разнообразие. Эвтрофирование влечет за собой обратные результаты. В оз. Синеглазово за счет наложения этих процессов происходит увеличение видового разнообразия при незначительно меняющейся биомассе.

ЧЕЛЯБИНСКИЙ ГОРОДСКОЙ БОР КАК РЕКРЕАЦИОННАЯ ЭКОСИСТЕМА: ПОСЛЕДСТВИЯ РЕКРЕАЦИОННОЙ НАГРУЗКИ И УСТОЙЧИВОСТЬ К НЕЙ

Э.В.Мейлах

Челябинский госпедуниверситет

Челябинский городской бор расположен в черте г.Челябинска. Статус бора: лес первой группы, реликт перигляциальной лесостепи, ботанический памятник природы.

Челябинский бор является объектом массовой рекреации, вследствие чего подвергается дигрессионным сменам. Следствием рекреационной дигрессии является не только ухудшение качества леса как рекреационного ресурса: нарушаются его санитарно-гигиенические и водоохранные функции. Так как бор является реликтовым и расположен в несвойственной природной зоне, азональный фактор снижает устойчивость экосистемы и ее способность к дему- тационным сменам.

В процессе работы закладывались стандартные пробные площадки в 100 м². В 1998 году все площадки закладывались на равном расстоянии от ближайшей тропы; в 1999 году было заложено две серии площадок: в непосредственной близости от тропы и на расстоянии 10 м. На пробных площадях определяли: общее количество сосен; количество суховершинных сосен; количество сухих (мертвых) сосен; количество сосен, поврежденных насекомыми и грибными заболеваниями; хлорозы хвои; количество шишек; количество подроста. На модельных участках исследовались плотность и влажность почвы, кислотность почвы, соотношение форм железа Fe²⁺/Fe³⁺ в почвенном растворе.

Исследования количества подроста показывают, что естественное возобновление сосны во многих квадратах бора практически прекратилось, и существует тенденция к сокращению количества подроста.

Между количеством подроста и исследованными повреждениями сосны наблюдается обратная зависимость. Заболеваемость сосен выше при большей плотности популяции, которую можно считать эпидемиологическим фактором. На основании этого была выведена эмпирическая формула зависимости поражения сосен насекомыми от количества подроста и плотности популяции:

$$x = 34,27e^{-11,42u} + 0,24N - 2,83,$$

где x — количество пораженных сосен; N — сосен на 100 м²; u — % подроста.

Тест хи-квадрат показал отсутствие достоверных различий между расчетными и опытными значениями заболеваемости.

Выявлены различия в состоянии популяции сосны на площадках, заложенных вблизи троп и на удалении 10 м от ближайшей тропы. При увеличении плотности почвы (а следовательно, и рекреационной нагрузки) увеличивается доля Fe(II) в общем железе, что свидетельствует об уменьшении азрированности почвы.

По результатам работы сделаны следующие основные выводы:

Обнаружены достоверные различия между площадками, находящимися вблизи и на удалении от троп.

На многих участках бора возобновление эдификатора прекратилось или затруднено.

Плотность популяции выступает как эпидемиологический фактор. Соотношение Fe²⁺/Fe³⁺ связано с плотностью почвы

Демутационные смены будут затруднены вследствие азонального фактора.

МНОГОМЕРНЫЙ АНАЛИЗ ФОРМЫ И РАЗМЕРОВ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ: ОБЫКНОВЕННОЙ И ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКОЙ ПОЛЕВОК

*Н.А.Минина**, *А.Г.Васильев***

** Уральский госуниверситет*

***Институт экологии растений и животных, г. Екатеринбург*

Многие авторы пытались выделить такие диагностические признаки, которые позволили бы провести диагностику видов-двойников обыкновенной полевки. Однако большинство этих признаков переменны и обладают широким диапазоном географической изменчивости (Мальгин, 1998). В настоящее время диагностика этих видов проводится с использованием достаточно трудоемких и дорогостоящих цитогенетических и электрофоретических методов, а также по строению половой косточки и головки сперматозоида. Однако такие данные для музейных коллекций крайне редки или отсутствуют. В настоящее время слабо изучено влияние таких факторов, как возрастные изменения, влияние пола и воздействие стрессовых факторов на пропорции скелета, а следовательно и на возможную диагностику видов-двойников.

Цель настоящей работы поэтому заключалась в оценке возможного влияния факторов пола, возраста и длительного разведения в виварных условиях на форму и размеры нижней челюсти у видов-двойников обыкновенной полевки *sensu lato*.

Всего изучено 58 левых нижнечелюстных ветвей обыкновенной и 195 — восточноевропейской полевки из музея ИЭРиЖ УрО РАН. Материал разделили на три возрастные группы: 1 — от 25 до 52 дней; 2 — 93-155 дней; 3 — 180-330 дней. Морфометрический анализ формы и размеров нижней челюсти проводили с использованием модификации способа измерений М.Фестинга (Festing, 1972). Измеряли не нижнюю челюсть непосредственно, а ее теневое изображение. В работе использовали 11 промеров из 15 изначально выбранных, поскольку вечный отросток, в области которого были расположены четыре точки, часто оказывается поврежденным.

Проведен дискриминантный анализ формы и размеров нижней челюсти сравниваемых форм полевки с учетом возраста, пола и поколения виварного разведения. В ходе проделанной работы выявлены разнонаправленные изменения формы и размеров нижней челюсти у сравниваемых видов. У восточноевропейской полевки нижняя челюсть увеличивается в размерах от первой к третьей возрастной группе, в то время как у обыкновенной полевки нижняя челюсть во второй возрастной группе увеличивается, а в третьей, изгибаясь в оральном направлении, несколько укорачивается, приближаясь по многим промерам к зверькам первой возрастной группы. Межвидовые различия устойчиво сохраняются на всех изученных этапах он-

тогенеза. Расчет обобщенных расстояний Махаланобиса показал, что межвидовые морфометрические различия превышают по своему размеру различия между возрастными группами приблизительно в 6 раз.

Дискриминантный анализ выявил достоверное проявление полового диморфизма у обоих видов, причем самцы имеют более крупную нижнюю челюсть, чем самки. В то же время половые различия не влияют на видовую диагностику. Наибольший вклад в различия по полу вносят признаки: длина нижней челюсти в области сочленовно-угловой вырезки и длина нижней челюсти в области углового отростка. Следует отметить, что у самцов и самок имеются различия не только в размерах, но и в пропорциях нижней челюсти. У самцов угловой отросток более приподнят в дорзальном направлении и больше глубина сочленовно-угловой вырезки. Особый интерес представляют результаты дискриминантного анализа трех поколений виварного разведения сравниваемых видов-двойников. Наибольший вклад в различия по поколениям вносят такие признаки, как длина диастемальной части, длина нижней челюсти в области сочленовного отростка, высота нижней челюсти в области сочленовного отростка. Расчет расстояний Махаланобиса показал, что наибольшие различия наблюдаются между восточноевропейскими и обыкновенными полевками в первом виварном поколении. Установлено, что размеры челюсти достоверно уменьшаются от первого к третьему поколению. У обыкновенной полевки происходит более резкое уменьшение размеров нижней челюсти. Пропорции нижней челюсти также претерпевают изменения. Угловой отросток становится более круто изогнутым, глубина сочленовно-угловой ямки увеличивается, длина диастемальной части уменьшается, а общие размеры тела нижней челюсти уменьшаются.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 98-04-48594 и ФЦП «Интеграция».

**ОСОБЕННОСТИ РОСТА И СТРУКТУРНО-
ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ
ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ЛИСТЬЕВ
CREPIS TECTORUM L. (СЕМ. *ASTERACEAE*) В
УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ФТОРИДАМИ**

Е.Ю. Михалевская

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

Цель нашего исследования: изучить особенности роста и структурно-функциональной организации фотосинтетического аппарата семенного потомства *Crepis tectorum* L. в условиях загрязнения родительских популяций соединениями фтора.

Объектом исследований был выбран одно-двулетний вид *Crepis tectorum* L. (сем. *Asteraceae*), часто заселяющий нарушен-

ные местообитания (поля, пустыри); размножение только семенное. Будучи малолетним видом, он особенно сильно подвержен действию поллютантов. Для изучения мезоструктуры фотосинтетического аппарата скерды кровельной и особенностей роста использовали растения, выращенные в одинаковых условиях. Семена были собраны в районе действия Полевского криолитового завода (ПКЗ), с 25-35 растений из двух местообитаний: опытная популяция (О) — в зоне сильного загрязнения (500 м от источника выбросов: превышение F в растительности в 239 раз, в подстилке — 1600 раз), контрольная популяция (К) — фоновая зона (удаленность более 50 км). На выращенных растениях проводили анализ мезоструктуры фотосинтетического аппарата листа. Измеряли размеры, число листьев, радиус розетки, вычисляя из полученных данных абсолютную и относительную скорости роста. Измеряли содержание хлорофилла в листьях растений и интенсивность фотосинтеза.

Результаты двухгодичных исследований показали, что семенное потомство *Crepis tectorum* L. из опытной популяции имело более низкие ростовые и продукционные показатели. Так, биомасса растений была существенно меньше по сравнению с контрольной популяцией. Наши данные свидетельствуют о том, что в опытной популяции сильнее подавлялся рост надземных органов растений по сравнению с подземными, в связи с чем наблюдались меньшие число и размеры отдельных листьев и снижение ассимиляционного потенциала в целом. Растения из контрольного и опытного вариантов различались также и по скорости роста. При всех способах расчета у особой опытной популяции наблюдали менее интенсивный рост, особенно на его начальных и конечных этапах.

Можно предположить, что растения из опытной популяции имеют более низкую интенсивность фотосинтеза, однако это не так. Интенсивность фотосинтеза у особой из опытной популяции была выше как на массу, так и на единичный хлоропласт по сравнению с контролем. Более интенсивный фотосинтез в опытном варианте не обеспечен большим количеством хлорофилла. Напротив, содержание хлорофилла в листе было меньше у особой из опытной популяции, особенно хлорофилла *a*.

Одна из возможных причин увеличения интенсивности фотосинтеза — рост внутренней ассимиляционной поверхности листа (за счет увеличения размеров клеток и числа хлоропластов в них).

Чем же тогда объясняются низкие продукционные и морфологические показатели у растений из этой популяции? Можно предполагать: 1) Неравные стартовые условия (родительские особи мельче, мельче и их семена по сравнению с контролем). 2) Меньше ассимиляционная поверхность (фотосинтез на растение меньше у растений из опытной популяции). 3) Высокий уровень дыхания, но мы его не измеряли. 4) Изменение донорно-акцепторных отношений, происходит массивный отток ассимилян-

тов в подземную часть растения. 5) Следствие жесткого отбора более мелких особей, особенно с меньшей надземной массой и сохранение этих признаков в потомстве.

Выражаю благодарность научным руководителям к.б.н., доценту И.С.Киселевой, и с.н.с, к.б.н. М.Р.Трубиной.

АНАЛИЗ СОДЕРЖАНИЯ НЕКОТОРЫХ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ В ПОЧВАХ РАЙОНОВ ЕСТЕСТВЕННЫХ ГЕОХИМИЧЕСКИХ АНОМАЛИЙ

Е.В.Михеева

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г.Екатеринбург*

Почва является особой составной частью биосферы, играя уникальную роль в формировании биомассы первичных продуцентов. От особенностей почвы, в том числе её химического состава, зависит облик экосистем и функционирование их составляющих.

Известно, что отдельные регионы характеризуются повышенным по сравнению с фоновым содержанием различных химических элементов в почвах, что может быть обусловлено либо техногенным загрязнением, либо наличием естественной геохимической аномалии.

Биологическим эффектам техногенного загрязнения уделяется существенное внимание исследователей. Однако мало изученным остаётся влияние на биоту химического состава почв районов естественных геохимических аномалий, поэтому исследования, касающиеся данной тематики, особенно актуальны. Цель работы состояла в выявлении районов естественных геохимических аномалий для последующего изучения на территории одного из таких районов морфо-функциональных особенностей репродуктивной и эндокринной систем мелких млекопитающих.

Были проанализированы данные геохимического опробования гумусового горизонта почв Среднего Урала, предоставленные ГП «Уральская гидрогеологическая экспедиция».

При использовании геологических карт Свердловской области, отображающих особенности распределения горных пород, автором выделялись районы возможного нахождения геохимических аномалий. Отбор условно экологически чистых участков осуществлялся по следующим критериям: расположение источников техногенного загрязнения, преобладающие направления ветров и особенности рельефа. Затем с помощью данных почвенного опробования и карты фактического материала определялись окончательные границы районов естественных геохимических аномалий. За аномальные принимались концентрации, превосходящие фоновые в три и более раз.

Анализ данных геохимического опробования показал, что аномально высокие валовые концентрации в почве никеля, хрома, кобальта, меди, цинка, свинца регистрируются преимущественно в почвах, развившихся на ультраосновных (серпентинитах, дунитах, пироксенитах) и основной (габбро) горных породах, что согласуется с характеристиками этих пород, описанными в литературе.

На обследованной территории выделены три естественные геохимические аномалии. Северная граница аномального участка №1 расположена в 23, южная — в 34 километрах южнее города Нижний Тагил. К юго-востоку от участка №1 расположен участок №2, северная граница которого находится в 22, южная — в 35 километрах южнее города Нижний Тагил. Между городами Невьянск и Нижний Тагил расположен аномальный участок №3, северная граница которого находится в 28, южная — в 17 километрах севернее города Невьянск. Площади участков №1,2,3 составляют 44, 133 и 43 квадратных километра соответственно.

В почвах участков № 1-3 диапазон валового содержания составил: для никеля 50-2000, хрома — 100-10000, кобальта — 10-200, меди — 20-100, цинка — 0-300, свинца — 6-70 мг/кг. Превышения ПДК валовых концентраций никеля и хрома в почвах участков № 1-3 наиболее значительны по сравнению с содержаниями других химических элементов.

В почвах, подстилаемых известняками и гранитами, не обнаружено мощных аномалий. Однако отдельные пробы из районов распространения известняков и гранитов содержали вышеперечисленные химические элементы в концентрациях, превосходящих фоновые, но практически никогда не превосходящих ПДК.

ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ПОСТОЯНСТВЕ ПРЕДМЕТОВ И ИХ СВОЙСТВ У ПТИЦ КАК АДАПТАЦИЯ К МЕНЯЮЩИМСЯ УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

Н.В. Михневич

Новосибирский госуниверситет

В основе многих когнитивных способностей человека и животных лежит представление о «постоянстве» предметов и их свойств, которое в западной литературе называют *object permanence*. Это целый комплекс способностей, к которым относятся, в частности, «формулирование» для себя таких простейших эмпирических законов, как закон неискучаемости, закон вмещаемости и закон перемещаемости предметов (Крушинский, 1986). Известно, что у детей понятие о постоянстве предметов и их свойств формируется только к 1,5 годам (Пиаже, 1969).

В работах З.А. Зориной (1993) на серых воронах было показано, что эти птицы владеют представлением о неискучаемости и вме-

щаемости начиная с трех месяцев. Представление о перемещаемости в этом возрасте у них развито не полностью. В то же время птицы в возрасте около одного года уже обладают полным набором способностей, характерных для объект перманенсе. Для попугаев (волнистый, серый, ара, макао, корелла (попугай-нимфа) также имеются данные о том, что птицы в возрасте одного года и старше имеют полностью сформированное понятие о постоянстве предметов (Pepperberg, 1990).

Целью данной работы было экспериментальное выявление сроков формирования понятия о постоянстве предметов в раннем онтогенезе у птенцов серой вороны и волнистого попугая.

Опыты проводили на 7 слетках серой вороны и 12 птенцах волнистого попугая по специально разработанной схеме. Она состояла из 12 тестов, использующихся в зоопсихологии для млекопитающих и адаптированных нами для птиц. Все эксперименты проводили в специальной камере. Помимо собственно результата, регистрировали также направление первого движения птицы, число подходов к преграде, за которой была спрятана приманка, и некоторые другие показатели.

Первый набор из 4 тестов проводили не позднее, чем через неделю после начала самостоятельного питания птенца. Если птица не решала какой-либо из тестов, то его повторяли через 6 дней.

Тест на исчезаемость из первого набора был организован следующим образом (рис. 1). Приманку помещали в поле зрения птицы, а после того, как птица ей заинтересовывалась и пыталась схватить, пря-

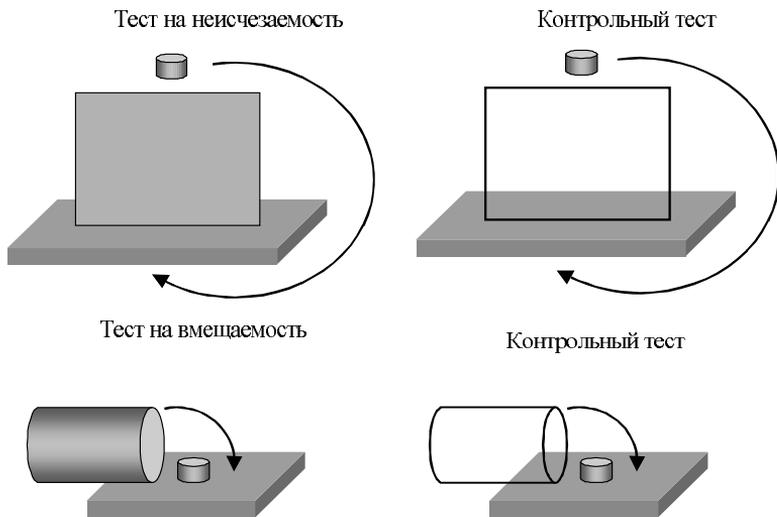


Рис. 1. Схема первого набора тестов.

тали за ширму из непрозрачного материала. В контрольном тесте приманку прятали за ширму из прозрачного оргстекла. В тесте на вмещаемость приманку прятали под непрозрачный белый цилиндр, а в контрольном тесте — под прозрачный цилиндр такого же размера.

Способность к решению теста на неискчаемость, то есть способность найти корм, спрятанный на глазах у птицы за непрозрачной ширмой, так же как и способность к самостоятельному питанию, у птенцов серой вороны проявляется в различные сроки, от возраста в 50-65 дней до 80-95 дней.

Оказалось, что приблизительно в это же время птенцы серой вороны способны решать тест на вмещаемость. Эта способность созревала либо одновременно со способностью к решению теста на неискчаемость, либо позже. Это соответствует данным, полученным на детях, у которых представление о том, что один предмет может быть спрятан внутри другого, формируется несколько позже, чем представление о том, что один предмет может быть спрятан за другим.

В то же время данные, полученные нами в тестах с прозрачными преградами, несколько противоречат сведениям, имеющимся в литературе. По мнению многих авторов, тесты с прозрачными преградами являются контрольными. Способность достать корм из-за или из-под прозрачной преграды говорит о том, что субъект обладает необходимыми манипуляционными способностями для решения задачи. Если же он, тем не менее, не решает задачу с непрозрачной преградой, то это означает, что у него не развито представление о неискчаемости предметов.

В нашей работе были зарегистрированы случаи, когда птица отыскивала корм за или под непрозрачной преградой, но не могла этого сделать, если преграда была прозрачной. Следует отметить, что в тесте с прозрачной ширмой птенцы часто пытались не обойти ее, а пройти насквозь. Такое поведение совершенно не встречается у серых ворон в возрасте 3 месяца или больше. Точно так же птицы сначала решали тест на вмещаемость и только после этого контрольный тест. Одна из птиц не справилась с контрольным тестом до начала августа, то есть до возраста приблизительно в 90 дней. В это время она успешно находила корм в тестах с отсрочкой вплоть до 30 секунд и решала ряд тестов на перемещаемость, то есть была вполне способна совершать необходимые для отыскания корма манипуляции.

В целом, в тестах с непрозрачными преградами, по сравнению с контрольными тестами, достоверно меньше число подходов, длиннее латентный период, ниже число манипуляций и их максимальная продолжительность. Таким образом, активность птицы в контрольных тестах с прозрачными преградами достоверно выше, но к успешному решению эта активность не приводит. По-видимому, для птенцов серой вороны преодоление прозрачной преграды является не столько контролем, сколько самостоятельной задачей, зачастую даже более сложной. В то же время из работ З. А. Зориной известно, что серые вороны в возрасте трех месяцев прекрасно справляются с добыванием корма из-за прозрачной преграды.

После того, как птенцы серой вороны решили тест на неисчезаемость и тест на вмещаемость, мы перешли ко второму набору тестов, в котором исследовали способность к отыскиванию корма, спрятанного под непрозрачным цилиндром, после разных отсрочек (рис.2). Оказалось, что в третьей декаде июля и первой декаде августа птенцы отыскивали приманку даже после отсрочки в 30 секунд. Приблизительный возраст птенцов в это время — 85-105 дней соответственно.

Отсроченные реакции 3", 5", 10", 15", 30"

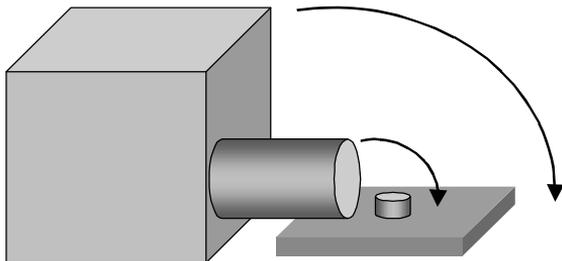


Рис. 2. Схема второго набора тестов.

Одновременно с изучением отсроченных реакций исследовали способность птенцов решать различные тесты на перемещаемость (рис.3). Формирование способности к решению первого теста из этого набора занимает до полутора месяцев, хотя одна из птиц решила эту задачу одновременно с тестом на вмещаемость. Сроки формирования способности решить первые два теста приходятся на последнюю декаду июля и последнюю декаду августа.

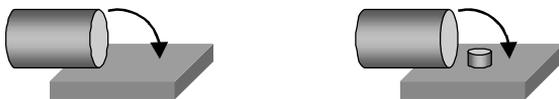
Все птицы вплоть до второй декады августа не справлялись с решением третьего теста. Они открывали цилиндр, в который приманка была помещена изначально, игнорируя ее перемещение во второй цилиндр. Точно так же птицы не справлялись с решением четвертого основного теста на перемещаемость. В этом случае приманку перемещали вместе с цилиндром, так что пустой цилиндр оказывался на том месте, где первоначально стоял цилиндр с приманкой.

Таким образом, у серых ворон в возрасте 3 месяца представление о перемещаемости предметов носит довольно обрывочный характер.

Полученные нами данные показывают, что представление о не-исчезаемости, необходимое для решения ряда когнитивных тестов, начинает формироваться практически сразу после перехода птенцов к самостоятельному питанию. Полностью объект permanence не формируется до 3-4-х-месячного возраста.

Помимо серых ворон, по данной методике были протестированы волнистые попугаи. Полученные на них данные сходны с теми, что получены на серых воронах. В частности, показано, что тесты с прозрачными преградами зачастую решаются позднее, чем тесты с

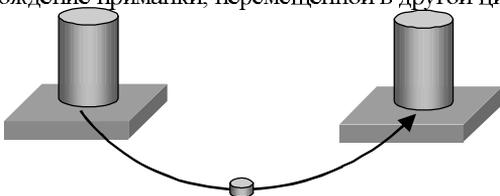
Нахождение приманки, спрятанной под одним из двух цилиндров



Нахождение приманки под цилиндром, передвинутым на новое место



Нахождение приманки, перемещенной в другой цилиндр на глазах у птицы



Нахождение приманки, спрятанной в один из двух перемещающихся цилиндров

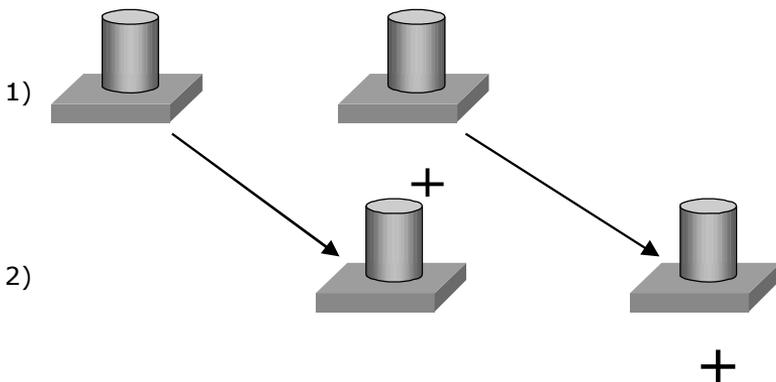


Рис. 3. Схема третьего набора тестов.

непрозрачными преградами. Таким образом, можно сказать, что тесты с прозрачными преградами не могут быть использованы в качестве контроля для исследования представления о постоянстве предметов и их свойств у птиц. В отношении сроков созревания объект permanence можно сказать, что для волнистых попугаев этот процесс является более продолжительным, чем для серых ворон, поскольку большая часть исследованных попугаев не справилась с тестами на неисчезаемость в возрасте более трех месяцев, хотя двое из 12 птенцов оказались способны к решению теста практически сразу после начала самостоятельного питания, то есть в возрасте 30-35 дней.

Выводы

1. Прозрачные преграды не могут быть использованы в качестве контроля для исследования объект permanence, по крайней мере у изученных видов птиц.

2. По сравнению с птенцами серой вороны, птенцы волнистого попугая демонстрируют более длительный период развития представления о постоянстве предметов и их свойств. Между тем известно, что птицы обоих видов в возрасте одного года и старше обладают полным спектром способностей, характерных для объект permanence. В связи с этим появляется необходимость продолжить исследование сроков созревания объект permanence у птенцов волнистого попугая

Работа поддержана грантом Минобразования РФ в области фундаментального естествознания.

Литература

- Зорина З.А. Рассудочная деятельность птиц. Дис... доктора биол. наук, представленная в форме научного доклада. М., 1993.
- Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности. М.: Изд-во МГУ, 1986.
- Пиаже Ж. Избранные психологические труды. Психология интеллекта. Генезис числа у ребенка. Логика и психология. М.: Просвещение, 1969.
- Pepperberg I.M., Funk M.S. Object Permanence in four species of psittacine birds: An African Grey Parrot (*Psittacus erithacus*), an Illiger mini macaw (*Ara maracana*), a parakeet (*Melopsittacus undulatus*), and a cockatiel (*Nymphicus hollandicus*) // *Animal Learning & Behavior*. 1990. V.18, N1. P.97-108.

ФАКТОРНЫЙ АНАЛИЗ ПОВЕДЕНИЯ ДВУХ ВИДОВ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК В ТЕСТЕ ОТКРЫТОГО ПОЛЯ

*А.А.Мотова**, *К.И.Бердюгин***, *А.Г.Васильев***

**Уральский госуниверситет,*

***Институт экологии растений и животных УрО РАН,*

г.Екатеринбург

Цель работы состояла в многомерном сравнении характеристик пространственного поведения близких видов лесных полевок в тесте типа «открытое поле» методом факторного анализа. Преследовались следующие задачи:

определить основные параметры поведения полевок в незнакомой обстановке;

сравнить пространственно-ориентировочное поведение близких видов полевок;

провести факторный анализ и оценить его эффективность для применения анализа структуры поведения близких видов грызунов.

Опыт «открытого поля» проводили на 29 полевках двух видов, отловленных в июле 1999 г. в Висимском государственном заповеднике: рыжей полевке (11 экз.) и красно-серой полевке (18 экз.), в вольере из прозрачного оргстекла размером 150х70 см, с высотой стенок 50 см. Для учета перемещений пол вольеры разметили на 32 пронумерованных квадрата. Общая длительность каждого опыта составляла шесть минут в соответствии с рекомендациями Ю.Л.Вигорова (1979). Фиксировались следующие элементы поведения: 1 — латентный период: время от высадки полевки до начала первого движения; 2 — двигательная активность — число квадратов, пересеченных зверьком; 3 — продолжительность и число замираний (отсутствие активности); 4 — число актов «принюхивания» (тело полевки максимально вытягивается, и через небольшой промежуток времени зверек резко отходит назад); 5 — гигиеническое поведение — учитывалось время и количество умываний, почесываний, встряхиваний; 6 — повороты головы — учитывались только те, которые следовали за неактивным состоянием; 7 — повороты тела на месте — учитывались только те, которые следовали за неактивным состоянием. Все элементы поведения фиксировали за каждую минуту и суммарно за шесть минут.

В результате проведенного факторного анализа выделились 8 факторов, которые характеризуют 84% общей изменчивости поведения полевок. Факторный анализ показал, что первый фактор объясняет 32% изменчивости поведения полевок и наиболее тесно связан с полом. В этот фактор основной вклад вносят такие поведенческие акты, как интенсивность передвижения и замирания и их соотношение. У самок наблюдается меньшая двигательная активность на протяжении всех шести минут и меньше гигиенических актов, тогда как у самцов приблизительно в три раза меньше латентный период и меньше общее число актов замирания на шестой минуте. Второй

фактор связан с видовой принадлежностью и характеризует 12% изменчивости поведения полевок. В этом направлении изменчивости проявляются основные различия во времени замирания после высадки полевок, а также в осуществлении зверьками актов ориентировочно-исследовательского поведения. Наибольшие различия между видами наблюдаются на первой и пятой минуте, а наибольшее сходство — на четвертой минуте. У рыжей полевки в целом меньше продолжительность латентного периода, и за шесть минут суммарно наблюдается меньшее число гигиенических и ориентировочно-исследовательских актов поведения, таких как повороты тела и акты «принюхивания». У красно-серой полевки, напротив, больше продолжительность латентного периода и отмечается большее число актов «принюхивания».

Таким образом, факторный анализ поведения полевок в тесте типа «открытое поле» выявил отчетливую видовую и половую специфику поведения рыжей и красно-серой полевок из популяций, совместно обитающих в Висимском государственном заповеднике.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 98-04-48594, 00-04-48795 и ФЦП «Интеграция».

ЧИСЛЕННОСТЬ ПЕРНАТЫХ ХИЩНИКОВ НА СЫЛВЕНСКОМ СТАЦИОНАРЕ В 1995-99 ГГ.

А.Э.Мусихин

Пермский госуниверситет

В Пермской области более 20 лет проводятся учеты пернатых хищников на Сылвенском стационаре, созданном на базе заказника «Предуралье». Он находится в 15 км восточнее Кунгура и занимает площадь около 100 кв. км. Наши исследования проведены в период 1995-1999 гг. Для сравнения использовались материалы А.И.Шепеля (1992).

В общей сложности зарегистрировано 11 видов соколообразных и 7 — совообразных. В последние 7 лет появились степной лунь и сплюшка.

Самыми многочисленными представителями соколообразных являются канюк (средняя плотность 8,8 пар/100 км²; доля в населении 20,1%), полевой лунь (7 пар/100 км²; 16%) и коршун (5 пар/100 км²; 11,4%); совообразных -ушастая сова (2,8 пар/100 км²; 6,4%) и мохноногий сыч (2,6 пар/100 км²; 5,9%). На стационаре прослеживается тенденция увеличения общей плотности гнездования пернатых хищников за последние 5 лет. Увеличилась численность коршуна, полевого луня, перепелятника, канюка и мохноногого сыча; сократилась — пустельги. Для остальных видов существенных изменений не наблюдается. Плотность гнездования миофагов подвержена резким колебаниям, орнитофагов и коршуна была относительно

стабильной. Не обнаружено прямой зависимости между численностью мышевидных грызунов и миофагов. Увеличение плотности населения в 1995-99 гг. по сравнению с предыдущим периодом исследований наблюдалось у наиболее пластичных и терпимых к антропогенному воздействию видов. Благодаря природоохранным мерам на стационаре регулярно гнездится сапсан, численность которого составляет 2,4 пары/100 км².

Литература

Шепель А.И. Хищные птицы и совы Пермского Прикамья. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1992. 296 с.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЖЕЛЕЗНОДОРОЖНОЙ ФЛОРЫ

Д.М.Нечаев

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Традиционно железные дороги рассматривают как пути миграции растений в новые районы. При этом лишь незначительное внимание уделяется своеобразию растительных сообществ, формирующихся на железных дорогах. Между тем, на небольшом участке железной дороги мы можем обнаружить различные экологические ниши с сильно различающимися условиями и, как следствие, с различными типами растительности.

Исследования были проведены в июле 1999 года в окрестностях городов Талица, Сухой Лог и Каменск-Уральский. Был изучен видовой состав сообществ железнодорожного полотна, дренажной системы, склонов насыпи северной и южной экспозиции.

Железнодорожное полотно: характеризуется экстремальными ксерофитными условиями и высоким уровнем нарушенности. Следствием этого является очень низкое проективное покрытие (0-15%). Однако из-за низкой конкуренции данная ниша имеет самый высокий уровень видового разнообразия (88 видов), из них 43% являются адвентивными, большинство из которых являются типичными синантропными видами из более южных областей. По сравнению с другими экологическими нишами значительно увеличена доля однолетников и двулетников. Из экологических групп преобладают ксеромезофитные виды.

Склон южной экспозиции: характеризуется экстремальными ксерофитными условиями. Проективное покрытие около 60%, с многочисленными открытыми участками. Конкуренция низкая, но выше, чем на железнодорожном полотне. Видовое разнообразие в среднем составило 64 вида, из них 33% адвентивных. Среди биоморф доминируют травянистые многолетники. Экологические группы преиму-

шественно представлены мезофитными и ксеромезофитными видами, последних больше, чем на северном склоне. Повышена по сравнению с северным склоном доля видов с южным распространением.

Склон северной экспозиции: характеризуется мезофитными условиями. Растительность плотная и часто высокая. Проектное покрытие в среднем около 85%, что говорит о значительной конкуренции. Более влажные условия позволяют развиваться не только ксеромезофитным видам (характерным для южного склона и железнодорожного полотна), но и в большей степени мезофитным видам лесных и луговых сообществ. Благодаря этому наблюдается большое видовое разнообразие (84 вида), представленное в основном аборигенными видами. Низкий процент адвентивных видов (27%) можно объяснить высокой конкуренцией и большим сходством экологических условий с естественными сообществами. Довольно обильны деревья и кустарники, однолетники и двулетники очень редки.

Дренажная канава: повышенная влажность, нередко наблюдается застой воды. Данная экониша меньше всех подвергается воздействию со стороны человека, поэтому развивающаяся здесь растительность дальше всех продвинута в сукцессионном ряду. Проектное покрытие около 90%, сильная конкуренция. Минимальное видовое разнообразие (29 видов), в основном наблюдается доминирование одного вида. 9% адвентивных видов, которые чаще всего заносятся с насыпи. Деревья и кустарники обильны, однолетники и двулетники крайне редки. Наблюдается доминирование гигрофитных и гигромезофитных болотных и пойменных видов, иногда луговых мезофитов.

Таким образом, каждая экологическая ниша имеет свои особенности в растительном покрове. Растительность железнодорожного полотна можно охарактеризовать как рудеральную с повышенной долей заносных видов; в дренажной системе развивается типичная растительность болотного типа; растительность южного склона более сходна с лугово-степной, в то время как растительность северного склона сходна с лесным типом.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТА БЕРЕЗЫ

С.В.Никулина, А.А.Нисневич***

**Ботанический сад УрО РАН, лесной отдел,*

***Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург*

Морфологическую изменчивость листа березы определяет набор следующих относительно независимых параметров:

Число боковых жилок, отходящих от его центральной оси. Назовем этот признак показателем структурной сложности листа. У кустарниковых берез число боковых жилок листа не превышает, как правило, 3-5 пар, у древесных — достигает 5-10 пар и более.

Размеры листа (длина, ширина и площадь листовой пластинки). Как правило, размеры листа закономерно возрастают по мере повыше-

ния степени структурной сложности, но нередко наблюдается более чем двухкратное варьирование размеров листа при одной и той же величине его структурной сложности или, наоборот, варьирование структурной сложности при сохранении размерных характеристик.

Угол наклона боковых жилок. Как правило, величина этого показателя закономерно возрастает от верхушки листа к его основанию.

Кривизна боковых жилок. В ряде случаев верхушки боковых жилок как бы отгибаются вверх, искривляются, что придает им дуговидную форму.

Глубина расчленения листовой пластинки. При малых значениях этого показателя виден зубчатый край листа, при средних — лопастно-зубчатый, а при высоких появляются листья, рассеченные на зубчатые доли.

Варьирование значений всех указанных параметров можно наблюдать в пределах кроны отдельного дерева. Листья деревьев одного вида отличаются устойчивым сдвигом среднего значения одного из этих параметров при сохранении остальных, а различных видов — одновременным сдвигом средних значений двух и более параметров.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 00-04-48440.

СОДЕРЖАНИЕ *CS-137* В ОРГАНАХ КЛЮКВЫ БОЛОТНОЙ (*OXYCOCCUS PALUSTRIS* PERS.)

Г.Н.Новоселов

Марийский госуниверситет, г.Йошкар-Ола

При загрязнении обширных территорий радиоактивными веществами выделяются биоценозы, либо их отдельные компоненты, которые характеризуются повышенным накоплением радионуклидов. Рядом авторов показано, что сфагновые и зеленые мхи способны аккумулировать и удерживать в своих тканях повышенные по сравнению с травянистыми споровыми и цветковыми растениями количество радиоактивных изотопов (Куликов и др., 1976; Молчанова, Боченина, 1980; Молчанова, Карасева, 1981; Нифонтова, 1995, 1997).

В последние годы, особенно после чернобыльской катастрофы, наблюдается увеличение содержания техногенных радионуклидов в мохообразных. Это явилось причиной повышенного внимания к ним. Вместе с тем можно предположить и то, что растения на молодых торфянистых почвах и отмерших сфагновых мхах также могут содержать в своих органах радионуклиды и накапливать их до больших концентраций. В связи с этим целью наших исследований является изучение содержания *CS-137* в надземных и подземных органах клюквы болотной (*Oxycoccus palustris* Pers.) — стелющегося кустарничка семейства брусничных.

Отбор образцов осуществлялся в августе 1999 г. (повторность двукратная) в двух ценопопуляциях, произрастающих в пушице-сфагновом болоте верхового типа, находящегося в центральной части Марийской низменности на юге Килемарского района Республики Ма-

рий Эл. Основными отличиями местообитаний двух этих ценопопуляций стал рельеф болота и проективное покрытие сфагновых мхов и клюквы болотной. Точка отбора номер один (ТО-1) характеризуется более выровненным рельефом, тогда как во второй (ТО-2) — *Ox.palustris* растет на кочках. Проективное покрытие сфагновых мхов составляет (80–85)% и (60–65)% соответственно. Для определения запаса и распределения *Cs-137* и *Sr-90* по профилю болота в исследуемых фитоценозах послойно вырезались монолиты отмершего мха с глубины до 40–43 см.

Все измерения были выполнены в аккредитованной Госстандартом России Лаборатории радиационного контроля НПВФ «ВИСАН» МарГУ. Определение удельной активности радионуклидов в почвенных образцах и в сухой массе растений велось на сцинтилляционном гамма-бета спектрометрическом комплексе с использованием программного пакета «Прогресс».

Результаты содержания техногенных радионуклидов в отмерших слоевищах сфагновых мхов приведены в таблице 1. Дисперсионный анализ при уровне значимости 0,05 свидетельствует, что содержание *Cs-137* и *Sr-90* в точках отбора, заложенных в экосистеме верхового болота, отличается незначимо. Распределение *Cs-137* по профилю болота неоднородно, так, в корнеобитаемом слое (0–17 см) содержание этого радионуклида составляет 94% и 74% соответственно.

Значения удельной активности *Cs-137*, содержащегося в наземных органах и корнях клюквы болотной, пушицы широколистной (*Eriophorum latifolium* Норре), пушицы влагалищной (*Er. vaginatum* L.), сфагновых мхах приведены в таблице 2. Наибольшей аккумулятивной способностью обладают два вида выше названной пушицы и сфагновые мхи. При одинаковом запасе *Cs-137* в экосистеме верхового болота, его переход в особи изучаемых видов растений неодинаков. Коэффициенты перехода *Cs-137* с квадратного метра

Таблица 1. Содержание *Cs-137* и *Sr-90* в молодых торфянистых почвах верхового болота

ТО	Объект исследования	<i>h</i> , (см)	Плотность загряз. ¹³⁷ <i>Cs</i> , (кБк/м ²)	Плотность загряз. ⁹⁰ <i>Sr</i> , (кБк/м ²)
I	Слоевица отмерших сфагновых мхов	0–17	9,80 ± 0,53	0,89 ± 0,16
	Слоевица отмерших сфагновых мхов	17–43	0,67 ± 0,22	1,58 ± 0,9
	Запас <i>Cs-137</i> и <i>Sr-90</i> в молодом торфянике верхового болота	0–43	10,47 ± 0,57	2,47 ± 0,98
II	Слоевица отмерших сфагновых мхов	0–16	7,60 ± 0,58	0,50 ± 0,25
	Слоевица отмерших сфагновых мхов	16–40	2,70 ± 0,23	0,97 ± 0,23
	Запас <i>Cs-137</i> и <i>Sr-90</i> в молодом торфянике верхового болота	0–40	10,30 ± 0,62	1,47 ± 0,34

площади корнеобитаемого слоя в килограмм сухой массы растений (при уровне значимости 0,05) в ТО-1 значимо выше, чем в ТО-2 (таблица 2), исключение составляют корни клюквы болотной, где отличие незначимо.

Таблица 2. Удельная активность Cs-137 в изучаемых видах растений

№	Исследуемый образец	Точка отбора №1		Точка отбора №2	
		^{137}Cs (Бк/кг)	Кoeff. перехода ^{137}Cs , ($10^2 \text{ M}^2/\text{кг}$)	^{137}Cs (Бк/кг)	Кoeff. перехода ^{137}Cs , ($10^2 \text{ M}^2/\text{кг}$)
1	Сфагновые мхи	379,1 ± 30	3,87 ± 0,37	162,9 ± 16	2,14 ± 0,27
2	Пушица широколистная	687 ± 40	7,01 ± 0,56		
3	Пушица влагалищная			437,4 ± 32	5,76 ± 0,61
4	Клюква болотная (плоды)	286 ± 28 (29,9 ± 4,8)*	2,92 ± 0,33	94,6 ± 21 (9,18 ± 4,2)*	1,24 ± 0,29
5	Клюква болотная (листья)	253,8 ± 23	2,59 ± 0,17	88,3 ± 23	1,16 ± 0,31
6	Клюква болотная (стебли)	212,5 ± 25	2,17 ± 0,28	60,96 ± 31	0,80 ± 0,41
7	Клюква болотная (корни)	164,1 ± 25	1,67 ± 0,27	94,25 ± 49	1,24 ± 0,65

Примечание: * – удельной активности Cs-137 для плодов клюквы, не подвергшихся высушиванию. (В соответствии с СанПиН 2.3.2.560–96, ПДК Cs-137 для свежих ягод составляет 40 Бк/кг).

Наибольшая концентрация Cs-137 в надземных органах и корнях клюквы болотной характерна для листьев и плодов. Сравнение удельной активности радиоактивного изотопа показало, что в ТО-1 отличие в плодах и листьях незначимо, тогда как содержание его в стеблях и корнях отличаются значимо. В ТО-2 все отличия статистически незначимы. При различной концентрации Cs-137 в образцах клюквы болотной, отобранных в разных ценопопуляциях, распределение его по надземным органам и корням имеет одинаковую закономерность. Это говорит о том, что механизм накопления радиоизотопа одинаков, но на интенсивность этого процесса влияют экологические условия произрастания растений.

Выводы

Отмершие сфагновые мхи являются хорошим поставщиком содержащихся в них техногенных радионуклидов в растения;

На накопление Cs-137 органами и плодами клюквы болотной влияет не только его содержание в корнеобитаемом горизонте, но и условия, в которых она произрастает.

Работа выполнена при частичной поддержке грантов РФФИ № 98-04-49294, 98-02-04122.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ИЗМЕНЕНИЙ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ УЧАСТКОВ *MICROTUS OECONOMUS*

А.Ю.Овсянников

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Отлов грызунов проводился в летние месяцы 1977 и 1978 гг. на опытном участке пойменного осоково–вейникового луга площадью 1.13 га, расположенном в среднем течении р.Хадытаяха (Южный Ямал). Расстояние между ловушками 8 метров. Во время отловов ловушки проверялись каждые 3 — 5 часов. Мечение полевков проводили способом ампутации пальцев (полевая часть работы выполнена Ф.В.Кряжимским и Ю.М.Малафеевым). При обработке данных были использованы компьютерные программы: CALHOME, Home Range Analysis (*Produced by U.S.Forest Service, Pacific Southwest Research, California Department of Fish and Game*) и программа расчета посещаемости особями животных разных точек ареала (*Кряжимский Ф.В., Маклаков К.В., Екатеринбург 1997*). Математическая основа расчетов — метод ареального момента.

При анализе использования территории полевками отмечены некоторые особенности этого процесса, как у самцов, так и у самок. Выявлено, что индивидуальные участки самцов постоянно меняются, они более мобильны; зверьки придерживаются то одного участка, то другого, постоянно их меняют, однако площадь участков остается практически все время постоянной. Это выражается как в смене площадки при переходе во взрослое состояние, так и в дальнейшей жизни самца полевки-экономки. В то же время участки одного самца могут перекрываться с участками других самцов. Самки же, в отличие от самцов, более оседлы, и их индивидуальные участки более постоянны, по сравнению с самцами, в пространстве и времени. Даже при переходе во взрослое состояние их пространственное расположение не претерпевает существенных изменений. Кроме того, участки самок изолированы друг от друга и имеют более четкие и постоянные границы.

Размеры индивидуальных ареалов самцов и самок примерно одинаковы: самки $3654.16 \pm 581.45 \text{ м}^2$, самцы $3407.25 \pm 847.04 \text{ м}^2$. Однако механизм динамики изменений участков самцов довольно сильно отличается от таковых у самок. Если самка за небольшой период времени посещает только свой единый и большой территориальный участок, то самец за этот период времени может сменить несколько одинаковых, но гораздо меньших по размерам участков, однако за счет активного перемещения в пространстве, суммарная площадь индивидуальных участков самцов становится примерно равной размерам участков самок.

Особенности перемещения наиболее наглядны при анализе расстояния между центрами активности индивидуальных участков. В среднем у самцов расстояние между центрами активности составляет 43,4 метра. Результаты этого анализа показывают, что индиви-

дуальные участки самцов более подвижны в пространстве и удалены друг от друга. У самок же расстояние между центрами активности индивидуальных участков составляет 24,6 метра, что опять же говорит о большей оседлости самок. Их участки не столь сильно удалены друг от друга, как у самцов.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КРАНИОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПРУДОВЫХ НОЧНИЦ (*MYOTIS DASYSNEME*) ВЫВОДКОВОЙ КОЛОНИИ В ОКРЕСТНОСТЯХ ПО «МАЯК» И ЗИМНЕЙ КОЛОНИИ СМОЛИНСКОЙ ПЕЩЕРЫ

О.Л. Орлов*, Е.М. Тришина **

**Институт экологии растений и животных УрО РАН,*

***Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург*

Сравнение метрических признаков черепа часто используется для оценки межвидовых и внутривидовых различий, для установления видовой принадлежности, для оценки географической изменчивости и межполовых различий отдельного вида. После опубликования статьи И.И. Дзевекина (1995) о наличии полового диморфизма у прудовых ночниц по ряду краниометрических признаков появилась возможность сопоставить его результаты с собственными данными.

Цель работы — проверить выводы И.И. Дзевекина о наличии у прудовых ночниц полового диморфизма по краниометрическим признакам на примере колонии ночниц Смолинской пещеры; оценить различия по данным признакам между летучими мышами смолинской и кыштымской (окрестности ПО «Маяк») колоний.

Всего изучено 57 черепов: 29 самок, отловленных в июле 1999 г. на базе отдыха «Волна» (берег оз. Акакуль, Кыштымский р-н Челябинской обл.), колония которых испытывала воздействие радиации и формировала очаг радиоактивного загрязнения; 28 особей (21 самец и 7 самок) из Смолинской пещеры, утонувших в результате затопления весной 1998 г. Нами исследовались метрические признаки черепа по И.И. Дзевекину (1995): 1) общая длина черепа (GL); 2) кондиллобазальная длина черепа (CBL); 3) высота черепа в затылочной части (OCCH); 4) скуловая ширина (ZYGB); 5) затылочная ширина (SHCH); 6) ширина мозговой капсулы (BRCB); 7) межглазничный промежуток (ORB); 8) длина верхнего зубного ряда (MXT1); 9) длина нижнего зубного ряда (MDL1); 10) длина нижней челюсти (MDL); 11) ширина верхней челюсти на уровне третьего предкоренного зуба (PREMB); 12) ширина верхней челюсти на уровне клыков (CANB); 13) расстояние от клыка до третьего предкоренного зуба (MXT2). Сравнение проводили с помощью дисперсионного и дискриминантного анализов.

На первом этапе работы, при сравнении самцов и самок из Смолинской пещеры, дисперсионный анализ не показал достоверных межполовых различий, поэтому самки и самцы смолинской колонии как единая группа сравнивались нами с самками кыштымской колонии. Дисперсионный анализ показал достоверность различий между особями сравниваемых колоний по признакам: ОССН ($p < 0,001$), ZYGB ($p < 0,01$); GMDL и MXT2 ($p < 0,05$).

Сравнение трех групп (отдельно смолинские самцы и самки и кыштымские самки) методом дискриминантного анализа показало, что межгрупповые различия вдоль первой дискриминантной канонической функции, характеризующей своеобразие зверьков разных колоний, статистически достоверны ($p < 0,001$). На долю этой дискриминантной оси приходится 89,0% общей дисперсии. Наибольший вклад в межгрупповые различия вносят признаки ZYGB и GMDL. Вдоль второй дискриминантной функции наибольший разброс наблюдается между зверьками разных полов, однако эти различия оказались недостоверными ($p > 0,05$).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что межпопуляционные различия проявляются сильнее, чем межполовые, и не позволяют нам говорить о наличии полового диморфизма у уральских прудовых ночниц по краниометрическим параметрам.

Работа выполнена при поддержке ФЦП «Интеграция».

БЕНТОФАУНА МАЛЫХ ГОРНЫХ ВОДОТОКОВ БАШКИРИИ

Ю.В.Островская

Башкирский госуниверситет, г.Уфа

В силу своих гидрологических особенностей, ручьи являются уникальными водотоками, в которых на незначительном протяжении сосредоточены разнообразные условия обитания. В связи с этим в них формируется разнообразная бентофауна. В ручьях могут быть встречены некоторые редкие холодноводные виды, и изучение гидрофауны в них может ставить на повестку дня вопрос об охране ручьев. В настоящем сообщении мы подводим некоторые итоги изучения зообентоса ручьев горных районов Башкирии.

Исследования бентофауны малых горных водотоков проводилось в 5 районах РБ: в Белорецком (Боев, Рыжкина-Егошина, Городеева, 1993; Боев, Островская, 1997); Бурзянском (Боев, Мустаева, 1978; Боев, Островская, 1997; Островская, 1999); Мелеузовском (Боев, 1989; Островская, 1999); Салаватском (Боев, 1989); Кугарчинском (Островская, 1999). Поскольку основной характеристикой, обуславливающей различия бентофауны ручьев, является температура, мы разделили водотоки на четыре термические группы: I. до 4 °С — 3 ручья (по одному в Белорецком, Бурзянском, Мелеузовском районах РБ).

II. 5-8 °С — 10 водотоков (5 — в Бурзянском, по 2 — в Салаватском и Мелеузовском и 1 — в Кугарчинском районах РБ). III. 9-12 °С — 7 ручьев (6 в Белорецком и 1 в Салаватском районах РБ). IV. выше 12 °С — 3 водотока (2 в Мелеузовском и 1 в Бурзянском районах РБ). Все исследованные водотоки имели сходные грунты (каменистый и песчано-галечный), скорость течения и прозрачность.

Нами обнаружено 104 вида донных беспозвоночных из 6 классов животного мира. По числу видов доминируют насекомые — 92 вида (82,6% от общего числа видов зообентоса). Среди последних преобладают хирономиды (29 видов), ручейники (17 видов) и поденки (16 видов). Максимальное число видов обнаружено в водотоках с температурой 5-8 °С (70 видов), при дальнейшем повышении температуры наблюдается уменьшение видового разнообразия донной фауны (53 вида при температуре 9-12°С и 25 видов при температуре выше 12°С). Индексы видового сходства бентофауны исследованных водотоков колеблются от 0,27 до 0,53.

Сравнение бентофауны горных и равнинных малых водотоков показало их незначительное сходство (коэффициент Серенсена колеблется от 0,23 для ручьев с температурой 9-12°С до 0,36 для водотоков с температурой 5-8°С). Максимальное отличие имеет фауна ручейников (всего два общих вида — *Plectrocnemia conspersa* и *Apatania crymophila*), по три общих вида обнаружено в фауне поденок (*Baetis rhodani*, *Ecduonurus affinis*, *Habrophlebia fusca*) и веснянок (*Amphinemura standiffusi*, *Isoperla difformis*, *Leuctra digitata*).

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ РЕЛИКТОВЫХ СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ ИЛЬМЕНСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЮЖНЫЙ УРАЛ)

Н.В. Падерина

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г. Екатеринбург*

Объектом наших исследований являются степные сообщества, расположенные на территории Ильменского заповедника. Территория заповедника относится к подзоне сосново-березовых лесов (Колесников, 1961), в связи с чем 85% ее площади покрыто лесами, и только 8% приходится на долю степных сообществ. Несмотря на малую площадь, степные сообщества отличаются значительным разнообразием. Их реликтовая природа, а также изолированное, островное, одно из наиболее северных местообитаний, обуславливают характерные особенности флоры и растительности, и подчеркивают уникальность объекта исследований.

Несмотря на достаточную изученность степной растительности Урала (Крашенинников, 1937; Тюлина, 1938; Ромахина, 1965; Горчаковский, Крыленко, 1969), исследовались в основном степи пред-

горий западного склона и прилегающих к нему равнин. Степи предгорий восточного склона изучены в меньшей степени. Ильменский хребет является наиболее восточным хребтом Южного Урала, с его восточной стороны отчетливо выражена полоса предгорий, представленных невысокими серпентинитовыми сопками. Фрагменты степей занимают склоны сопок и каменные взлобки Ильменского хребта южной и юго-западной экспозиции. Для степных участков заповедника характерны грубоскелетные, фрагментарные почвы черноземного ряда, развивающиеся на элювии серпентинитов (Тюлина, 1938; Удачин, 1998). Щебнистость и сухость субстрата, а также его относительная стабильность и своеобразный микроклимат создают неблагоприятные условия для произрастания древесной растительности и делают конкурентноспособными на данных участках степные группировки, которые представлены луговой, настоящей и каменной степями и зарослями степных кустарников. Наиболее обширными по площади и интересными во флористическом отношении являются участки каменной степи, поэтому их флора анализируется нами отдельно.

Для более полного выявления особенностей исследуемой флоры проведено ее сравнение со степной флорой хребта Ирландия. Данный хребет, так же как Ильменские горы, занимает крайнее восточное положение относительного осевого поднятия. Он вытянут в меридиональном направлении и расположен на широте заволжско-казахстанских степей, в связи с чем степная растительность занимает здесь обширные пространства и является основным элементом растительного покрова. Данные о флоре и растительности хр.Ирландия содержатся в работах П.Л.Горчаковского и Н.П.Крыленко (1969), Н.П.Ромахиной (1965).

Флора степных участков ИГЗ насчитывает 166 видов сосудистых растений (что составляет 19% от флоры всего заповедника), которые относятся к 102 родам и 33 семействам. Ведущее положение во флористическом спектре занимают 10 семейств, включающих 74% всей флоры: *Asteraceae* (24 вида — 14,5%), *Poaceae* (22 — 13,3%), *Rosaceae* (18 — 10,8%), *Caryophyllaceae* (13 — 7,8%), *Fabaceae* (11 — 6,6%), *Scrophulariaceae* (9 — 5,4%), *Ranunculaceae* (8 — 4,8%), *Lamiaceae* (6 — 3,6%), *Boraginaceae* (6 — 3,6%), *Cyperaceae* (6 — 3,6%); 9 семейств исследуемой флоры являются одновидовыми. Наиболее значимо представлены роды: *Artemisia* (7 видов), *Carex* (6), *Potentilla* (5), *Galium* (4), *Stipa* (3), *Silene* (3), *Veronica* (3), *Thalictrum* (3).

Несмотря на значительную площадь степных сообществ хребта Ирландия, их флора насчитывает всего 202 вида, что лишь несколько превышает данный показатель для степных участков заповедника и подчеркивает их высокое видовое разнообразие. Флористический спектр степей хребта Ирландия содержит сходный с Ильменским заповедником набор семейств, но их процентное участие в составе флоры изменяется. Возрастает процентное участие семейств *Fabaceae*, *Scrophulariaceae*, *Lamiaceae* и *Apiaceae*. Одновременно уменьшается значение *Caryophyllaceae*, *Ranunculaceae* и *Cyperaceae*, что связано, вероятно, с более южным расположением хребта Ирландия, обуславливающим присутствие значительного количества видов из южных

степей. В то же время степные участки ИГЗ обогащены видами, проникающими из окружающей их лесной растительности, и здесь более значимыми являются семейства, характерные для бореальной зоны. Сравнение флористического состава степных сообществ ИГЗ и хр.Ирендык свидетельствует об их недостоверном отличии, что обусловлено общим сходством местообитаний и историческими причинами.

Флора каменистых степей ИГЗ представлена 58 видами сосудистых растений. Видовой состав каменистых степей хр.Ирендык более разнообразен, насчитывает 66 видов, 38 из которых не встречаются на территории ИГЗ. Ведущими во флоре исследуемой формации как ИГЗ, так и хр.Ирендык являются три семейства: *Asteraceae*, *Caryophyllaceae*, *Poaceae*. Сравнение флористического состава исследуемой формации ИГЗ и хр.Ирендык свидетельствует о достоверном сходстве флор разнотравных каменистых степей данных районов, в то время как в целом их степные флоры различны. Возможно, данный факт объясняется тем, что жесткие микроклиматические и почвенные условия, в которых существуют сообщества каменистых степей, определяют набор небольшого числа характерных видов и предотвращают проникновение в исследуемые сообщества видов из окружающей мезофильной растительности.

Экологическую и ценотическую структуру степных сообществ Ильменского заповедника удобно рассматривать, сравнивая флору всех степных сообществ с флорой каменистых степей.

Флора каменистых степей (рис. 1) характеризуется преобладанием мезоксерофитов (МК) и малой долей мезофитов (М), что обусловлено ксеридными условиями местообитаний. В экологическом

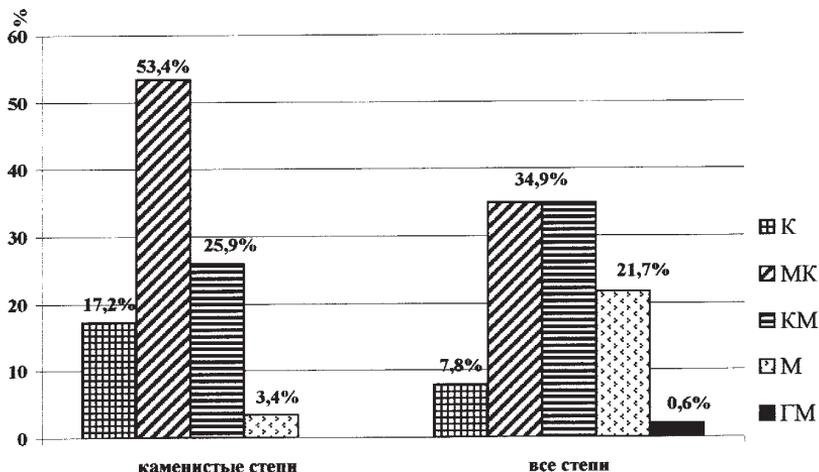


Рис. 1. Экологическая структура степной флоры ИГЗ.

спектре всей степной флоры преобладают ксеромезофиты (КМ) и МК, отмечено значительное количество М, а также 1 гигромезофит (ГМ) — это связано с проникновением в исследуемые сообщества элементов лесной и луговой растительности.

Определенное влияние окружающей растительности на флору степных участков прослеживается и в ценотическом спектре (рис.2): по сравнению с каменистыми степями, во всей степной флоре ИГЗ больше лесолуговых и луговых видов, также отмечены лесные виды, не встречающиеся в каменистых степях, преобладают лугово-степные виды. Большая часть видов каменистых степей относится к лугово-степной и степной группам, характерной особенностью данного подтипа растительности является значительное количество каменисто-степных видов. Необходимо отметить присутствие во флористическом спектре эвритопных видов, которые входят в состав синантропного элемента исследуемой флоры.

В спектре жизненных форм как всей степной флоры, так и флоры каменистых степей доминируют длительновегетирующие поликарпические травы, среди которых преобладают корневищные и стержнекорневые растения. Характерной особенностью флоры каменистых степей является больший по сравнению со всей степной флорой процент полукустарничков и плотнородеревинных видов.

Проведенный анализ флоры степных участков показал, что в ее состав входит значительное количество практически полезных, редких и исчезающих видов, в том числе эндемики и реликты, боль-

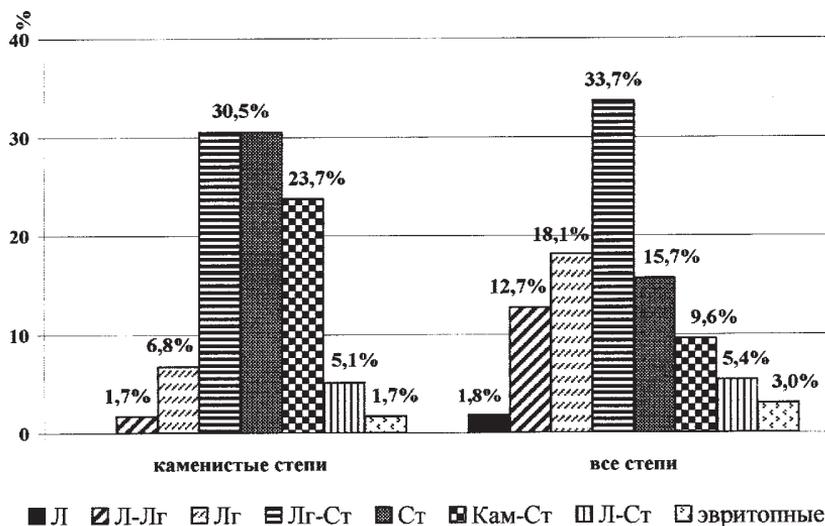


Рис. 2. Ценотическая структура степной флоры ИГЗ.

шая часть которых произрастает в каменистой степи. В связи с этим, именно каменистая степь может считаться резерватом гено- и ценофонда реликтовой степной растительности в исследуемом регионе.

Степная растительность Ильменского заповедника представлена луговыми, настоящими, каменистыми степями и зарослями степных кустарников. В результате проведенных исследований нами было описано 6 формаций и 16 групп ассоциаций. Наибольшую площадь занимают сообщества каменистой степи; это наиболее ксерофильный подтип растительности заповедника.

Сообщества каменистой степи имеют незначительное проективное покрытие (в среднем 25%), в естественных границах сообщества произрастают 28-42 вида, большая часть которых относится к степным и каменисто-степным ксерофитам (К) и МК; эдификаторами являются полукустарнички: *Dianthus acicularis* и *Artemisia frigida*, характерно присутствие плотномелкодерновинных степных злаков *Festuca valesiaca* и *Koeleria cristata*.

Высота травостоя достигает 50 см. Вертикальная структура травостоя (рис.3) включает 3-4 подъяруса. В III — IV подъярусе сосредоточена основная часть фитомассы сообществ, т.к. именно здесь располагаются вегетативные части полукустарничков и дерновинных злаков.

Подтип настоящих степей представлен перистоковильной, пустынноовсецовой и клубничной формациями. В сообществах настоящих степей проективное покрытие возрастает до 40-75%, количество видов в естественных границах до 40-57, преобладают степные и луго-

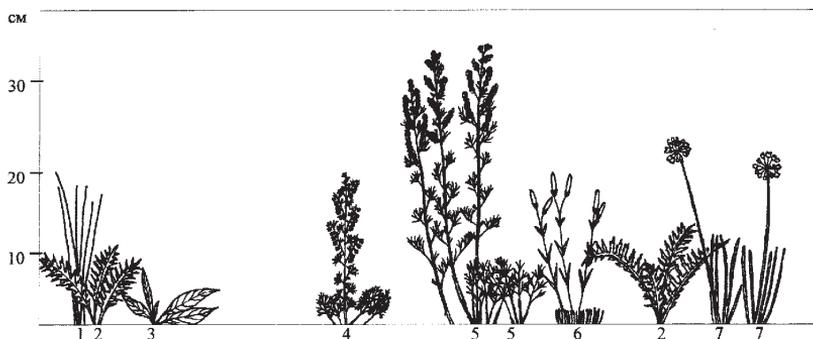


Рис.3. Мордовниково-холоднопопынная каменистая степь (вертикальная проекция, август 1999г.) 1 — *Helictotrichon desertorum*, 2 — *Echinops ritro*, 3 — *Centaurea sibirica*, 4 — *Artemisia frigida*, 5 — *Artemisia commutata*, 6 — *Dianthus acicularis*, 7 — *Allium rubens*.



Рис. 4. Разнотравно-клубнично-пустынноовсецовая настоящая степь (вертикальная проекция, июнь 1999г.). 1 — *Filipendula vulgaris*, 2 — *Eremogone saxatilis*, 3 — *Veronica spicata*, 4 — *Inula hirta*, 5 — *Stipa pennata*, 6 — *Fragaria viridis*, 7 — *Phleum phleoides*, 8 — *Medicago falcata*, 9 — *Helictotrichon desertorum*.

во-степные МК, эдификаторами являются плотнокрупнодерновинные злаки *Stipa pennata* и *Helictotrichon desertorum*. Высота травостоя (рис. 4) достигает 80-85 см, возможно выделить 3 подъяруса, к I подъярусу относится основное количество доминантов и эдификаторов.

Подтип луговых степей представлен разнотравной формацией. Сообщества луговых степей имеют максимальное для степей заповедника проективное покрытие — 80-85% — и наибольшее количество видов в естественных границах сообщества (72). Большая часть видов относится к лугово-степным КМ и МК.

Эдификаторами являются виды из группы разнотравья. Высота травостоя (рис. 5) достигает 90 см, можно выделить 3 подъяруса. Наибольшая часть фитомассы сообщества и основные кодоминанты сосредоточены во II подъярусе (на высоте 30-60 см).

Заросли степных кустарников образованы *Spiraea crenata*, с незначительной примесью *Rosa acicularis* и *R. glabrifolia*. Они включают наиболее мезофильные степные сообщества. Проективное покрытие может меняться от 40 до 90%, количество видов в сообществе достигает 67, среди травянистых видов преобладают лугово-степные и луговые КМ и М.



Рис. 5. Разнотравно-североподмаренниково-шелковистопольная луговая степь (вертикальная проекция, июль 1999г.). 1 — *Artemisia sericea*, 2 — *Carex supina*, 3 — *Artemisia pontica*, 4 — *Filipendula vulgaris*, 5 — *Artemisia latifolia*, 6 — *Lathyrus pisiformis*, 7 — *Elytrigia lolioides*, 8 — *Galium boreale*, 9 — *Phlomidoides tuberosa*, 10 — *Fragaria viridis*, 11 — *Phleum phleoides*, 12 — *Carex praecox*, 13 — *Poa angustifolia*, 14 — *Lathyrus pratensis*.

Для выяснения закономерностей размещения степных сообществ по рельефу через наиболее типичные участки каменистых были проложены профили. Располагаясь в пределах заповедника исключительно на склонах южной и юго-западной экспозиции, степная растительность характеризуется большой комплексностью и отражает известную неоднородность условий, существующих на склонах.

Началу любого профиля соответствуют наземно- или тростникововеточниковые сосново-лиственничные редколесья с большим количеством степных элементов в травяном ярусе, занимающие северные склоны сопки, а концу — сосново-березовые и березовые леса наземно- и тростникововеточниковые, располагающиеся в ложбинах между сопками. Лесные сообщества, расположенные у подножия сопки, более мезофильны, что объясняется естественным стоком осадков вниз по склонам в летний период и скоплением значительного количества снега в ложбинах зимой.

В связи с общим сходством микроклиматических условий вершины и подножия сопки, данные местообитания представлены участками настоящих степей (перистоковыльных, иногда овсецовых или разнотравных). В соответствии с имеющимся стоком осадков с высоких частей рельефа, сообщества настоящих степей у подножия

более мезофильны, показателем этого является постоянное присутствие здесь *Fragaria viridis*, часто играющей роль кодоминанта.

Наибольшую площадь на склонах занимают участки типичных каменистых степей, располагающиеся в их верхней, наиболее крутой части, подверженной самому сильному нагреву и иссушению. Остальные сообщества каменистых степей занимают участки с меньшей крутизной, что обуславливает их более мезофильный характер. Перечисленные особенности степных сообществ отражаются в изменении значений их основных показателей.

Кривая изменения количества видов в сообществах по профилю обычно имеет несколько максимумов, располагающихся на сообществах типичных каменистых степей и сообществах настоящих степей, находящихся в контакте с лесными фитоценозами. Проективное покрытие возрастает при переходе от лиственнично-сосновых редколесий к участкам злаковых степей на вершинах сопок и резко скачкообразно падает при переходе к каменистым степям, а затем начинает расти снова, достигая высоких значений в сообществах, расположенных у подножия.

По одновершинной кривой происходит изменение процентного участия видов различных экологических групп в составе сообществ. От лесных сообществ в верхних частях склона по направлению к наиболее инсолируемому участку происходит постепенное увеличение суммарного количества ксерофитов и мезоксерофитов, достигающее своего максимума на участках типичных каменистых степей, затем происходит такое же постепенное уменьшение как суммарного количества этих групп, так и каждой группы в отдельности.

Изменение соотношения видов различных ценологических групп в составе сообщества также имеет четкие закономерности: в лесных сообществах верхней части склона преобладают лугово-степные виды, хорошо представлена группа степных видов, а группа каменисто-степных видов малочисленнее всех других. По направлению к сообществам типичных каменистых степей происходит возрастание количества каменисто-степных и степных видов и одновременное уменьшение лугово-степных, лесолуговых и луговых видов. Вниз по склону от участков каменистых степей наблюдается обратный процесс.

Распределение степных сообществ по профилю может рассматриваться как эколого-генетический ряд смен растительности, совпадающий с экологическим рядом по степени увлажнения. Существующая на склонах степная растительность отражает закономерно происходящий процесс зарастания участков типичных каменистых степей и их постепенную замену сообществами разнотравно-злаково-клубничных настоящих степей. Ведущим фактором в происходящих сменах является образование элювиально-делювиальных отложений. Зарастание участков каменистых степей связано с проникновением в исследуемые сообщества видов с неглубокой корневой системой соответствующего эко- и ценолога. Примером таких видов в исследуемых местообитани-

ях являются *Fragaria viridis* и *Calamagrostis epigeios*, которые не характерны для каменистых степей.

Calamagrostis epigeios обильно произрастает в лесных сообществах, окружающих степные участки. На пологих склонах он распространен во всех сообществах, имея максимальное обилие на вершине и у подножия склона и сокращая его на участках каменистых степей. Являясь длиннокорневищным, т.е. вегетативноподвижным лугово-степным мезоксерофитом, *Calamagrostis epigeios* постепенно проникает из окружающей растительности в сообщества каменистых степей при условии накопления там слоя мелкозема минимально необходимой для этого толщины. Другой вегетативноподвижный вид *Fragaria viridis* является лугово-степным ксеромезофитом и поэтому не имеет такого широкого распространения, как вейник наземный, произрастая в более мезофильных частях склонов — у подножия. Этот кистеколевой надземностолонообразующий вид имеет возможность продвигаться вверх по склону (с уменьшением обилия) в процессе постепенного накопления мелкозема, поступающего в результате сыва с верхних частей склона и задерживаемого на границе настоящих степей с участием клубники у подножия.

Очевидно, одним из последних этапов зарастания участков каменистых степей можно считать сопку, где большая часть склона покрыта перистоковыльно-корневищноосоково-клубничной степью и только небольшой участок на вершине занят сообществом каменистой степи.

Литература

- Горчаковский П.Л., Крыленко Н.П. Степная растительность хребта Ирэндык на Южном Урале // Тр. Ин-та экологии растений и животных УрО РАН СССР. 1969. Вып.69. С.3-58.
- Колесников Б.П. Очерк растительности Челябинской области в связи с ее геоботаническим районированием // Тр. Ильменского гос.заповедника им. В.И.Ленина. 1961. Вып.VIII. С.105-129.
- Крашенинников И.М. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена // Сов. ботаника. 1937. №4. С.16-45.
- Ромахина Н.П. О сезонной динамике горностепных растительных сообществ хребта Ирэндык (Южный Урал) // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. 1965. Вып.42. С.33-49.
- Тюлина Л.Н. Очерк растительности южной части Ильменского заповедника // Дис.... канд. биол. наук. Миасс, 1938. 34 с.
- Удачин В.Н. Почвы // Летопись природы Ильменского гос. заповедника. Миасс, 1997. С.24-29.

ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ, ИММУНОЛОГИЧЕСКИЕ И ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛЕСНЫХ МЫШЕЙ, ОБИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ ВОСТОЧНО- УРАЛЬСКОГО РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА

И.А. Пашина

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г. Екатеринбург*

Одной из самых обширных радиоактивно-загрязненных территорий в мире является Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС). Хроническое облучение в малых дозах оказывает наибольшее влияние на генетический аппарат клетки, кроветворную и иммунную системы организма. Цель настоящей работы — изучение показателей иммунитета, гемопоэза и цитогенетических сдвигов у грызунов, обитающих в головной части ВУРСа.

Были исследованы две выборки лесных мышей (*Apodemus (Sylvvaemus) uralensis* Pall.): 10 животных из головной части ВУРСа с уровнем радиоактивного загрязнения ^{90}Sr 500-800 Ки/км² (импактная зона) и 11 животных с контрольной территории. Отлов проводили в августе — сентябре 1999 г., одновременно с обоих участков. Отсутствие половых различий по большинству исследованных показателей позволило объединить самцов и самок в одну группу. У мышей изучали количественные и морфологические показатели периферической крови и кроветворных органов (костного мозга, селезенки и тимуса), иммунологические показатели, а также частоту встречаемости микроядер в полихроматофильных эритроцитах (ПХЭ) костного мозга. Состояние каждого животного было оценено индивидуально. Статистическую обработку данных проводили стандартными методами.

Найдены различия между размножающимися и неразмножающимися сеголетками по ряду показателей кроветворных органов и лейкоцитарной формулы (по иммунологическим показателям различий не обнаружено), поэтому гематологические данные приведены только для неполовозрелых сеголетков.

Показано, что клеточность тимуса и костного мозга у животных из головной части ВУРСа не отличаются от контроля, в то время как число спленоцитов на 1 мг органа у грызунов с импактного участка достоверно выше, чем у контрольных мышей (рис.1). Это может свидетельствовать об усилении пролиферации, индуцированном радиоактивным загрязнением среды (Материй, Маслова, 1984). Следует отметить, что при этом ни абсолютная, ни относительная масса селезенки не увеличена.

Обнаружено достоверное увеличение числа телец Эрлиха в ПХЭ костного мозга животных из эпицентра ВУРСа по сравнению с контролем (рис.1), что является показателем нарушений гемоглобинового обмена.

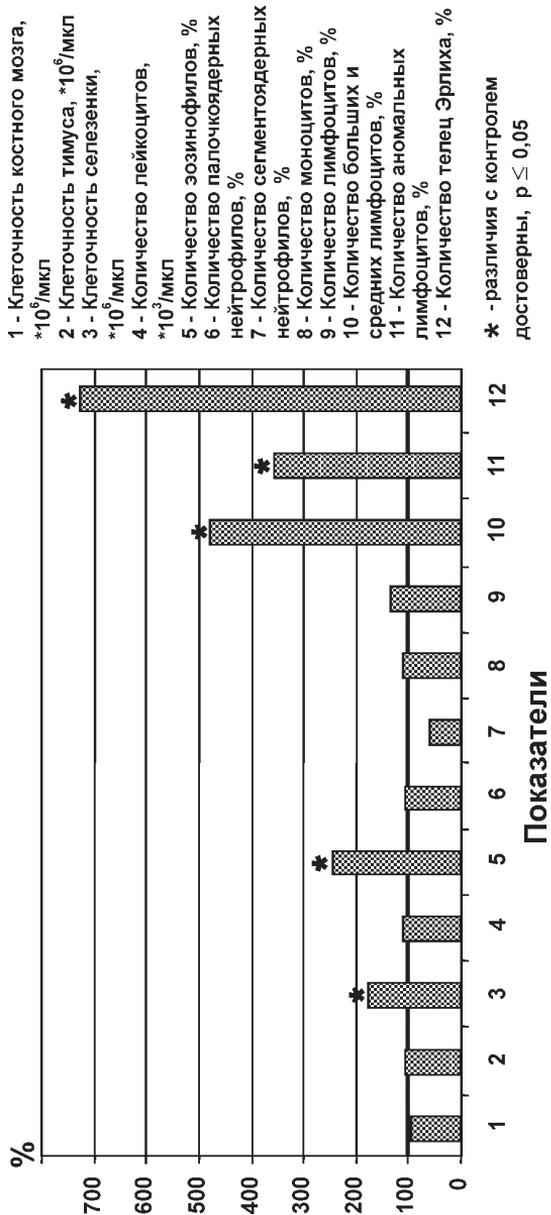


Рис. 1. Гематологические показатели животных из контактной зоны (% от контроля).

В лейкоцитарной формуле крови мышей из импактной зоны выявлено существенное увеличение относительного и абсолютного числа эозинофилов, найдены единичные метамиелоциты нейтрофильного и эозинофильного рядов, отмечен относительный и абсолютный лимфоцитоз, а также достоверное, по сравнению с контролем, увеличение числа больших и средних лимфоцитов (рис. 1), которые считаются более радиоустойчивыми, чем малые. Обнаружено существенное увеличение относительного и абсолютного количества нетипичных для периферической крови лимфоцитов у животных из головной части ВУРСа (рис.1). При этом в число аномальных лимфоидных клеток у контрольных животных вошли только незрелые лимфоциты, а у мышей из импактной зоны — лимфобласты, лимфоциты с незрелым или патологическим ядром (с ядерными протуберанцами и т. п.) и двуядерные лимфоциты. Таким образом, структурные (качественные) нарушения ядер клеток выявлены только у животных из эпицентра ВУРСа, что является характерным для воздействия радионуклидного загрязнения среды (Материй, 1986). Появление незрелых лимфоцитов и лимфобластов в периферической крови, наряду с увеличением клеточности селезенки, свидетельствует о напряжении лимфопоэза. Наличие двуядерных лимфоцитов — признак нарушений митоза.

Исследование клеточного звена иммунитета не обнаружило существенного изменения соотношения Т- и В-лимфоцитов у животных с импактной территории. Однако показано снижение относительного содержания Т-хелперов и увеличение числа Т-супрессоров, это привело к достоверному снижению регуляторного индекса (отношения Т-хелперов к Т-супрессорам) (рис.2). Уменьшение этого показателя отмечено у животных, обитающих в районе Чернобыльской АЭС (Захаров и др., 2000), и свидетельствует о нарушении противoinфекционного иммунитета. Изучение поглотительной способности нейтрофилов крови показало, что спонтанный фагоцитоз у грызунов из импактной зоны находится на том же уровне, что и у контрольных. Однако индекс стимуляции оказалась достоверно ниже (рис.2), что является признаком истощения резерва фагоцитарной активности нейтрофилов, которое, в свою очередь, может привести к снижению антибактериальной защиты. Выявлено достоверное увеличение уровня комплемента у мышей из эпицентра ВУРСа (рис.2). Функцией комплемента в организме является лизис клеток–мишеней, например, бактериальных или опухолевых. Уровень циркулирующих иммунных комплексов, отражающий степень антигенной нагрузки на организм, не различался у животных из импактной и контрольной территорий.

Для определения степени иммунологической недостаточности был вычислен интегральный показатель — степень иммунодефицита (СИД) (Земсков, 1986). Полагают, что отклонение от нормы в пределах 33 у.е. не является показателем серьезных нарушений здоровья. Отклонение в пределах 34-66 у.е. считается существенным,

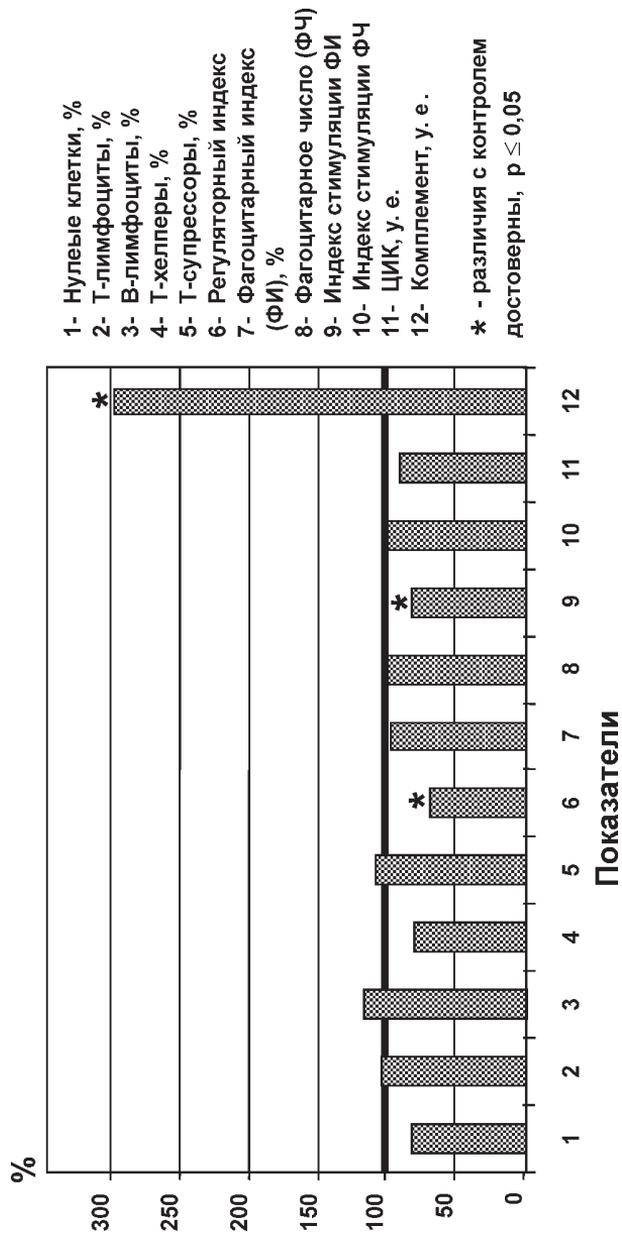


Рис.2. Иммунологические показатели животных из импактной зоны (% от контроля).

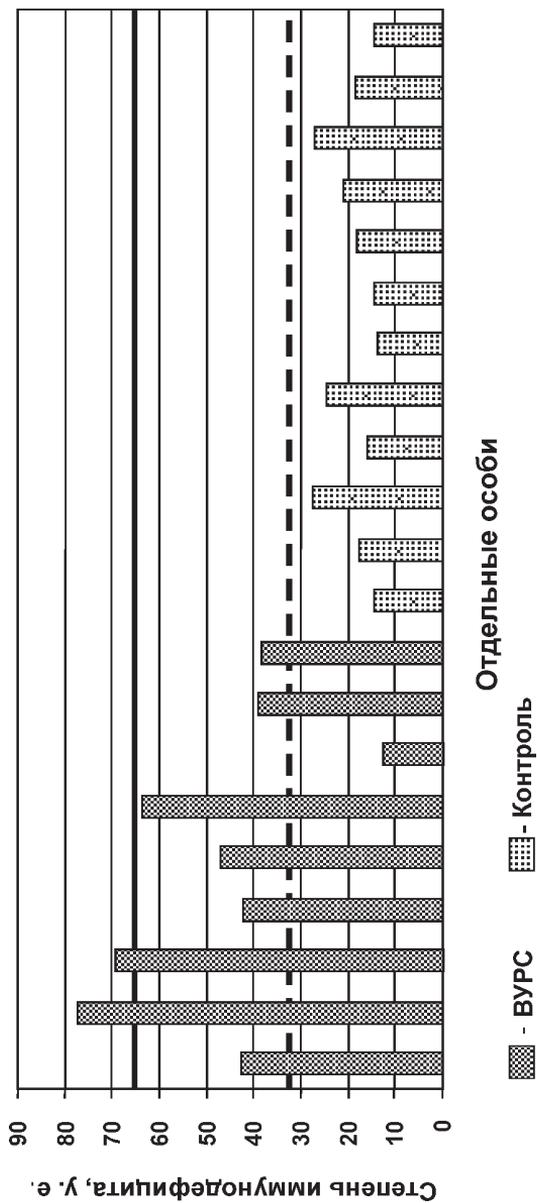


Рис. 3. Показатели степени иммунодефицита.

отклонение свыше 67 у.е. свидетельствует о серьезном дисбалансе в иммунной системе. Обнаружено, что большинство животных из импактной зоны имеют значительные нарушения в иммунной системе, и лишь 2 животных имеют транзиторные отклонения (рис. 3). Показатели контрольных животных укладываются в пределы 1 степени СИД. Различия между группами достоверны ($p < 0,01$).

Ранее показано (Гилева и др., 1996), что у животных из зоны ВУРСа увеличена частота хромосомных aberrаций. Нами выявлено статистически значимое увеличение частоты встречаемости микроядер в ПХЭ костного мозга у лесных мышей из импактной зоны — 0,51% (при 0,14% в контроле, $p < 0,01$). Кроме того, в импактной зоне обнаружены микроядра нетипичной формы — в виде запятых, а также эритроциты с несколькими микроядрами, что свидетельствует о генотоксическом действии радиоактивного загрязнения окружающей среды на организм млекопитающих.

Таким образом, показано, что лесные мыши, обитающие в эпицентре ВУРСа, существенно отличаются от контрольных животных по ряду гематологических и иммунологических показателей. Обнаружены качественные сдвиги в системе гемопоэза. Выраженность нарушений иммунной системе у большинства животных из импактной зоны характеризуется средними или высокими величинами. Радиоактивное загрязнение среды вызывает увеличение частоты встречаемости микроядер в ПХЭ костного мозга и появление их нетипичных форм.

Литература

- Гилева Э.А., Любашевский Н.М., Стариченко В.И. и др. Наследуемая хромосомная нестабильность у обыкновенной полевки из района Кыштымской ядерной аварии — факт или гипотеза? // Генетика. 1996. Т.32, №1. С.114-119.
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев С.Г. и др. Здоровье среды: практика оценки. М.: Центр экологической политики России, 2000. 320 с.
- Земсков А.М. Перспективные подходы к изучению иммунного статуса человека // Лаб. дело. 1986. № 9. С. 544-547.
- Материй Л.Д., Маслова К.И. Морфофункциональное состояние селезенки и лимфоцитов крови у полевок-экономок при обитании в районах повышенной естественной радиоактивности // Тр. Коми филиала АН СССР. Сыктывкар, 1984. №67. С.55-62.

БИОАККУМУЛЯЦИЯ РЕДКИХ И РАССЕЯННЫХ МЕТАЛЛОВ БАКТЕРИЯМИ РОДА *RHODOCOCCLUS*

Т.А.Пешкур, И.Б.Ившина

Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН,
г.Пермь

В настоящее время остро стоит проблема переработки отходов. Существующие технологии базируются на использовании жестких химических процессов, что осложняет экологическую ситуацию. Актуальным является поиск наиболее эффективных способов утилизации отходов и извлечения металлов. Известно, что в Пермской области находятся крупнейшие залежи калийных солей. Эти залежи сопровождаются обязательным присутствием щелочных металлов, в том числе и цезия. Цезий незаменим в медицине, химической промышленности, электро-, радио-, рентгено-, космической технике. Однако, большая рассеянность и малое содержание (0,00009%) цезия в природе, трудность извлечения обуславливают его высокую стоимость. Кроме того, благодаря биоадаптивности и большому (30 лет) периоду полураспада, цезий, попадающий в окружающую среду с выбросами предприятий ядерной промышленности, представляет серьезную угрозу.

В связи с этим, сделана попытка оценить возможность использования биотехнологически перспективной группы прокариот — бактерий рода *Rhodococcus sensu stricto* в процессах биоаккумуляции цезия. Необходимо отметить, что в литературе приводятся сведения, касающиеся, главным образом, способности эукариотических организмов к биоаккумуляции этого металла (Avery, 1995). В задачи настоящего исследования входили скрининг активных штаммов — биоаккумуляторов цезия среди коллекционных культур различных видов *Rhodococcus* spp.; подбор оптимальных условий эффективного извлечения цезия с учетом температуры, pH, источника углерода и соотношения моновалентных катионов K^+/Cs^+ , а также изучение механизма накопления и последующего высвобождения цезия.

Объектом исследования служили штаммы, принадлежащие к двум видам родококков *R. ruber*, *R. erythropolis*, и поддерживаемые в Региональной профилированной коллекции алканотрофных микроорганизмов ИЭГМ (Ившина и др, 1994). Базовая основа минеральной среды культивирования родококков — 0,2 г/л $MgSO_4 \times 7H_2O$; 0,1 г/л Na_2HPO_4 ; 0,01 г/л $FeSO_4 \times 7H_2O$; 0,01 г/л $CaCl_2 \times 2H_2O$. В качестве источника углерода и энергии использовали ацетат аммония в концентрации 2,0 г/л, ростовой добавки — тиамин в количестве 0,002 г/л. Исходное содержание ионов Cs^+ в среде составляло 0,01; 0,2; 0,5; 1,0 и 5,0 мМ. Родококки выращивали при температуре 28°С в аэрированных условиях на шейкерах при 130 об/мин. Контроль чистоты бактериальных культур осуществляли посевом на мясо-пептонный агар с последующим микроскопированием препаратов живых клеток. Концентрацию ионов в культуральной среде определяли с использованием атомно-абсорбционного спектрометра — ААС3; бактериальную биомассу — весо-

вым и нефелометрическим методом с помощью фотоэлектроколориметра типа ФЭК-56; содержание белка — по методу Лоури. Математическую обработку полученных результатов проводили с использованием компьютерной программы Excel 97.

В результате проведенных исследований установлено, что бактерии рода *Rhodococcus* аккумулируют цезий. Наиболее активными являются представители отдельных видов родококков, в частности *R. ruber* ИЭГМ 326 и *R. erythropolis* ИЭГМ 270. Как правило, биоаккумуляция идет в присутствии от 0,05 до 5,0 мМ цезия в среде. При концентрации свыше 5 мМ цезий оказывает ингибирующее действие. Оказалось, что 60%-ное извлечение цезия из среды наблюдается при эквивалентном (0,2 мМ) содержании K^+ и Cs^+ , а 90%-ное — при 0,2 мМ K^+ и 1 мМ Cs^+ . Процесс поглощения цезия эффективно идет в течение экспоненциальной стадии роста. В начале стационарной фазы бактериального роста наблюдается постепенное высвобождение ионов Cs^+ из клеток. По нашим данным, биоаккумуляция ионов Cs^+ сопровождается стехиометрическим обменом на K^+ , при котором поглощение Cs^+ из среды сопряжено с выходом ионов K^+ из клетки. Процесс поглощения ионов Cs^+ идет по тем же каналам транспорта, по которым поступают ионы калия в клетку. Сделано предположение, что ионы Cs^+ имеют равное или даже большее сродство, чем K^+ , к транспортным системам моновалентных катионов. Ингибирование бактериального роста происходит, очевидно, не столько из-за присутствия цезия в клетках, как, в большей степени, из-за потери калия.

Литература

- Ившина И.Б., Каменских Т.Н., Ляпунов Я.Э. Каталог штаммов Региональной профилированной коллекции алканотрофных микроорганизмов. М.: Наука, 1994. 163 с.
- Avery S.V.//J. Ind. Microbiol. 1995. V.14. P.76-84.

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ЭКОЛОГИИ ВОДОЁМА

А.О.Плотников, С.В.Шабанов, И.А.Мисетов, Н.В.Немцева

*Оренбургская государственная медицинская академия,
Институт клеточного и внутриклеточного симбиоза
УрО РАН, г.Оренбург*

Возрастающее антропогенное воздействие на водные экосистемы приводит к обеднению видового разнообразия биоценоза и, как следствие, к ухудшению экологического состояния водоемов. В связи с этим не прекращается поиск новых дополнительных мето-

дов индикации экологического неблагополучия, основанных не на количественных, а на качественных показателях. Известно, что в биоценозах существует система «лизосим-антилизосим» гидробионтов, которая является чувствительным показателем экологического состояния водных биоценозов (Соловых, Немцева, 1994). Компонентами этой системы являются гидробионты, обладающие способностью к продукции ферментов из группы мурамидаз (лизосимов); противоположным компонентом этой системы являются гидробионты, способные инактивировать лизосим, т.е. обладающие антилизосимной активностью.

Целью исследования явилось определение видового разнообразия планктонных сообществ микроорганизмов, а также показателей состояния системы «лизосим-антилизосим» гидробионтов в зависимости от экологического состояния водоемов.

Материал и методы

В качестве материала для исследования использовались планктонные микроорганизмы. Отбор проб проводился в летний период 1996 — 1999 гг. в бассейне рек Урала и Сакмары, расположенных в районе города Оренбурга. Планктонные пробы воды отбирали батометром Молчанова. Воду, предназначенную для бактериологического исследования, помещали в стерильные емкости объемом 1 литр.

Состояние микробиоценоза оценивали по общему микробному числу, биомассе бактерий, видовому разнообразию гетеротрофных аэробных бактерий, простейших и микроводорослей, индексу сапробности водоема.

Общее микробное число и биомассу бактерий определяли общепринятыми методами (Родина, 1965). Количество гетеротрофных аэробных бактерий определяли путем высева на 1.5%-ный мясо-пептонный агар. Идентификацию бактерий осуществляли по морфологическим, культуральным и биохимическим критериям в соответствии с определителем Берджи (Определитель..., 1997). Видовое разнообразие бактериальных сообществ оценивали по индексу Шеннона, подсчитанному на основании численности видов (Бигон и др., 1989). Количественный учет простейших и водорослей осуществляли по общепринятым методикам (Ковальчук, 1990; Жизнь..., 1949). Идентификацию простейших и водорослей проводили по морфологическим свойствам с использованием соответствующих определителей. Индекс сапробности по Пантле и Буку рассчитывали по формуле, учитывающей численность видов (Pantle, Buch, 1955).

Лизосимную и антилизосимную активности микроорганизмов определяли чашечным методом по отношению к индикаторной культуре *Micrococcus lysodeicticus* (№ 2665 ГИСК им. Л.А.Тарасевича) (Бухарин, 1999). По соотношению числа лизосимактивных и антилизосимактивных микроорганизмов вычисляли показатель «Л». Если «Л» больше или равен 2, прогнозируется благополучное экологическое состояние биоценоза, если менее 2 — неблагополучное.

Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований бактериального компонента природных сообществ было обнаружено, что общая численность планктонных бактерий в р.Урал была выше, чем в р.Сакмаре, и составила $130 \pm 3.2 \cdot 10^6$ кл/л против $16.5 \pm 0.8 \cdot 10^6$ кл/л, при их биомассе 18.0 ± 0.9 мг/л и 1.0 ± 0.1 мг/л, соответственно. Индекс Шеннона в р. Урал составил 1.36, против 2.02 — в р.Сакмара. Значительную часть изолятов гетеротрофных аэробных бактерий Урала составляли представители родов *Enterobacter*, *Pseudomonas*, *Citrobacter*, *Hafnia* и *E. coli* (рис.1). Одновременно с ними выявлялись бактерии других родов (*Flexibacter*, *Proteus*, *Arthrobacter*, *Providencia*, *Aeromonas*, *Enterococcus*, *Klebsiella*, *Sphaerotilus*, *Alcaligenes*). Спектр бактериопланктона в Сакмаре был более разнообразным (рис.2). Среди бактериофлоры основную массу составляли *Pseudomonas spp.*, *Enterobacter spp.*, *Arthrobacter spp.* и *E.coli*. Реже встречались *Proteus spp.*, *Enterococcus spp.*, *Alcaligenes spp.*, *Providencia spp.*, *Bacillus spp.*, *Staphylococcus spp.*, а также бактерии родов *Flexibacter*, *Sphaerotilus*, *Corynebacterium*. Отмечено, что доля энтеробактеров, цитробактеров, гафний и кишечной палочки была ниже по сравнению с Уралом, тогда как количество артробактеров и псевдомонад возросло.

В результате оценки бактериального компонента биоты рек отмечено значительное эвтрофирование исследуемого участка р.Урал. На это указывают такие признаки, как значительно большее, по сравнению с Сакмарой, значение количества и биомассы бактерий, сниженный индекс Шеннона. Кроме того, доминирование энтеробактерий в уральской воде свидетельствует не только о большой концентрации органических веществ, но и об ухудшении санитарных показателей воды, что, по-видимому, связано с высокой антропогенной нагрузкой на этот водоем. Несомненно, что подобная ситуация приводит к угнетению аутохтонной микрофлоры водоема бактериями антропогенного происхождения, и таким образом способствует снижению самоочищающей способности водоема. Следствием этого может стать не только нарушение нормального экологического состояния реки, но и ухудшение ее санитарно-эпидемиологических показателей.

При исследовании альгологической составляющей микробиоценоза в р.Урал было обнаружено 216 видов водорослей, из них: зеленые — 97, синезеленые — 30, диатомовые — 76, эвгленовые — 7, пиропитовые — 3, золотистые — 2, желтозеленые — 1. В р.Сакмара было обнаружено 176 видов водорослей, среди них: зеленые — 77, синезеленые — 23, диатомовые — 69, эвгленовые — 3, пиропитовые — 1, золотистые — 1, желтозеленые — 1.

В весенне-летний период в р.Урал доминировали следующие виды зеленых водорослей (рис.3): *Scenedesmus acuminatus* (360 тыс. кл/л), *Oocystis lacustris* (230 тыс. кл/л), *Coelastrum microporum* (220 тыс. кл/л), *Pediastrum boryanum* (220 тыс. кл/л) и *Scenedesmus quadricauda* (160 тыс. кл/л). Среди диатомовых в планктоне реки были наиболее многочисленны *Cyclotella meneghiniana* (80 тыс. кл/л), *Navicula gracilis* (75 тыс. кл/л), *N.radiosa* (55 тыс. кл/л) и *Diatoma*

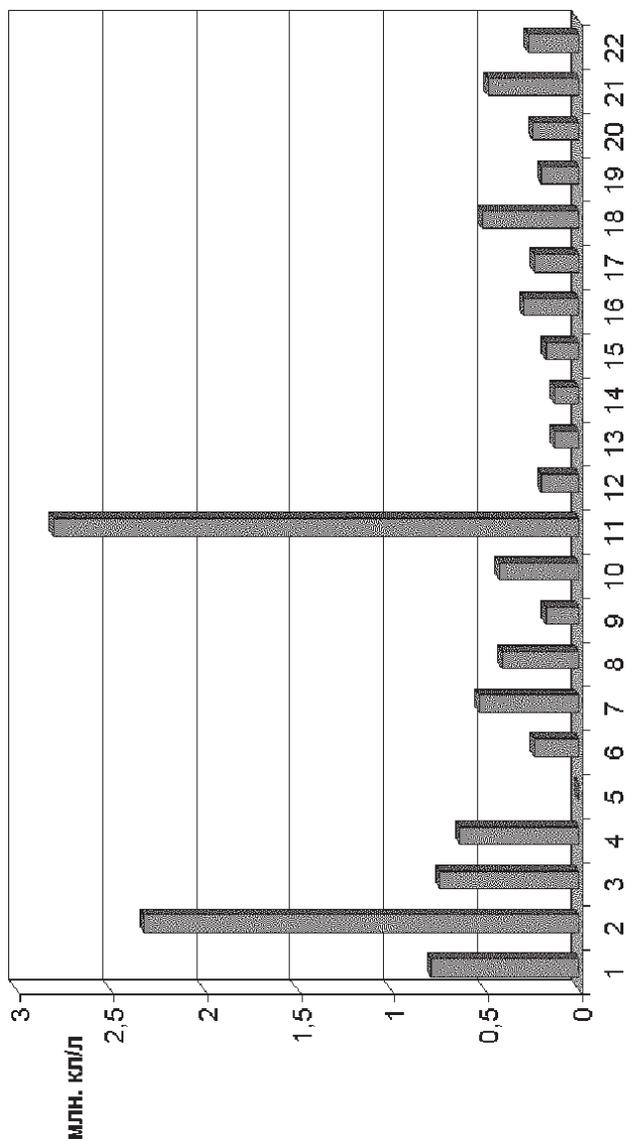


Рис. 1. Видовой состав бактериопланктона реки Урал. По оси X: 1 — *Escherichia coli*, 2- *Enterobacter spp.*, 3- *Citrobacter freundii*, 4- *Hafnia alvei*, 5- *Klebsiella ozaenae*, 6- *Morganella morganii*, 7- *Proteus spp.*, 8- *Providencia spp.*, 9- *Serratia spp.*, 10- *Aeromonas spp.*, 11- *Pseudomonas spp.*, 12- *Azotobacter vinelandii*, 13- *Flexibacter chinensis*, 14- *Beggiatoa gigantea*, 15- *Sphaerotilus natans*, 16- *Bacillus spp.*, 17- *Micrococcus spp.*, 18- *Enterococcus spp.*, 19- *Staphylococcus epidermidis*, 20.- *Sphaerotilus natans*, 21- *Arthrobacter spp.*, 22- *Corynebacterium spp.*

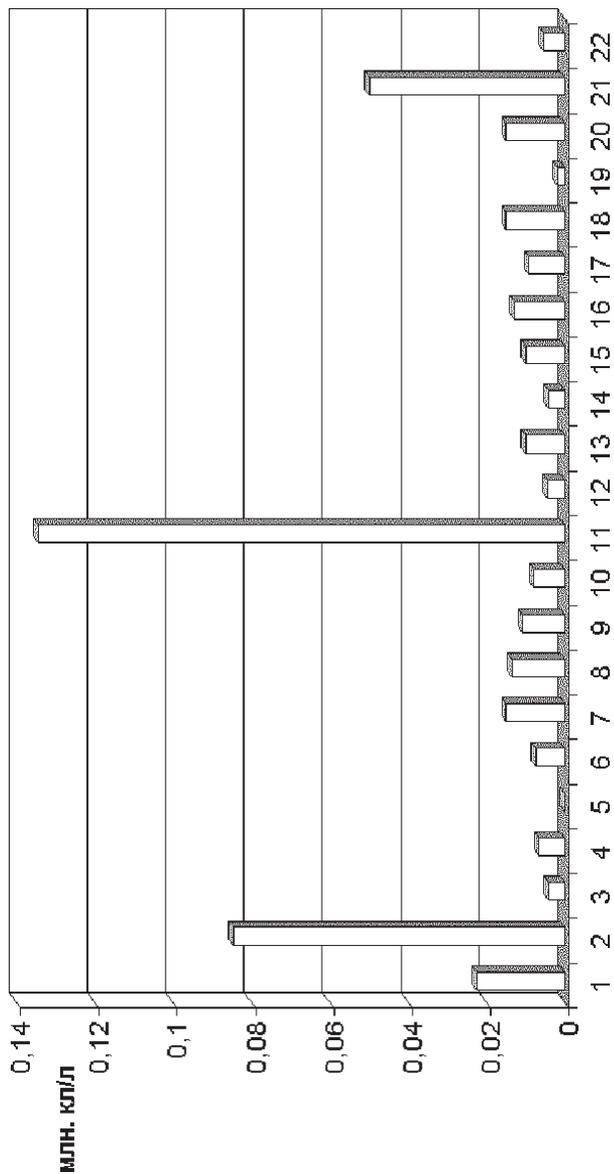


Рис.2. Видовой состав бактериофлоры реки Сакмара. По оси X: 1- *Escherichia coli*, 2- *Enterobacter spp.*, 3- *Citrobacter freundii*, 4- *Hafnia alvei*, 5- *Klebsiella ozaenae*, 6- *Morganella morganii*, 7- *Proteus spp.*, 8- *Providencia spp.*, 9- *Serratia spp.*, 10- *Aeromonas spp.*, 11- *Pseudomonas spp.*, 12- *Azotobacter vinilandii*, 13- *Flexibacter chinensis*, 14- *Beggiatoa gigantea*, 15- *Sphaerotilus natans*, 16- *Bacillus spp.*, 17- *Micrococcus spp.*, 18- *Enterococcus spp.*, 19- *Staphylococcus epidermidis*, 20- *Alcaligenes spp.*, 21- *Arthrobacter spp.*, 22- *Corynebacterium spp.*

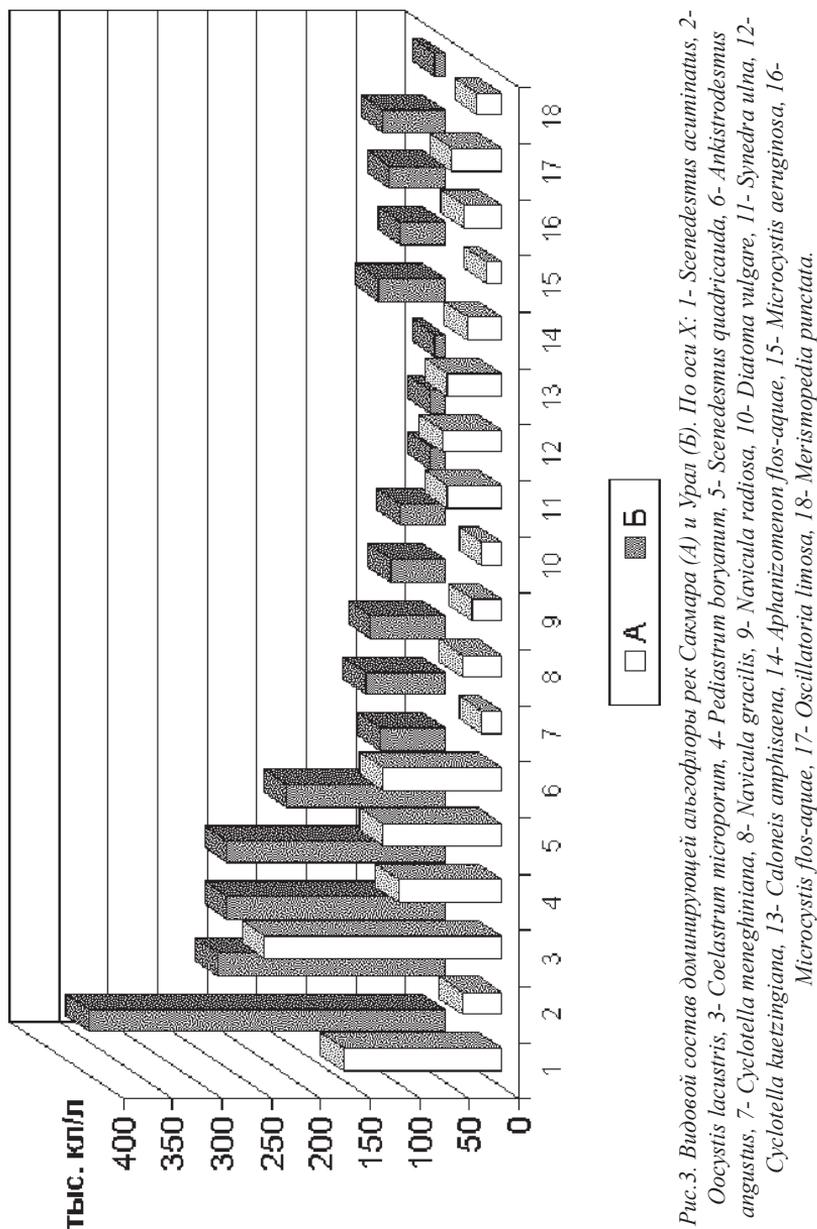


Рис.3. Видовой состав доминирующей альгофлоры рек Сакмара (А) и Урал (Б). По оси X: 1- *Scenedesmus acuminatus*, 2- *Oocystis lacustris*, 3- *Coelastrum microrogum*, 4- *Pediastrum boryanum*, 5- *Scenedesmus quadricauda*, 6- *Ankistrodesmus angustus*, 7- *Cyclotella meneghiniana*, 8- *Navicula gracilis*, 9- *Navicula radiosa*, 10- *Diatoma vulgare*, 11- *Synedra ulna*, 12- *Cyclotella kuetzingiana*, 13- *Caloneis amphisaena*, 14- *Aphanizomenon flos-aquae*, 15- *Microcystis aeruginosa*, 16- *Microcystis flos-aquae*, 17- *Oscillatoria limosa*, 18- *Merismopedia punctata*.

vulgare (46 тыс. кл/л). Из сине-зеленых в этот период бурно развивались *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *M.flos-aquae* и *Oscillatoria limosa* — их численность составила 223 тыс. кл/л.

В составе альгофлоры р.Сакмары в весенне-летний период нами было отмечено доминирование таких видов зеленых водорослей, как *Scenedesmus quadricauda* (120 тыс. кл/л), *S.acuminatus* (160 тыс. кл/л), *Ankistrodesmus angustus* (120 тыс. кл/л) и *Coelastrum microporum* (240 тыс. кл/л). Из диатомовых преобладали: *Synedra ulna*, *Navicula gracilis*, *Cyclotella kuetzingiana* и *Caloneis amphisaena* (697 тыс. кл/л). В пробах также присутствовали сине-зеленые водоросли *Aphanizomenon flos-aquae*, *Merismopedia punctata*, *Oscillatoria limosa* и *Microcystis flos-aquae*, - численность их колебалась от 150 тыс. кл/л до 197 тыс. кл/л.

Таким образом, оценивая видовой состав водорослей в исследуемых реках, необходимо отметить, что в р.Урал более богатое альгосообщество, чем в Сакмаре, что вполне объяснимо: Урал — более крупная река, которая, к тому же, является коллектором множества притоков. Характерно, что в летний период в обоих водоемах доминируют зеленые водоросли, т.к. для них в это время складывается максимально благоприятный световой и температурный режим. Интересно, что значительная численность микроводоросли *Ankistrodesmus angustus* является характерной чертой рек Уральского бассейна, в других же реках он отсутствует или выделяется эпизодически.

В исследуемых пробах воды количественные показатели видового состава простейших были приблизительно одинаковы: в р.Урал зарегистрирован 31 вид простейших, а в Сакмаре — 32 вида (рис.4). Однако по структуре протозойные сообщества различались: доминирующие простейшие Урала относились к а-мезосапробным и полисапробным видам *Euglena viridis*, *Bodo saltans*, *Colpidium colpoda*, *Colpoda cucullus*, *Stylonichia mytilus*, *Vorticella microstoma* и *Leucophridium putrium*, а в Сакмаре — к b-мезосапробным и олигосапробным видам *Arcella vulgaris*, *Actinosphaerium eichhorni*, *Litonotus cygnus* и *Halteria grandinella*. Такая разница между доминирующими видами простейших исследуемых рек не случайна. С одной стороны, повышенная эвтрофность р.Урал в анализируемом участке способствует возрастанию численности и биомассы бактериопланктона, что, в свою очередь, приводит к преимущественному развитию хищных протистов, таких как *Colpidium colpoda*, *Colpoda cucullus* и *Leucophridium putrium*. Наличие в планктоне Урала типично бентосных видов *Stylonichia mytilus*, *Vorticella microstoma* и *Carchesium lachmanni* можно объяснить заносом с током воды из очистных сооружений, где они входят в состав активного ила.

У некоторых выделенных микроорганизмов были изучены способности к лизоцимпродукции и инактивации лизоцима (рис.5). Установлено, что антилизоцимная активность характерна в основном для бактерий, а также синезеленых (50%) и зеленых водорослей (33%). Наиболее часто этим признаком обладали энтеробактерии (96%) и псевдомонады (76%). Интересен тот факт, что антилизоз-

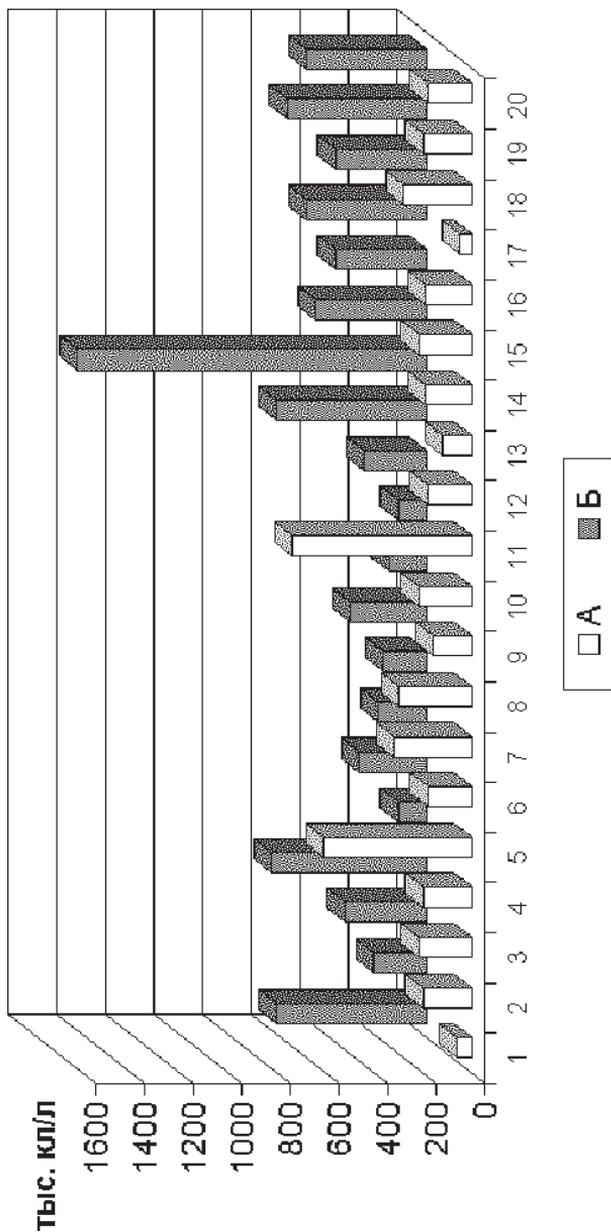


Рис. 4. Видовой состав доминирующих простейших рек Сакяра (А) и Урал (Б). По оси X: 1- *Euglena viridis*, 2- *Chlamidomonas debaryana*, 3- *Gymnodinium palustre*, 4- *Bodo saltans*, 5- *Arcella vulgaris*, 6- *Actinophrys sol.*, 7- *Actinosphaerium eichhorni*, 8- *Litonotus cygnus*, 9- *Colpoda cucullus*, 10- *Pseudomicrothorax dubius*, 11- *Halteria grandinella*, 12- *Aspidisca lynceus*, 13- *Leucophridium putrium*, 14- *Colpidium colpoda*, 15- *Aegyria oliva*, 16- *Dileptus anser*, 17- *Stylonicchia mytilus*, 18- *Vorticella convallaria*, 19- *Vorticella microstoma*, 20- *Carchestium lachmanni*.

цимная активность в основном присуща микрофлоре аллохтонного происхождения (83%), по сравнению с аутохтонной (21%). Оказалось, что лизоцимная активность широко распространена у водных микроорганизмов. Она была выявлена у 100% изолятов простейших, у 33% альгокультур и у 50% бактерий. Продукция лизоцима была характерна для бактерий семейств *Streptococcaceae* (86%), *Vacillaceae* (64%) и *Micrococcaceae* (68%).

Принимая во внимание, что в природных микробиоценозах функционирует система «лизоцим — антилизоцим» (Соловых, Немцева, 1994), мы оценили ее функциональное состояние в исследуемых речных сообществах. При анализе состояния системы «лизоцим-антилизоцим» в реках Урал и Сакмара выявились характерные различия. Показатель «Л» в уральском сообществе составил 1.7, что соответствует экологическому неблагоприятию. В Сакмаре показатель «Л» составил 4.9, что свидетельствует о нормальном экологическом состоянии биоценоза. Интерпретация показателя «Л» такова, что преобладание антилизоцимативных микроорганизмов над лизоцимативными, как правило, наблюдается при фекальном загрязнении водоема. Естественно, что в таких случаях бактерии антропогенного происхождения преобладают над аутохтонной микрофлорой воды. В то же время, известно, что антилизоцимная активность бактерий является фактором их персистенции в организме хозяина, а также малым фактором патогенности. Поэтому закономерно, что при любом антропогенном бактериальном загрязнении в воде резко возрастает доля антилизоцимативных штаммов.

При экологической оценке водоемов обнаружено эвтрофирование реки Урал. Данные об эвтрофикации воды на исследуемом участке реки подтвердились при определении индекса сапробности, рассчитанного по методу Пантле и Бука. Он составил для р.Урал — 2.75, что соответствует а-мезо-полисапробному состоянию, а для р.Сакмара — 1.96, т.е. этот водоем был б-мезосапробным.

Заключение

Таким образом, сравнение параметров экологического состояния исследуемых рек, различающихся по уровню антропогенной нагрузки, показало, что загрязнение воды органическим веществом, а также бактериальная контаминация микроорганизмами антропогенного происхождения приводит к изменениям во всех трех компонентах микробиоценоза: бактериальном, водорослевом и протозойном. Эвтрофикация в совокупности с бактериальным загрязнением приводит не только к ухудшению количественных параметров бактериопланктона (возрастание биомассы и численности бактерий, снижение индекса Шеннона), но и к качественным изменениям внутри бактериального сообщества (преобладание аллохтонных бактерий, прежде всего представителей семейства *Enterobacteriaceae*, повышение доли антилизоцимативных штаммов). Вслед за изме-

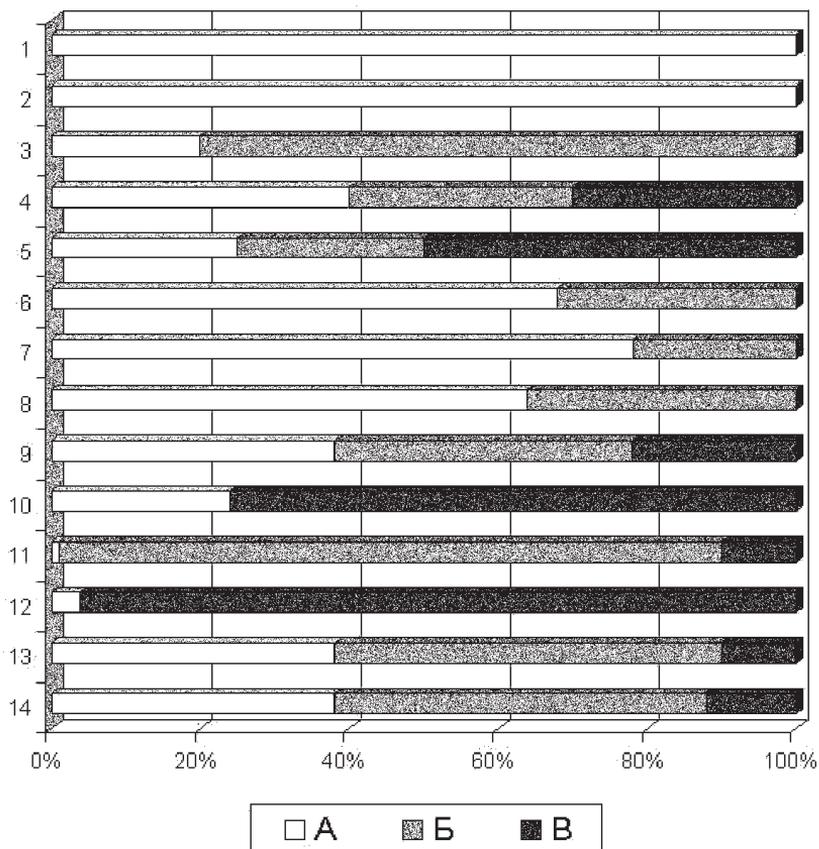


Рис. 5. Распространенность лизогимной (А) и антилизогимной (В) активности среди основных таксонов пресноводных микроорганизмов (Б — отсутствие обоих признаков). По оси Y: 1- Ciliophora, 2- Sarcomastigophora, 3- Bacillariophyta, 4- Chlorophyta, 5- Cyanophyta, 6- Micrococcaceae, 7- Streptococcaceae, 8- Bacillaceae, 9- Asotobacteraceae, 10- Pseudomonadaceae, 11- Vibrionaceae, 12- Enterobacteriaceae, 13- Beggiatoaceae, 14- Cytophagaceae.

нением параметров бактериального сообщества происходят сдвиги в структуре водорослевого и протозойного компонентов микробиоценоза. Эти сдвиги заключаются в смене доминирующих видов, изменению доли отдельных таксонов микроорганизмов в сообществе, а также в перераспределении видов — индикаторов сапробности. Все это приводит к тому, что оценка экологического состояния реки по шкале сапробности свидетельствует о нарастании степени сапробности, а следовательно, об эвтрофикации водоема.

Установленные изменения параметров системы «лизоцим-антилизоцим» гидробионтов, а именно — соотношение лизоцимактивных и антилизоцимактивных микроорганизмов (показатель «Л») позволяют использовать этот критерий для оценки санитарного и экологического состояния водоема. Использование системы «лизоцим-антилизоцим» гидробионтов в качестве инструмента биомониторинга позволяет, таким образом, не только оценивать санитарное и экологическое состояние водоемов, но и ориентировочно судить об изменении видового состава микробиоценозов.

Литература

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т.2. 477 с.
- Бухарин О.В. Персистенция патогенных бактерий. М.: Медицина; Екатеринбург: УрО РАН, 1999. 368 с.
- Жизнь пресных вод СССР / Под ред. проф. В.И. Жадина. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 538 с.
- Ковальчук А.А. Протистопланктон водохранилища и его роль в продукционно-деструкционных процессах // Биопродуктивность и качество воды Сасыкского водохранилища в условиях его опреснения. Киев, 1990. С.110-116.
- Определитель бактерий Берджи. В 2-х т. Пер. с англ. / Под ред. Дж. Хоулта, Н. Крига, П. Снита, Дж. Стейли, С. Уильямса. М.: Мир, 1997. 368 с.
- Родина А.Г. Методы водной микробиологии. М.-Л.: Наука, 1965. 364 с.
- Соловых Г.Н., Немцева Н.В. Функциональная система «лизоцим-антилизоцим» у гидробионтов и ее роль в формировании водных биоценозов // Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. 1994 (август-сентябрь): Приложение. С.95-99.
- Pantle R., Buch H. Die biologische Überwachung der Gewässert und die Darstellung der Ergebnisse // Gas und Wasserfach. 1955. Bd. 96. S.604-618.

ОБЫКНОВЕННАЯ ПОЛЕВКА НА УРАЛЕ: РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ, ГИБРИДИЗАЦИЯ В ПРИРОДЕ

О.В.Полявина, Л.Э.Ялковская

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г. Екатеринбург*

Интерес к изучению видов-двойников группы *Microtus arvalis* s. l. достаточно высок. Об этом свидетельствует большое количество публикаций, в том числе фундаментальных сводок (Малыгин, 1983; Обыкновенная полевка ..., 1994). На Среднем и Южном Урале преобладающим видом является обыкновенная полевка (*M. arvalis* Pallas, 1778) s. str. (Гилева и др., 2000). Сведения о закономерностях пространственного и биотопического распределения обыкновенной полевки на Урале наиболее полно представлены в работе В.М.Малыгина (1983) и значительно дополнены Э.А.Гилевой с соавторами (2000).

Промышленная развитость Уральского региона неизбежно приводит к тому, что среда обитания мелких млекопитающих во многих местностях загрязнена радиоактивными и химическими поллютантами. При склонности обыкновенной полевки к синантропности (Гилева и др., 2000) этот факт становится весьма существенным. Немаловажным фактором на Урале является повышенное содержание естественных радиоактивных элементов (ЕРЭ) уран-ториевого рядов в почвах и горных породах. Помимо физических и химических мутагенов, нельзя не учитывать биологические, в частности, вирусные инфекции.

Материал и методы

В работе приведены результаты цитогенетического исследования 131 *M. arvalis* s. str. из 8 локалитетов Среднего и Южного Урала. Исследования проводились в 1992-1999 годах. Все животные относились к форме «obscurus» ($2n=46$, $NF_A=68$). Для каждого из них было проанализировано от 25 до 100 метафазных клеток. Методика приготовления и анализа хромосомных препаратов изложена в работе Э.А.Гилевой (1997).

Результаты и обсуждение

Результаты цитогенетического и радиометрического анализа представлены в таблице.

Основанием для выделения предполагаемого действующего фактора, ответственного за генетическую нестабильность у обыкновенной полевки, служили результаты химического и радиационного анализа почвы и тканей животных и характер повреждений хромосом. Подчеркиваем, что это выделение носит предположительный характер.

Таблица. Средняя частота хромосомных нарушений у обычных полевых из природных популяций и радиоэкологическая характеристика районов исследования

Место, год(годы)	Число животных	Число клеток	Средняя частота клеток, %			Гамма-фон, мРн	Содержание радиоэлементов в горючих породах ($\times 10^{-4}$ %)		Концентрация (Ra+Th) в почвенном воздухе, Бк/м ³	Предполагаемый дефилирующий фактор
			с хромосомными абберациями	аутосомных теломутациями	спросомных теломутациями		У-238	Th-232		
1. Оренбургская обл., Кувардакский р-н, д. Айбузарка, 1992 г.	9	450	0,44	0,67	1,56	10-15	1,4	3,2	14	Глобальное загрязнение
	23	2050	2,32	0,68	3,23	50-100	1,7-2,2	3,2-4,0	15-18	
3. Свердловская обл., Нижнесергеевский р-н, д. Талыра, 1995 г.	8	725	2,00	0,88	1,88	15-20	3,2	4,2	16	Вырубы
	13	1250	3,62	0,85	2,62					
Свердловская обл., Сысертский р-н, близстояния УрГУ	20	1079	3,58	2,07	2,07	10-15	0,3		2	Вырубы
	11	1050	0,82	0,09	1,64					
7. Челябинская обл., заводчик «Арзам», 1996 г.	5	500	1,00	0,40	1,2	10-15	0,7	3,2	11	Глобальное загрязнение, повышенное содержание Ni, Co, Pb
8. Пермская обл., Кушумский р-н, заводчик «Предураше», 1998 г.	6	600	2,17	0,17	2,67	15-20	2,6	4,2	14	Техногенное радиоактивное загрязнение, ДДЦ
9. Свердловская обл., Шапкинский р-н, д. Шигаево, 1999 г.	28	1400	1,93	0,36	2,50	15-20	2,5	4,0	14	Вырубы
10. г. Екатеринбург (Ботаник УРО РАН), 1999 г.)	8	400	1,25	0,25	2,00	10-15	2,5	5,1	25	Естественное радиоактивное загрязнение (Ra-220, 222)
Н (Фридрих) (Курск-Угличка) Р		2728	23,48		11,50					
		0,001	0,005	0,243						

Наиболее четко мутагенный фактор удалось идентифицировать для животных из окрестностей ПО «Маяк». Здесь отмечено высокое содержание плутония в почве (до 5200 Бк/м²) (Ааркрог и др., 1998). У обыкновенных полевков с этой территории наблюдается повышенная частота клеток с хромосомными аберрациями (ХА) по сравнению с фоновыми для Урала значениями (Гилева, 1997). Фоновыми можно считать уровни цитогенетических показателей у полевков, отловленных вблизи д. Айтуарка, где зарегистрировано глобальное загрязнение.

Особый интерес представляет ситуация на территориях, удаленных от промышленных источников химического и радиационного загрязнения, где отмечены низкие концентрации ЕРЭ в почве (окрестности д. Талица, биостанции УрГУ, д. Шигаево). У животных, отловленных на этих территориях, наблюдается повышение (в случае биостанции 1995, 1996 гг. достоверное) частоты клеток с ХА по сравнению с контролем (Айтуарка) в 4,4-8,2 раза. Исключение составляют полевки с биостанции, отловленные в 1997 году, у которых наблюдались фоновые уровни цитогенетических повреждений.

Суммарная частота анеуплоидных и полиплоидных клеток у *M. arvalis* из всех локалитетов в целом низкая, за исключением животных с биостанции УрГУ (1996 г.). Важно отметить наличие у вышеперечисленных групп полевков клеток с множественными структурными повреждениями хромосом. Максимальное число повреждений на клетку составило 4 (в Талице и на биостанции, 1997г.), 12 (на биостанции, 1995 г., 1996 г.) и 30 (в Шигаево). Ранее возникновение мультиаберрантных клеток мы связывали с действием ионизирующей радиации. Но даже у полевков с ВУРСа встречалось не более 5 повреждений на одну клетку. Специфический характер повреждений хромосом — преобладание аберраций хроматидного типа — позволяет нам предположить вирусную природу повышенного уровня кластогенеза.

Особого внимания заслуживает ситуация на биостанции УрГУ. Известно, что существует положительная связь между годовой и сезонной динамикой численности мелких грызунов и эпизоотического процесса. Возможно, резкое снижение доли аберрантных клеток в 1997 г. по сравнению с 1995 и 1996 гг. связано с падением численности полевков в 1997 году и, соответственно, доли зараженных особей.

У животных с территории заповедника «Аркаим» и из заказника «Предуралье» повышенный уровень клеток с ХА связан с действием химических агентов. Территория «Аркаима» затрагивает зону геохимической аномалии с повышенным содержанием Zn, Co, Pb, которые обладают генотоксическим эффектом. В заказнике «Предуралье» мутагенный эффект среды мы связываем с применением в 70-е гг. на прилегающих к месту отлова сельскохозяйственных угодьях известного мутагена и канцерогена — ДДТ. Но для полевков из «Аркаима» и «Предуралья» нельзя исключать и влияние вирусных инфекций, т.к. встречались мультиаберрантные клетки.

Территория Ботанического сада УрО РАН мало загрязнена промышленными поллютантами (Гилева, 1997), но здесь имеются радоновые выходы (суммарная концентрация Rn-222 и Rn-220 (Tn) до 57000 Бк/м³). Не исключено, что генетическая нестабильность у полевков из Ботсада связана с этими α -излучателями.

Также изучалась частота встречаемости гетероморфной 5-ой пары хромосом, связанной с перичентрической инверсией одного из гомологов, в кариотипе обыкновенных полевков из исследованных природных популяций. Ранее эта перестройка хромосом считалась крайне редким явлением, но год от года частота описываемых случаев возрастает (Ахвердян и др., 1999). В 5 из 8 изученных популяций обнаружены особи с аберрантной 5-ой парой.

В двух популяциях (окрестности ПО «Маяк» и дер.Шигаево) обнаружены самки, имеющие мутантные кариотипы 45,ХО. Причиной нарушения сегрегации половых хромосом могло быть непосредственное мутагенное воздействие: в первом случае — ионизирующей радиации, во втором — вирусов.

В заключении хотелось бы упомянуть о находке в одном из радиационных локалитетов в Свердловской области (п.Озерный, Режевской район) взрослой самки, являющейся гибридом между *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis*. Причиной нарушения механизмов репродуктивной изоляции в природной популяции видов-двойников обыкновенной полевки могло быть стрессирующее воздействие ионизирующей радиации (g-фон=107 мкР/час; содержание Rn в почвенном воздухе до 300 000 Бк/м³) в течение многих поколений.

Выводы:

Для изученных природных популяций обыкновенной полевки на Среднем и Южном Урале характерен повышенный уровень кластогенеза. Основным фактором, ответственным за генетическую нестабильность в большинстве популяций, по-видимому, являются вирусы. Обнаружено влияние техногенного — радиоактивного и химического — загрязнения среды и естественной радиоактивности.

В природных популяциях встречаются особи (4,6%) с гетероморфной 5-ой парой хромосом, реже (1,5%) самки с кариотипом 45,ХО. Обнаружена гибридизация между *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* в природе.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 99-04-48965 и № 00-15-97952).

Литература

- Ааркрог А., Дальгаард Х., Нильсен С.П., и др. Изучение вклада наиболее крупных ядерных инцидентов в радиоактивное загрязнение Уральского региона // Экология. 1998. №1. С.36-42.
- Ахвердян М.Р., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., Тесленко С.В. Внутрипопуляционный аутосомный полиморфизм обыкновенной полевки *Microtus arvalis* Закавказья // Генетика. 1999. Т.35, №12. С.1687-1698.

Гилева Э.А. Эколого-генетический мониторинг с помощью грызунов (уральский опыт). Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 1997. 105 с.

Гилева Э.А., Большаков В.Н., Полявина О.В., Чепраков М.И. Обыкновенная и восточноевропейская полевки на Урале: гибридизация в природе // Докл. Академии Наук. 2000. Т.370, № 1. С.134-137.

Малыгин В.М. Систематика обыкновенных полевок. М.: Наука, 1983. 205 с.

Обыкновенная полевка: виды-двойники. М.: Наука, 1994. 432 с.

БРИОФЛОРА ПАРКОВ Г.ЕКАТЕРИНБУРГА

Л.Ю.Прудникова

Ботанический сад УрО РАН, г.Екатеринбург

Была исследована флора листостебельных мхов трех парков: Ботанического сада УрО РАН, Дендрария (ул.8 Марта) и его филиала (ул. Первомайская).

Бриофлора исследуемых объектов (без учета теплиц и оранжерей) насчитывает 58 видов, относящихся к 18 семействам и 36 родам. Наиболее представленные семейства — *Amblystegiaceae*, *Brachytheciaceae* (по 12 видов), *Bryaceae* (9 видов), *Hypnaceae* (6 видов). Один из видов — болотно-луговой мох *Scorpidium scorpidioides* (Hedw.) Limpr. — впервые отмечен для Среднего Урала.

Для парковой бриофлоры в целом были выявлены следующие черты: невысокое видовое разнообразие на участках парков, утративших черты первоначального биоценоза (около 20-25 видов); значительное (в 1,5-2 раза) увеличение видового разнообразия на участках сохранившихся естественных сообществ, особенно лугово-болотных и лесных; в обоих случаях — сравнительно богатая группа напочвенных мхов и крайняя бедность эпифитной бриофлоры, несмотря на разнообразие древесных и кустарниковых пород, как лиственных, так и хвойных.

В моховом покрове доминируют такие виды, как *Amblystegium serpens*, *Pohlia nutans*, *Leptobryum pyriforme*, *Bryum spp.*, *Barbula sp.*, *Funaria hygrometrica*, *Ceratodon purpureus*, и проч. Эти виды часто встречаются по всей территории парков, заселяя самые разнообразные субстраты. Эти же виды в основном встречаются и в закрытом грунте. На более увлажненных участках почвенного покрова преобладают *Plagiommium cuspidatum*, *Brachythecium spp.*, *Eurhynchium pulchellum*.

Для эпифитной бриофлоры характерно доминирование *Pylaisiella polyantha* с примесью *Callicladium haldanianum*, *Amblystegium serpens*, *Sanionia uncinata*, *Brachythecium salebrosum*. Единично встречались *Orthotrichum obtusifolium*, *Myrinia pulvinata*, *Leskea polycarpa*.

Наиболее разнообразен видовой состав мхов Ботанического сада УрО РАН (54 вида). В пределах сосняка-черничника и сосняка разнотравного (в заповедной зоне) встречаются типичные для данного экотопы напочвенные мхи: *Dicranum polysetum*, *Rhytidiadelphus*

subpinnatus, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*. В сильно увлажненных участках поймы произрастают виды влажных лугов и болотистых местообитаний: *Brachythecium rivulare*, *Scorpidium scorpidioides*, *Calliergon* spp. и др. Виды сосняков и болотно-луговые составляют 45% от общего видового разнообразия бриофлоры Ботанического сада. Флора Дендрария и его филиала составляет 15 и 19 видов соответственно. Это небольшие по площади парки практически без участков естественных биоценозов.

На территории трех парков в условиях закрытого грунта (теплицы и оранжереи) обнаружено 16 видов листостебельных мхов. Они заселяют почву, поверхность керамических горшков, бетон, кирпич, гниющую древесину, металлические конструкции. Видовой состав и степень обилия позволяют предположить, что состав и структура бриофитов в условиях закрытого грунта определяются почвенным банком диаспор.

Наиболее богата флора теплиц и оранжерей Ботанического сада УрО РАН — 15 видов. Два из них вне закрытого грунта не обнаружены: это болотный мох *Dicranella cerviculata* и тропический гидрофит *Taxiphyllum barbieri* (Card. et Corpey) Iwatz., в изобилии произрастающий в бассейне одной из оранжерей. Бриофлора теплиц и оранжерей Дендрария насчитывает 10, его филиала — 8 видов. Это обычные для городской флоры мхи нарушенных местообитаний.

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ЗООПЛАНКТОНА ОЗ.ШИТОВСКОЕ

К.С.Пузнецките

Челябинский госуниверситет

Озеро Шитовское расположено в верховьях реки Исеть (Свердловская область). Это пресный проточный водоём с сильно заболоченным водосбором; в него впадает несколько небольших рек и вытекает р.Шитовской Исток. Площадь водного зеркала составляет 700 га при средней глубине озера 1,5 м, а максимальной -3,0 м. Вода озера имеет коричневый оттенок, хорошо прогревается. Прозрачность колеблется от 35-40 см летом до 90-100 см осенью. Сумма ионов составляет 89,9 мг/л — озеро пресное. Термическая стратификация в озере Шитовское отсутствует из-за его малой глубины.

В течение ряда лет сотрудниками Института экологии растений и животных РАН проводилось комплексное обследование озера для разработки мероприятий по рациональному использованию данного водоёма и, прежде всего, повышения его рыбохозяйственного потенциала. Поэтому наблюдения охватывали все основные компоненты биоты озера: макрофиты, фитопланктон, бентос, зоопланктон и рыбу.

Целью настоящей работы является изучение особенностей видового состава и динамики численности зоопланктона. Отбор проб производился путём тотального облова столба воды стандартной сетью Джеди (газ-сито № 72) с диаметром 25 см. Наблюдения проводились в

1994, 1996, 1997 и 1998 годах, по 2-3 съёмки за сезон вегетации. Пробы отбирали на 5-10 станциях, распределённых по акватории в соответствии с особенностями морфологии водоёма. При обработке собранных материалов руководствовались стандартной методикой. Оценка видового разнообразия гидробионтов проводилась с помощью индекса Шеннона, рассчитанного по численности гидробионтов.

Всего в пробах было обнаружено 35 видов гидробионтов, в том числе 15 видов кладочер, 13 видов коловраток и 7 видов копепод. Основными доминирующими видами в водоёме на протяжении всех лет являются: *Daphnia cristata*, *Bosmina kesslery*, *Chydorus sphaericus*, *Mesocyclops oithonoides*, *Mesocyclops leuckarty*; но в отдельные интервалы времени преобладающими становились другие виды. Так, явным доминантом в августе 1994 г. была *Asplanhna* sp., а численность остальных гидробионтов оказалась довольно низкой, что связано с интенсивным цветением воды.

Для большинства мезотрофных и эвтрофных водоемов умеренных широт характерны два пика численности: в мае-июне и в сентябре-октябре. В промежутке между пиками в июле-августе численность и биомасса гидробионтов снижается из-за бурного развития синезелёных водорослей, которые недоступны большинству фильтраторов и, кроме того, ограничивают развитие бактериопланктона; наблюдается депрессионное состояние зоопланктона. Среднее значение биомассы составило 2520 мг/м³, а численности — 195 тыс. экз./м³; можно говорить, что озеро Шитовское относится к мезотрофным. Среднее значение индекса Шеннона составляет 2,19 бит, что также соответствует мезотрофному водоему.

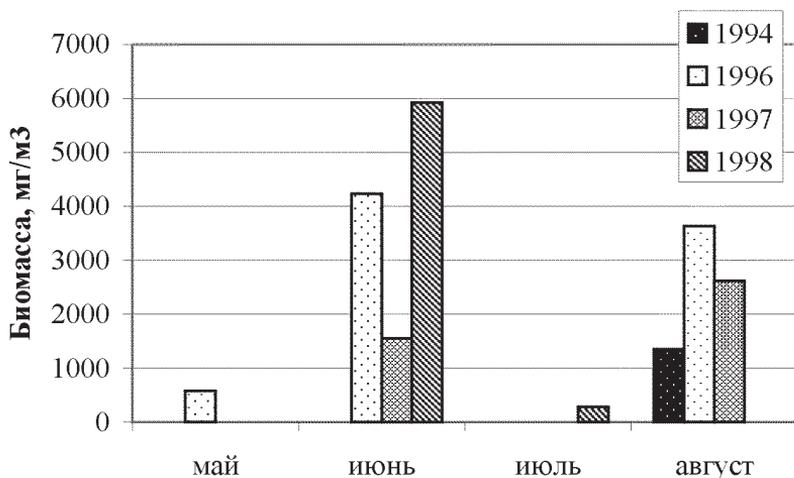


Рис. 1. Динамика численности зоопланктона оз.Шитовское.

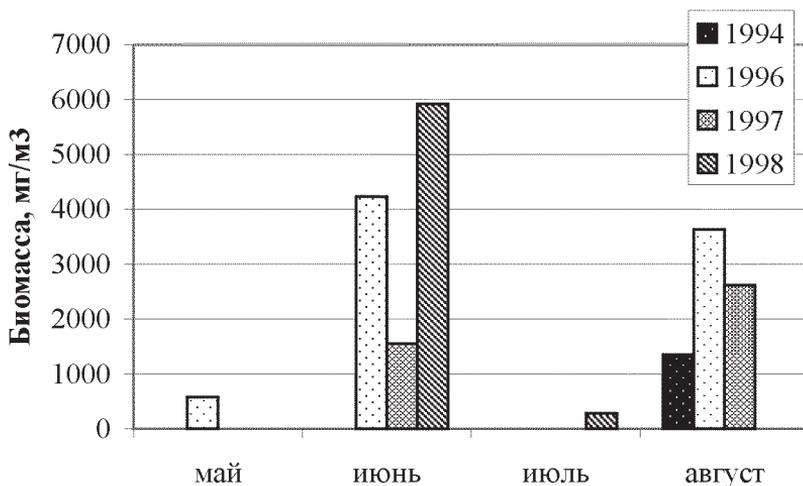


Рис.2. Динамика биомассы зоопланктона оз.Шитовское.

Динамика численности и биомассы зоопланктона озера Шитовское представлена на рис.1 и 2.

Анализ полученных данных о составе, численности и биомассе зоопланктона оз. Шитовское показывает, что изменения в сообществе под действием антропогенного фактора незначительны. Численность и биомасса зоопланктона озера Шитовское позволяют отнести его к водоемам выше средней кормности и использовать его в рыбохозяйственных целях.

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ НЕСТАБИЛЬНОСТЬ У РЫЖЕЙ ПОЛЁВКИ ИЗ РАЗНЫХ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ГРУППИРОВОК

С.Б.Ракитин

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г.Екатеринбург*

Исследована цитогенетическая нестабильность у рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) из природной популяции в окрестностях с.Шигаево (Шалинский район Свердловской области), с учётом сезона отлова, пола, возраста животных и их участия в размножении. Из костного мозга 143 полёвок были приготовлены препараты хромосом по стандартной методике (Макгрегор, Варли, 1986). От каждой особи анализировали по 25 метафазных клеток (в некоторых случаях по 50). Возраст определялся по степени возрас-

тных изменений зубов (Оленев, 1989). По данному показателю полевки были разделены на два класса: до 130 дней и свыше 250 дней.

Результаты цитогенетического анализа представлены в таблице 1. Как видно из таблицы, наибольшая средняя частота клеток с аберрациями хромосом обнаружена весной у перезимовавших размножающихся самок. По мере убывания величины этого показателя далее

Таблица 1. Хромосомные нарушения у рыжей полёвки из разных структурно-функциональных группировок

Пол	Сезон отлова	Участье в размножении	Возраст, дн	Число животных	Число клеток	Средняя частота клеток, %		
						с аберрациями хромосом	анеу- и полиплоидных	с пробелами
Самцы	весна	разн.	255-330	13	325	1,23	1,54	4,31
	лето	разн.	280-420	5	125	0,80	1,60	1,60
		неразмн.	25-110	34	850	0,35	0,94	1,06
	осень	неразмн.	65-130	16	400	0,25	1,00	1,75
Самки	весна	разн.	255-310	14	350	3,43	1,14	3,14
	лето	разн.	60-70	2	100	2,00	1,00	2,00
			300-400	7	175	1,14	1,71	1,71
		неразмн.	45-110	37	925	0,32	0,97	1,94
	осень	разн.	335-365	2	100	1,00	1,00	3,00
		неразмн.	75-130	13	325	1,23	0,62	2,15

Таблица 2. Результаты факторного анализа частоты хромосомных нарушений у рыжей полевки из Шигаево

		ФАКТОРЫ		
Факторные нагрузки	Частота хромосомных аберраций	.5650	-.4555	-.2361
	Частота пробелов	.3870	-.4238	.1058
	Частота анеу- и полиплоидных клеток	.1794	.0908	-.9534
	Пол	.1376	-.7719	.0449
	Возраст	.9268	.1991	.0929
	Сезон	-.7700	-.2162	-.1115
	Участье в размножении	.9283	.1727	.0919
Собственные числа		2.8338	1.1074	1.0074
Доля объясненной дисперсии, %		40,48	15,8193	14,3915

следуют летние размножающиеся сеголетки (данные по ним носят предварительный характер ввиду малочисленности выборок), затем весенние размножающиеся самцы, неразмножающиеся осенние самки и размножающиеся перезимовавшие самки, дожившие до лета и осени. Заметно более высокий уровень клеток с пробелами оказался у весенних размножающихся самцов и самок, а также у осенних перезимовавших размножающихся самок. Повышенные частоты анеуплоидных и полиплоидных клеток отмечены у перезимовавших размножающихся самцов и самок, отловленных в летнее время.

Для выявления источника изменчивости по изучаемым цитогенетическим показателям был проведен факторный анализ. Как видно из таблицы 2 и рис.1, выделилось три фактора, которые характеризуют 71% изменчивости хромосомных нарушений. По 1-му фактору выделяются признаки, связанные с возрастом, по 2-му – с полом, по 3-му — с частотой анеу- и полиплоидных клеток. Возраст животных и их участие в размножении оказались высокоррелированными благодаря тому, что в выборке данных сезонов отлова практически все размножающиеся животные были перезимовавшими. На графиках видна тенденция к положительной корреляции возраста полевок и их участия в размножении с уровнем хромосомных aberrаций и пробелов. Частота анеуплоидии и полиплоидии не связана ни с полом, ни с возрастом и участием в размножении, ни с двумя другими изучаемыми факторами.

Одним из уровней, на котором проводится анализ возрастной структуры популяции, является когорта. Выборка сеголеток, на основании индивидуального определения возраста с последующим расчетом даты рождения, была разделена на три когорты: 1-я состояла из 20 животных, родившихся с 10.04.99 по 10.05.99, 2-я из 49 (11.05.99-10.06.99) и 3-я из 31 зверька (11.06.99-10.06.99). Результаты цитогенетического анализа рыжей полевки из разных когорт (рис.2), позволяют заключить, что когорты по средним частотам хромосомных нарушений достоверно не отличаются.

Полученные результаты свидетельствуют о достаточно выраженном влиянии возраст-физиологического состояния животных на проявление цитогенетической нестабильности. Наблюдаемая картина может быть связана, по крайней мере, с двумя факторами. Во-первых, со значительной разницей в абсолютном возрасте перезимовавших животных (в среднем 345 дней) и сеголеток (в среднем 75 дней). А как показано в ряде исследований, в том числе и на грызунах, с возрастом происходит увеличение частоты хромосомных мутаций в соматических клетках (Урываева и др., 1999). Во-вторых, повышенный уровень хромосомных повреждений у весенних животных может быть результатом воздействия нейрогормональных факторов, в частности, фактора стресса, связанного с периодом размножения. Влияние гормонального статуса организма на интенсивность процессов мутагенеза в соматических клетках было показано рядом авторов (Скорова и др., 1986; Дюжикова и др., 1996).

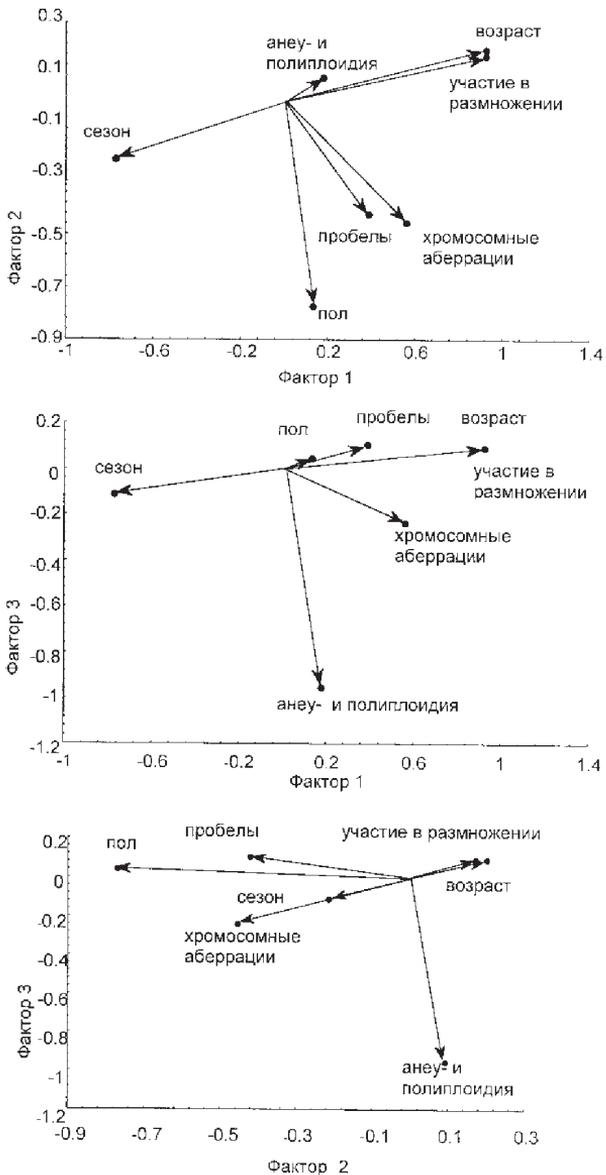


Рис.1. Факторный анализ изменчивости хромосомных нарушений у рыжей полевки из Шигаево.

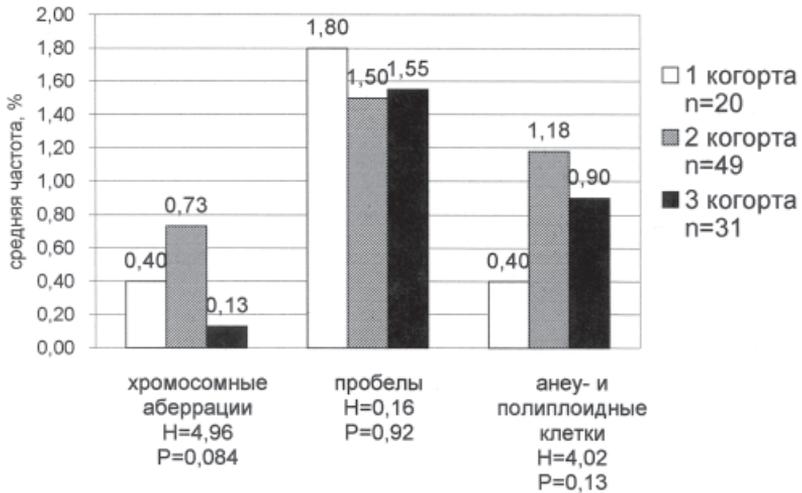


Рис. 2. Хромосомные нарушения у рыжей полёвки из разных когорт.

На данном этапе работы трудно однозначно определить вклад каждого из этих факторов. Для этого необходимо дальнейшее изучение динамики цитогенетической нестабильности в рассматриваемой популяции рыжей полёвки.

Автор выражает искреннюю благодарность М.И.Чепракову, Г.В.Оленеву и А.Г.Васильеву за помощь в отлове и обработке материала. Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 99-04-48965 и № 00-15-97952).

Литература

- Дюжикова Н.А., Быковская Н.В., Вайдо А.И. и др. Частота хромосомных нарушений, индуцированных однократным стрессорным воздействием у крыс, селектированных по возбудимости нервной системы // Генетика. 1996. Т.32, №6. С.851-853.
- Макгрегор Г., Варли Дж. Методы работы с хромосомами животных. М.: Мир, 1986. 272 с.
- Оленев Г.В. Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях // Экология. 1989. № 2. С.19-31.
- Скорова С.В., Назарова Г.Г., Герлинская Л.А. Влияние стресса на частоту нарушения хромосомом у водяной полёвки // Известия СО РАН. 1986. Вып.3, №18 (429). С.91-95.
- Урываева И.В., Маршак Т.Л., Захидов С.Т. и др. Накопление с возрастом микроядерных аберраций в клетках печени ускоренно стареющих мышьяк линии SAM // Докл. Академии Наук. 1999. Т.368, № 5. С.703-705.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ТРЕХ ВЫБОРОК СОБОЛЯ ПРИБОБЬЯ

М.Н.Ранюк

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Разграничение популяций имеет существенное значение при решении ряда задач рационального природопользования при ведении охотничьего хозяйства. Одним из методов выделения межпопуляционных различий является применение морфологических признаков.

Цель работы — оценка межпопуляционных различий между выборками соболя (*Martes zibellina* L.) из трех районов Приобья — бассейнов рек Демьянка, Вах и Юган. Рассматриваются географическое положение, половая структура, возрастная структура и краудиометрические признаки.

Материал и методика. Всего исследовано 1785 черепов соболей (предоставленных для измерений В.Г.Монаховым) с территорий бассейнов рек Вах (404), Демьянка (759) и Юган (622). По каждому черепу проведено 18 стандартных промеров.

Дальнейшие предположения строятся на том, что на основании данных, полученных по выборке, представляется возможным судить о состоянии популяции в целом.

Историческое происхождение. В 50-х гг. XX века на территории бассейна р.Вах успешно проводились работы по акклиматизации прибайкальских соболей. Поэтому можно предположить, что в бассейне Ваха идут процессы формирования новой популяции, признаки которой могут отличаться от аборигенных, которыми являются демьянская и юганская популяции.

Возможные различия в происхождении между демьянской и юганской группировками могут быть обусловлены тем, что восстановление численности после ее депрессии могло происходить от двух разных очагов, один из которых располагался на территории бассейна р.Демьянка, а другой на территории бассейнов рек Салым и Юган (Тимофеев, Надеев, 1955).

Географическое положение. Вах — правый приток Оби; ограничен территориально самой рекой Обь и ее поймой; Демьянка — правый приток Иртыша, ограничен массивами водораздельных болот; Юган — левый приток Оби, ограничен от Ваха поймой реки Обь, от Демьянки — массивами водораздельных болот. Данные выборки можно считать географически относительно изолированными друг от друга.

Половая структура. На Демьянке преобладают самки (52%), чем данная выборка значимо ($p < 0,05$) отличается от ваховской (46%) и юганской (45%), где несколько преобладают самцы.

Возрастная структура. Во всех выборках преобладают сеголеты, но на Югане их достоверно меньше (56%), а взрослых достоверно больше ($p < 0,05$), чем на Вахе (65%) и Демьянке (67%).

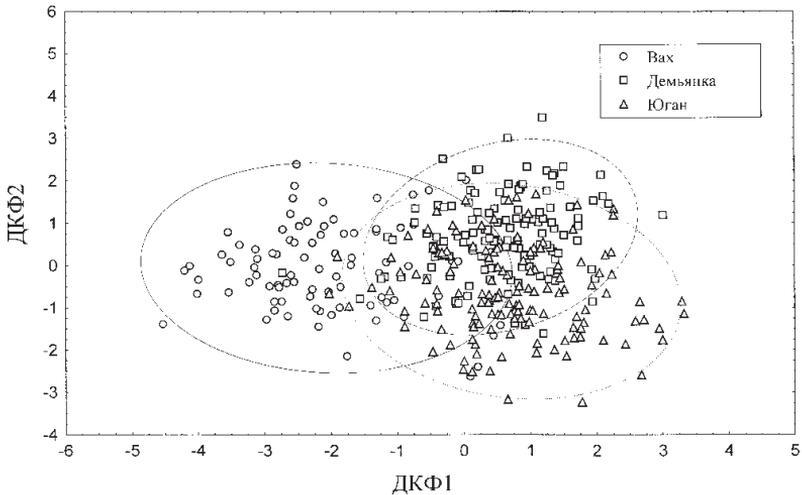


Рисунок. Значения дискриминантных канонических функций для взрослых самцов.

Краниометрические признаки. По краниометрическим признакам исследуемые выборки можно назвать значимо различающимися между собой ($p < 0,05$). Самые мелкие и достоверно отличные размеры черепа у выборки с Ваха, самые крупные — с Демьянки (значения первой главной компоненты у взрослых самцов для Ваха составили $0,62 \pm 0,04$; для Югана $0,98 \pm 0,04$; для Демьянки $1,12 \pm 0,04$).

Вывод. Рассмотренные различия в историческом происхождении, географическом положении, половой и возрастной структуре, а также достоверные отличия по краниометрическим признакам дают основания полагать, что рассмотренные выборки относятся к разным популяционным группировкам.

ФОРМИРОВАНИЕ МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ЦЕНОЗОВ И ПОЧВ НА ОТВАЛАХ БАЖЕНОВСКОГО МЕСТОРОЖДЕНИЯ АСБЕСТА

Е.Н.Румако

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Исследования проводили на отвалах горнодобывающего предприятия, разрабатывающего Баженовское месторождение асбеста, вблизи города Асбест Свердловской области. Объектом изучения данной работы явилась серия почвенных профилей самозарастаю-

ших, датированных от 0 до 100 лет отвалов, а также зональный разрез почвенного профиля, сформированный на той же материнской породе в той же климатической зоне.

Всего было изучено 8 разрезов: 0,5,10,15,20,50,100-летнего возраста и зональный профиль. Проводилось описание растительности, с использованием шкалы Друде, описание морфологических признаков горизонтов. Для определения количества микроорганизмов в образцах проводили исследование численности и разнообразия населения почвы. Для этого воспользовались методикой нанесения почвенной суспензии на питательные среды. В эксперименте использовали следующие среды: Эшби, МПА, агар Ваксмана.

В отобранных образцах были определены: рН водной вытяжки, рН солевой вытяжки, подвижные формы фосфора в вытяжке Мачигина; калий, натрий в вытяжке Мачигина; определение углерода мокрым сжиганием по Тюрину, а в подстилках по Анстету; определение обменных катионов Ca^{2+} и Mg^{2+} по Шолленбергу; гигроскопическая вода высушиванием при 100 °С.

В результате работы было показано, что травянистый ярус на пятидесятилетнем отвале представлен 5 видами лесной и луговой флоры. Столетний отвал внешне не отличается от зонального лесного (по облилию и проективному покрытию). Формула древостоя 8:2 (сосна: береза). В травянистом ярусе более 10 видов растений из шести семейств.

Зональный участок имеет формулу древостоя 8:2 (сосна: береза), в травянистом ярусе около тридцати видов растений из 14 семейств, представленных 24 родами. Таким образом, самозарастание отвалов идет в направлении формирования лесных фитоценозов. Фитоценозы отвалов всех возрастов, в том числе и столетние, обеднены по видовому составу в сравнении с зональными.

Максимум микроорганизмов в зональном профиле на всех средах приходится на глубину 5–20 см. Актиномицеты встречаются только в одном посеве. В столетнем профиле актиномицеты выявлены только на среде Эшби. Самое большое количество микроорганизмов находится на глубине 8 сантиметров от дневной поверхности.

В почвах 50 и 25-летних отвалов очень большое количество грибов (от 20 до 100%). Наибольшее количество микроорганизмов находится на глубине 4–17 и 2–20 см соответственно. В разрезах 10 и 15 летних отвалов наибольшее количество грибов, бактерий и актиномицетов выявлено в верхней части профиля (0–5 см). Грунт отвала 0 возраста только в верхних слоях активно заселен микробной компонентой. Показано, что формирующиеся почвы отвалов содержат повышенное количество актиномицетов по сравнению с зональными почвами, формирование микробных ценозов в отвалах происходит поэтапно. С 0 до 15 лет основными микроорганизмами являются актиномицеты и бактерии; с 25 до 50 лет — грибы и бактерии. Ценозы столетних отвалов и зональных почв по качественному составу практически не отличаются и характеризуются доминированием бактерий. В то же время общее число микроорганизмов в пробах зональных почв выше, чем в отвалах всех возрастов.

Установлено, что формирование почв на отвалах идет в направлении зональных подзолистых.

СОСТАВ И СТРУКТУРА ЭПИФИТНЫХ ЛИХЕНОСИНУЗИЙ НА ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЕ ЛЕСА НА ПОЛЯРНОМ УРАЛЕ

Н.Ю.Рябцева

Экологический научно-исследовательский стационар
УрО РАН, г.Лабытнанги

Верхний предел леса интересен тем, что здесь древесные растения произрастают в экстремальных условиях. В разреженных древостоях верхней границы леса четко проявляется действие внешних лимитирующих факторов, а фитоценоотическое влияние сведено к минимуму. Изучение здесь лишайников-эпифитов важно для выявления механизмов их адаптации и выявления динамических тенденций, в том числе, с учетом глобальных изменений. Задачей нашего исследования является описание состава и структуры эпифитных лишайников на верхней границе леса, в том числе с целью организации долговременного мониторинга. На первом этапе исследовали флору лишайников.

Материал собран в 1999 г. на восточном склоне Полярного Урала в подгольцовом поясе гор Сланцевая и Яр-Кеу на юго-западных склонах в багульниково-ерниково-моховых и кустарничково-ерниково-моховых лишайничных редколесьях (около 400 м над ур.м.). Исследовали эпифитную лишайниковую флору, состав и структуру лишайников на лишайнице (*Larix sibirica* Ledeb.). Всего было заложено 7 пробных площадей (50 x 50 м). Описания делали на учетных площадках 4x25 см у основания дерева и на высоте 1.3 м на 15–20 модельных деревьях лишайницы. В качестве модельных были выбраны прямостоящие деревья с диаметром ствола в основании 15–25 см. Сделано около 250 описаний лишайниковых группировок. Таксономический, географический, экологический и морфологический анализ флоры проведен по общепринятым методам (Пийн, 1979; Голубкова, 1983; Седельникова, 1990).

Список эпифитных лишайников, найденных на *Larix sibirica*, включает 50 видов, принадлежащих к 12 семействам и 29 родам. Обнаруженные нами лишайники составляют около 50% эпифитной лишайниковой флоры Полярного Урала (Andreev et al., 1996; Рябкова, 1998). Найдено 6 новых для Полярного Урала видов: на лишайнице — *Biatora meiocarpa* (Nyl.) Arnold, *Lepraria incana* (L.) Ach., *Lecidea nylanderii* (Anzi) Th. Fr. (приводится К.А.Рябковой для Северного Урала), *Ochrolechia arborea* (Krey.) Almb. (приводится К.А.Рябковой для Южного Урала), на ели — *Arthonia dispersa* (Schrad.) Nyl., на ельнике — *Arthopyrenia grisea* (Schleich.) Koerb.

Анализ флоры показал преобладание в составе флоры представителей семейства *Parmeliaceae* (12 родов, 20 видов — 40%) (табл. 1). По числу видов выделяется род *Cladonia* (9 видов). В целом лишайниковую флору можно охарактеризовать как горно-бореальную.

Таблица 1. Таксономическая структура лишенофлоры

Семейства	Число:		% от общего числа видов	Роды*	Число видов	
	родов	видов			абс.	в %
<i>Parmeliaceae</i>	12	20	40,0	<i>Cladonia</i>	9	18,8
<i>Cladoniaceae</i>	2	10	20,0	<i>Hypogymnia</i>	3	6,3
<i>Lecanoraceae</i>	2	5	10,0	<i>Lecanora</i>	3	6,3
<i>Pertusariaceae</i>	2	3	6,0	<i>Biatora</i>	2	4,2
<i>Bacidiaceae</i>	1	2	4,0	<i>Bryoria</i>	2	4,2
<i>Lecideaceae</i>	2	2	4,0	<i>Cetraria</i>	2	4,2
<i>Physciaceae</i>	2	2	4,0	<i>Flavocetraria</i>	2	4,2
<i>Candelariaceae</i>	1	1	2,0	<i>Lecidella</i>	2	4,2
<i>Chrysothricaceae</i>	1	1	2,0	<i>Ochrolechia</i>	2	4,2
<i>Ectolechiaceae</i>	1	1	2,0	<i>Parmelia</i>	2	4,2
<i>Mycoblastaceae</i>	1	1	2,0	<i>Parmeliopsis</i>	2	4,2
<i>Teloschistaceae</i>	1	1	2,0	<i>Tuckermannopsis</i>	2	4,2
No family	1	1	2,0			
Всего:	29	50				

Примечание: * Одновидовые роды не приведены.

В сумме горные виды составляют 46% от общего видового состава, из них 16% — высокогорные виды. Экологический анализ выявил преобладание мезофитов (74%). Соотношение кустистых, листоватых и накипных лишайников — 34%, 26% и 40% соответственно.

Наиболее распространенными (встречаемость 97-73%) явились 6 видов лишайников (4 вида — листоватые и 2 вида — накипные):

Таблица 2. Характеристика роли наиболее распространенных видов лишайников в эпифитных синузиях на лиственнице

Виды	% от общего покрытия	Встречаемость на учетной площадке	Количество особей	Размер особей, см	Характер распределения*, %	
					1	2
На основании ствола:						
<i>Biatora helvola</i>	41,8	17,6	-	-	0	100
<i>Parmeliopsis hyperopta</i>	17,9	10,4	7,0	0,8	59	41
<i>Parmeliopsis ambigua</i>	14,2	7,9	7,1	0,8	65	35
<i>Vulpicida pinastri</i>	12,3	6,6	6,6	0,6	39	61
прочие**	13,7	7,7	-	-	-	-
На высоте 1.3 м:						
<i>Melanelia olivacea</i>	52,7	9,5	2,7	1,7	4	69
<i>Lecanora hagenii</i>	37,6	8,1	-	-	6	94
прочие	9,7	2,6	-	-	-	-

Примечание: * 1 — агрегативное, 2 — равномерное. ** Вошли виды с покрытием меньше 1%.

Parmeliopsis hyperopta (Ach.) Arnold, *Biatora helvola* Hellb., *Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson & M. J. Lai, *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl., *Melanelia olivacea* (L.) Essl., *Lecanora hagenii* (Ach.) Ach. (табл.2). Число видов лишайников на учетных площадках колеблется от 3 до 14 (в среднем 5 видов). Число видов на пробной площади меняется в пределах 17-38 видов (в среднем 22). На отдельных деревьях насчитывается от 6 до 20 видов лишайников. На основании стволов найдено 94% всех видов, на высоте 1.3 м — 28%.

На основании стволов лишайницы по числу видов преобладают накипные (38%) и кустистые (34%) лишайники. Доминирует синузия *Biatora helvola* — *Parmeliopsis hyperopta*. Характерные виды: *B.helvola*, *P.hyperopta*, *P.ambigua*, *Vulpicida pinastri*, *Tuckermannopsis sepincola* (Ehrh.) Hale, *Lepraria incana* (L.) Ach. Проективное покрытие колеблется от 11 до 50%, составляя в среднем 28%. Покрытие *Biatora helvola* достигает 30-40%, *Parmeliopsis hyperopta* — 20%. Покрытие *Cladonia* spp. на основании — до 10%. Доминируют листоватые лишайники (49%). Общий фон лишайниковых группировок образуют *Parmeliopsis hyperopta*, *P.ambigua* и *Vulpicida pinastri*. На основании лишайницы найдены *Arctoparmelia incurva* (Pers.) Hale и *Parmelia saxatilis* (L.) Ach. чаще встречающиеся на каменистом субстрате. Влияние мохового покрова на покрытие лишайниками основания ствола часто незначительно, так как мхи нередко полностью отсутствуют на деревьях более сухих участков редколесий, со слабее развитыми нижними ярусами. В среднем покрытие мхов на основании лишайницы по всем пробным площадям — около 0.3%.

На высоте 1.3 м по числу видов преобладают накипные (42%) и листоватые (35%) лишайники. Доминирует синузия *Melanelia olivacea* — *Lecanora hagenii*. Характерные виды: *M.olivacea*, *L. hagenii*, *Bryoria simplicior* (Vain.) Brodo & D.Hawksw., *Japewia toroensis* (Nyl.) Tonsberg, *Amandinea punctata* (Hoffm.) A. Massal., *Lecidella euphorea* (Floerke) Hertel. Синузии на 1.3 м обнаружены на 70-80% стволов. Проективное покрытие колеблется от 1 до 30% (в среднем 12%). Покрытие *Melanelia olivacea* меняется от 1 до 24%, *Lecanora hagenii* — от 0.5 до 28%. Доминируют листоватые лишайники (63%). Общий фон лишайниковых группировок на 1.3 м и в кроне дерева образует *Melanelia olivacea*. Этот вид встречается на стволах, начиная с высоты 0.6 — 4 м (в среднем 1.9 м), причем высота поднятия и покрытие этого лишайника заметно больше на деревьях с пониженной жизненностью и густотой. Такие деревья нередко покрыты меланелией почти до вершины.

Самым вариабельной характеристикой эпифитного покрова оказалось покрытие лишайников на высоте 1.3 м. Максимально покрытие лишайников на стволах северо-восточной, северной и северо-западной ориентации, т. е. преимущественно со стороны склонов.

Таким образом, в лишайничных редколесьях верхней границы леса на Полярном Урале на стволах лишайницы сибирской выявлена разнообразная флора лишайников-эпифитов. Найдено 6 новых для Полярного Урала видов лишайников. Определены наиболее распространенные на лишайнице виды эпифитов. Дана характеристика видового состава, встречаемости, проективного покрытия доминирующих лишайниковых группировок.

Литература

- Голубкова Н.С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука, 1983. 248 с.
- Пийн Т.Х. Напочвенные лишайники мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 61-73.
- Рябкова К.А. Систематический список лишайников Урала // Нов. сист. низших раст. 1998. Т. 32. С. 81-87.
- Седельникова Н.В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Конспект флоры. Новосибирск: Наука, 1990. 175 с.
- Andreev M., Kotlov Y., Makarova I. Checklist of Lichens and Lichenicolous Fungi of the Russian Arctic // Bryologist. 1996. V.99, N 2. P.137-169.

**СИНУЗИАЛЬНАЯ СТРУКТУРА МОХОВОГО ПОКРОВА
НЕКОТОРЫХ БОЛОТНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ
ИЛЬМЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА**

Н.А.Савельева

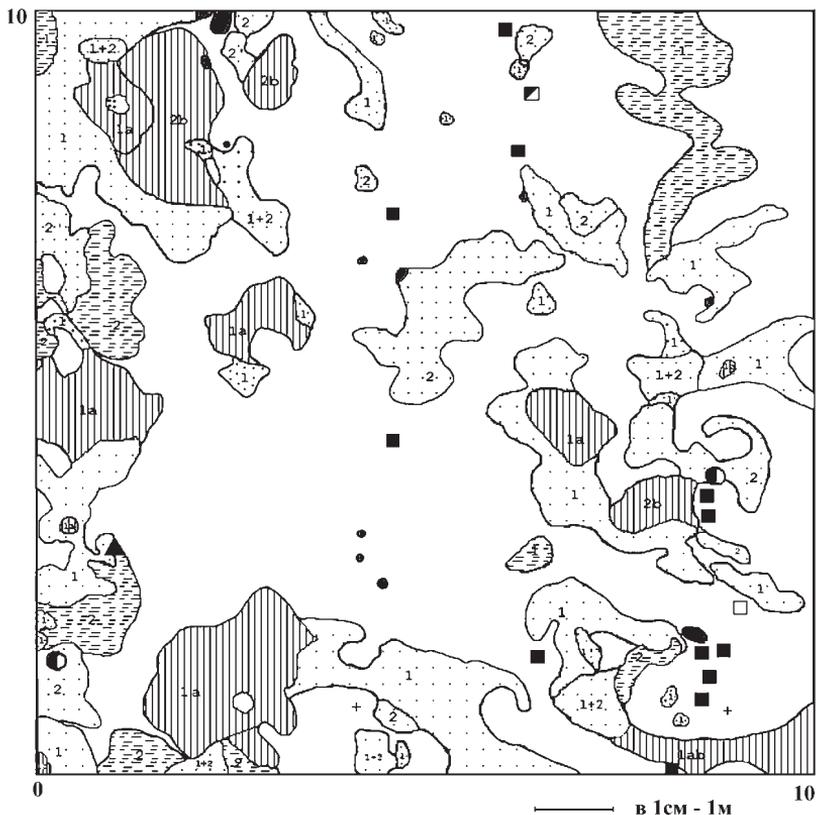
Ильменский государственный заповедник, г.Миасс

Одним из направлений работ на стационарных площадях сети фитомониторинга в Ильменском заповеднике, заложенной в 1994 г. под руководством П.Л.Горчаковского, является изучение состава и структуры бриосинузий, в том числе и некоторых болотных фитоценозов. Это позволяет провести более тонкий экологический анализ растительных сообществ, отразить экологическую среду обитания.

В отношении содержания и объема синузий мы придерживались точки зрения эстонских геоботаников, развивающих идеи Липпмаа (Липпмаа, 1946; Трасс, 1970; Корчагин, 1976). При выделении синузид использовалась схема форм роста, предложенная английскими исследователями (Gimingham, Robertson, 1950; Gimingham, Birse, 1957; все цит. по: Андреева, 1990). Названия видов приводятся в соответствии с работой «Список мхов территории бывшего СССР» (1992).

Синузиальную структуру мохового яруса изучали в 1999 г. на трех пробных площадях размером 100 кв. м: евтрофное осоково-вейниковое сфагновое болото, мезотрофное осоково-сфагновое болото и олиготрофное пушицево-сфагновое болото с рямовой сосной и кустарничками.

В результате работ нами составлен ряд пробных карт-схем (рис.1, 2) масштабом 1:100, на которых отражена синузиальная структура мохового яруса исследуемых фитоценозов на фоне элементов микрорельефа (показанных штриховкой). В каждом контуре карты помещена формула, содержащая цифровые и буквенные индексы показателей видового состава, первое место в формуле принадлежит доминирующему виду. Легенда построена в виде ряда изменений микрорельефа от положительных форм к отрицательным.



УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ	микроразножения:	экологически пластичные виды:
□ — поверхность пробной площади без мхового покрова	▨ — S. squarrosum + Straminergon stramineum	■ — A. palustre
микроразножия:	▩ — S. squarrosum + Straminergon stramineum + S. obtusum	комбинированные знаки:
1 — Sphagnum squarrosum	▧ — S. teres + S. obtusum	● — Betula pubescens
1+2 — S. squarrosum + S. teres	мошайники:	■ — S. squarrosum
1' — S. squarrosum + A. palustre	▨ — Straminergon stramineum	□ — S. squarrosum + S. teres
2 — S. teres	▩ — S. obtusum	▲ — S. squarrosum + S. obtusum
2' — S. teres + A. palustre	▧ — S. obtusum + S. teres + S. squarrosum	⊕ — S. squarrosum + A. palustre
		◻ — S. teres
		● — S. teres + Straminergon stramineum

Рис.1. Карта-схема евтрофного осоково-вейникового сфагнового болота.

Группировки мхов систематизируются по доминирующему виду, учитывая формы микрорельефа в данном фитоценозе. Внемасштабными знаками обозначены дерновины мхов, контуры которых при генерализации карты оказались очень малы.

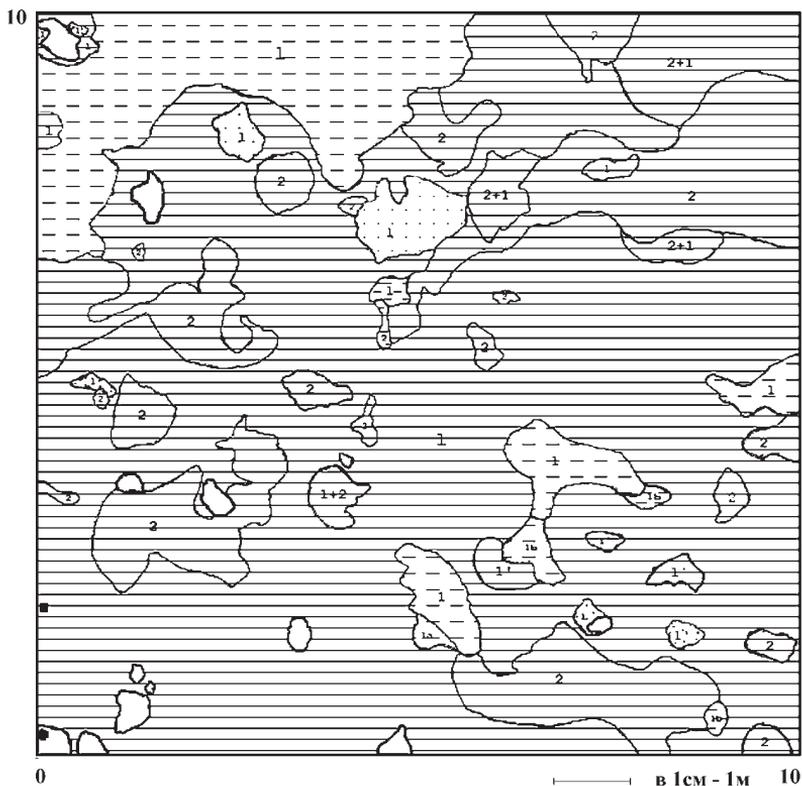
На евтрофном осоково-вейниковом болоте выделено 11 синузид (равновероятное распределение — $P(a) = 0,09$) (рис. 1).

Наиболее часто встречаются (или вероятность нахождения выскока) синузии, приуроченные к условиям местообитаний на повышениях и в понижениях микрорельефа: *Sphagnum squarrosum* ($P(a) = 0,3$), проективное покрытие колеблется от 5% до 85%, со средним значением $26 \pm 9,5\%$. *S. teres* ($P(a) = 0,16$), проективное покрытие колеблется от 7% до 97%, со средним значением $37 \pm 16\%$. В условиях микропонижений также встречается 2-видовая синузия *S. squarrosum* + *Straminergon stramineum* ($P(a) = 0,17$), проективное покрытие от 23% до 95%, со средним значением $61 \pm 12\%$. К мочажинам приурочена синузия *S. obtusum* ($P(a) = 0,084$). Проективное покрытие изменяется от 14% до 52%, со средним значением $28 \pm 11\%$. Несколько реже встречаются синузии: *S. squarrosum* + *Aulacomnium palustre* ($P(a) = 0,072$), *S. squarrosum* + *S. teres* + *S. obtusum* ($P(a) = 0,06$), *Straminergon stramineum* ($P(a) = 0,05$), *S. squarrosum* + *S. teres* ($P(a) = 0,048$) и *A. palustre* ($P(a) = 0,048$). Вероятность нахождения остальных синузид: *S. teres* + *A. palustre* и *S. obtusum* + *S. teres* + *S. squarrosum* мала ($P(a) = 0,012$). На мезотрофном осоково-сфагновом болоте выделено 10 синузид (равновероятное распределение — $P(a) = 0,10$) (рис. 2).

В условиях более ровной, слабо расчлененной поверхности площади встречены синузии: *S. teres* ($P(a) = 0,48$), проективное покрытие колеблется 10% до 100%, со средним значением $61,5 \pm 10\%$ и *S. flexuosum* ($P(a) = 0,13$), проективное покрытие колеблется от 24% до 95%, со средним значением $71,6 \pm 14,7\%$. В широких мочажинах произрастает синузия *Straminergon stramineum* ($P(a) = 0,24$), проективное покрытие изменяется от 10% до 95%, со средним значением $53,5 \pm 12\%$. Вероятность нахождения 7 оставшихся синузид мала ($P(a) \leq 0,058$): *S. squarrosum*, *S. capillifolium*, *A. palustre*, *S. capillifolium* + *A. palustre*, *S. flexuosum* + *S. teres*, *S. teres* + *A. palustre*, *Straminergon stramineum* + *Warnstorfia fluitans*.

При анализе видового состава группировок наиболее зрелой части болотного урочища (Маковский, 1978) — олиготрофного участка, выделено около 40 различных сочетаний видов.

Пространственные резкие изменения условий среды, вызванные в большинстве случаев нано- и микрорельефом, влекут за собой сильную пестроту мохового покрова. По всей вероятности, на данной площади имеется комплекс ассоциаций, что усложняет имеющуюся мозаичность мохового покрова в пределах каждой. Кроме того, сфагны образуют моховые дерновины чистые и смешанные — часто 2- и 3-видовые. Поэтому на данном этапе работы мы ограничились только анализом видового состава мхов и их приуроченностью к определенным формам микрорельефа. На положительных элементах рельефа господствуют *S. fuscum* и *S. magellanicum*. Произрастая на склонах кочек, *S. magellanicum* образует смешанные дерновины с более влаголю-



УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ

микроразношения:

1 - *Sphagnum capillifolium*

1+2 - *S. capillifolium* +
Aulacomnium palustre

ровная, слабо расчлененная поверхность:

1 - *S. teres*

1' - *S. teres* + *A. palustre*

1+2' - *S. teres* + *S. flexuosum*

2 - *S. flexuosum*

2+1 - *S. flexuosum* + *S. teres*

микроразножения и мочажинки:

1 - *Straminergon stramineum*

1a - *Straminergon stramineum* +
Wanstorfia fluitans

1b - *Straminergon stramineum* +
S. teres

2 - *S. squarrosum*

экологически пластичные виды:

□ - *A. palustre*

внемасштабные знаки:

● - *S. teres*

■ - *S. flexuosum*

Рис.2. Карта-схема мезотрофного осоково-сфагнового болота.

бивыми сфагнами оснований кочек и мочажин — *S. angustifolium*, *S. squarrosum* и *S. fallax*. К более глубоким участкам мочажин приурочен *S. obtusum*, его спутником нередко является *S. cuspidatum*, встреченный также в торфяной яме. В виде небольших пятен встречены в микропонижениях *S. fimbriatum* (иногда в смешанных дерновинах со *Straminergon stramineum*), более характерный для евтрофной облесенной окраины болотного урочища, и *S. russowii*, встречающийся в условиях как мезотрофного, так и олиготрофного питания. Кроме выше перечисленных видов, встречены *Pohlia nutans* и *Aulacomnium palustre*, произрастающие в виде примеси к другим видам, *Polytrichum strictum* в дерновине *S. fallax*, на микроповышениях — *Pleurozium schreberi*, на гнилом пне — *Tetraphis pellucida*. В дальнейшем предполагается более детальное изучение бриосинузий данной пробной площади.

Таким образом, со сменой условий питания в исследуемых фитоценозах происходит более или менее четкое изменение видового состава группировок мхов или их полное исчезновение (Гамбарян, 1981).

Синузиальное сложение мохового яруса отражает взаимосвязи между бриокомпонентом и определенными внутренними факторами фитоценоза, а именно микрорельефом и водно-минеральным режимом поверхности болот.

Литература

- Андреева Е.Н. Влияние атмосферного загрязнения на моховой покров северотаежных лесов // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л., 1990. С.159-172.
- Гамбарян С.К. Листостебельные мхи болотных фитоценозов долины среднего течения реки Зея // Систематика, экология и география споровых растений Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С.78-81.
- Список мхов территории бывшего СССР / Под ред. М.С.Игнатова, О.М.Афониной // Арктоа. Т.1. 1992. С.1-85.
- Корчагин А.А. Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1976. Т.5. С.84-283.
- Липпмаа Т.М. О синузиях // Советская ботаника. 1946. Т.14, №3. С.139-145.
- Маковский В.И. Растительность и стратиграфия торфяной залежи болот в окрестностях озер Большое Миассово, Большой и Малый Тагуль (Ильменский заповедник) // Биогеоценологические исследования на Южном Урале. Свердловск, 1978. Вып.108. С.35-52.
- Трасс Х.Х. Ценоэлементы в растительных сообществах // Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. М., 1970. С.184-193.

ТЯЖЕЛЫЕ МЕТАЛЛЫ В ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЕ СРЕДНЕГО УРАЛА И ИХ ВЛИЯНИЕ НА ОРГАНИЗМ

О.А.Сатонкина, А.Э.Тарханова***

**Институт экологии растений и животных УрО РАН,*

***Уральская государственная медицинская академия,
г.Екатеринбург,*

Географическое расположение и высокая концентрация предприятий цветной и черной металлургии со значительными выбросами тяжелых металлов на Среднем Урале позволяет считать этот регион экологического риска экспериментальной моделью для изучения экопатологии человека в индустриальных центрах России. По степени влияния на уровень популяционного здоровья и численность населения, подверженного неблагоприятному воздействию, приоритетным является комплексная химическая нагрузка (формируемая водой, атмосферным воздухом, почвой, продуктами питания). На начало 1999 г. медико-экологическая ситуация в Свердловской области расценивалась как «неблагоприятная»: область занимает двенадцатое место среди двадцати наиболее неблагоприятных в этом отношении регионов России (WEB- Атлас <http://www.sci.aha.ru/atl,1999>). Прогноз развития ситуации оценивается либо как малоудовлетворительный (при оптимистическом варианте развития событий, который предполагает, что кризисные явления последних лет удастся достаточно быстро поставить под контроль), либо как «весьма неудовлетворительный» при варианте пессимистическом (может реализоваться при сохранении существующих тенденций). В данной работе в качестве объекта исследования были использованы мелкие млекопитающие из природных популяций, по характеру обмена веществ достаточно близкие к человеку, а с другой стороны, отличающиеся быстрой сменой поколений, что позволяет в определенной мере проецировать развивающиеся у них механизмы адаптации на последующие поколения людей, проживающих в аналогичных условиях. В качестве критерия, характеризующего механизмы адаптации к длительному воздействию соединений тяжелых металлов, был взят интегральный показатель выраженности адаптационных процессов — основной обмен у животных, отловленных в Талицком районе Свердловской области (фоновая территория) и в Ревдинском районе, подверженном загрязнению поллютантами предприятий цветной металлургии. Показано, что максимальные суточные дозы поступления кадмия, цинка и меди в организм рыжих полёвок, обитающих в Ревдинском районе, значительно (на 1-2 порядка) превышают таковые показатели для животных из Талицкого района. Однако, различия в содержании данных металлов в критических органах животных, подвергающихся техногенному воздействию, и полёвок, отловленных на благополучной территории, существен-

но меньше, чем того следовало бы ожидать, исходя из данных о точном поступлении металлов в организм по пищевым путям. Отмечено координированное влияние нескольких микроэлементов. Данная система наиболее эффективно элиминирует из организма медь. Так, содержание Cu в селезенке рыжей полевки, обитающей в Ревдинском районе, достоверно ниже содержания Cu в селезенке животных из Талицкого района ($1,6 \pm 0,015$ и $2,42 \pm 0,06$ мг/кг соответственно ($P < 0,05$)). Содержание Zn в критических органах животных из Ревдинского и Талицкого районов практически идентично. В то же время данная система элиминации неэффективна в отношении соединений кадмия. Содержание Cd в печени и селезенке животных, обитающих на фоновой территории, составляет $0,05 \pm 0,01$ и $0,39 \pm 0,01$ мг/кг соответственно. Содержание Cd в печени и селезенке полевок, обитающих на территории с высоким уровнем загрязнения, существенно выше: $1,4 \pm 0,15$ мг/кг в печени и $6,8 \pm 0,18$ мг/кг в селезенке, что позволяет говорить о значительной интоксикации животных кадмием, и что коррелирует с достоверным снижением массы тела полевок ($P \leq 0,05$). Вероятно, процесс выведения металлов опосредован металлотионинами, взаимодействие с которыми сильно зависит от физико-химических характеристик исследуемых металлов (Bremner, 1987). Вместе с тем у животных, обитающих на территории района с высоким уровнем техногенного загрязнения (Ревдинский район), отмечено значительно большее потребление кислорода на единицу массы тела, ибо процесс элиминации тяжелых металлов из организма животных является энергозависимым процессом.

ИССЛЕДОВАНИЕ РЕАКТИВНОСТИ АУТБРЕДНЫХ МЫШЕЙ ПРИ ДЕЙСТВИИ ХИМИЧЕСКИХ АГЕНТОВ

А.В.Сидорова

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Проблема загрязнения биоты химическими веществами в последние десятилетия приобретает глобальный характер из-за все возрастающего объема выбросов в окружающую среду. Существует множество территорий с измененным химическим балансом, в том числе и в нашем регионе (Уральский промышленный регион относится к зоне с наивысшим уровнем хозяйственной освоенности, с максимальной степенью нагрузки на природные сообщества). Представляет интерес изучение индивидуальной реактивности животных из природных популяций, длительное время проживающих на данных территориях. Данная работа является модельным исследованием хронического влияния различных по механизмам токсического эффекта химических агентов на организм аутбредных мышей по критерию летальных доз.

Необходимо отметить, что в настоящее время экотоксикологические подходы к исследованию хронического влияния разработаны недостаточно, нет единого критерия сравнения хронического действия различных агентов, нет даже общепринятых критериев хроничности. В то же время в радиобиологических работах этот вопрос давно и успешно решен введением коэффициента эффективности дозы и дозовой мощности.

Следует отметить также, что при исследовании чувствительности популяций к какому-либо хроническому воздействию редко обращают внимание на такое важное событие, как возможность проявления генетически обусловленной преадаптации, являющейся одной из форм индивидуальной изменчивости особей.

Целью данной работы является сравнение неспецифической реактивности при хроническом воздействии экотоксических агентов по критерию летальной дозы.

Материалы и методы

Были поставлены эксперименты по пролонгированному и острому химическому воздействию. Работу проводили на лабораторных аутбредных мышах сходного возраста обоего пола. В предварительных экспериментах по отработке дозовых нагрузок и режима введения экотоксических веществ было использовано 62 животных. В основные эксперименты было включено 164 животных. Животных распределяли на 2 группы, на каждой из них изучали действие одного из выбранных химических агентов. На каждой группе одновременно было поставлено 2 эксперимента с различными режимами введения веществ. В качестве токсических агентов были выбраны фтор и циклофосфан. Фтор является одним из ведущих техногенных токсикантов, он входит в биологический круговорот веществ. Мишенью его действия являются клеточные обменные процессы, в первую очередь деятельность ферментативных систем. Циклофосфан — искусственно созданный иммунодепрессант, влияющий на нуклеиновый обмен, — синтетическое вещество, не встречающееся в природе.

Ежедневно контролировали массу тела. После смерти животных вскрывали и взвешивали внутренние органы: печень, почки, надпочечники, селезенку, сердце, легкие. После гибели животных определяли и использовали индексы внутренних органов (отношение массы органа к массе тела), что дает возможность нивелировать различия в абсолютных цифрах. Показано отсутствие половых различий по изученным показателям, что дает основание объединить самцов и самок в одну группу. Статистическую обработку данных проводили по стандартным методикам.

Результаты и обсуждение

В ходе работы нами была прослежена динамика вымирания животных под действием различных химических агентов. Анализ показывает, что выбранный нами режим введения вещества является хроническим. Критерием может служить разница между значением

накопленной дозы, приводящей к летальному исходу при пролонгированном химическом воздействии, и величиной абсолютной летальной дозы при остром (0.065 мг/г живого веса и 0.019 мг/г, соответственно, в экспериментах с циклофосфаном ($t=2,84$); 0.2 мг/г и 0.06 мг/г в экспериментах со фтором ($t=3,51$)). Таким образом, наблюдаемая в нашем эксперименте картина аналогична той, которая оценивается согласно принципу DDREF (dose and dose rate effectivity factor — коэффициент эффективности дозы и дозовой мощности) для ионизирующего излучения. По литературным данным известно, что значения DDREF в экспериментальных условиях изменяются в пределах 2-10. По нашим результатам, значения данного коэффициента равны 3,4 и 3,3 в экспериментах с циклофосфаном и фтором, соответственно. Очевидно, что режим экотоксикологического воздействия, примененный в представленном исследовании, носит характер хронического: увеличение летальной дозы при длительном воздействии хорошо соответствует представлению о повышении возможностей репарации повреждения при уменьшении мощности дозы. Это подтверждает возможность применения данного принципа не только в радиобиологических, но и в токсикологических экспериментах.

Диапазон сроков гибели животных под действием циклофосфана и фтора различен (рис.1). Начало сроков вымирания в эксперименте с фтором приходится на первые сутки, окончание — на 11 сутки. В эксперименте с циклофосфаном наблюдается латентный период, длящийся 7 суток, окончание гибели отмечается на 20 сутки. Таким образом, выявлено, что при обоих типах воздействия все животные вымирают (в абсолютных цифрах) за 11-13 дней.

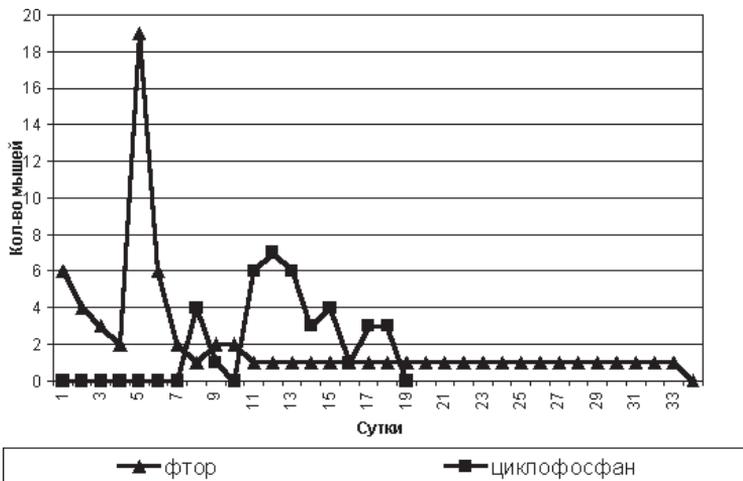


Рис. 1. Распределение по смертности при хронической затравке фтором и циклофосфаном.

Различен характер кривых вымирания: при воздействии фтором наблюдается один пик смертности (куда попадает порядка 70% всех животных), тогда как при действии циклофосфана кривая имеет 3 пика смертности.

Особый интерес представляет тот факт, что при действии фтором обнаружено 2 животных (3% от общей выборки), гибель которых произошла значительно позже гибели всей выборки. Это явление удовлетворительно объясняется возникновением акклимации, которая является проявлением генетически обусловленной преадаптации.

В эксперименте с фтором относительная потеря массы тела в среднем составила 24,78%, с циклофосфаном — 22,67% (рис.2). Интересным представляется такой факт, что потери веса при химической заправке в дозах, различающихся в 2 - 4 раза, достоверно не отличаются (24,24% и 21,1% под действием циклофосфана ($t=0,264$); 22,35% и 27,2% под действием фтора ($t=0,308$)). Данные факты наблюдаются в обоих экспериментах. В ходе работы не обнаружено значимых корреляционных связей между сроками гибели и потерей массы тела.

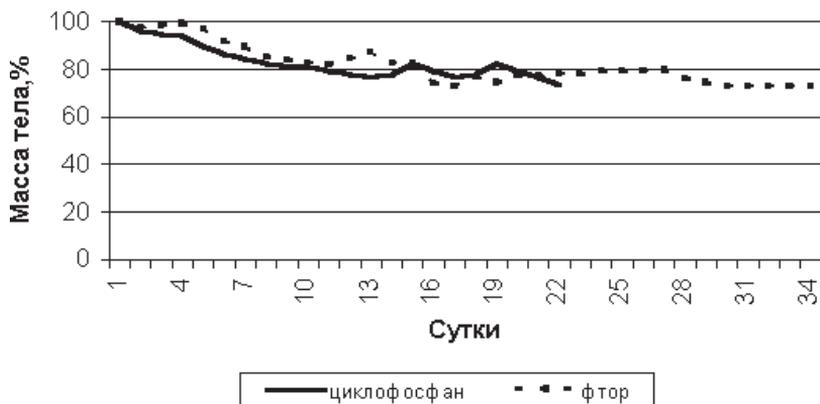


Рис. 2. Динамика массы тела.

Для исследуемых выборок был проведен дискриминантный анализ по комплексу индексов внутренних органов с группировкой по значению индивидуальной летальной дозы (ИЛД). При анализе выборок в обоих экспериментах была предпринята попытка выделить 2 класса реактивности: чувствительных и устойчивых особей, однако различия по классам недостоверны. По нашему мнению, отсутствие различий можно объяснить выраженной однородностью состояния особей из исследованных выборок.

Выводы

Величина накопленной дозы при пролонгированном химическом воздействии достоверно превышает величину абсолютной летальной дозы при острой заправке, что свидетельствует о хроничности выбранного режима воздействия и о возможности применения принципа DDREF в экотоксикологических работах.

Снижение массы тела у животных при химической заправке в дозах, различающихся в 2-4 раза, достоверно не отличается. Данные закономерности выполняются как для фтора, так и для циклофосфана.

В эксперименте с фтором обнаружены животные, у которых сроки гибели значительно превышают средние показатели. Количество таких животных составляет 3% от общей выборки. В эксперименте с циклофосфаном такой факт не наблюдается.

ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОЛИМОРФНЫХ ПО ОКРАСКЕ ПОПУЛЯЦИЙ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ (*ELLOBIUS TALPINUS* PALL.)

Н.В.Синева, Н.Г.Евдокимов

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г.Екатеринбург*

На Южном Урале обитает полиморфный вид *Ellobius talpinus* Pall., у которого обычно выделяют три морфы, различающиеся по окраске меха: бурую, черную и чепрачную (Евдокимов, Позмогова, 1984). Фенетические подходы позволяют оценить эпигенетическую специфику данных морф по частотам встречаемости фенотипических пороговых признаков черепа (Яблоков, 1987; Васильев, 1996). Поэтому цель работы состояла в том, чтобы по частотам встречаемости фенотипических пороговых признаков черепа оценить своеобразие окрасочных морф и соотнести эти различия с масштабом географических и хронографических различий на примере двух географически удаленных популяций обыкновенной слепушонки.

Материалом для исследования послужила коллекция черепов обыкновенной слепушонки, собранная в летние месяцы в Баймакском р-не Башкортостана (1980 г.) и Куртамышском р-не Курганской области (1983, 1998 и 1999 гг.), которая хранится в музее ИЭРиЖ УрО РАН. Объем изученного материала составил 234 экз. Вычисляли фенетические дистанции по комплексу фенотипических пороговых признаков черепа по методу Смита и Берри (Berry, 1963). При расчетах использовали ППП PHEN 3.0 и NTSYS.

Всего обнаружено 44 фенотипических пороговых признаков черепа. Предварительная выбраковка позволила удалить признаки, связанные с полом, возрастом и коррелирующие друг с дру-

гом, что могло исказить межгрупповые сравнения и привести к смещенным оценкам различий. В итоге проведенной проверки в дальнейший фенетический анализ были включены 30 признаков.

Сравнение аллохронных выборок из курганской популяции, разобщенных во времени на 15 лет (приблизительно 7-8 поколений) позволило оценить хронографическую изменчивость. Для оценки размаха географических различий проводили сравнение зверьков из географически удаленных курганской и башкирской популяций. Географические (межпопуляционные) различия составляют $MMD=0,081\pm 0,003$ и существенно больше, чем хронографические ($MMD=0,036\pm 0,007$). Это указывает на то, что курганская популяция в течение большого числа поколений относительно устойчиво сохраняет частоты встречаемости фенов, и косвенно свидетельствует о существенных генетических различиях между сравниваемыми популяциями. Сравнение животных разных окрасочных морф по частотам встречаемости фенов было проведено в курганской популяции слепушонки, так как в ней представители всех трех морф присутствуют в значительном количестве. Все окрасочные морфы по частотам фенов заметно отличаются друг от друга, но при этом чепрачные зверьки (промежуточные по окраске между черными и бурыми зверьками: по спине животных чепрачной морфы проходит широкая черная полоса, а брюшко имеет бурую окраску) занимают в целом промежуточное положение. В отдельные годы они могут приближаться по своим фенетическим характеристикам то к бурым, то к черным слепушонкам. Фенетические дистанции (MMD) между животными разных морф в курганской популяции колеблются от 0,021 до 0,055. Сравнение двух популяций, с учетом окрасочных морф и года отлова в курганской популяции, показало, что размах фенетических географических различий значительно больше тех, которые наблюдаются между окрасочными морфами. В разных популяциях одни и те же окрасочные морфы имеют совершенно разную аранжировку частот фенов, что не позволяет диагностировать встречаемостью тех или иных фенов-маркеров определенную морфу слепушонки. Уровень различий между морфами в сравниваемых популяциях приблизительно одинаков, несмотря на разный набор фенов, по которым наблюдаются различия между морфами.

Таким образом, по частотам встречаемости фенов достаточно хорошо различаются географически удаленные популяции. Размах географических (межпопуляционных) различий значительно больше таковых между окрасочными морфами (внутрипопуляционных). Хронографические (внутрипопуляционные) различия существенно меньше географических и указывают на относительно высокую устойчивость частот фенов в популяции обыкновенной слепушонки.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 98-04-48594 и ФЦП «Интеграция».

ОСОБЕННОСТИ ГЕНОТИПИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ КУСТАРНИКОВОЙ УЛИТКИ (*BRADYBAENA FRUTICUM* MULL.) В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ВЛИЯНИЯ НА ЛАНДШАФТЫ ЮГА ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЫ РУССКОЙ РАВИНЫ

Э.А.Снегин

Белгородский госуниверситет

Одно из опаснейших последствий влияния человека на природные популяции и виды в целом является сокращение их генетического разнообразия. Нерациональная хозяйственная деятельность, игнорирующая естественную генетическую подразделенность видов, ведет к распаду последних на небольшие локально изолированные группы. Результатом этого может быть повышение гомозиготности особей и наступление инбредной депрессии, которая усугубляет и без того отчаянное положение многих видов, а иногда является и основной причиной вымирания. Особенно опасно такое дробление ареалов для малоподвижных животных, таких, например, как брюхоногие моллюски.

В качестве модельного объекта для изучения популяционной структуры таких видов нами был выбран наземный легочный моллюск *Bradybaena fruticum* Mull. (кустарниковая улитка), широко распространенный в пределах Европейского континента.

Для данного вида установлен полиморфизм раковинных признаков (наличие темной продольной полосы на раковине (П+), определяемой как гомозигота по рецессивному аллелю (Хохуткин, 1979), отсутствие полосы (П-), цветовые вариации раковины: желтый (Ц3) — гомозигота по рецессивному аллелю, красно-коричневый (Ц1) и светло-коричневый цвет (Ц2). Кроме того, для вида установлен локус одного из ферментов эстераз, формируемый одним геном, содержащим 3 аллеля, обозначаемых как «а», «b», «с» и выявляемых с помощью электрофоретического анализа (Матекин, Макеева, 1977). Данный локус наследуется по кодоминантному типу и может давать шесть фенотипических вариантов. Все это делает вид чрезвычайно удобным для анализа его популяционной структуры.

Исследования особенностей его расселения в геоморфологической, геоботанической и климатической разных ландшафтах, в силу стено-топности вида, позволяет судить как о направлениях естественного отбора, формирующего облик популяции, так и о силе антропогенного влияния на ландшафт.

Наши исследования проводились на протяжении 4 лет (1995-1999 гг.) в южной части лесостепной зоны Русской равнины (Белгородская область).

Всего по конхиологическим признакам исследовано 6416 особей, а с помощью электрофоретического метода — 2340 особей.

При обработке материала использовали статистические методы взвешенных средних, определение дисперсий, сравнение выборок по критерию Фишера с определением значимости различий ме-

тодом «фи»), метод сравнения дисперсий и расчет генетического расстояния между популяциями. Нами использовался также метод Сьеренсена для определения различий совокупностей популяций по комбинационным фенотипам.

Основными факторами, влияющими на распространение наземных моллюсков, являются влажность, температура и, в определенной степени, — характер почвенного покрова, рельеф и растительность (Лихарев, Раммельмейер, 1952). Своеобразие действия указанных факторов в исследуемом районе определило расселение изучаемого нами вида в элементах лесостепного ландшафта.

В связи со все более возрастающей засушливостью климата, *Br. fruticum*, являясь мезофилом, в условиях юга лесостепной зоны все больше концентрируется в наиболее увлажненных участках: в поймах рек, на дне балок и оврагов. Этот факт говорит о сужении условий обитания *Br. fruticum* в лесостепном ландшафте, по сравнению с северо-восточной частью ареала вида, где улитки могут осваивать и водоразделы. Наиболее предпочитаемыми местами обитания *Br. fruticum* в изучаемом районе являются пойменные лиственные леса; на водоразделах улиток нет.

Существенное влияние на расселение *Br. fruticum* в лесостепном ландшафте в настоящее время, помимо естественных условий, оказывает человек. Лесостепь Среднерусской возвышенности относится к территориям с большой антропогенной нагрузкой (под сельхозугодья используется 79% территории, облесенность 10%) (Состояние..., 1999). На естественную изоляцию, которой способствует лесостепной ландшафт, накладывается антропогенная изоляция. Естественный ареал вида в настоящее время сильно раздроблен. Распределение улиток носит сугубо мозаичный характер и ограничено в основном сохранившимися пойменными островками ивовых и ольховых зарослей, что значительно облегчает установление границ колоний. Расстояние между отдельными колониями в наиболее пострадавших районах составляет от нескольких сотен метров до 2-3 километров. О том, что антропогенно измененные участки поймы являются непригодными для обитания улиток, говорит тот факт, что в этих местах вид либо вообще не встречается, либо встречаются только улитки 1-го возраста, служащие расселяющей стадией. Полное отсутствие взрослых (половозрелых) особей и даже особей 2-го возраста говорит о том, что на этих участках идет интенсивная элиминация вида.

Генотипический анализ пространственной структуры расселения *Br. fruticum* показал высокую степень оригинальности большинства разобщенных колоний улиток, расположенных в различных пунктах, по частотам аллелей и фенотипов П+, ЦЗ, и b. Сравнение по средним частотам и дисперсиям показывает, что большая часть исследуемых колоний (28 из 45) относятся к разным совокупностям особей, которые следует считать популяциями в строго генетическом определении этого слова. Другие колонии являются частями подразделенных популяций (т.е. демами). Причем, в том случае, когда образованию популяций способствует естественная изоляция (болотистые участки поймы, меловые склоны и др.), наблюдается лишь формиро-

вание генотипического своеобразия разделенных групп. Если же происходит образование антропогенно разобщенных популяций, то это нарушает естественную подразделенность вида, т.к. в этом случае большинство изолирующих препятствий (автострады, железнодорожные насыпи, карьеры и т.д.) непреодолимы для улиток; это ведет к сильной изолированности, к случайному дрейфу генов и к уменьшению генотипического разнообразия популяций, что было зафиксировано нами в нескольких «антропогенных» колониях.

Однако одновременно с тем, что большинство исследуемых колоний являются популяциями, определенная степень близости генотипического и аллельного состава популяций позволяет объединить их в группы популяций следующего уровня структуры расценности, которому мы дали название «пункт».

Проведенное сравнение групп популяций, относящихся к определенным пунктам (их было выделено 20), в отношении концентрации аллеля П+, Ц3 и b (как наиболее распространенного аллеля эстеразы) показало, что по аллелю П+ в 60% случаев каждая группа достоверно отличается от других. В отношении концентрации аллеля Ц3 степень обособленности оценивается 45%, а по аллелю эстеразы b — 43%. Сравнения дисперсий по указанным аллелям показывает еще большую обособленность групп популяций пунктов. По аллелю П+ в 89% случаев сравниваемые группы принадлежат к различным совокупностям, по аллелю Ц3 — 94%, по аллелю эстеразы b — 87%.

Такое генотипическое своеобразие пунктов есть следствие двух обстоятельств. Первое — это своеобразие геоморфологических и микроклиматических условий в пунктах, выступающих как факторы естественного отбора, и второе, быть может, более существенное — это разобщенность пунктов крупными антропогенно измененными участками ландшафта, непригодными для существования вида.

В свою очередь, сходное своеобразие абиотических факторов в пунктах, относящихся к определенным физико-географическим районам (ФГР, их в районе исследования выделяется четыре (Чендев, 1996), позволило объединить эти пункты в следующий уровень иерархии популяционной структурированности вида — группа популяций пунктов физико-географического района. Следует отметить, что современное своеобразие комплекса условий в каждом из ФГР сложилось не без действия антропогенного фактора.

Сравнение групп популяций, расположенных в различных ФГР, демонстрирует существенное влияние, которое оказывает среда обитания на их фенотипический облик. Из полученных данных следует, что при движении с запада на восток (увеличение континентальности климата) в популяциях наблюдается достоверное увеличение доли гомозиготных фенотипов П+, Ц3 и bb.

Говоря обо всех физико-географических районах в целом, как частях юга лесостепи, отметим, что для них характерно низкое значение доли улиток, имеющих продольную полосу на раковине (0,133), и улиток, имеющих желтый цвет раковины (0,108). Доминирующими в популяциях региона являются фены П- (0,867), Ц2 (0,662) и Ц1 (0,230).

Из аллелей эстеразы наиболее распространенным является аллель «b» (средняя частота — 0,8). Причем в большинстве популяций он встречается в форме гомозиготы «bb» (средняя частота — 0,7).

Таким образом, анализ частот фенотипов и аллелей в популяциях, в группах популяций пунктов, физико-географических районов и в генеральной совокупности позволил увидеть иерархию популяционной структурированности вида *Br. fruticum* на юге лесостепи. Эта иерархия во многом создана градиентами природных факторов; вместе с этим, ряд популяций и их совокупностей по своим генотипическим характеристикам несколько противоречит этой иерархической структуре (неожиданным увеличением или понижением частоты аллелей и фенотипов). Эти противоречия объясняются тем, что генетическая структура таких популяций сложилась под действием условий, созданных человеком.

К изложенным выше подходам к изучению фенотипического облика популяций на разных уровнях их иерархических комплексов дополнительно были проанализированы частоты комбинационных фенотипов. Последние представляют собой сочетание в одной особи одного из трех цветковых фенотипов раковины с присутствием одного из шести фенотипов трехаллельного локуса эстеразы. Анализ проводился во всех возрастных группах, но приводимые здесь данные относятся только к улиткам репродуктивного возраста.

Были получены следующие результаты: из 36 возможных комбинаций присутствует 33. Зафиксировано уменьшение числа комбинаций в степных, болотистых, а также в антропогенно-измененных биотопах. Качественный анализ распространенности и представленности комбинационных фенотипов позволил установить их зависимость как от климатических, так и от антропогенных факторов, вызывающих формирование сильно разобщенных популяций. Все комбинации были условно разделены на определенные группы, именуемые как процветающие, угнетенные, дискриминационные и отсутствующие (рис. 1).

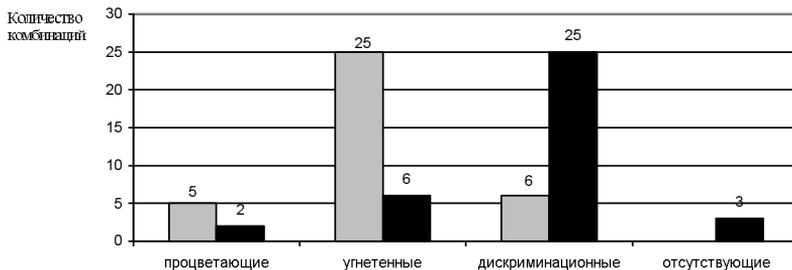


Рис. 1. Распределение комбинационных фенотипов по группам (серый цвет — в популяциях северо-восточной части ареала, черный цвет — на юге лесостепи; цифрами обозначено количество комбинаций).

Наблюдался явный крен в сторону уменьшения разнообразия комбинационных фенотипов в популяциях *Br. fruticum*, т.к. подавляющее их большинство находится в состоянии дискриминации (25).

При изучении возрастных изменений частот фенотипов и их комбинаций в популяциях мы обращали внимание на тенденции в их изменении, где различия не достоверны, но прослеживаются однозначно во многих популяциях.

В большей части популяций доля особей с продольной полосой на раковине (П+) в старшем возрасте имеет тенденцию к повышению. С возрастом происходит значительное увеличение концентрации фена Ц1. В большинстве популяций доля улиток, имеющих желтый цвет раковины (Ц3), с возрастом уменьшается. В отношении наиболее распространенного из локусов эстеразы аллеля b для большинства районов получен положительный результат. Однако частота гомозигот по данному аллелю (bb) во всех возрастах многих популяций остается практически на постоянном и довольно высоком уровне.

Имели место и случаи резкого изменения частот аллелей по возрастам. В основном они наблюдались в сильно изолированных «антропогенных» колониях.

Надо отметить, что в настоящее время еще трудно дать причинный анализ резких изменений частот, тем более, еще труднее найти причины тенденций. Но в любом случае эти изменения отражают то общее соотношение частот аллелей и фенотипов, которое прослеживается в популяциях в целом.

Сравнение тенденций возрастных изменений комбинационных фенотипов с использованием коэффициента Сьеренсена показало, что между популяциями, обитающими в сходных физико-географических условиях (т.е. в одном ФГР) существуют как максимальные сходства в тенденциях, так и полное отсутствие такового. К тому же, в ряде случаев, значения коэффициента сходства Сьеренсена для популяций, расположенных в различных ФГР, могут быть гораздо выше, чем между популяциями, принадлежащими одному ФГР.

Такая противоречивая картина позволяет предположить, что влияние биогеоценотических факторов на генетическую структуру популяций в данном случае дополняется случайным дрейфом генов, вызванным отнюдь не влиянием естественного отбора.

С целью создания целостной картины расселения *Br. fruticum* в пределах Русской равнины нами было проведено сравнение популяционной структуры вида на юге лесостепи (южная группа популяций) с данными предыдущих исследований, касающихся северо-восточной части ареала вида (Подмосковье, Архангельск, Екатеринбург) (Баталь и др., 1996).

Были получены следующие результаты. Анализ частоты фена П+ выявил четкую клинальную изменчивость — достоверное увеличение доли полосатых улиток по мере продвижения на север (Белгород — 0,133; Подмосковье — 0,411; Екатеринбург — 0,412; Архангельск — 0,712), что согласуется с мнением ряда авторов о повышенном уровне метаболизма последних, по сравнению с бесполовыми особями (Хохуткин, 1976; Матекин, Макеева, 1979).

Во всех частях ареала фен ЦЗ (желтая окраска раковины) находится под прессом естественного отбора. Значения его везде очень малы (Архангельск — 0,109; Белгород — 0,108; Подмосковье — 0,2; Екатеринбург — 0,176).

В районе Архангельска и Белгорода отмечены наибольшие частоты встречаемости аллеля эстеразы «b» (0,775 и 0,8 соответственно). В том и другом случае наблюдается переход этого преобладающего аллеля в гомозиготное состояние.

Анализ представленности и распространенности комбинационных фенотипов говорит о понижении генотипического разнообразия в популяциях южной группы по сравнению с таковыми в северо-восточной части ареала вида, где большинство комбинаций, в отличие от комбинационных фенотипов юга, относятся к процветающим и угнетенным (рис.1).

Известно, что в ряде случаев антропогенное влияние может убыстрить процесс сужения фенотипического разнообразия популяций вида как следствие большого количества гомозиготных особей. Полученные данные показывают высокий уровень гомозиготности во всех частях ареала вида. Например, степень гомозиготности по эстеразам оценивается следующими показателями: южная группа — 0,764; Архангельск — 0,774; Подмосковье — 0,577; Екатеринбург — 0,075. Причем в трех районах повышение гомозиготности популяций есть следствие доминирования в них частоты аллеля эстеразы b с малым давлением на него естественного отбора, в силу стабильности кормового объекта.

Сравнение популяционной структуры *Br. fruticum* на юге с наиболее изученным в этом отношении районом Подмосковья показал большую пространственно-популяционную структурированность вида на юге лесостепной зоны, т.е. большее количество случаев достоверных различий между колониями.

Данные о возрастных изменениях генетического состава в группах популяций исследуемых частей ареала вида говорят об уменьшении различий между разновозрастными группами на юге ареала, по сравнению с северо-западом, что также, на наш взгляд, является следствием уменьшения генотипического разнообразия (рис.2).

В заключение хотелось бы отметить, что сравнение генеральных средних частот по трем аллелям (П+, ЦЗ, b), полученных в 1996 и 1997 годах для южной группы, показало, что, несмотря на резкие отличия в частотах по данным аллелям, как между различными популяциями в пределах одного года, так и внутри популяций в разные годы, в целом для региона различия генеральных средних частот по годам незначительны. Приведенные данные подтверждают концепцию С.С.Четверикова (1926) и Ю.П.Алтухова (1995) и других авторов о том, что популяционная структурированность вида на базе полиморфизма локусов генома, способствует его выживанию в пространстве и во времени.

Вместе с тем, приведенные данные, на наш взгляд, заставляют различать, так сказать, естественную популяционную структуру и популяционную структурированность, возникающую под действи-

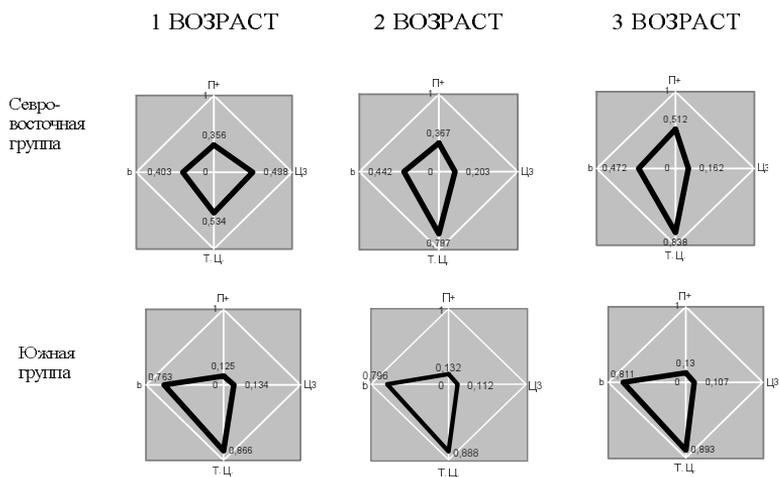


Рис. 2. Возрастные изменения частот фенотипов и аллелей в южной и северо-восточной группе популяций (т. ц. — темный цвет раковины: Ц1 + Ц2).

ем антропогенных факторов. В последнем случае, случайный дрейф генов может создать изолированные популяции, соотношение частот аллелей которых не будет содействовать возможности выживания популяций и создаст условия, крайне неблагоприятные для длительного существования вида во времени. И такая опасность существует не только для изучаемого вида, но и для всего биоценотического комплекса юга лесостепи.

Литература

- Алтухов Ю.П. Внутривидовое генетическое разнообразие: мониторинг и принципы сохранения // Генетика. 1995. Т.31, №10. С.1333-1357.
- Баталь Ш., Матекин П.В., Пахорукова Л.В., Макеева В.М. Пространственная структура расселения *Bradybaena fruticum* в северо-восточной части ареала вида и формирование фенотипического облика популяций вида // Ruthenica. 1996. Т.6, вып.1. С.67.
- Лихарев И.М., Раммельмейер Е.С. Наземные моллюски фауны СССР // Определители по фауне. М.: Л., 1952. Вып.43. 512 с.
- Матекин П.В., Макеева В.М. Полиморфная система эстераз и пространственная структура вида у кустарниковой улитки (*Bradybaena fruticum* Mull.) // Журн. общей биологии. 1977. Т.38, №6. С.908-913.

- Матекин П.В., Макеева В.М. К вопросу о селективном значении конхиологических и биохимических признаков // Моллюски, основные результаты их изучения. Л., 1979. С. 150.
- Состояние окружающей природной среды Белгородской области в 1998 году. Белгород, 1999. 115 с.
- Хохуткин И.М. О физиологической дифференциации моллюсков рода *Bradybaena* // Биол.науки: Науч. докл. высш. школы. Зоология. 1976. №7. С.54-57.
- Хохуткин И.М. О наследовании признака «опоясанности» в естественных популяциях наземного брюхоногого моллюска *Bradybaena fruticum* Mull. // Генетика. 1979. Т.15, №5. С.868-871.
- Чендев Ю.Г. Природно-территориальные комплексы // География Белгородской области. Белгород, 1996. С.60-66.
- Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биологии. Сер. 2А. 1926. Т.2, вып.1-4. С.3-54.

ПИТАНИЕ ЗИМНЯКА В ГНЕЗДОВОЙ ПЕРИОД НА МОДЕЛЬНОЙ ПЛОЩАДКЕ ЮЖНОГО ЯМАЛА

В.А.Соколов

Пермский госуниверситет

Материал для данного сообщения был собран с 20 июня по 20 сентября 1999 г.

На модельной площадке под наблюдением находились 16 гнезд мохноногого канюка (*Buteo lagopus*), на которых собирались погадки. В общей сложности разобрано более 800 погадок, из которых определено около 1400 объектов питания. Параллельно проводили учеты численности мелких млекопитающих давилками. Отработано 3600 ловушко - суток, поймано 380 зверьков.

Установлено, что зимняк избирательно добывает копытных леммингов (*Dicrostonyx torquatus*), доля которых в питании составляет 60% всей добычи, а в учетах давилками — 7%.

В питании зимняка преобладают полевки Миддендорфа массой 20-40 г, в учетах давилками — до 20 г и более 40 г.

Взрослые особи зимняка предпочтительно кормятся полевками Миддендорфа (*Microtus middendorffii*) и узкочерепными (*Microtus gregalis*), в общей сложности составляющими более 52%. Птенцам чаще приносят копытного и сибирского (*Lemmus sibiricus*) леммингов — 61%.

Методом регрессионного анализа восстановлена масса тела копытных леммингов в питании птенцов и взрослых птиц. Оказалось, что птенцам в гнездо родители приносят зверьков со средней массой 65 г, а сами едят 45 г особей. Различия статистически достоверны.

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ГИПЕРСОЛЕННОГО ОЗЕРА (НА ПРИМЕРЕ САКСКОГО ОЗЕРА)

Е.А.Соколова, Н.А.Липтева

*Институт биологии внутренних вод, пос.Борок,
Ярославская обл.*

Сакское озеро входит в состав Евпаторийской группы соленых озер и относится к хлоридно-натриево-магниевому типу (Дзенс-Литовский, 1958). Западная часть озера служит сырьевой базой химического завода, восточная используется как источник лечебной грязи. В питании озера главную роль играет приток морской воды через канал, сточные и дождевые воды. В период наблюдений (1987-1989 и 1991 гг.) соленость рапы варьировала в течение годового цикла: 80-120 мг/л в Восточном и 60-80 мг/л — в Западном бассейне. Содержание кислорода в вегетационный период изменялось от 4.0 до 7.0 мг/л, Eh илов колебалась от 174 до 350 мВ.

Структурно-функциональные показатели подвержены межгодовым и сезонным изменениям. Так, средние величины скорости первичной продукции органического вещества (ОВ) колебались в период вегетации в пределах: 7-320 в Восточном и 10-990 мкгС/(лсут) в Западном бассейне, и, соответственно, деструкция ОВ происходила со скоростью 220-700 и 320-1100 мкгС/(лсут). Чередование максимумов и минимумов определялось в основном динамикой концентраций солей. Отношение максимальной продукции к деструкции в восточной части было меньше 1, в западной — чаще всего выше 1. Общая численность бактерий в разные годы составляла 0.7-2.8 млн.кл/мл и мало различалась между бассейнами озера. Биомасса (В) изменялась в пределах 34-83 в Восточном бассейне и в Западном — 22-117 мкгС/л. Время генерации бактерий колебалось от 25 до 170 ч⁻¹ и было минимальным в августе. Потребление углекислоты бактериями варьировало от 0.38 до 10.6 и 1.7-11.0 мкгС/(лсут), соответственно. Средние значения бактериальной продукции (Р) составляли в восточной части 65 и в западной -136 мкгС/(лсут). В первой они характерны для мезотрофных, во второй — евтрофных водоемов. В отдельные годы продукция бактерий превосходила фотосинтез в 2.5 раза или их величины были соизмеримы. Коэффициент Р/В составил в среднем в вегетационный период 1.2 в восточной и 2.5 — в западной части. В зимний период он соответствовал 0.1. Количество бактериобентоса в разные годы варьировало в пределах 8.4-22.0 млрд.кл/г сырого ила. Максимальные его величины зарегистрированы осенью и минимальные (4.0 млрд.кл./г) — зимой. Их биомасса в 10-20 раз превышала таковую в рапе. Продукция биомассы бактерий колебалась в течение вегетационного периода в пределах 3-30 мкгС/(гсут). Наибольшее ее количество продуцировалось в период максимальной температуры и интенсивной деструкции ОВ (935

мгС/м²). В 30-см колонке ила в Восточном бассейне с высокой скоростью -23.5 мгS/(кг сут) — протекала редукция сульфатов при численности сульфатредуцирующих бактерий 8-700 тыс.кл/г, что превышало в 10 раз таковую в Западном. Пики образования сульфидов и их приуроченность к сезону имеют межгодовые отличия и наблюдались в июне или в феврале. Это обусловлено наличием доступного ОВ и оптимальных восстановленных условий для сульфатредуцирующих бактерий.

В целом динамика структурно-функциональных характеристик сообщества микроорганизмов обусловлена изменением такого мощного экологического фактора, как минерализация среды, возникающим в силу естественных процессов и антропогенных воздействий.

ТИПОЛОГИЯ ФАУН МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПОЗДНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА И ГОЛОЦЕНА СРЕДНЕГО ЗАУРАЛЬЯ

Т.В.Струкова

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г.Екатеринбург*

Проблемы типологии возникают во всех науках, которые имеют дело с крайне разнородными по составу множества объектами и решают задачу их упорядоченного описания. При описании ископаемых фаун млекопитающих палеонтологи, в зависимости от целей работы, подразделяют их на разном уровне: зоогеографическом, биостратиграфическом, ландшафтном и биотопическом. При этом методологической основой являются принципы актуализма и историзма.

При зоогеографическом районировании современных фаун мелких млекопитающих тип фаунистического комплекса определяется типом растительности и характеризуется преобладанием млекопитающих одной экологической группы. В градиенте север — юг происходит смена зональных типов растительности и вместе с ними смена типов фаун.

Для голоценового периода применимы прямые аналогии между современными и ископаемыми фаунами, так как в этот период на всей территории Евразии происходит становление и развитие современной зональности.

В плейстоцене складывался иной тип фауны и растительности, не имеющий аналогов в современности. Дисгармоничная, смешанная, безаналоговая, перигляциальная, гипербореяная — такие названия использовались и используются для обозначения фаун плейстоцена, особенностью которых являлось обитание на одной территории тундровых и степных видов (Шер, 1990; Смирнов, 1999; Borodin, 1996). В состав фаун также входили ныне вымершие таксоны.

Работая с ископаемым материалом из местонахождений (точной находения остатков), палеонтологи говорят о локальной фау-

не региона, понимая под этим население животных относительно компактной и однородной территории, сопоставимой с несколькими десятками квадратных километров (Смирнов, 1996).

Основными характеристиками локальной фауны мелких млекопитающих являются совокупный видовой состав и соотношение долей видов (Смирнов, 1996).

Накопленный значительный палеонтологический материал позволил Н.Г.Смирнову (1994) провести типологию фаун Урала в позднем плейстоцене и голоцене, более детально для Среднего Урала.

Появившийся в последние годы ископаемый материал с территории Среднего Зауралья заполняет временные пробелы и позволяет рассмотреть историю развития фаун в этом регионе. Именно по этой территории в плейстоцене проходила южная граница распространения дисгармоничных фаун (Ивакина, Струкова и др., 1997). Целью нашей работы является типология фаун Среднего Зауралья в позднем плейстоцене и голоцене.

В ходе работы решались следующие задачи:

Определение видового состава и соотношения долей видов местонахождений Среднего Зауралья как характеристик локальных фаун.

Сопоставление типов фаун позднего плейстоцена и голоцена с описанными ранее с Южного, Среднего и Северного Урала.

Сравнение типов фаун Среднего Зауралья в градиенте предгорье — равнинная часть.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 99-05-65659. Автор хотел бы выразить благодарность всем участникам полевых работ, а также А.В. Бородину за помощь в работе и критические замечания в процессе обсуждения материалов.

Материал и методика

В работе представлен ископаемый материал из местонахождений, расположенных в предгорной, холмисто-увалистой и равнинной части Среднего Зауралья вдоль одной широты — 57° с.ш. (рис. 1). В настоящее время это район контакта лесостепи, средней и южной тайги.

Общее количество определенных зубов мелких млекопитающих составило 35 тыс. экземпляров. Остатки ископаемых животных были приурочены к аллювиальным (речным) и пещерным типам отложений. Рассматриваемый возрастной диапазон — поздний плейстоцен — голоцен.

Ископаемый материал из рыхлых пещерных отложений (Шайтанозерский каменный остров-1; Першинская пещера-1) наиболее многочислен и достаточно полно характеризует фауну конкретного временного интервала. Палеонтологический материал, полученный из аллювиальных отложений (Лебедкино, Речкалово), менее значителен по количеству остатков, но он позволяет выявить доминирующие виды фауны данного региона.

Местонахождение Шайтанозерский каменный остров-1 было описано нами ранее (Струкова, 1999), возраст отложений — поздний плейстоцен — голоцен.

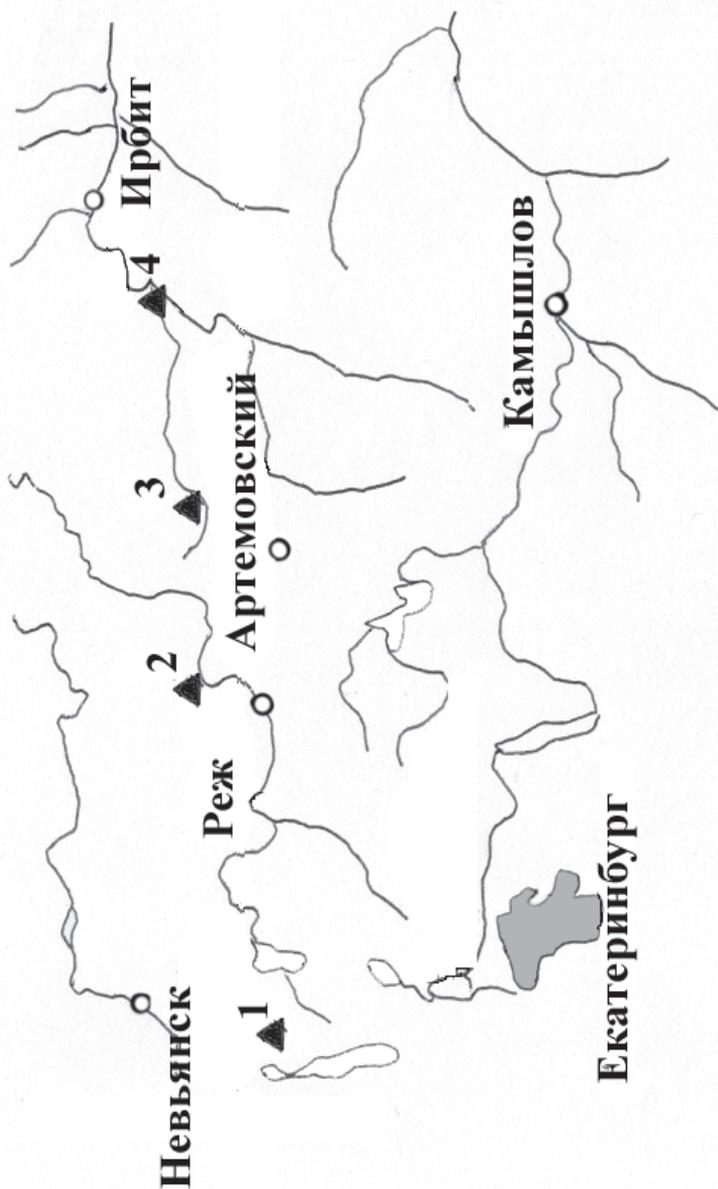


Рис. 1. Схема расположения местонахождений ископаемых остатков мелких млекопитающих:
1 — Шатран'озерский Каменный остров-1; 2 — пещера Першинская-1; 3 — Лебекино; 4 — Речкалово.

Першинская пещера- 1 представляет собой многослойный археологический и палеозоологический памятник в известняковом скалистом массиве на левом берегу реки Реж, около деревни Першино. Возраст отложений — поздний плейстоцен - голоцен. Описание пещеры, стратиграфия отложения и датировка их по археологическим материалам сделаны Н.Г.Ерохиным (Ерохин и др., 1997). Видовой состав мелких млекопитающих и количество остатков, извлеченных из рыхлых отложениях пещеры, приведены в таблице 1.

Местонахождение Лебедкино расположено на левом берегу р.Бобровки на окраине деревни Лебедкино. Общая высота уступа составляет 5 м. Из серых алевроитов были отмыты остатки позднелеистоценовых млекопитающих (табл.2). По растительным остаткам из синевато-серых глин, залегающих ниже костеносного горизонта, получена радиоуглеродная дата 25300±300 лет (ГИН 4438) (Малеева, Стефановский, 1988).

Таблица 1. Видовой состав и количество остатков мелких млекопитающих из рыхлых отложений пещеры Першинская-1

Вид	Слой 1	Слой 2	Слой 3ав	Слой 4а	Слой 4б-5	Слой 6
<i>Sorex sp.</i>	51	1	205	12	6	8
<i>Chiroptera</i>	15					21
<i>Lepus sp.</i>	3		2	7	61	112
<i>Ochotona sp.</i>	5	1	9	2	60	47
<i>Sciurus vulgaris</i>			3			
<i>Tamias sibiricus</i>	10	1				
<i>Spermophilus sp.</i>	6		36	29	2	
<i>Marmota bobac</i>			1	1	1	1
<i>Sicista sp.</i>	93	1	216	20	3	1
<i>Apodemus sylvaticus (M/2)</i>	1		3			3
<i>Apodemus agrarius (M/2)</i>	2		5		1	
<i>Apodemus sp.</i>	32		84			3
<i>Ellobius talpimus</i>	36	2	136	1		
<i>Cricetulus migratorius</i>	9		8	43	135	86
<i>Cricetus cricetus</i>	90	7	112	21		
<i>Clethrionomys sp.</i>	156	2	225	22	31	12
<i>Lagurus lagurus</i>	221	1	93	111	2225	2587
<i>Eolagurus luteus</i>					7	
<i>Dicrostomys sp.</i>	175	3	93	124	2655	2746
<i>Lemmus (?Myopus) sp.</i>	6		3	5	32	37
<i>Arvicola terrestris</i>	2239	117	660	152		
<i>Microtus gregalis</i>	55	2	71	170	383	574
<i>Microtus oeconomus</i>	21		6	17	27	19
<i>Microtus ex gr. arvalis-agrestis</i>	543	35	790	53	12	3
<i>Microtus agrestis M/1</i>	14		21	10		
<i>Microtus agrestis M/2</i>	43		82			
<i>Microtus sp.</i>	2290	46	3906	334	2268	2353
ВСЕГО	6116	219	6770	1134	7909	8613

Таблица 2. Видовой состав и количество остатков мелких млекопитающих в отложениях аллювиальных местонахождений

Вид	Лебедкино	Речкалово
<i>Ochotona sp.</i>	нижняя челюсть	1
<i>Spermophilus sp.</i>	верхняя челюсть	-
<i>Clethrionomys sp.</i>	-	2
<i>Dicrostonyx sp.</i>	2	2
<i>Lagurus lagurus</i>	35	327
<i>Eolagurus luteus</i>	19	-
<i>Microtus gregalis</i>	8	58
<i>Microtus oeconomus</i>	-	3
<i>Microtus arvalis</i>	-	3
<i>Microtus sp.</i>	7	334
<i>Lemmus (?Myopus) sp.</i>	1	-
ВСЕГО	72	729

Местонахождение Речкалово расположено на левом берегу реки Ирбит в деревне Речкалово. Общая высота уступа составляла 6 м. По геоморфологическому строению отложения сходны с таковыми из Лебедкино.

Для каждого местонахождения нами проведен тафономический анализ; на основании радиоуглеродных дат, геоморфологических особенностей отложений и морфологии видов произведена датировка отложений, определены видовой состав и соотношение видов. Для сравнения нами были использованы описанные ранее Н.Г.Смирновым типы фаун на территории Южного, Среднего и Северного Урала (Историческая..., 1990; Смирнов, 1993, 1996).

Результаты и обсуждение

Поздний плейстоцен.

Самые древние из рассматриваемых фаун Среднего Зауралья относятся к валдайскому периоду позднего плейстоцена. Как показано на рис.2, фауны позднего валдая Южного, Среднего Зауралья и Северного Урала отличались по видовому разнообразию. Если в

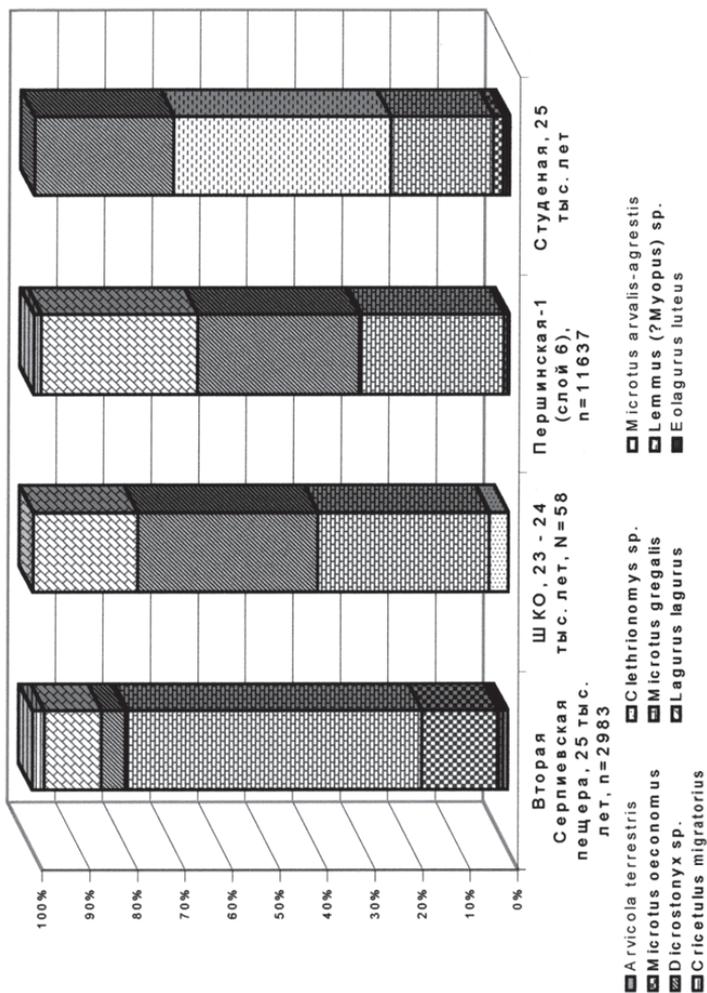


Рис. 2. Изменение соотношения количества остатков полевок в позднелейстоценовых местонахождения Южного, Среднего и Северного Урала (25-23 тыс. лет).

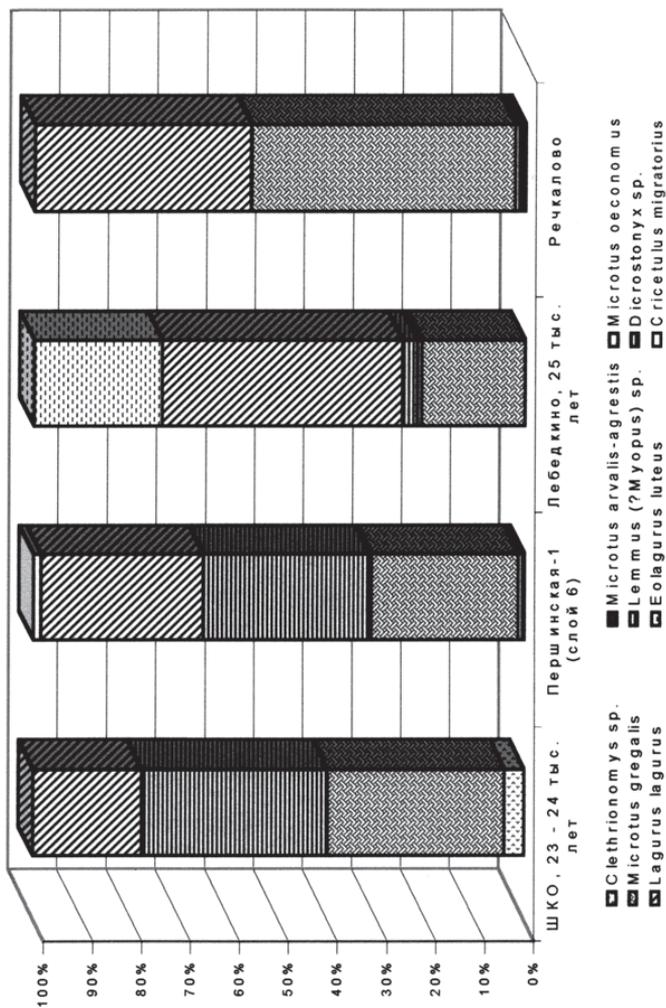


Рис. 3. Изменение соотношения количества остатков полевок в позднелейстоценовых местонахождениях Среднего Зауралья в градиенте предгорье — равнинная часть.

фауне Южного Урала представлено 20 видов, в Среднем Зауралье это число составляет 10 видов, то на территории Северного Урала число видов сокращается до 5-7. При этом следует отметить, что во всех местонахождениях обнаружены остатки 3 видов: узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*), степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) и копытного лемминга (*Dicrostonyx sp.*). В географическом градиенте юг-север прослеживается уменьшение доли степной пеструшки (с 33 до 0%) и узкочерепной полевки (с 60 до 13%), увеличение доли копытного лемминга (с 5 до 73%).

Местонахождения, расположенные в предгорной части Среднего Урала, Шайтаноозерский каменный остров-1 и пещера Першинская-1, укладываются в общую картину изменений видового состава и соотношения видов в градиенте север — юг. Аналогичный характер изменения фаун можно проследить на рубеже 13-14 тыс. лет.

Особо следует остановиться на фаунах из аллювиальных местонахождений Лебедкино и Речкалово, которые расположены в равнинной части Среднего Зауралья (рис.3).

Видовой состав и соотношение видов мелких млекопитающих местонахождения Лебедкино позволяют охарактеризовать новый тип позднеплейстоценовой фауны, видами-доминантами которой являлись степная пеструшка, желтая пеструшка и узкочерепная полевка. Для данного региона такой тип фауны отмечается впервые. Фауны аналогичного типа известны с Южного Зауралья (Долгое, Введенка, В.Алабуга), возраст которых — конец среднего плейстоцена — начало позднего плейстоцена. Это наиболее северная точка нахождения такой фауны в Среднем Зауралье.

В фауне Речкалово представлено 2 вида-доминанта: узкочерепная полевка и степная пеструшка. Аналогичный тип фауны обнаружен в местонахождении Паренкино, которое имеет позднеплейстоценовый возраст и расположено в непосредственной близости от Речкалово.

Таким образом, в позднем плейстоцене для территории Среднего Зауралья характерен перигляциальный (дисгармоничный, безаналоговый) тип фауны. При удалении от предгорной части к равнинной происходит уменьшение доли тундровых видов и увеличение доли степных (рис. 3).

Голоцен.

В этот период на территории Среднего Зауралья происходит становление современных типов фаун, т.е. появляются и начинают доминировать виды, составляющие ядро современной фауны данного региона.

На равнинной части Среднего Зауралья местонахождения с фаунами этого периода пока отсутствуют. Голоценовые фауны обнаружены в местонахождениях Шайтаноозерский каменный остров-1, и пещера Першинская-1. Ввиду малой мощности рыхлых отложений голоценового возраста в Шайтаноозерском каменном острове -1 (Струкова, 1999) представлена только фауна суббореального периода. В Першинской пещере-1 отложения более мощные (до 1,8 м) и позволяют охарактеризовать фауны трех временных этапов голоцена — бореального, суббореального и атлантического.

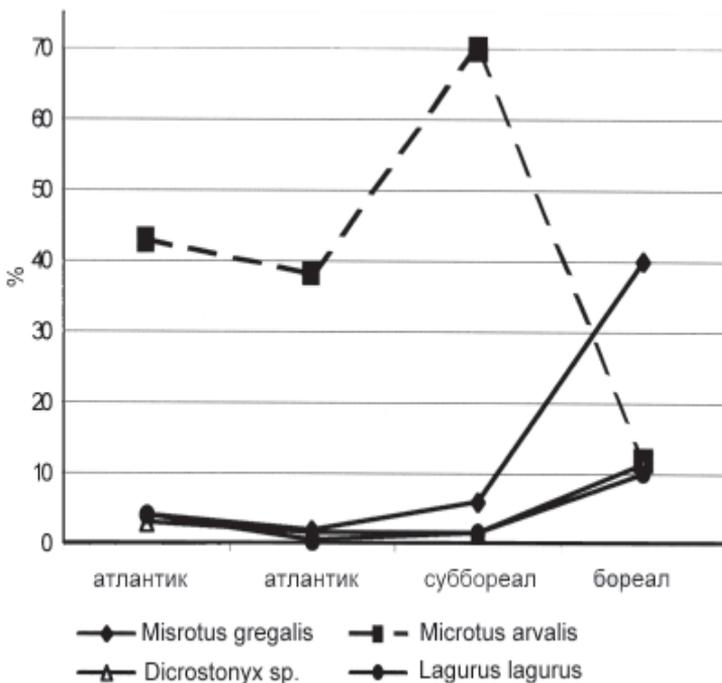


Рис. 4. Изменение долей видов в рыхлых отложениях пещеры Першинская-1 в голоцене.

Типы фаун из местонахождений Среднего Зауралья голоценового возраста аналогичны описанным Н.Г.Смирновым (1994).

Таким образом, в Среднем Зауралье в голоцене происходит смена перигляциального типа фауны таежным, т.е. формирование современной зональности. В процессе развития происходит уменьшение доли тундровых и степных видов и преобладание таежных и интразональных (рис.4).

Заключение

На основании имеющихся ископаемых материалов показано, что в предгорной части Среднего Зауралья в позднем плейстоцене был представлен перигляциальный тип фауны с преобладанием тундровых видов в предгорной части и степных в равнинной.

Местонахождение Лебедкино — самая северная точка нахождения остатков желтой пеструшки в позднем плейстоцене на территории Среднего Зауралья.

В голоцене происходит деградация перигляциальной фауны и формирование ядра современной таежной фауны.

Литература

- Ерохин Н.Г., Тихонова Н.Р., Волков Р.Б. Першинская-1 пещера — стратифицированный археологический памятник в Среднем Зауралье (каменный век — поздний железный век) // Охранные археологические исследования на Среднем Урале. Екатеринбург, 1997. Вып.1. С.61–69.
- Ивакина Н.В., Струкова Т.В., Бородин А.В., Стефановский В.В. Некоторые материалы по становлению современных экосистем Среднего и Южного Зауралья // Палеонтологический журнал. 1997. Т.31, № 3. С.25–29.
- Историческая экология животных гор Южного Урала / Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А. и др. Свердловск: Изд-во УрО АН СССР, 1990. 244 с.
- Малеева А.Г., Стефановский В.В. Фауна мелких млекопитающих из позднеплейстоценовых местонахождений восточного склона Урала и Зауралья // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск, 1988. С.81-97.
- Смирнов Н.Г. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Наука, 1993. 64 с.
- Смирнов Н.Г. Грызуны Урала и прилегающих территорий в позднем плейстоцене и голоцене. Автореф. дис....докт. биол.наук. Свердловск, 1994. 58 с.
- Смирнов Н.Г. Разнообразие мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Екатеринбург, 1996. С.39-83.
- Смирнов Н.Г. Природная зональность Северной Евразии позднего валдая по данным палеотериологии // Экология древних и современных обществ: Тез. докл. Тюмень, 1999. С.35–38.
- Струкова Т.В. Шайтаноозерский Каменный остров 1 — палеозологический памятник в гранитном гроте // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии: Материалы конф. Екатеринбург, 1999. С.175-180.
- Шер А.В. Актуализм и дисконформизм в изучении экологии плейстоценовых млекопитающих // Журн. общей биологии. 1990. Т.51, № 2. С.163–177.
- Borodin A.V. Quaternary faunas of small mammals from the West-Siberian Plain // Acta Zool. Cracovensia. 1996. V.39. P.75-81.

ТЕРАТОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ (ЭССЕНЦИАЛЬНЫХ И ТОКСИЧНЫХ) В ОРГАНИЗМЕ ПРИ ТЕХНОГЕННОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ ГОРОДА

А.Э.Тарханова

*Уральская государственная медицинская академия,
г.Екатеринбург*

В связи с бурным развитием промышленности глобальная проблема техногенного загрязнения внешней среды теснит чисто природные формы патологии всех живых существ, накладывает на них свой искажающий отпечаток. Академик А.П.Авцын (1989) указывает на невозможность игнорировать экзогенное воздействие химических агентов на развитие определенных патологических процессов. Причинами патологических состояний могут быть как избыточное поступление, так и дефицит жизненно необходимых химических микроэлементов, и воздействие токсичных химических веществ, загрязняющих окружающую среду обитания (Varcas Muna, 1991). Крупный индустриальный город Екатеринбург представляет собой экстремальную зону обитания, что позволяет считать его экспериментальной моделью для изучения экопатологии человека в индустриальных центрах России. На территории города работают 383 промышленных предприятия и организаций, имеющих выбросы загрязняющих веществ от стационарных источников. По данным государственного доклада о состоянии окружающей природной среды и влиянии факторов среды обитания на здоровье населения Свердловской области, в 1998 году выброс загрязняющих веществ от транспорта в городе составлял 95555,1 тонн, при этом Pb — 136,1 т. Население города подвергается повышенному воздействию приоритетными загрязнителями ежедневно: свинец — 0.464 мг, кадмий — 0.058 мг, мышьяк — 0.458 мг, ртуть — 0.053 мг. Фактором экологической опасности техногенных образований является содержание в них токсичных микроэлементов (МЭ) — прежде всего, тяжелых металлов. Среди МЭ-загрязнителей преобладают элементы с повышенной экотоксичностью», избыточное количество которых обуславливает то или иное тератогенное воздействие на репродуктивную функцию и на потомство. Проблема микроэлементного гомеостаза на ранних стадиях онтогенеза, несомненно, имеет большое биологическое значение. Это особенно относится к периодам внутриутробного развития, новорожденности и раннего постэмбрионального развития. Имеет важное значение эмбрио-и фетотоксичность микроэлементов, так как число женщин, подверженных токсическому воздействию тяжелых металлов на территориях крупных промышленных центров, увеличивается. Результаты экспериментов позволяют сделать предварительные выводы, имеющие ориентирующее значение. В опытах на мелких млекопитающих (лабораторные мыши СВА, полевки природных популяций) показано координированное влияние триады МЭ — Zn, Cd, Cu. Суммарное содержание токсикантов в тканях на седьмой и четырнадцатый

день дозовых нагрузок выше, чем в критических органах (печень, почки, селезенка) контрольных животных, а на двадцать восьмой день содержание тяжелых металлов в печени и почках животных становится близким к контрольному ($p=0.05$). Содержание кадмия в печени животных при длительной интоксикации возрастает и составляет 0.58 мкг/г (контроль — 0.20 мкг/г). Масса тела и вес исследуемых органов (печень, почки, селезенка) животных достоверно уменьшались по мере увеличения интоксикации Cd (при длительном введении комплекса тяжелых металлов: Zn, Cd, Cu — 28 дней ($p=0.05$)). Исследования о влиянии содержания Pb в крови на пренатальный и постнатальный рост показали, что превышающие дозы Pb, проходя плацентарный барьер, ингибируют рост и развитие плода. У полевок на импактных территориях отмечается анемия и появление молодняка с меньшим весом ($p=0.05$).

ОСОБЕННОСТИ СЕГЕТАЛЬНОЙ ФЛОРЫ ВОСТОЧНОГО МАКРОСКЛОНА СРЕДНЕГО УРАЛА

О.В. Телегова

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

Изучение сорных растений имеет большое теоретическое и практическое значение для выявления наиболее злостных засорителей посевов культурных растений. Под сегетальной флорой следует понимать совокупность видов культурфитоценозов, основными компонентами которых являются культурные виды и сопутствующие им сорные. Нами был проведен комплексный флористический анализ, а также изучена активность сегетальных видов.

Исследуемая сегетальная флора представлена серией парциальных флор озимых и яровых зерновых культур, пропашных культур, многолетних культур, а также флорой полей, находящихся под паром. Исследования проводились в Сысертском, Каменском, Талицком и Сухоложском районах Свердловской области.

В составе рассматриваемой сегетальной флоры выявлено 145 видов, 115 родов, 32 семейства. Ведущими семействами являются: *Asteraceae*, *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Lamiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Polygonaceae*, *Rosaceae*, *Boraginaceae* и *Apiaceae*, включающие 73% вида.

Распределение сорных растений в пространстве является специфичным для агрофитоценоза; это выражается в том, что наибольшее количество видов сорных растений входят в средний и нижний ярус и лишь немногие виды могут достигать культурного яруса или превышать его по высоте.

Характерной особенностью сегетальной флоры является то, что две крупные группы растений, малолетники и многолетники, представлены в составе сегетальной флоры приблизительно в равном объеме (49% и 51% соответственно). Среди малолетних видов преобладают яровые формы, среди многолетних — корневищные.

Апофитные виды преобладают в составе сегетальной флоры, составляя 65% от общего числа видов. Большинство из них (59%)

относятся к луговой ценотической группе. Антропофиты представлены исключительно рудеральными и сегетальными видами. По происхождению адвентивные виды являются выходцами из семи флорогенетических областей: средиземноморской, ирано-туранской, восточноевропейской, североамериканской, южноамериканской, центральноазиатской и южноазиатской. Наибольшим числом видов представлены средиземноморская (49%) и ирано-туранская (30%) флористические области.

Нами выделены высокоактивные, среднеактивные, малоактивные и неактивные сегетальные виды. Группу высокоактивных видов образует 21 вид сорных растений, что составляет 14% от общего числа видов. Апофитная и адвентивная фракции в группе высокоактивных растений представлены примерно в равном объеме, 52% и 48% соответственно. Малолетние виды преобладают в данной группе (60%), многолетние виды представлены корневишными и корнеотпрысковыми формами. Высокоактивные виды встречаются во всех исследованных районах, не обнаруживая четкой приуроченности к определенному типу агрокультуры, и встречаются во всех типах парциальных флор. Большинство видов сорных растений входит в группу малоактивных и неактивных видов. В этих группах снижается доля адвентивных растений (36% и 19% соответственно), и повышается доля многолетних видов (47% и 67% соответственно).

Таким образом, проведенные исследования показали, что сегетальная флора обладает рядом характерных особенностей. Всего нами выявлено 145 видов высших сосудистых растений, большинство которых пространственно располагается в среднем и нижнем ярусах. Половина сегетальных видов являются малолетними травянистыми растениями, остальные — многолетними, преимущественно корневишными и стержнекорневыми. Адвентивные виды имеют преимущественно средиземноморское и ирано-туранское происхождение. Группа высокоактивных видов составляет лишь небольшую часть, большинство же сорных растений относятся к группе малоактивных и неактивных видов.

ИЗМЕНЕНИЕ КОЭФФИЦИЕНТА РАВНОВЕСИЯ РАДОНА ПО ДАННЫМ Г.КАРАКОЛ

Р.Б.Термечикова

ИГУ, г.Каракол, Киргизия

Общеизвестно, что радон и его короткоживущие дочерние продукты распада, содержащиеся в воздухе жилых и других помещений, создают основной вклад в суммарную дозу облучения населения от природных источников ионизирующего излучения. Уровни облучения населения именно за счет этого фактора в подавляющем большинстве случаев определяют радиационную обстановку в ре-

гионе. Однако, массовое радоновое обследование помещений на территории Республики Кыргызстан ранее не проводилось.

За время первых массовых исследований на территории Иссык-Кульской области, в г.Каракол с мая по август 1999 года были проведены измерения в 269 жилищах. Для каждого обследуемого помещения регистрировались строительно-конструктивные и другие характеристики, которые могли повлиять на накопление радона и торона. Для этого использовались формализованные схемы регистрации характеристик помещения на основе опросного листа. Кроме того, для получения качественных оценок при радоновом обследовании необходимо правильно сформировать выборку объектов обследования, а также корректно приводить результаты измерения к единому виду. В нашем случае дома выбирались случайным образом. При создании выборки учитывалась структура жилого фонда.

Для получения комплексной информации по дозовым нагрузкам от радона и торона используется сочетание инспекционных аспирационных методов определения объемных активностей (ОА) радона и ДПР радона и торона с интегральными методами измерений. Аспирационный метод измерения радона основан на модифицированном методе Маркова-Терентьева, что позволяет оценить не только содержание ДПР радона, но и ДПР торона в воздухе жилых помещений. Для интегрального метода используют интегральные трековые радиометры радона (ИТРР) пассивного типа. Экспозиция ИТРР в течении 1-3 месяцев позволяет достаточно надежно судить о средних значениях ОА радона.

Данные, полученные по результатам обследований помещений, были разделены по двум основным типам зданий: дома сельского типа и квартиры в зданиях городского типа. Наибольшее число измерений проведено в домах сельского типа; из 269 жилищ 168 сельского типа и 85 городского.

Для квартир среднее значение ОА радона значительно ниже, по сравнению с домами сельского типа. Это может быть объяснено тем, что в домах сельского типа ведущим источником поступления радона в воздухе помещений является его эксхалация из почвы под зданием.

По параметрам логнормального распределения ОА радона оценена доля помещений, в которых ОА радона больше 200 Бк/м^3 . В качестве референсного уровня выбрана величина, рекомендованная МКРЗ. Комиссия рекомендует устанавливать национальные нормативы ОА радона в диапазоне $200\text{-}600 \text{ Бк/м}^3$.

По соотношению между объемными активностями дочерних продуктов распада радона была сделана оценка значения коэффициента равновесия. Для этого использовалась методика, изложенная в работе. Характерное значение для региона составило 0,3. По рекомендациям МКРЗ, среднемировая величина F составляет 0,4. Полученное значение F для г.Каракола несколько ниже. По-видимому, это объясняется относительно теплым климатом. Различие F для городских и сельских домов незначительно.

Накопление радона на верхних этажах ниже: на первом этаже средняя ОА радона 62 Бк/м^3 , на верхних этажах 45 Бк/м^3 .

Средние значения объемной активности радона в жилищах г. Каракол выше, чем среднемировая величина (40 Бк/м^3). Средние значения ОА радона в сельских домах 110 Бк/м^3 , в городских 54 Бк/м^3 . Среднее значение экспозиционной дозы в домах составило ($21 \pm 1 \text{ мкР/ч}$). Эти значения заметно выше, чем характерные для равнинных территорий величины; по-видимому, это обусловлено как геологическими особенностями территории, так и высотой над уровнем моря ($\sim 1900 \text{ м}$).

Относительно высокие значения ОА радона в городских и сельских зданиях указывают на необходимость проведения дополнительных измерений для корректной оценки как среднегодовых значений ОА радона, так и коэффициента сезонных вариаций.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ИСКОПАЕМЫХ ОСТАТКОВ И РАССМОТРЕНИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СТАТУСА ПИЩУХИ ИЗ УРАЛЬСКИХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ

А.А. Тетерина

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г. Екатеринбург*

В настоящее время на Урале обитают два вида пищух — степная пищуха (*Ochotona pusilla*) на Южном Урале и северная пищуха (*Ochotona hyperborea*) на Полярном Урале. В ископаемом состоянии остатки пищух найдены почти во всех известных позднеплейстоценовых и голоценовых местонахождениях мелких млекопитающих на Южном, Среднем и Северном Урале. Видовая диагностика этих остатков связана с определенными трудностями, т.к. в ископаемом состоянии сохраняются только кости посткраниального скелета, обломки нижних челюстей и черепа и отдельные зубы. Поскольку размеры тела (а, следовательно, и костей) у степной и северной пищух различаются незначительно, то для отнесения костных остатков к тому или другому виду необходимо использование особенностей морфологии костей данных видов. Отличия между ними наиболее заметны в строении зубной кости и третьего нижнего премоляра (р3) (Кузьмина, 1971; Ербаева, 1988; Громов, Ербаева, 1995).

Впервые наиболее северные находки пищух на Урале были определены И.Е. Кузьминой как степная пищуха на основании анализа строения зубной кости (Кузьмина, 1965, 1971). Найденные позднее в других местонахождениях остатки пищух также были описаны как степная пищуха на основании качественной оценки морфологии зубной кости и р3 (Смирнов, 1990, 1993, 1996).

Целью данной работы было изучение морфологии ископаемых пищух с территории Урала и уточнение их видового статуса.

В качестве исследуемого признака было взято строение р3, который присутствует и в тех местонахождениях, где не сохранились обломки нижних челюстей. Различия между северной и степной пищухой выражены в следующем (рис. 1): передний сегмент зуба у степной пищухи небольшого размера по сравнению с остальным зубом, округлой или треугольной формы, иногда вытянут в длину, а у северной пищухи он крупный, ромбовидной формы, иногда вытянут в ширину; промежуток между передним и задним сегментами у степной пищухи широкий, входящие углы неглубокие; у северной пищухи он узкий, входящие углы глубокие; внутренний край заднего сегмента у степной пищухи более наклонный, у северной более выпрямленный (Ербаева, 1988).



Рис. 1. Третий нижний премоляр современных пищух (коллекция Зоомузея МГУ): А — северная пищуха; Б — степная пищуха.

С целью изучения степени перекрытия признаков строения р3 у степной и северной пищух были исследованы рецентные звери из коллекции Зоологического Музея МГУ. Материал включал 20 взрослых особей степной пищухи и 9 взрослых особей северной пищухи. С помощью бинокулярного микроскопа с окуляр-микрометром измерялись следующие показатели:

- общая длина р3;
- длина и ширина переднего сегмента р3;
- длина и ширина заднего сегмента р3;
- ширина промежутка между передним и задним сегментами р3.

Сравнение выборок двух видов с помощью критерия Стьюдента показало достоверные отличия для всех параметров, однако наиболее ярко они выражены в размерах переднего сегмента р3, для которого степень перекрытия показателей для двух видов была минимальной (рис.2).

Для морфологического анализа ископаемых остатков были взяты пищухи из 12 местонахождений, в которых присутствовал р3: Идрисовская пещера, Игнатиевская пещера, Прижим II, II Серпиевская пещера на Южном Урале; грот Бобылек, Лобвинская пещера, грот Большой Глухой, Дыроватый Камень на реке Чусовой, грот Расик на Среднем Урале; Жилище Сокола, Шайтанская пещера на р.Ивдель и Черемухово 1 на Северном Урале (Историческая..., 1990; Смирнов, 1993, 1996; Тетерина, 1998, 1999). Ископаемые р3 пищух были зарисованы под бинокулярным микроскопом и измерены по той же методике, что и р3 современных особей.

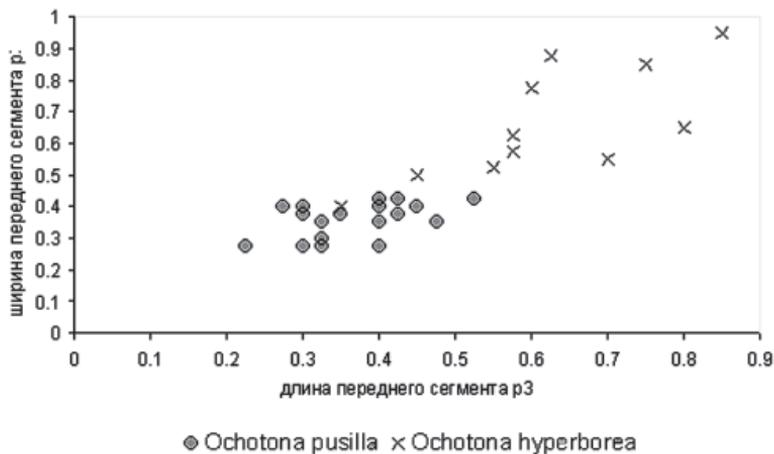


Рис. 2. Размерные характеристики переднего сегмента р3 рецентных пищух.

Данные о размерах р3 ископаемых пищух наносились на диаграммы размерных характеристик р3 современных степной и северной пищух. При этом было установлено, что точки, соответствующие зубам позднплейстоценовых и голоценовых уральских пищух, попадают в ту область на графике, которая характеризует степную пищуху, или же близки к ней. Форма р3 ископаемых особей (за несколькими исключениями) также аналогична или близка к степной пищухе (рис.3).



Рис.3. Третий нижний премоляр ископаемых пищух.

Таким образом, морфологический анализ р3 ископаемых пищух с территории Урала показал, что они относятся к виду *Ochotona pusilla* Pall. Несоответствия строения зубов ископаемых зверей и зубов современных особей, по-видимому, объясняются внутривидовой временной изменчивостью.

Обитание степной пищухи к северу от ее современного ареала в позднем плейстоцене и голоцене можно объяснить широким распространением на территории Урала в позднем плейстоцене перигляциальных тундро-степных ландшафтов. В течение голоцена пищуха, видимо, постепенно отступала к северу вслед за степной растительностью, сохраняясь, однако, длительное время на реликтовых остепненных участках.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 99-04-49032.

Литература

- Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб, 1995. 522 с. (Определители по фауне России, издаваемые Зоологическим институтом РАН; Вып.167).
- Ербаева М.А. Пищухи кайнозоя (таксономия, систематика, филогения). М.: Наука, 1988. 224с.
- Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: Изд-во УрО АН СССР, 1990. 245 с.
- Кузьмина И.Е. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене // Материалы по фаунам антропогена СССР. Л., 1971. С.44-122 (Тр. ЗИН; Т. XLIX).
- Кузьмина И.Е. Сайга и степная пищуха в верховьях Печоры. Краткое сообщение // Зоол.журн. 1965. Т.XLIV, вып.2. С.307-311.
- Смирнов Н.Г. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Наука, 1993. 64 с.
- Смирнов Н.Г. Разнообразие мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Екатеринбург, 1996. С.39-83.
- Тетерина А.А. Новые сведения о грызунах Северного Урала в позднем плейстоцене // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Материалы конф. молодых ученых-экологов Урал. региона (21-24 апреля 1998, г.Екатеринбург). Екатеринбург, 1998. С.208-212.
- Тетерина А.А. Чермухово 1 — новое многослойное местонахождение позднечетвертичных мелких млекопитающих на Северном Урале // Развитие идей академика С.С.Шварца в современной экологии: Материалы конф. Екатеринбург, 1999. С.187-190.

**МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ
АДАПТАЦИИ НЕМОРАЛЬНЫХ ТРАВ (*AJUGA REPTANS* L.,
ASARUM EUROPAEUM L.) НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ
АРЕАЛА**

Л.В.Тетерюк, О.В.Дымова

*Институт биологии Коми научного центра УрО РАН,
г.Сыктывкар*

В подзоне средней тайги Республики Коми (РК) около 6% флоры составляют виды неморального флористического комплекса. Многие из них сохранились здесь со времен термического оптимума голоцена. В настоящее время северные границы целого ряда неморальных видов (*Tilia cordata* Mill., *Viburnum opulus* L., *Ajuga*

reptans L., *Asarum europaeum* L., *Pulmonaria obscura* Dumort и др.) проходят по р.Вычегда (Мартыненко, 1976).

Неморальные травы на Севере растут и развиваются в условиях низких температур, короткого вегетационного периода, бедных и кислых почв. В подзоне средней тайги эти виды встречаются преимущественно в мелколиственных, смешанных хвойно-мелколиственных лесах, на лугах и вырубках (Флора северо-востока..., 1976, 1977). Однако, остается неясным, какие механизмы обеспечивают сохранение и произрастание дубравных видов в таежных сообществах.

Целью работы было комплексное исследование неморальных травянистых растений в связи с их адаптацией к условиям произрастания на северной границе ареала. Для этого исследовали физиолого-биохимические, онтогенетические и популяционные особенности видов; сравнивали полученные результаты с данными других авторов о биологии и физиологии растений в экотопически благоприятной для них зоне широколиственных лесов.

В качестве объектов исследований были выбраны два травянистых неморальных вида: *Ajuga reptans*, или живучка ползучая (сем. *Labiatae*) - поликарпик с монокарпическими полурозеточными побегами, столонообразующий зимне-летнезеленый вид; *Asarum europaeum*, или копытень европейский (сем. *Aristolochiaceae*) - многолетнее вечнозеленое травянистое короткокорневищное растение. Они известны как лекарственные, а также декоративные почвопокровные растения. *Ajuga reptans* перспективна в качестве экистероидсодержащего растения (Алексеева и др., 1998).

Методы исследований

В течение 1995-1998 гг. были исследованы 32 природные ценопопуляции *Ajuga reptans* и 19 — *Asarum europaeum* в южных районах РК. Морфофизиологические и биохимические исследования проводили в естественных условиях, в смешанном дубравно-разнотравном лесу, и в культуре, на экспериментальном участке вблизи г.Сыктывкар (62°52' с.ш.). Ценопопуляционные исследования проводили по общепринятым методикам (Ценопопуляции растений..., 1976, 1988; Смирнова, 1987; Жукова, 1995). Физиолого-биохимические исследования проведены с использованием инфракрасной CO₂-газометрии, атомно-абсорбционной спектроскопии, метода высокоэффективной нормальнофазовой жидкостной хроматографии.

Результаты и обсуждение

Структурно-функциональные и морфофизиологические адаптации. Непременным условием успешной адаптации растений является соответствие их метаболической активности климату, и в первую очередь, температуре. Наши исследования показали, что ассимиляционный аппарат неморальных трав хорошо адаптирован к умеренным температурам среднетаежной подзоны. В типичные по погодным условиям сезона (средняя температура воздуха - 11.6°C, сумма осадков - 260 мм) температурная зона оптимума фотосинтеза нахо-

дилась в пределах 8-16⁰С. В теплые (средняя температура воздуха - 12.9⁰С) и влажные (сумма осадков - 375 мм) периоды вегетации выявлен сдвиг оптимума фотосинтеза в сторону более высоких температур (10-22⁰С). Это свидетельствует о функциональной пластичности растений и запасе прочности фотосинтетического аппарата.

Как и в зоне широколиственных лесов, модельные виды зимуют с зелеными листьями. Важно отметить, что ранней весной после перезимовки листья способны к фотосинтезу (рис. 1). Раннее начало ассимиляционной деятельности перезимовавших листьев обеспечивало быстрый рост и цветение растений в весенне-летний период (конец мая — начало июня). Сохранению активности зимующих листьев способствовало накопление растворимых углеводов и свободных аминокислот (до 30 и 2 мг/г сырой массы соответственно), выполняющих защитную функцию при пониженных температурах. Кроме того, зимующие листья растений, произрастающих в приземном слое, защищены лесным опадом и снеговым покровом.

Дубравные травянистые растения относятся к группе теневыносливых, однако в зоне широколиственных лесов неморальные виды развивают признаки светолюбия и фотосинтезируют с высокой интенсивностью в ранневесенний период, когда листва на деревьях еще полностью не сформировалась. В условиях среднетаежной подзоны данные виды не способны поглощать СО₂ с высокой скоростью в освещенном лесу весной. В течение вегетации мы наблюдали повышение фотосинтетической активности листьев в летние месяцы (см. рис. 1).

Неморальные виды как теневыносливые растения накапливают большое количество фотосинтетических пигментов в светособирающем комплексе (58-70%) и эффективно фотосинтезируют при слабой освещенности (5% от полной). Свойство теневыносливости закреплено в генотипе. Даже при выращивании в условиях культуры живучка адаптировалась к высокой освещенности, сохраняя признаки теневыносливости (Дымова, Головкин, 1998).

Сопоставление параметров растений *Ajuga reptans* и *Asarum europaeum* из разных частей ареала показало (таблица), что на северной границе при недостатке тепла, короткой вегетации, бедных почвах неморальные травы характеризуются более пониженными фотосинтетической активностью, содержанием хлорофилла и растворимых углеводов. Северные растения также отличались низкой биомассой, меньшими размерами особей, сокращением числа вегетирующих структур.

Эколого-физиологические данные свидетельствуют о том, что большую роль в выживании неморальных видов на севере сыграла их функциональная пластичность, адаптация фотосинтетического аппарата к световым и температурным условиям хвойно-мелколиственных лесов, устойчивость к действию пониженных температур. Однако для сохранения в ценозе и конкуренции с другими видами одной только физиологической пластичности недостаточно. Большое значение принадлежит стратегии размножения и развития видов.

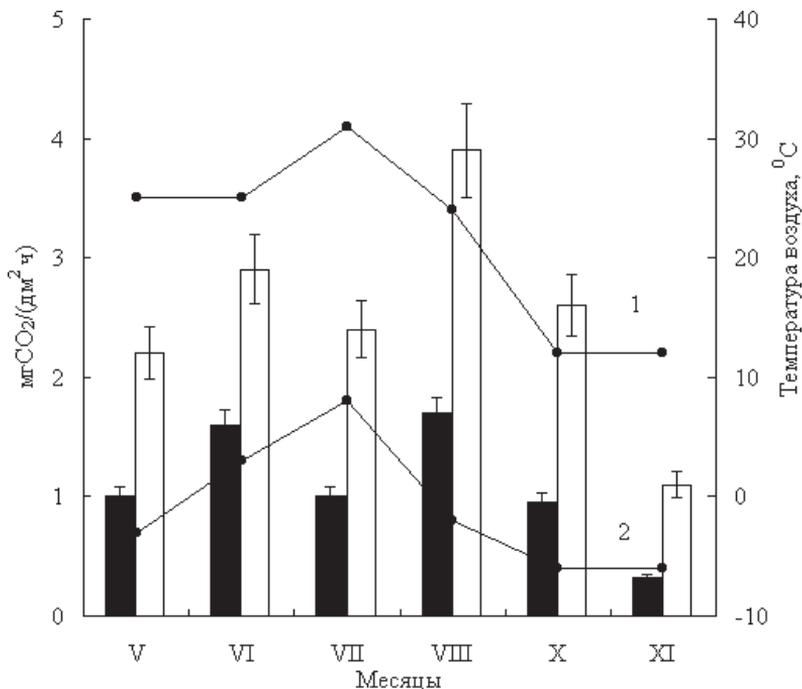


Рис. 1. Сезонный ход фотосинтеза листьев *Ajuga reptans* L. и температуры воздуха, 1996 г. ($n=6-10$). Светлые столбцы - максимальная скорость поглощения CO_2 (Φ_{max}); темные столбцы — скорость поглощения CO_2 при интенсивности радиации приспособления (Φ_{irr}); 1 - максимальная и 2 - минимальная температура воздуха.

Онтогенетические адаптации. При изучении онтогенетического развития видов использованы диагнозы, составленные О.В.Смирновой (1968, 1987). Для модельных видов выявлены разные варианты развития: с последовательным прохождением всех возрастных состояний, с пропуском одного или нескольких возрастных состояний, отмирание на разных этапах развития. Установлено, что *Ajuga reptans* обладает выраженной онтогенетической адаптацией. У вида на северной границе распространения четко выражено иматурное возрастное состояние, в котором молодые раметы могут пребывать до 6 и более лет (рис.2). Замедленное развитие растений (нехарактерное для вида в экологически благоприятных условиях широколиственных лесов) связано с пониженным уровнем метаболизма и медленными темпами накопления биомассы.

Таблица. Морфофизиологические параметры и популяционные характеристики модельных видов в разных частях ареала

Параметры	<i>Ajuga reptans</i>		<i>Asarum europaeum</i>	
	Зона широколиственных лесов ¹⁾	Подзона средней тайги	Зона широколиственных лесов ¹⁾	Подзона средней тайги
Физиологические характеристики				
Скорость фотосинтеза, мгСО ₂ / (дм ² ·ч)	6.0-9.5 **	2.5-4.5	6.0-24.5 ****	4.2±0.1
Содержание хлорофилла, г / дм ²	4.40±0.10 ***	2.15±0.05	3.60±0.10	2.70±0.04
Содержание растворимых углеводов, мг/г сухой массы	75-85 **	20-30	—	5-20
Популяционные характеристики				
Элемент ценопопуляции				
Биомасса, г	3.0-3.5 *	0.9-1.2	2.0-4.0 *	0.9±0.1
Высота листьев розетки, мм	150-200 *	50-160	80-120 *	65-80
Скорость вегетативного разрастания, см/год	30-50 *	8-35	20-30 (50)*, (75) *****	20-27 (50)
Потенциальная продуктивность вегетативных зачатков, шпук на элемент в год	3-7 *	0-4	1-2 (4) *, *****	0-2
Длительность онтогенеза парциального побега, годы	2-3 *	до 6 и более	40-50 *	меньше
Темпы развития	нормальные *	замедленные	нормальные *	нормальные
Ценопопуляция				
Возрастной спектр (доминирующая группа)	генеративное	имматурное	средневозрастные генеративные	ювенильные и субювенильные
Тип самодержания	семенной и вегетативный *	ведущий – вегетативный	семенной и вегетативный *	ведущий – семенной

¹⁾ Примечание: характеристики вида в зоне широколиственных лесов приведены по данным * - О.В.Смирновой (1987), ** - М.Вachmann e.a. (1994), *** - Е.Мasarovicova (1997), **** - Т.К.Горышина (1971), ***** - Б.С.Сидорук (1974). Пропуск означает отсутствие данных.

Темпы развития особей *Asarum europaeum* соответствовали таковым в центральной части ареала. Для модельных видов было характерно уменьшение размеров растений, числа вегетирующих структур (столонов - у *Ajuga reptans* и ответвлений корневища - у *Asarum europaeum*).

Популяционные адаптации. Особенности онтогенетического развития модельных видов отразились на возрастных спектрах их ценопопуляций в подзоне средней тайги. Возрастные спектры изученных ценопопуляций были факультативно неполночленными. Базовые возрастные спектры исследованных видов отличались от таковых в зоне широколиственных лесов, где по данным О.В.Смирновой (1987) для обоих видов характерно доминирование средневозрастных генеративных растений. В районе исследований у *Ajuga reptans* доминировала имматурная возрастная группа, у *Asarum europaeum* преобладали ювенильные особи и старые генеративные партикулы.

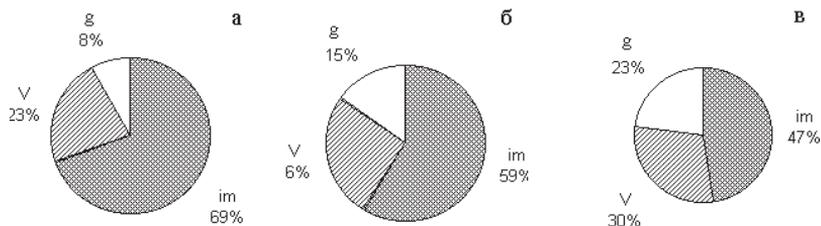


Рис.2. Темпы развития парциальных побегов *Ajuga reptans* L. в подзоне средней тайги (рамыты второго года жизни (а), третьего года жизни (б) и условного возраста, более 3 лет (в)). Обозначения возрастных состояний: *im* - имматурное; *v* - виргинильное; *g* - генеративное.

Преобладание в базовых возрастных спектрах на границе ареала возрастных групп, которые вносят незначительный вклад в размножение видов, снижение скорости смены поколений (*Ajuga reptans*) на Севере отрицательно сказываются на поддержании численности этих видов, приводят к снижению активности их вегетативного и семенного размножения. Вместе с тем изменяется значимость разных типов размножения неморальных видов. В ценопопуляциях *Asarum europaeum* ведущую роль играет семенное размножение. У *Ajuga reptans* преобладает вегетативное, которое осуществляется путем образования ползучих побегов, выполняющих одновременно две функции - репродукции и фотосинтеза. Следует отметить, что на границе ареала у модельных видов размножение семенами преобладает в сообществах, где велико антропогенное влияние или нарушена лесная подстилка. В результате увеличения площадей антропогенно нарушенных территорий и распространения вторичных мелколиственных лесов изученные виды способны увеличить свою численность в таежных сообществах: *Ajuga reptans* - за счет семенного и вегетативного размножения на нарушенных территориях, *Asarum europaeum* - за счет активного семенного воспроизводства.

Заключение

Сохранению и выживанию неморальных трав на Севере способствовали адаптации на организменном, популяционном и биоценогическом уровнях. Выявлены сходные функциональные адаптации изученных представителей дубравного широколиственного леса в подзоне средней тайги. Виды приспособились к условиям Севера благодаря физиологической пластичности, адаптации фотосинтетического аппарата к световым и температурным условиям хвойно-мелколиственных лесов, устойчивости к действию пониженных температур.

На более высоких уровнях организации проявились отличия в адаптации видов, обусловленные особенностями их биоморфы и жизненной стратегии. Способность к различным темпам развития,

длительному пребыванию в прегенеративном состоянии позволяет *Ajuga reptans* поддерживать свою численность в условиях, где пониженный уровень фотосинтетической активности в сочетании с неблагоприятными эдафическими условиями в естественных местообитаниях не могли обеспечить высокие темпы накопления биомассы, необходимые для быстрого развития этого реактивного вида. У *Asarum europaeum*, вида с толерантной жизненной стратегией и медленными темпами роста биомассы, скорость развития особей не изменялась. Поливариантность онтогенеза расширяет адаптивные возможности этих видов на северной границе ареала.

Особенности возрастных спектров, достаточно эффективное семенное (*Asarum europaeum*) и вегетативное (*Ajuga reptans*) возобновление указывают на стабильное современное состояние ценопопуляций в подзоне средней тайги. Комплексное изучение процессов жизнедеятельности растений позволило выявить адаптации неморальных видов на разных уровнях организации и дать прогноз относительно поведения видов при изменениях климата и возрастающей антропогенной нагрузке на природные сообщества.

Литература

- Алексеева Л.И., Тетерюк Л.В., Володин В.В., Колегова Н.А. Динамика содержания элдистероидов у *Ajuga reptans* L. на северной границе ее ареала // Растительные ресурсы. 1998. № 4. С.56-61.
- Горышина Т.К. Сезонная динамика фотосинтеза и продуктивности у некоторых летневегетирующих травянистых растений лесостепной дубравы // Ботан. ж. 1971. Т.56, № 1. С.62-75.
- Дымова О.В., Головки Т.К. Адаптация к свету фотосинтетического аппарата теневыносливых растений (на примере *Ajuga reptans* L.) // Физиология растений. 1998. № 4. С.521-528.
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.
- Мартыненко В.А. Границы неморальных видов на северо-востоке европейской части СССР // Ботан. ж. 1976. Т.61. С.1441-1444.
- Сидорук Б.С. Биологические особенности и способы использования некоторых видов почвопокровных растений: Автореф. дис... канд. биол. наук. Днепропетровск, 1974.
- Смирнова О.В. Некоторые особенности жизненных циклов вегетативно-подвижных растений // Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. Пермь, 1968. С.153-158. (Учен. зап. Перм. пед. ин-та).
- Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 208с.
- Флора Северо-Востока Европейской части СССР. Л., 1976. Т.3.
- Флора Северо-Востока Европейской части СССР. Л., 1977. Т.4.

- Ценопопуляции растений: (Основные понятия и структура). М.:Наука,1976. 215с.
- Ценопопуляции растений: (Очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
- Bachmann M., Matile P., Keller F. Metabolism of the Raffinose Family Oligosaccharides in leaves of *Ajuga reptans* L. Cold acclimation, translocation, and sink to source transition: Discovery of chain elongation enzyme // *Plant Physiol.* 1994. V.5, № 4. P.1335-1345.
- Masarovicova E. Measurements of plant photosynthetic activity // *Handbook of photosynthesis* / Ed. Pessaraki M. N.Y. et al., 1997. P.769-801.

ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ ЗАПОВЕДНИКА НУМРУГ (ВОСТОЧНАЯ МОНГОЛИЯ)

И.Тувшинтогтох

Казанский госуниверситет

Заповедник Нумруг находится на крайнем юго-востоке Монголии, вдоль границы с Китаем, занимает 312 тыс га. Это холмисто-горная страна, исключительно сложного рельефа, включающая предгорье Большого Хингана, высота меняется от 800 до 1300 м над ур.моря; некоторые вершины еще выше. По территории заповедника протекает река Нумруг. Здесь заметно влияние тихоокеанских муссонов (годовая сумма осадков превышает 400 мм). На территории заповедника господствуют черноземы мучнисто карбонатные маломощные и контактно-луговые (Почвенный покров и почвы Монголии,1982). Разнообразие экологических условий Прихинганья, положение региона на границе двух контрастных районов — степной Халхи и гор Большого Хингана — способствуют развитию здесь пестрого растительного покрова и разнообразию флоры.

Заповедник Нумруг был создан в 1992 г. Полевые исследования на территории заповедника проводились в летние периоды 1997-1998 гг. На территории заповедника господствуют богато-разнотравные луговые и пижмовые степи. Березовые рощицы представлены в глубоких ущельях, особенно экспонированных на восток. По поймам рек и в нижней части склонов развиваются пестрые пойменные лески и богато-разнотравные луга.

Полное описание флоры сделано впервые. Нами установлено, что на его территории произрастает 806 видов сосудистых растений из 319 родов, 95 семейств и 4 отдела (табл.1).

Соотношение крупных таксономических групп показывает, что наибольшее число видов (780 видов, 96,8%) насчитывает отдел *Magnoliophyta*, из них 572 вида (71,0%) являются представители класса *Magnoliopsida* и 208 видов (25,8%) относятся к классу *Liliopsida*.

Десять крупных семейств содержат около 60% флоры (табл.2). Спектр крупных семейств близок даурским флорам, но высокое положение *Polygonaceae* — черта восточноазиатских флор.

Таблица 1. Таксономический состав флоры заповедника Нумруг

Систематическая группа	Число			% от общего числа видов
	семейств	родов	видов	
отд. <i>Equisetophyta</i>	1	1	5	0,7
отд. <i>Polypodiophyta</i>	7	10	17	2,0
отд. <i>Pinophyta</i>	2	2	4	0,5
отд. <i>Magnoliophyta</i> в том числе	85	305	780	96,8
кл. <i>Liliopsida</i>	21	72	208	25,8
кл. <i>Magnoliopsida</i>	64	234	572	71,0
общее число	95	319	806	100

Таблица 2. Ведущие семейства флоры заповедника Нумруг

NN	Семейства	Количество родов		Количество видов	
		Число	% от общего числа родов	Число	% от общего числа видов
1	<i>Asteraceae</i>	37	11,6	110	13,8
2	<i>Gramineae</i>	32	10,1	80	10,0
3	<i>Leguminosae</i>	14	4,4	61	7,5
4	<i>Rosaceae</i>	20	6,3	51	6,3
5	<i>Cyperaceae</i>	6	1,9	43	5,3
6	<i>Ranunculaceae</i>	14	4,4	41	5,1
7	<i>Cruciferae</i>	13	4,1	25	3,1
8	<i>Polygonaceae</i>	4	1,3	23	2,9
9	<i>Scrophulariaceae</i>	7	2,2	23	2,9
10	<i>Carvophyllaceae</i>	10	3,1	23	2,9
	Всего	157	49,4	480	59,8

Таблица 3. Полиморфные роды (насчитывающие более 10 видов)

NN	Роды	Количество видов	
		Число	% от общего числа видов
1	<i>Artemisia</i>	34	4,4
2	<i>Carex</i>	31	3,9
3	<i>Potentilla</i>	18	2,2
4	<i>Allium</i>	16	2,0
5	<i>Poa</i>	15	1,9
6	<i>Polygonum</i>	14	1,7
7	<i>Saussurea</i>	13	1,6
8	<i>Vicia</i>	13	1,6
9	<i>Salix</i>	12	1,5
	Всего	166	20,8

Таблица 4. Соотношение жизненных форм растений во флоре заповедника Нумруг

	Число	%
Деревья	17	2,1
Кустарники	51	6,3
Полукустарники	9	1,1
Кустарнички и полукустарнички	2	0,3
Травянистые многолетники, в том числе:		
Корневищные	410	50,9
Стержнекорневые	91	11,3
Кистеконовые	17	2,1
Корнеотпрысковые	9	1,1
Клубнекорневые	12	1,5
Луковичные	22	2,7
Рыхлодерновинные	33	4,1
Плотнодерновинные	40	5,0
Двулетники	34	4,2
Однолетники	59	7,3

Наличие полиморфных родов (табл.3) делает флору заповедника сходной с даурской флорой. Но обилие *Vicia* (13 видов) и *Saussurea* (13) при большой бедности *Astragalus* (8) и *Oxytropis* (9), а также относительное разнообразие папоротников (17 видов) при отсутствии плауновидных и бедности хвойных — черты маньчжурской флоры.

Из анализа жизненных форм (табл.4) видно, что большая часть, 634 вида, составляют травянистые многолетники. Из них преобладают корневищные растения — 410 видов, и значительную роль играют стержнекорневые — 26 видов. Небольшим числом представлены группы корнеотпрысковых и клубнекорневых. Группа малолетников насчитывает 93 вида. Здесь встречаются 17 видов деревьев и 51 вид кустарников.

Особенность флоры: 80 видов растений заповедника отсутствуют на остальной территории Монголии. Большая их часть — виды даурско-маньчжурские. В состав флоры входят 29 видов очень редких: *Aconitum kusnezoffii* Reichenb., *Acorus calamus* L., *Anemarrhena asphodeloides* Bunge, *Aquilegia ganboldii* R.Kam. et Gubanov, *Artemisia xanthochroa* Krasch., *Convallaria keiskei* Miq., *Cypripedium macranthum* Sw., *Dictamnus dasycarpus* Turcz., *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A.Gray, *Gentiana macrophylla* Pall., *Hedysarum fruticosum* Pall., *Lilium dauricum* Ker-Gawl., *L. martogon* L., *Limonium aureum* (L.) Hill ex O.Kuntze, *Majanthemum dilatatum* (Wood) Nels. et Macbr., *Paeonia lactiflora* Pall., *Paris hexaphylla* Cham., *Polygonatum humile* Fisch. ex Maxim., *Rhamnus parvifolia* Bunge, *Rh. ussuriensis* J. Vassil., *Rhododendron dauricum* L., *Rhodiola rosea* L., *Sambucus manshurica* Kitag., *Solidago dahurica* Kitag., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Tulipa uniflora* (L.) Bess. ex Baker, *Viburnum mongolicum* (Pall.) Rehd., *V. sargentii* Koehne., *Vincetoxicum sibiricum* L.

Десне. и 35 видов редких растений: *Achillea acuminata* (Ledeb.) Sch.Bip., *Aconitum komarovii* Steinb., *Allium condensatum* Turcz., *Arenaria juncea* Bieb., *Asparagus oligoclonos* Maxim., *Aster sanczirii* R.Kam. et Gubanov, *Calamagrostis inexpansa* (A.Gray) Tzvel., *C. turczaninovii* Litv., *Cardamine leucantha* (Tausch) O.E.Schulz, *C. trifida* (Poir.) B.M.G.Jones, *Carex selengensis* Ivanova, *Chelodonium majus* L., *Cimicifuga dahurica* (Turcz.) Maxim *Cirsium pendulum* Fisch., *Clematis aethusifolia* Turcz., *Dendranthema chalingolicum* Gubanov et R.Kam., *Draba multiceps* Kitag., *Elymus uexcelsus* Trcz. ex Griseb., *Lilium buschianum* Lodd., *Oxytropis komarovii* Vass., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Polygonum dumetorum* L., *Potamogeton obtusifolius* Mert. et Koch., *Saussurea acuminata* Turcz., *Schizachne callosa* (Turcz. ex Griseb.) Ohwi., *Senecio flammeus* Turcz., *Stellaria dichotoma* L., *S. radicans* L., *Valeriana alternifolia* Ledeb., *Vicia geminiflora* Trautv., *V. japonica* A. Gray, *Viola acuminata* Ledeb., *V.brachysepala* Maxim., *V.collina* Bess., из них 16 включено в Красную книгу Монголии. В заповеднике встречаются эндемики: *Aquilegia garboldii* R.Kam. et Gubanov, *Aster sanczirii* R.Kam. et Gubanov, *Polygonum valerii* A.Skvorts., *Dendranthema chalingolicum* Gubanov et R.Kam.; и 12 видов субэндемиков: *Astragalus galactites* Pall., *Caragana cinerea* (Kom.) Nakai, *C. stenophylla* Pojark., *Cotoneaster mongolicus* Pojark., *Euphorbia fischeriana* Steud., *Festuca dahurica* (St.-Yves.) V.Krecz. et Bobr., *Oxytropis caespitosa* (Pall.) Pers., *O.grandiflora* (Pall.) DC., *O.filiformis* DC., *O.hailarensis* Kitag., *O. komarovii* Vass., *O. oxyphylla* (Pall.) DC.

Нами был выявлен вид *Aquilegia viridiflora* Pall., новый для флоры данного района. Флора Нумруга богата лекарственными и другими полезными растениями. 157 видов широко используются в монгольской и тибетской народной медицине. Здесь произрастает 43 вида пищевых растений, из них 9 видов — плодово-ягодные.

АЛЬФА-РАЗНООБРАЗИЕ ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВ ГОРНЫХ МАССИВОВ СЕВЕРНОГО УРАЛА

Е.В.Тумашова

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Экологическое разнообразие как мера количества видов и обилия каждого из них в различных местообитаниях — одно из важнейших понятий экологии.

Величина разнообразия часто считается показателем лучшего или худшего состояния экосистем. Способы оценки разнообразия постоянно вызывают споры. Существует огромное количество индексов и моделей для измерения разнообразия.

Показатели видового разнообразия можно разделить на три основные категории:

Первая — индексы видового богатства. (число видов в выборке).
Вторая — это модели видового обилия.

Третья — индексы, основанные на относительном обилии видов. Эти индексы пытаются объединить видовое богатство и выровненность в единую величину.

Целью работы являлось выявление альфа-разнообразия горных массивов Северного Урала, используя индексы первой и третьей категорий.

При сравнении видового богатства сообществ горных тундр трех разных горных массивов рассматривали сходные горно-тундровые сообщества на площадке 100 м^2 , стандартной для геоботанических описаний.

Среди формации лишайниковых тундр наиболее богатый видовой состав выявлен в кустарничково-травяно-мохово-лишайниковой тундре (19 видов/ 100 м^2) на горе Конжаковский Камень. В формации травяных тундр наиболее богата видами цветковых мохово-травяная с ивой тундра (21 вид/ 100 м^2) на горах Косьвинский Камень и Денежкин Камень.

Из кустарничковых тундр наибольшее флористическое разнообразие отмечено для дриадовых тундр на Конжаковском Камне. Наименьшее количество видов на 100 м^2 наблюдается в щебнистых тундрах.

Среди индексов третьей категории был выбран индекс Симпсона (D) и просчитан для 10 наиболее характерных тундровых сообществ трех горных массивов Северного Урала: кустарничково-травяных, лишайниково-кустарничковых, травяно-кустарничково-лишайниковых, кустарничково-мохово-травяных, кустарничково-мохово-лишайниковых, дриадовых и щебнистых тундр.

На горе Косьвинский Камень индекс Симпсона ($1/D$) с возрастанием числа видов увеличивается с 4,0 до 16,1. Отмечено значительное увеличение индекса при наличии сильного доминанта в сообществе. Индекс Симпсона для горы Денежкин Камень изменяется от 2,9 до 12,8. В четырех из девяти описаний присутствуют сильные доминанты. Для Тылайско-Конжаковско-Серебрянского массива индекс Симпсона изменяется от 4,5 до 17,9. Отмечено равномерное распределение обилий и отсутствие сильных доминантов, меняющих характер зависимости индекса Симпсона от числа видов.

Перекрытие интервалов значений индекса Симпсона для тундровых сообществ трех горных массивов Северного Урала свидетельствует о сходном уровне их альфа-разнообразия.

На горе Косьвинский Камень видовое богатство несколько ниже, и достижение уровня альфа-разнообразия сообществ на горах Денежкин Камень и Конжаковский Камень происходит за счет высокого обилия доминирующих видов в сообществе. Когда число видов превышает 10, высокая или низкая величина индекса определяется типом распределения видовых обилий.

ОСОБЕННОСТИ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВ ПОД ВЛИЯНИЕМ ВЫБРОСОВ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА

Н.Е. Уманова

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Как известно, одним из элементов горизонтальной структуры растительных сообществ являются микрогруппировки (Ярошенко, 1970; Работнов, 1978). Одна из причин возникновения мозаичности — совокупность взаимоотношений между растениями, а также средообразующее влияние преобладающих видов (Работнов, 1974). Изучение связей между видами в условиях стрессового воздействия необходимо для оценки влияния различной степени загрязнения на функциональную организацию растительных сообществ, так как характер связей между компонентами сообществ является одним из факторов их устойчивости (Михайловский, 1983).

На первом этапе изучения взаимоотношений между видами в техногенных условиях необходимо исследовать горизонтальную структуру фитоценозов, чтобы выявить основные микрогруппировки и средообразующие виды.

Нами была предпринята попытка рассмотреть влияние сернистого ангидрида и тяжелых металлов на горизонтальную структуру луговых сообществ.

Объект и методы исследований

Исследования проводились на территории, прилегающей к Среднеуральскому медеплавильному заводу (г.Ревда). Была заложена трансекта в западном направлении от источника выбросов (против господствующих ветров). Деление на зоны различной степени загрязнения в этом направлении от завода было проведено ранее (Воробейчик и др., 1994). Территория исследований, согласно физико-географическому районированию, относится к таежной зоне, к провинции низкогорной, наиболее сниженной, полосы Среднего Урала (абсолютные высоты — от 100 до 450 м над уровнем моря) (Прокаев, 1976). В почвенном покрове преобладают серые лесные почвы (Кайгородова, 1998).

Пробные площадки для постоянных исследований заложены в одинаковых элементах рельефа (примерно 400 м над уровнем моря) на склонах восточной экспозиции в луговых сообществах с преобладанием полевицы тонкой и щучки дернистой.

Заложено 15 пробных площадей (10 X 10 м), по 5 площадей в каждой зоне: импактной — на расстоянии 1,4 - 1,7 км; в буферной — 4,9 - 5 км; в фоновой — 15,5 км от источника выбросов. Описания проводились по общепринятым методикам (Корчагин, 1964; Полятовская, 1964).

Для изучения горизонтальной структуры на каждой из пробных площадей импактной и буферной зон систематическим методом заложено 15 раункиеровских площадок по 0,25 м² (всего 75 в каждой зоне), на которых отмечено общее проективное покрытие и проективное покрытие каждого вида, и 100 (всего 500 в каждой зоне) прилегающих друг к другу площадок, на которых отмечено присутствие-отсутствие видов. В фоновой зоне, соответственно, заложено 30 и 162 площадки.

При анализе связей между преобладающими видами растений использовались коэффициент ранговой корреляции Спирмена, рассчитанный с учетом проективного покрытия видов и наличие сопряженностей, полученных методом таблиц 2X2 с учетом совместной встречаемости видов (Василевич, 1969).

При статистической обработке данных использовалась программа Statistica.

Результаты исследований

При геоботанических описаниях пробных площадей выявлены доминирующие виды исследуемых сообществ. На этом основании даны названия растительным ассоциациям в зонах различной степени загрязнения: в импактной — щучко-полевицевая, в буферной — разнотравно-щучко-полевицевая, в фоновой — разнотравно-злаковая.

Для анализа горизонтальной структуры были взяты только преобладающие виды (обилие по шкале Друде sp. gr-cop₁ и выше). По результатам анализа сопряженностей видов (при уровне значимости 95%) были выделены следующие микрогруппировки. В буферной зоне: 1) *Agrostis tenuis* — *Deschampsia caespitosa* — *Anthoxanthum odoratum* — *Phleum pratense* — *Elytrigia repens* — *Achillea millefolium*; 2) *Achillea millefolium* — *Agrostis tenuis* — *Elytrigia repens* — *Thalictrum minus* — *Poa angustifolia* — *Pimpinella saxifraga*; 3) *Thalictrum minus* — *Achillea millefolium* — *Elytrigia repens* — *Fragaria vesca* — *Pimpinella saxifraga* — *Poa trivialis* — *Poa angustifolia*. В фоновой зоне: 1) *Poa trivialis* — *Elytrigia repens* — *Trifolium pratense* — *Alchemilla vulgaris* — *Lathyrus pratensis* — *Trifolium repens* — *Leucanthemum vulgare* — *Veronica chamaedrys*; 2) *Agrostis tenuis* — *Deschampsia caespitosa*; 3) *Ranunculus acris* — *Plantago major*. В сообществах импактной зоны микрогруппировки преобладающих видов не выявлены. Следует отметить, что в сообществе буферной зоны преобладающие виды одновременно входят в состав нескольких микрогруппировок. В сообществе фоновой зоны отмечен более постоянный состав микрогруппировок. Полученные данные по сопряженности частично подтверждаются данными корреляционного анализа (таблица). Следовательно, можно говорить о тенденции увеличения взаимосвязей между видами внутри микрогруппировок при уменьшении техногенной нагрузки.

Учитывая, что количество видов, отмеченных во всех изучаемых фитоценозах невелико, для сравнения силы связи взяты только преобладающие виды: щучка дернистая и полевица тонкая, которые встречаются во всех зонах загрязнения. С уменьшением загряз-

Таблица. Связи между преобладающими видами в зонах с различной степенью загрязнения

Пары видов	Коэффициент ранговой корреляции Спирмена ($p < 0,05$)
Импактная зона	
<i>Agrostis tenuis</i> – <i>Deschampsia caespitosa</i>	- 0,35
Буферная зона	
<i>Agrostis tenuis</i> – <i>Elytrigia repens</i>	0,29
<i>Agrostis tenuis</i> – <i>Achillea millefolium</i>	0,31
<i>Achillea millefolium</i> – <i>Elytrigia repens</i>	0,53
<i>Poa angustifolia</i> - <i>Thalictrum minus</i>	0,42
<i>Poa angustifolia</i> - <i>Deschampsia caespitosa</i>	- 0,47
<i>Pimpinella saxifraga</i> - <i>Poa angustifolia</i>	0,36
<i>Pimpinella saxifraga</i> - <i>Thalictrum minus</i>	0,78
<i>Fragaria vesca</i> - <i>Poa angustifolia</i>	0,44
<i>Fragaria vesca</i> - <i>Deschampsia caespitosa</i>	- 0,29
<i>Fragaria vesca</i> – <i>Pimpinella saxifraga</i>	0,34
<i>Thalictrum minus</i> - <i>Deschampsia caespitosa</i>	- 0,49
<i>Pimpinella saxifraga</i> - <i>Deschampsia caespitosa</i>	- 0,46
Фоновая зона	
<i>Trifolium pratense</i> - <i>Poa trivialis</i>	- 0,42
<i>Poa trivialis</i> - <i>Agrostis tenuis</i>	- 0,35
<i>Deschampsia caespitosa</i> - <i>Elytrigia repens</i>	- 0,54
<i>Alchemilla vulgaris</i> - <i>Ranunculus acris</i>	- 0,38
<i>Poa trivialis</i> - <i>Lathyrus pratensis</i>	0,43
<i>Lathyrus pratensis</i> – <i>Veronica chamaedrys</i>	0,40

нения отмечено увеличение степени связи полевицы тонкой и щучки дернистой от отрицательной корреляции между ними в импактной зоне ($p < 0,05$) до положительной сопряженности в фоновой зоне ($p < 0,05$). Возможно, преобладающие виды (щучка дернистая и полевица тонкая) могут иметь средообразующее значение в исследуемых сообществах, которое отличается в фитоценозах различной степени загрязнения. Этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Выводы

1. С уменьшением загрязнения наблюдается увеличение ассоциированности преобладающих видов по площади фитоценоза.

2. Микрогруппировки сообществ с различной степенью загрязнения отличаются по составу, причем щучка дернистая и полевица тонкая являются доминантами микрогруппировок в каждом из сообществ.

Литература

- Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: УИФ «Наука», 1994. 280 с.
- Кайгородова С.Ю. Особенности педогенеза в техногенных ландшафтах Среднего Урала // Автореф. дис... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1998. 24 с.
- Корчагин А.А. Видовой состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. М.;Л.: Наука, 1964. Т.3. С.39-62.
- Михайловский Г.Е. Принципы экологического мониторинга водных сообществ // Человек и биосфера. М., 1983. Вып.8. С.55-67.
- Понятовская В.М. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. М.;Л.: Наука, 1964, Т.3. С.209-299.
- Прокаев В.И. Физико-географическое районирование Свердловской области. Свердловск, 1976. 137 с.
- Работнов Т.А. Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 1974. 384 с.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с.
- Ярошенко П.Д. Некоторые итоги пятилетних исследований мозаичности растительных сообществ // Мозаичность растительных сообществ и её динамика: Докл. симпозиума. Владимир, 1970. С.382-397.

ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЕ НАСЕКОМЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ НИКИТИНО И СРЕДА ИХ ОБИТАНИЯ

Ф.А. Фадеев*, Е.В. Зиновьев**

*Уральский госуниверситет,

** Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г. Екатеринбург

Четвертичные насекомые Среднего Урала и Зауралья до настоящего времени не были исследованы в отличие от прилегающих районов Западно-Сибирской равнины (Киселев, 1987, 1988, Зиновьев, 1997 и др.). В этой работе впервые получены данные энтомологического анализа для плейстоценовых отложений Среднего Зауралья на примере местонахождения Никитино (Ирбитский район Свердловской области), описаны найденные здесь комплексы насекомых. Одной из целей настоящей исследования была реконструкция условий обитания найденных видов.

Материал собран в 1999 г. Е.В. Зиновьевым и В.В. Стефановским (Уралгеология). Стратиграфическое описание местонахождения Никитино было сделано В.В. Стефановским. Сверху вниз вскрыто:

Гл. 0.0 — 0.3 м. Почвенно-растительный слой.

0.3 — 1.8 м. Суглинок коричнево-бурый, макропористый, со столбчатой отдельностью, известковистый.

1.8 — 3 м. Суглинок светло-бурый, макропористый, известковистый, с карбонатными журавчиками.

3.0 — 5.5 м. Алеврит серый, глинистый, со слабо выраженной горизонтально-волнистой слоистостью.

5.5 — 7 м. Переслаивание серых алевритных глин, алевритов и разнозернистых песков; мощность слоев до 5-10 см., реже до 20 см, в основании ожелезнение. В слое найдены остатки мелких млекопитающих и моллюсков.

7.0 — 7.5 м. Глина синяя, закисная, алевритная, с растительным детритом.

7.5 м — до уреза воды. Пески синевато-серые, слабо иловатые, кварцевые, мелко-среднезернистые, хорошо промытые (до уреза воды).

Всего было отобрано четыре пробы. Из них в настоящей работе представлен анализ материала из двух образцов, представляющих слои 5 (гл. 5,8 м) и 6 (гл. 7 м). Полевая и камеральная обработка производилась по стандартным методикам, принятым для данного анализа (Киселев, 1987). Разбор концентрата из 5 слоя производился в лабораторных условиях, остатки насекомых из 6 слоя были извлечены С.С. Трофимовой. При определении найденных остатков были использованы эталонные коллекции жесткокрылых, находящиеся в Институте экологии растений и животных и на кафедре зоологии УрГУ.

Возраст слоев предварительно соотносится с окончанием казанцевского межледникового — началом ермаковского оледенения (око-

ло 100-80 тыс. лет назад). В пробе из слоя 5 изучено 319 склеритов, относящихся минимум к 119 особям насекомых, 40 видов. В пробе из слоя 6 изучено 246 остатков насекомых, отнесенных минимум к 91 особи насекомых, 13 видов. В обоих образцах преобладают остатки жесткокрылых (99,1% в слое 5 и 98,9% в слое 6), кроме них отмечены остатки перепончатокрылых (соответственно 0,9% и 1,1%). В обоих слоях доминируют семейства *Curculionidae* (слой 5 — 45,6%, слой 6 — 56,3%) и *Carabidae* (соответственно 35,1% и 30,3%). Распределение жуков по экологическим группам представлено на рисунке, где рассматриваются как ландшафтная приуроченность найденных видов, так и отношение их к влажности и занимаемый ими ярус. Крайне интересными представляются находки тундровых и степных видов, не встречающихся на изучаемой территории в настоящее время. К ним отнесены: обитатели забайкальских степей — жужелица *Poecilus (Derus) ravus*, долгоносики *Coniocleonus ferrugineus* и *Stephanocleonus* sp., жужелица *Cymindis (Paracymindis) mannerheimi*, населяющая альпийские луга Памира и Тянь-Шаня, а также тундровые жужелицы подрода *Cryobius* рода *Pterostichus*, в том числе *P. (Cryobius) ventricosus*. В группу степняков включены также остатки других представителей подсемейства *Cleoninae*, найденных в обоих образцах. При этом находка жужелицы *Cymindis mannerheimi* подтверждает имеющиеся представления о более широком ареале этого вида в плейстоцене (Крыжановский, Емец, 1979), следствием чего явилось существование морфологически близкого (по всей видимости, производного) вида *C. arcticus* в тундростепях Центральной Якутии.

В соответствии с анализом экологических требований найденных видов была проведена реконструкция биотопов, примыкавших к месту захоронения. Для слоя 5 были воссозданы следующие типы местообитаний: водоемы со стоячей водой (водолюб *Helophorus* sp.); берега водоемов (где под растительными наносами встречаются водолюбы рода *Cercyon* и жужелицы рода *Bembidion*); к ним же была приурочена приводная растительность, представленная в основном осоками (долгоносик *Notaris bimaculatus*); участки с лугоподобной травянистой растительностью из различных злаков, бобовых, крестоцветных, не образующей при этом сплошной дернины (долгоносики *Apion* sp., *Stephanocleonus* sp., *Coniocleonus ferrugineus*, жужелицы *Notiophilus aquaticus*, *Poecilus ravus*, *Cymindis mannerheimi*); древесная растительность, представленная хвойными, в частности, елью (долгоносики рода *Otiorhynchus* и короед *Phthorophloeus spinulosus*).

Наличие здесь тундростепных (*Poecilus ravus*, *Cymindis mannerheimi*, *Coniocleonus ferrugineus*) и тундровых (*Pterostichus (Cryobius)* sp.) видов показывает, что данный слой сформировался в достаточно суровых климатических условиях, с сильно континентальным климатом и небольшим количеством осадков. Палеоландшафт, по всей видимости, представлял собой участок разреженного леса, в травяном ярусе которого встречалась ксероморфная лугоподобная растительность. Это обусловило присутствие здесь нехарактерных для лесных сообществ тундровых и тундростепных видов насекомых.

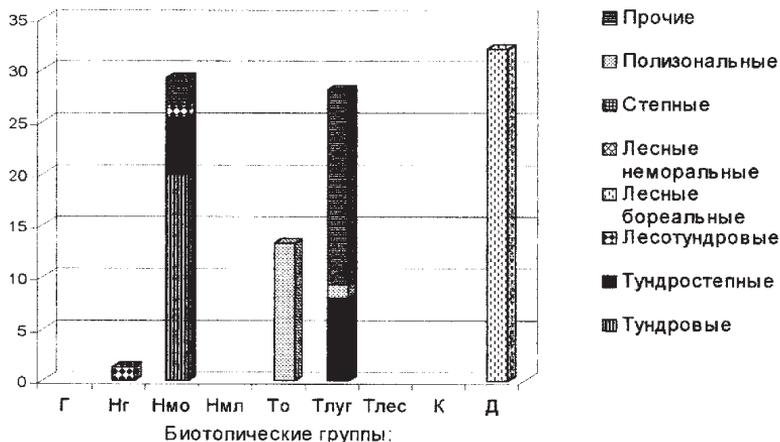
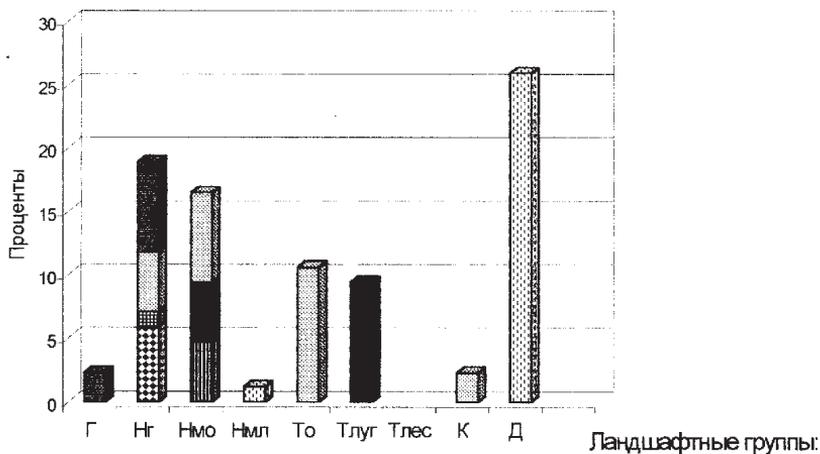


Рисунок. Соотношение ландшафтных и биотопических групп в слоях 5 и 6 местонахождения Никитино. Биотопические группы: Г — гидробийонты; обитатели напочвенного яруса: Нг — гигрофилы, Нмо — мезофилы, связанные с открытыми пространствами, Нмл — мезофилы, связанные с лесной подстилкой; обитатели травяного яруса: То — виды, связанные с околородной растительностью, Тлуг — с луговой, Тлес — с лесной растительностью; К — обитатели кустарникового яруса; Д — обитатели древесного яруса.

Для слоя 6 реконструировано наличие следующих типов местообитаний: открытые умеренно увлажненные биотопы, включавшие элементы луговой растительности (жужелицы *Pterostichus ventricosus*, *P. (Cryobius) sp.*, *Poecilus ravus*, долгоносик рода *Phyllobius*), соседствовавшие с участками древесной растительности, с которыми связаны долгоносики рода *Otiorhynchus*. Гидробионтные и гигрофильные виды не были найдены, за исключением долгоносиков *Notaris bimaculatus*, связанных с приводными видами осок. Интересно отметить, что отсутствие гидробионтных форм было отмечено и для моллюсков, найденных этом же слое. При этом тундровые (*Pterostichus (Cryobius) sp.*) и тундростепные виды (*Poecilus ravus*) здесь более многочисленны (см. рис.). На основании полученных данных можно сделать вывод о более низкой степени биотопического разнообразия по сравнению с вышележащим слоем. Климат, при котором формировался слой 6, был более холодным и сухим, что обусловило более высокий процент холодостойких видов и значительно меньшее разнообразие видового состава. Можно сказать, что здесь не были сформированы именно интразональные группировки видов, связанные с водоемом и прилегающими к нему биотопами.

Предварительный анализ остатков насекомых из двух других образцов данного местонахождения указывает на увеличение доли гигрофильных насекомых вверх по разрезу. В пробе из подшвы слоя 4 значительное число фрагментов принадлежит жужелицам рода *Bembidion* (не менее 4 видов) и водолюбам рода *Helophorus* (не менее 3 видов) при сохранении тундровых (*Pterostichus (Cryobius) sp.*) и тундростепных компонентов (*Carabus sibiricus*), представленных небольшим числом остатков. Из верхней части слоя 4 было найдено надкрылье жужелицы *Pterostichus mirus*, населяющей хвойные леса Прибайкалья и Забайкалья и указывающей на относительно теплый климат (близкий к природным условиям южной тайги).

В соответствии с результатами энтомологического анализа можно говорить о переходе от более сухих (холодных и сухих) условий к более теплым вверх по разрезу, что противоречит имеющимся представлениям о стратиграфии данного местонахождения, где снизу вверх должен быть выражен переход от более теплого к более холодному климату, так как слои отнесены к окончанию казанцевского межледниковья — началу ермаковского оледенения. Это предполагает необходимость дальнейшего их изучения, включая работы по уточнению возраста данных отложений.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований, проект 99-04-49028.

Литература

Зиновьев Е.В. Четвертичные насекомые Западно-Сибирской равнины // Успехи энтомологии на Урале. Екатеринбург, 1997. С.153-157.

- Киселев С.В. Отбор образцов на палеоэнтомологический анализ // Комплексные биостратиграфические исследования. М., 1987. С.21-26.
- Киселев С.В. Плейстоценовые и голоценовые жесткокрылые Западной Сибири // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск, 1988. С.97-118.
- Крыжановский О.Л., Емец В.М. Новый вид жукелицы рода *Cymindis* (Coleoptera, Carabidae) из Якутии // Зоол. журн. 1979. Т.58, вып. 3. С.447-448.

СООТНОШЕНИЕ ЦВЕТА И ВОЗРАСТА ИСКОПАЕМЫХ ЗУБОВ ГРЫЗУНОВ

Т.В. Фадеева

Пермский областной краеведческий музей

Целью работы было выявление соотношения цвета и возраста зубов ископаемых грызунов многослойного местонахождения Расик (Пермское Прикамье).

Ископаемые зубы грызунов из условно выделенных горизонтов 1-27 гота Расик (смотри статью Фадеевой и др. в настоящем сборнике) имеют светло-желтую и желтую окраску. В 28 горизонте так окрашены примерно 90% зубов грызунов, в 29 горизонте — 56,4%. Самые нижние горизонты содержат почти исключительно черные зубы и ничтожно малый процент желтых зубов. Такая заметная разница в цвете зубов легко объясняется цветом вмещающей их породы. На уровне горизонтов 28-30 проходит резкий, но неровный контакт слоев 10 и 11. Таким образом, на фоне литологических слоев, включающих практически однородные по прокрашенности ископаемые костные остатки, отчетливо выделяется пограничный слой — условный горизонт 29 с разноокрашенным материалом. Верх данного горизонта представлен крупным щебнем с заполнением красновато-бурого суглинка — это низы слоя 10. Низ горизонта, представленный темно-коричневым суглинком со щебнем, — верхняя часть нижележащего слоя 11. Этот контакт очень четкий, но извлечь породу строго по нему не представлялось возможным, и в выборки из горизонта 28 попали костные остатки из слоев как 10, так и 11. Эти слои различаются не только составом и окраской вмещающей породы и костных остатков, но имеют и заметно различный возраст. Перерыв в осадконакоплении между ними составил не менее 25 тыс. лет (см. статью Фадеевой и др. в настоящем сборнике).

За основу выделения типов прокрашенности взяты зубы из верхнего и нижнего горизонтов по отношению к 29 горизонту. Зубы грызунов по прокрашенности делятся на две условные группы: «темные» и «светлые». В группу «темных» включены зубы, у которых: а) дентин, эмаль, цемент темно-коричневые; б) дентин, цемент темно-коричневый или с коричневыми пятнами на светлом фоне, эмаль «ошейни-

ковой окраски) (альвеолярная часть зуба желтоватой окраски) или пятнистая. Зубы из категории 1а, вероятно, хранились изолированными, зубы категории 1б, скорее всего, в слое находились внутри целых или поврежденных хищниками челюстей — об этом свидетельствуют темные «ошейники» концевых частей и подобная прокрашенность зубов, сохранившихся в ископаемых темных челюстях; Группа 2—«светлые» зубы — с однородной темно-желтой прокрашенностью эмали, цемента и дентина, в отдельных случаях последний имеет редкие темные пятна. В каждой группе прокрашенности проведено определение ископаемых остатков по коренным зубам и учтены процентные доли видов. Объемы выборок — 2653 («темные») и 3437 («светлые») зубов. Видовая принадлежность первых и вторых верхних зубов копытных леммингов установлена Н.Г.Смирновым. По уровню развития зубной системы копытные лемминги из группы «темных» 29-го и нижнего 30-го горизонта относятся к переходной стадии *Dicrostonyx ex gr. guilielmi-simplicior* (Смирнов и др., 1997). Зубы группы «светлых» относятся к форме *Dicrostonyx ex gr. guilielmi-torquatus*, как и из горизонта 27. Соотношение долей остатков различных видов по горизонтам 27, 28 и выборкой «светлых» зубов из 29 горизонта практически идентично. В долях остатков разных видов «темных» зубов из 29-го и нижних горизонтов имеется разница: в выборке из 30-го горизонта ниже доли узкочерепной полевки и копытного лемминга, больше сибирского лемминга и присутствует красно-серая полевка.

Таким образом, в горизонте 29 смешаны зубы копытных леммингов разных таксонов, различающихся стадиями морфологического развития. В группах зубов различной окраски выявлены заметные различия в соотношении долей остатков видов грызунов. Эти результаты и данные радиоуглеродного анализа позволяют сделать вывод об отсутствии непрерывной хронологической последовательности осадконакопления в изучаемом местонахождении: слои 10 и 11 образовались с перерывом не менее 25 тыс. лет.

МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ МНОГОСЛОЙНОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ КОСТНЫХ ОСТАТКОВ В ГРОТЕ РАСИК (ПЕРМСКОЕ ПРИКАМЬЕ)

Т.В. Фадеева*, Н.Г.Смирнов**, П.А.Косинцев**, Т.П.Коурова**,
Е.А.Кузьмина***

*Пермский областной краеведческий музей,

**Институт экологии растений и животных УрО РАН,

***Уральский госуниверситет

Работа проведена с целью охарактеризовать состав ископаемых микротериофаун и структуру населения грызунов из многослойного местонахождения костных остатков в гроте Расик. Грот распо-

ложен на западном склоне Среднего Урала, в 1 км севернее поселка Расик Кизеловского р-на Пермской области, на высоте 22 метра над уровнем реки Кизел; площадь грота 0,76 га (Перечень охраняемых..., 1989). Ряд лет раскопки в нем вел Е.П.Близнецов, который вскрыл большую часть рыхлых отложений предвыходовой площадки. Остеологические материалы из этих раскопок были изучены нами и частично представлены в табл.2. Их сопоставление с данными наших раскопок составляет отдельную задачу. В 1999 году совместным отрядом Института экологии растений и животных УрО РАН и Пермского областного краеведческого музея в гроте были произведены новые раскопки. Мощность рыхлых отложений составила примерно 3 метра. Раскоп поделен на два квадрата «А» (западный) и «Б» (восточный), со сторонами 1м. В колонке «Б» выделено 12 литологических слоев (сверху вниз): 1- рыхлый щебень, крупный (до 8 см), с единичными глыбами до 25 см, с заполнением известковистой мукой; 2 — рыхлый щебень, супесчаное известковистое заполнение серого цвета; 3 — крупный щебень, с заполнением легкого охристо-серого суглинка; 4 — крупный щебень, с валунами до 20 см, со светло-бурым суглинком в заполнении; 5 — темный серо-бурый суглинок с небольшим количеством щебня; 6 — крупный щебень с серо-бурым суглинком в заполнении; 7 — мелкий и средний щебень с темным серо-бурым суглинком в заполнении; 8 — крупный щебень, бурый суглинок в заполнении; 9 — крупный и средний щебень до валунов до 15 см, заполнение из бурого суглинка; 10 — красновато-бурый суглинок с разноразмерным щебнем до 20 см; 11 — легкий, темно-коричневый суглинок со щебнем; 12 — крупные валуны, слоистолежащие, темно-серо-коричневое заполнение с буроватым оттенком. Отложения вскрывались условными горизонтами по 10 см, всего таких горизонтов выделено 33. Общее количество определенных зубов грызунов 47363. В анализ также включены данные по сборам Е.П.Близнецова (раскопки 1966, 1970 гг.) — 5 013 зубов. Данные по составу остатков и их долям в разных слоях и горизонтах приведены в таблицах 1и 2. Материалы этих таблиц и аналогичные сведения из литературных данных были использованы для проведения кластерного анализа. Результаты кластеризации легли в основу группировки материалов из отдельных горизонтов и слоев, как по гроту Расик, так и по другим местонахождениям.

По костям млекопитающих получены радиоуглеродные даты: горизонт 21 — 12680 ± 180 лет (ГИН-10569), горизонт 24 — 13250 ± 180 лет (ГИН-10568), горизонт 27 — $13\ 330 \pm 120$ лет (ГИН-10567), горизонты 30, 32 — более 38 400 лет (ГИН-10566). Эти датировки и явно голоценовый облик сборов из слоев с 1 по 5 дают представление о том, какие этапы в развитии фауны Прикамья представлены материалами из данного местонахождения.

Наиболее древние материалы, содержащиеся в слоях 11-12, скорее всего, можно отнести к раннему валдаю. О том, что это не фауна межледниковья, свидетельствует обилие остатков леммингов при почти полном отсутствии лесных видов. Морфологическая характерис-

Таблица 1. Состав и соотношение долей остатков видов грызунов в местонахождении Расик (колонка Б)

Слой (горизонт)	12 (33)	12 (32)	12 (31)	11 (30)	11-10/29 ^с	10-11/29 ^с	10 (28)	10 (27)	10 (26)	10 (25)	10 (24)	10 (23)	10 (22)	10 (21)	9(20)	9(19)	8(18)	7(16)	7(15)	6(14)	6(13)	4-5 (8-12)	1-3 (1-5)	
<i>M. agrestis</i>	20,1	16,9	6,5	13,1	17,3	31,6	36	35,6	34	43,3	46	41	36,4	46,6	48,6	30,4	72,2	77,2	58,9	63,8	33,3	8,7	3,4	0
<i>M. middendorffii</i>	10,6	11,5	19,2	10,9	9,1	0,3	0,5	0,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>M. oeconomus</i>	1,7	2	9,9	3,3	1,6	0,2	0	0	0,003	0	0	0,1	0,4	2	7,3	11,3	15,5	11,7	15,2	11,3	26,7	23,5	3,4	18,9
<i>M. agrestis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	0,9	4,5	2,6	6	5,1	11,1	23,5	26,9	13,5
<i>Arvicola terrestris</i>	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0,3	1,6	6,1	2,5	0,9	0,5	0	6,7	17,6	18	2,7
<i>D. guil-simplicior</i>	58,6	60,3	24,3	31,9	55	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0	0
<i>D. guil-torquatus</i>	0	0	0	0	0	63,2	0	0	0	0	0	0	0	0	3,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>D. torq.-guillemi</i>	0	0	0	0	0	0	59	57,4	59,7	50,9	48,5	54,7	55,5	42,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>D. torquatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40	0,1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lemmus sibiricus</i>	6,3	8,2	33,7	35,2	12	0,8	0,5	2,4	1,8	2,6	2	2	3,7	3,1	6,1	0,6	1,1	8,1	7,4	6,7	0	0	0	0
<i>Myopus schisticolor</i>	2,1	0,6	5,7	4,9	3	0,4	1	0	0,4	0,2	0	2	0	0	0	0	0	1,3	5	0	0	3,4	5,4	
<i>Cric. migratorius</i>	0,6	0,2	0	0,2	2,3	1,5	1,7	1,6	1,8	1,6	1,1	1,8	2,5	0,8	0,9	0	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Cricetus cricetus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	7,9	0
<i>Lagurus lagurus</i>	0	0,2	0,35	0,2	1,8	1,2	1,5	2,3	2,87	1	1,7	1,1	1,3	2	0,8	1,7	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cl. rufocanus</i>	0	0	0,35	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0,2	0	0	0	0,2	0,8	1,7	2,2	3	5,6	16,2
<i>Clethr. gr. ruf. - glareolus.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,3	0,7	2,6	4,6	6,3	9	5,7	11,1	14,7	26,9	37,8	
<i>Sitomys vulgaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,2	0	0	5,4	
<i>Sicista sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4,5	0
КОРНО ОДНОМЕННЫХ ЗУБОВ	179	921	292	451	826	1166	758	1018	3096	938	1745	1205	451	1054	619	115	692	539	627	177	45	34	89	37
Общ. кол-во ЗУБОВ	607	2878	970	1692	2653	3437	2240	3365	9125	2581	5346	3280	1132	3272	1507	291	754	563	853	231	58	46	163	47

Таблица 2. Видовой состав и доли остатков из условно выделенных горизонтов по материалам Е.П.Близнецова (в скобках обозначения автора раскопок)

слой	I (Птичий)	II (В"4)	III (В"3)	IV ((В"3)В"2)	V (2 мыш.)	VI (Олений)	VII (Нижний)	VIII (4 мыш.)
<i>Microtus gregalis</i>	38,6	32	40,6	36,1	45,6	22,7	23	32,7
<i>Microtus middendorffii</i>	0	0	0	0	0	0	2,4	21
<i>Microtus oeconomus</i>	15,8	18,9	18	16,5	3,4	0	0	3,1
<i>Microtus agrestis</i>	19,3	30,2	23,9	16,1	0,9	0	0	0
<i>Arvicola terrestris</i>	3,5	3,8	1,1	3,4	0,4	0	0	0
<i>Dicrostonyx guil.-simp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	22,2
<i>Dicrostonyx guilhelmi</i>	0	0	0	0	0	0	65,1	0
<i>Dicrostonyx torq.-guil.</i>	0	0	0	0	40,5	72,4	0	0
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	0	1,9	0	3,1	0	0	0	0
<i>Lemmus sibiricus</i>	17,5	3,8	6,5	10,6	5,5	0,7	1,6	19,8
<i>Myopus schisticolor</i>	0	0	0	1,8	0,7	0	0	1,2
<i>Cricehtus migratorius</i>	0	0	0	0	1,1	1,9	1,6	0
<i>Cricehtus cricehtus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lagurus lagurus</i>	0	0	0	0	1,7	2,3	6,3	0
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	0	3,8	5,1	4,5	0	0	0	0
<i>Cl. ex gr. rut-glareohus</i>	5,3	5,6	4,8	7,9	0,2	0	0	0
<i>Sciurus vulgaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sicista sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
Коп-во односмен-ных зубов	57	53	355	291	467	569	126	162
Общ. число зубов	77	118	630	605	1312	1493	366	412

тика коренных зубов копытных леммингов заставляет отнести их к форме, которая является переходной между двумя видами: *D. ex gr. guilhelmi-simplicior*, но она ближе к *D. guilhelmi*, чем к *D. simplicior*. Внутри ранневалдайского этапа приходится выделить две стадии. Первой соответствует фауна слоя 12, горизонты 32-33. Как в тундровой группе видов, так и в составе населения в целом, преобладает копытный лемминг, в то время как доля сибирского лемминга существенно меньше. На третьем месте (после узкочерепной полевки) по количеству остатков находится полевка Миддендорфа. Лесная группа видов представлена только лесным леммингом. Интразональная группа представлена полевой-экономкой и водяной полевкой, и доля их остатков также невелика. Второй стадии соответствует фауна слоев 11-12 (горизонты 30-31). В ней доля остатков сибирского лемминга преобладает над копытным (*D. guilhelmi-simplicior*), резко сокращается численность узкочерепной полевки. Остатки лесных полевок очень немногочислен-

ны и представлены только красно-серой полевой и лесным леммингом. Доля интразональной группы (с единственным представителем — полевкой-экономкой) больше, чем лесной. Фауны такого типа известны на Урале из отложений пещеры Жилище Сокола (Смирнов, 1996).

Позднеледниковый этап представлен материалами из слоев 9-10 (горизонты 19-28). На первом месте по количеству остатков идет копытный лемминг (*D. torquatus-guiliemi*), на втором узкочерепная полевка. Значительно меньше доля сибирского лемминга. Доля остатков лесной группы видов незначительна около 5%. Остатки водяной полевки и полевки-экономки по долевному участию превышают лесные виды. Возраст, состав и структура фауны слоя 10 (гор.21-28) и слоя 9 (гор.19-20) исследуемого местонахождения схожи между собой, а также с фаунами из местонахождений Каква-4 и Дыроватый Камень (р.Чусовая) (Смирнов, 1995; Смирнов и др., 1999).

Внутри следующего этапа, который характеризует плейстоцен-голоценовый рубеж, также следует выделить две стадии. Первой из них соответствует фауна слоев 7 и 8 (горизонты с 15 по 18). В ней наблюдается резкое возрастание доли узкочерепной полевки — больше 50% (это вид-доминант). Доля остатков интразональной группы составляет около 20%. Остатков лесной группы еще меньше, около 10%; в основном это рыжие лесные полевки. Остатки копытного лемминга единичны, а сибирский лемминг является обычным видом. Вторую стадию характеризует фауна слоя 6 (горизонт 14). В ней доля узкочерепной полевки снижается до 30%, увеличивается доля остатков сибирского лемминга, копытный лемминг отсутствует. Многочисленна группа интразональных видов (более 30%). Здесь выше доля группы лесных видов (около 20%). Слои 8 (горизонт 17-18), 7 (гор.15-16) рассматриваются как отдельный подтип. Фауна слоя 6 (горизонт 14) из грота Расик по составу и структуре близка к гроту Большой Глухой (горизонты 12-13), возраст которых составляет 10607 лет (Смирнов, 1995).

Фауна слоев 4 и 5 (горизонты с 8 по 12), а также слоя 6 (горизонт 13) характеризуют, вероятно, первую половину голоцена. Преобладают остатки лесной группы видов. Доля остатков интразональных видов многочисленна, около 30%. Узкочерепная полевка еще находится в группе обычных видов. Остатки сибирского лемминга не обнаружены, а единичные зубы копытного лемминга, возможно, переотложены из нижележащих слоев. Фауна слоев 6 (гор.13) и 4-5 (гор. 8-12) по своей структуре и составу близка к фауне слоя 2 из грота Шайтанский на реке Чусовой (Смирнов, 1995).

Позднеголоценовая фауна представлена сборами из слоев 1-3 (горизонты 1-5). Значительно преобладают остатки лесных видов грызунов: доленое участие лесных рыжих полевок больше 50%, меньше доля пашенной полевки и лесного лемминга. Доля интразональных видов составляет около 20%; это в основном остатки полевки-экономки. Представители тундровых видов и узкочерепная полевка отсутствуют. Фауну слоев 1-3 можно сопоставить с фауной слоя 1-2 из Ушминской пещеры (Смирнов, 1996), а также с фауной слоя 1 из грота Шайтанский на р.Чусовой (Смирнов, 1995).

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 99-04-49031 и 99-04-49032.

Литература

- Перечень охраняемых и рекомендуемых к охране природных территорий Пермской области. Пермь, 1989. С.36-39.
- Смирнов Н.Г. Материалы к изучению исторической динамики разнообразия грызунов таежных районов Среднего Урала // Материалы по истории современной биоты Среднего Урала. Екатеринбург, 1995. С.24-57.
- Смирнов Н.Г. Разнообразие мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Екатеринбург, 1996. С.39-83.
- Смирнов Н.Г., Кузьмина Е.А., Коурова Т.П. Новые данные о грызунах Северного Урала в позднеледниковье // Биота Приуральской Субарктики в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург, 1999. С.68-77.

ПАРЦЕЛЛЯРНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СЕНОКОСЦЕВ (*OPILIONES*) В БЕРЕЗОВЫХ ЛЕСАХ СРЕДНЕГО УРАЛА

Г.Ш. Фарзалиева

Пермский госуниверситет

Биоценозы являются сложными системами взаимосвязанных между собой популяций в конкретных условиях среды. Для комплексного исследования сложных сообществ на практике используется концепция парцелл, которые рассматриваются как элементарные единицы биогеоценоза. Изучение парцелл необходимо для познания пространственной структуры биоценозов, что позволяет полнее охарактеризовать экологическую нишу видов и взаимоотношения между видами в сообществе. Благодаря концепции парцеллярного строения биогеоценоза можно, в частности, объяснить сосуществование близких видов в пределах одного ценоза. А как известно, сосуществование видов приводит к увеличению видовой насыщенности сообществ. Нами парцелла понимается как относительно однородный участок растительности с преобладанием одного вида растений. Теория парцеллярной структуры сообществ хорошо разработана в геоботанике, но не нашла должного применения в практике изучения населения беспозвоночных животных.

Цель нашего исследования — изучение парцеллярного распределения сенокосцев как модельной группы беспозвоночных.

Исследования проводились в августе и сентябре 1999 года в лесных биоценозах Висимского заповедника и заказника Предуралья, в которых было изучено 8 типов парцелл. Для получения информации о парцеллярном распределении сенокосцев брались почвенные прикопки размером 1/16 кв.м, с последующей разборкой материала вручную. В каждом типе парцелл бралось 6 или 12 проб.

Работа выполнена в рамках проекта «Парцеллярно-консортивная структура сообществ членистоногих лесов Урала» РФФИ.

В Висимском заповеднике обнаружено 3 вида. Из пяти изученных типов парцелл подстилочный *Nemastoma lugubre* обнаружен в мятликовой и кисличной парцеллах, плотность сенокосца в которых составляла 1.3 экз/кв.м.

Два близких герпетобионтных вида *Lacinius ephippiatus* и *Oligolophus tridens* характеризуются различным парцеллярным распределением. *Lacinius ephippiatus* обнаружен только в снытевой (4.0) и кисличной (1.3 экз/кв.м) парцеллах. *Oligolophus tridens* заселяет большее количество парцелл; отсутствует по нашим данным в пихтовой парцелле Висимского заповедника. Максимальная плотность данного вида отмечена в кисличной парцелле (18.6 экз/кв.м). В остальных парцеллах плотность вида колеблется от 8 до 3 экз/кв.м.

В заказнике Предуралье обнаружено 2 вида. Из 6 исследованных парцелл *N. lugubre* с плотностью 1.3 экз/кв.м обнаружен только в снытевой парцелле. Предпочтение кисличной парцеллы видом *O. tridens* подтверждается его максимальной плотностью, которая здесь составила 6.0 экз/кв.м. Неожиданным явилось то обстоятельство, что данный вид не обнаруживается в снытевой парцелле, которая является весьма привлекательной для большинства видов. Сенокосцы не были обнаружены на вытопанных тропинках, а также в моховой парцелле заказника Предуралье.

Обнаружено различие в распределении особей разных полов по парцеллам. В отличие от самцов, самки характеризуются более жесткой парцеллярной приуроченностью. Так, самки *N. lugubre* встречаются только в кисличной парцелле. В Висимском заповеднике самки *O. tridens* обнаружены в трех из пяти парцелл, с постоянной плотностью — 1.3 экз/кв.м. В заказнике Предуралье самки этого вида отмечены только в одной парцелле (1.3 экз/кв.м). Поэтому для характеристики микробиотопического распределения сенокосцев удобнее использовать показатели плотности самок.

На основании полученных данных можно сделать следующие выводы:

Суммарная плотность сенокосцев в парцеллах значительно варьирует от 4.0 до 21.2 экз/кв.м в Висимском заповеднике и от 1.3 до 3.3 экз/кв.м в заказнике Предуралье.

Парцеллярное распределение сенокосцев как группы в целом в лесах Среднего Урала неравномерно.

Наибольшим видовым обилием и плотностью сенокосцев в обоих локалитетах отличается кисличная парцелла.

Парцеллярное распределение видов неравномерно.

Два близких вида сенокосцев характеризуются различным парцеллярным распределением: *O. tridens* — эврипарцеллярный вид, *L. ephippiatus* — имеет более узкий спектр распределения.

Самки сенокосцев, в отличие от самцов, характеризуются большей избирательностью в предпочтении парцелл.

АНАЛИЗ СВЯЗЕЙ МЕЖДУ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ РЕКОМБИНАЦИЕЙ, ПЛОТНОСТЬЮ НАСЕЛЕНИЯ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬЮ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Л.В.Фёдорова, Ю.М. Новиков

Томский госуниверситет

Несмотря на всестороннюю изученность феноменологии и механизмов кроссинговера (Чадов, 1999), о его биологических эффектах, таких как влияние на продолжительность онтогенеза, обеспечение приспособленности в результате образования новых сочетаний аллелей, — известно мало, хотя они представляют собой наибольший теоретический и практический интерес.

С другой стороны, весьма интересным и важным представляется исследование влияния на кроссинговер такого фактора, как плотность населения, реально действующего в природных популяциях и, возможно, способного оказывать влияние на частоту рекомбинации, а также на плодовитость и продолжительность развития особей.

Целью настоящей работы явился дифференцированный анализ связей между рекомбинацией сцепленных генов *Drosophila melanogaster*, плотностью населения и продолжительностью индивидуального развития потомков дигетерозиготных самок. В качестве маркеров использовали мутантные гены cut (ct, I, 20.0), forked (f, I, 56.7), black (b, II, 48.5), purple (pr, II, 54.5), scarlet (st, III, 44.0), ebony (e, III, 70.7).

Маркеры вводили в дигетерозиготы в цис-позицию путём скрещивания самок линии Canton-S с самцами, несущими оба мутантных гена. Бэкроссные потомства получали скрещиванием суточных цис-дигетерозиготных самок с самцами анализаторных линий. Плотность культур задавали, изменяя число родительских пар от одной до трёх. Родителей содержали в течение суток во флаконах объёмом 15 мл на стандартной дрожжевой питательной среде при температуре 23–25°C, после чего удаляли. В качестве фунгицида использовали нипагин.

Эксперимент проводили в трёх вариантах в соответствии с тремя хромосомами. Для обозначения типов скрещивания введён двоичный код: первая цифра обозначает номер хромосомы и / или вариант эксперимента, вторая — число родительских пар. В ходе эксперимента проанализировано 203 семьи общей численностью 13142 особи.

Во всех вариантах эксперимента установлено значимое ($p \leq 0.05$) возрастание средней численности культуры с увеличением числа родительских пар (см. таблицу). Наряду с этим, для всех вариантов эксперимента с ростом плотности культур установлено значимое ($p \leq 0.05$) снижение среднего числа потомков на самку. Это явление можно объяснить достижением некоторой критической плотности, которая становится фактором, ограничивающим рост численности. Ранее на *D. melanogaster* было показано, что с увеличением численности имаго от одной до шестидесяти четырёх пар происходило достоверное пони-

жение плодовитости самок. Такая реакция особей ограничивает возможность возникновения перенаселения (Гречаный, 1990).

С увеличением плотности населения усреднённая по культурам частота рекомбинации на участке *st-f* имела тенденцию к снижению, на участке *b-pr* — к нарастанию, на участке *st-e* значимо ($p \leq 0.05$) возростала. Можно предположить, что характер изменения частоты рекомбинации хромосомоспецифичен. При введении маркеров *st* и *e* в транс-дигетерозиготы установлена противоположная картина (Фёдорова, Новиков, 1999). Вероятно, введение генов в цис-дигетерозиготное состояние каким-то образом изменяет ядерно-цитоплазматические отношения в зиготе, что впоследствии реализуется в виде пониженной жизнеспособности особей, в то время как при транс-позиции устанавливается баланс, и уровень приспособленности не изменяется.

Исходя из характера изменения частот рекомбинации с ростом плотности культур, можно предположить, что особи, рекомбинантные по сцепленным генам *st*, *f*, менее приспособлены в условиях повышенной плотности, по сравнению с нерекомбинантными, а особи, рекомбинантные по сцепленным генам *b*, *pr* и *st*, *e*, — наоборот. По-видимому, увеличение конкуренции вследствие повышенной плотности культур требует от организмов новых возможностей для выживания, которые обеспечиваются благодаря образованию новых сочетаний определённых генов, то есть — повышением уровня рекомбинации. Вероятно, рекомбинация по сцепленным генам *b*, *pr* и *st*, *e* обеспечивает возникновение преадаптации к условиям повышенной плотности населения.

С ростом плотности культур в первом и третьем вариантах обнаружено значимое ($p \leq 0.05$) увеличение общей продолжительности развития и продолжительности развития рекомбинантных особей. В первом варианте обнаружено значимое ($p \leq 0.05$) увеличение продолжительности развития и нерекомбинантных особей. Во втором варианте эксперимента прослеживались аналогичные тенденции.

Здесь же обнаружено, что рекомбинантные особи имеют значимо ($p \leq 0.05$) большую продолжительность развития по сравнению с нерекомбинантными, а в скрещивании 3.1 — наоборот. Последнее подтверждается нашими предыдущими исследованиями, согласно которым кроссинговер на участке *st-e* приводил к увеличению скорости развития рекомбинантных особей (Фёдорова, Новиков, 1999).

В результате ряда исследований на *D. melanogaster* установлено, что эффекты плотности, такие как влияние на плодовитость, половую и миграционную активность, жизнеспособность, продолжительность развития, — находятся под генетическим контролем ядра, причём был отмечен вклад X-хромосомы. Интересен факт, что особи с высокими плодовитостью, двигательной активностью, потребностью в корме чувствительны к увеличению плотности, а с низкими — устойчивы (Гречаный, 1990). Возможно, полученные данные могут быть интерпретированы и в отношении других компонентов приспособленности.

Выводы

Установлено, что с ростом плотности культур *D.melanogaster* продолжительность развития особей увеличивается.

Выявлены связи между плотностью населения и частотами рекомбинации сцепленных генов, имеющие хромосомоспецифический характер: с возрастанием плотности и продолжительности развития культур доля особей, рекомбинантных по маркерам половой хромосомы, уменьшалась; доли особей, рекомбинантных по маркерам аутосом II и III, возрастали.

Связи генетической рекомбинации с плотностью населения обусловлены дифференциальной жизнеспособностью и дифференциальной скоростью развития особей рекомбинантных и нерекомбинантных по сцепленным генам.

Литература

- Гречаный В.Г. Эколого-генетические основы контроля динамики численности животных (на примере дрозофилы и дафнии): Автореф. дис.... канд. биол. наук. Л., 1990. 38с.
- Фёдорова Л.В., Новиков Ю.М. Кроссинговер у дрозофилы: зависимость от стадии индивидуального развития самок и влияние на его продолжительность у потомков // Молодёжь и наука: проблемы и перспективы. Томск, 1999. Т.1. С.214-216.
- Чадов Б.Ф. Контактная модель кроссинговера: определение условий, необходимых для коордации гомологов // Генетика. 1999. Т.35, №5. С.592-606.

**МЕТОД АНАЛИЗА МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ
СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ НАЗЕМНО-ПОЛЗУЧИХ
РАСТЕНИЙ СО СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫМИ
ПЛАГИОТРОПНЫМИ ПОБЕГАМИ**

С.В.Федорова

Казанский госуниверситет

Наземно-ползучие растения со специализированными плагиотропными побегами (лютик ползучий, лапчатка гусиная, земляника лесная) в процессе онтогенеза последовательно проходят стадии формирования розеточного материнского побега и полурозеточного плагиотропного побега с удлинёнными междоузлиями и пазушными розеточными побегами. Переход особей в генеративное состояние сопровождается формированием ортотропных цветоносных побегов, развивающихся из генеративных почек, расположенных в пазухах розеточных и полурозеточных побегов. Согласно данным анатомо-морфологического анализа побегов наземно-ползучих ра-

стений, таких как лютик ползучий, лапчатка гусиная и земляника лесная (Барыкина, Пустовойтова, 1973; Донскова и др., 1979; Серебрякова, 1981), плагиотропные побеги формируются в генеративном возрастном состоянии. Таким образом, оценивая состав ценопопуляций данных видов наземно-ползучих растений только по возрастным критериям, мы не получаем представления о соотношении особей, участвующих и не участвующих в процессах размножения, т.к. одновозрастные особи способны формировать плагиотропные и ортотропные побеги. Обращая внимание только на мощность особей наземно-ползучих растений, с учетом их надземной фитомассы в соответствии с методом Ю.А.Злобина (1989), мы также не получаем представления о соотношении особей, участвующих и не участвующих в процессах размножения, так как фитомасса особей с плагиотропными побегами зачастую равна фитомассе особей с ортотропными побегами. Вместе с тем, в ценопопуляциях наземно-ползучих растений отмечена четкая дифференциация особей по степени сформированности побеговой системы, которая проявляется в наличии или отсутствии плагиотропных и ортотропных побегов и зависит от плотности ценопопуляции (Любарский, Полуянова, 1984; Sarukhan, Harper, 1973; Daust, 1981; и др.). Ранее нами неоднократно подчеркивалось влияние плотности на соотношение особей, ориентированных на тот или иной способ размножения, и на выбор жизненной стратегии особей в процессе формирования экспериментальных популяций наземно-ползучих растений (Полуянова, Федорова, 1996 а,б; Федорова, 1998; Шарипова, Федорова, Яруллина, 2000). Многолетний опыт работы с наземно-ползучими растениями позволяет нам предложить метод анализа морфо-функциональной структуры ценопопуляций наземно-ползучих растений со специализированными плагиотропными побегами, основанный на разделении взрослых особей по отношению к вегетативному и генеративному размножению.

В составе ценопопуляций растений выделяются особи 5 основных возрастных состояний (проросток (р), ювенильное (j), имматурное (im), виргинильное (v), генеративное (g)); среди взрослых особей выделяется 4 морфологические группы, несущие разную функциональную нагрузку: (1)— особи без плагиотропных и ортотропных побегов (v1), не участвующие в процессах размножения; (2)— особи с плагиотропными побегами, но без ортотропных (v2), участвующие в процессах вегетативного размножения; (3)— особи без плагиотропных, но с ортотропными побегами (g1), участвующие в процессах генеративного размножения; (4)— особи с плагиотропными и ортотропными побегами (g2), участвующие в процессах вегетативного и генеративного размножения, выполняющие функцию основных ценопопуляционных единиц размножения.

По результатам оценки состояния особей строится гистограмма, отражающая морфо-функциональный спектр ценопопуляции. Для выявления зависимости морфо-функционального спектра ценопопуляции от плотности следует сопоставить достаточное количество фрагментов ценопопуляций данного вида растения различной плотности, но равной площади.

Метод был опробован на трех видах наземно-ползучих растений: лютик ползучий, лапчатка гусиная, земляника лесная.

Летом 1998г. на территории биостанции Казанского университета (Республика Татарстан, 774-й км Горьковской ж.д.) оценивали морфо-функциональную структуру ценопопуляций выбранных видов растений, которые располагались на 33 стационарных примыкающих друг к другу квадратных площадках 1х1 м, разделенных между собой кирпичным бортом высотой в более 15см. Ценопопуляции развивались в условиях поддержания (путем прополки) чистой заросли того или иного вида на протяжении 3-х лет, различались по плотности, и на момент анализа (середина июня — лютик, начало июля — земляника и лапчатка) находились в фазе плодоношения.

В результате оценки фрагментов ценопопуляций были получены морфо-функциональные спектры (рисунок).

Мы видим, что ценопопуляция лютика ползучего состоит из молодых и взрослых особей (в условиях эксперимента отмечали появление дочерних особей вегетативного и генеративного происхождения), причем существенных изменений в структуре, в связи с увеличением плотности, не наблюдается (преобладают не размножающиеся особи; особи, участвующие только в вегетативном размножении, если и есть, то их очень мало; доминируют среди размножающихся особей те, которые участвуют одновременно и в вегетативном, и генеративном размножении).

В составе ценопопуляции земляники лесной отмечены только взрослые особи, вследствие быстрого взросления дочерних особей вегетативного происхождения (в условиях экспериментальных ценопопуляций отмечали только появление дочерних особей вегетативного происхождения). В связи с увеличением плотности в составе ценопопуляции доля особей, участвующих в размножении, уменьшается; доля особей, не участвующих в размножении, увеличивается; доля особей, участвующих одновременно в генеративном и вегетативном размножении, существенно не меняется. Заметим, что при определенном уровне плотности ценопопуляции (134 и 147 экз/кв.м) наблюдалось появление в ее составе особей, участвующих только в генеративном размножении.

Ценопопуляция лапчатки гусиной состоит в основном из взрослых особей, вследствие быстрого взросления дочерних особей вегетативного происхождения (отмечены единичные проростки генеративного происхождения). В связи с увеличением плотности ценопопуляции лапчатки до определенного уровня (105 экз/кв.м) отмечено уменьшение доли не размножающихся особей. Дальнейшее увеличение плотности ценопопуляции связано с увеличением доли не размножающихся особей и равномерным уменьшением доли особей разных групп, участвующих в размножении. Заметим, что всегда среди размножающихся особей большинство участвует одновременно в вегетативном и генеративном размножении.

Выявленная нами полнота и относительная стабильность состава ценопопуляции лютика ползучего, вероятнее всего, говорит о нормальном развитии ценопопуляции с характерным распределением функций размножения между особями. Отсутствие молодых особей в ценопопуляциях лапчатки гусиной и земляники лесной отражает высокую интенсивность вегетативного размножения и низкую интенсивность генеративного размножения, что также подтверждается соотношением особей, участвующих в размножении.

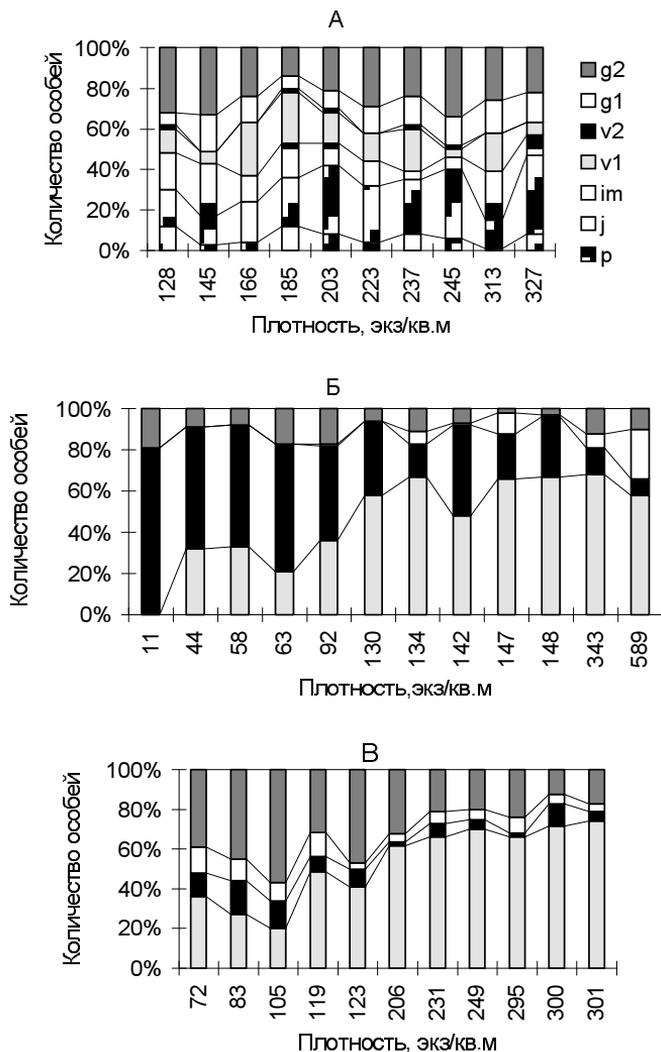


Рисунок. Морфо-функциональные спектры ценопопуляций наземно-ползучих растений со специализированными плагиотропными побегами: А — лютик ползучий; Б — земляника лесная; В — лапчатка гусиная.

Таким образом, применение предлагаемого метода позволило нам выявить зависимость структуры ценопопуляции от плотности, с учетом распределения функций размножения между взрослыми особями у 3-х видов растений.

Литература

- Барыкина Р.П., Пустовойтова В.И. Морфолого-анатомическое исследование *Ranunculus repens* L. и *Ranunculus reptans* L. в процессе их индивидуального развития // Вестник МГУ. Биология-почвоведение. 1973. № 6. С.28-39.
- Донскова А.А., Мельникова М.Ф., Сальникова Л.И. Изменение анатомо-морфологической структуры растения лютика ползучего (*Ranunculus repens* L.) в генеративный период развития // Онтогенез травянистых поликарпических растений. Свердловск, 1979. С.56-62.
- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань: Из-во КГУ, 1989. 146с.
- Любарский Е.Л., Полуянова В.И. Структура ценопопуляций вегетативно-подвижных растений. Казань: Изд-во КГУ, 1984. 138с.
- Полуянова В.И., Федорова С.В. Влияние вербейника монетчатого на генеративное размножение лютика ползучего // Проблемы репродуктивной биологии растений. Тез. докл. симпозиума (4-6 июня 1996 г., Пермь). 1996а. С.161-162.
- Полуянова В.И., Федорова С.В. Влияние вербейника монетчатого и люцерны серповидной на вегетативное размножение лютика ползучего в экспериментальных популяциях // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг: Тез. докл. V науч. конф. памяти проф. А.А.Уранова (16-19 октября 1996г., Кострома). М., 1996б. С.155.
- Серебрякова Т.И. Система жизненных форм и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981. С.161-178.
- Федорова С.В. Экспериментальные исследования внутривидовой стратегии особей лютика ползучего // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI: веков. Тез. докл., представленных II (X) съезду Русского Ботанического общества (26-29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). СПб, 1998. Т.1. С.319.
- Шарипова Э.Ф., Федорова С.В., Ярулина Э.Н. Изменчивость продуктивности фитомассы с плотностью в ценопопуляциях наземно-ползучих растений // Экология 2000: эстафета поколений: Тез. докл. I Междунар. межвузовской школы-семинара (17-21 апреля 2000 г.). М., 2000. С.41-43.
- Daust L.L. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). 1. The dynamics of ramets in contrasting habitats // J. Ecol. 1981. V.69, N 4. P.743-755.
- Sarukhan J., Harper J.L. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L., *R. acris* L. 1. Population flux and survivorship // J. Ecol. 1973. V.61, N 4. P.675-716.

ФЕНОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗОЛЯЦИЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА УРАЛЕ

Т.В. Филиппова

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Проблема изучения границ и градиентов пространственной структуры природных популяций остается весьма актуальной. Нами изучались фенологическая изоляция и генетическая дифференциация популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на разновысотных пробных площадях на хребтах Крыктытау (Кт-490 м, Кт-680, Кт-880) и Зигальга (Зг-420, Зг-650, Зг-900) на Южном Урале и на горе Косьвинский Камень (КК-400, КК-620, КК-780, КК-850, КК-660с — северный склон) на Северном Урале.

Фенологическая изоляция. В ходе наших наблюдений, на горе Косьвинский Камень в 1995 и 1999 гг. выявлены температурные инверсии на фоне антициклонального типа погоды. Температура почвы была выше на КК-400, по сравнению с КК-620 и КК-780, и это может быть одним из основных факторов фенологической дифференциации фитоценозов. Наименьшее перекрытие полигонов пыления и «цветения» наблюдалось между популяциями КК-400 и КК-780. Максимальная степень репродуктивной фенологической изоляции на г. Косьвинский Камень составила 38% (1995 г.) и 43% (1999 г.).

Генетическая дифференциация. Наибольшие различия по генетической дистанции (Nei, 1972) — $D_{N72} = 0,014$ оказались между смежными поселениями сосны, расположенными на КК-620 и КК-780, а также между популяцией КК-620 и КК-660с. В то время как D_{N72} между выборками на КК-400 и КК-780 ниже — 0,009. Аналогичные результаты получены нами и на Южном Урале: между выборками Зг-650 и Зг-900 — $D_{N72} = 0,016$, а между Зг-420 и Зг-900 — $D_{N72} = 0,006$, что соответствует данным С.Г.Стрельцовой с соавторами (1991), полученным на том же объекте. Это может быть связано с восходящими турбулентными потоками пыльцы сосны в лесу. Наибольшие D_{N72} (0,020) и D_{N78} (0,017) были обнаружены между географически удаленными (на 500 км) выборками Зг-650 и КК-620, а также между выборками Зг-900 и КК-780.

Для оценки интенсивности изменений хорогенетической структуры смежных выборок использовали градиент генетической дистанции (ГГД), определяемый как отношение генетической дистанции (Nei, 1972, 1978) к расстоянию D между ними в километрах (Петрова, Санников, 1996). Было показано, что наибольший ГГД между разновысотными популяциями на горе Косьвинский Камень и хребте Зигальга отмечается при переходе от поселений сосны, расположенных в средней части склона, к поселениям, расположенным в его верхней части. На хр. Крыктытау существенных изменений ГГД не наблюдалось, что может быть, видимо, объяснено более непрерывным экоареалом сосны.

Уровень генетической подразделенности (F_{st}) 11 популяций сосны на Урале, вычисленный по 12 изучавшимся полиморфным локусам, составил 3,4%. Это означает, что 96,6% всей изменчивости находится в пределах популяции, а лишь 3,4% приходится на межпопуляционную изменчивость, что вполне согласуется с литературными данными по другим частям ареала сосны обыкновенной. Уровень межпопуляционного обмена генами между поселениями Южного и Северного Урала довольно низкий и составляет около семи мигрантов на поколение.

На основе несмещенных генетических дистанций (Nei, 1978) был проведен кластерный анализ, который показал отчетливо выраженное подразделение 11 уральских выборок на две географические группы: Североуральскую и Южноуральскую. К аналогичному выводу на основе фенотипического анализа южноуральских и североуральских популяций лиственницы Сукачева пришел В.П.Путенихин (2000). Таким образом, выявлены существенные генеогеографические особенности популяций сосны обыкновенной на Урале.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 99-04-49020.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЯЧЕЙСТЫХ КЛЕТОК В МЕЗОФИЛЛЕ ФОТОАССИМИЛИРУЮЩЕГО ЛИСТА ПШЕНИЦЫ КАК АДАПТАЦИОННАЯ РЕАКЦИЯ НА КСЕРОМОРФНЫЕ УСЛОВИЯ ПРОИЗРАСТАНИЯ

О.В.Францева, В.А.Спивак

Саратовский госуниверситет

Злаки составляют одно из эволюционно молодых и широко распространенных на Земле семейств растений. В результате направленного отбора пшеницы возникли многочисленные экотипы, ориентированные на конкретные условия произрастания. Для повышения устойчивой продуктивности в неблагоприятных условиях формирования организм идет по пути реализации двух стратегий адаптации растений: стратегии устойчивости и стратегии избегания стресса.

В настоящее время ощущается ограниченность сведений по морфогенезу и физиологии в зональном и сортовом аспекте пшениц, а также механизмам, обеспечивающим оптимальный режим функционирования внутренних систем листа. В данной работе представлен один из аспектов исследования становления и функционирования мезофилла фотоассимилирующего листа пшеницы, который может оказаться полезным при оценке эффективности работы листа.

Наличие эквивалентной фотоассимилирующей паренхимы в листе пшеницы обуславливает внутреннюю организацию, направленную на поддержание устойчивой, динамической, пространственно-организованной системы, устраняющей негативное действие потери воды клетками за счет обратимых тургорных движений.

В качестве объекта исследования был взят первый настоящий лист яровой пшеницы сорта Саратовская 36, имеющий самый короткий период деятельности интеркалярной меристемы (3-5 дней).

В результате анализа постоянных срезов листа было установлено, что эквифинальная паренхима мезофилла, находящаяся в межпучковом пространстве состоит из трех слоев неравноценных по диаметру клеток, таким образом создается геометрически жесткая конструкция — равнобедренная трапеция. Такая организация листа, ввиду ячеистости клеток, способна осуществлять динамические движения, направленные на сжатие мезофилла с адаксиальной и на растяжение с абаксиальной сторон листа по ширине.

В процессе движения, вызванного изменением тургорного давления в клетках, листовая пластинка осуществляет разновекторные сокращения и растяжения, что приводит к образованию определенной формы. Данный эффект может быть достигнут при наличии клеток, обладающих разнообразной конструкцией.

Выявлены две наиболее часто встречающиеся формы клеток: 1) клетки, имеющие вытянутые переходы от ячейки к ячейке; 2) клетки, имеющие сближенные ячейки, отделяющиеся складками клеточной оболочки.

Характер движения ячеистых клеток изучали, создавая цитониз. Установили изменения меж-ячеистого пространства, которое сокращается на 3-4 мкм.

В условиях этиоляции клетки мезофилла по окончанию роста формировали складчатую структуру в базипетальном направлении. Такие клетки имели большую длину, чем те же клетки, растущие в условиях освещения.

Действие механических нагрузок на морфогенез клеток мезофилла приводило к увеличению размеров листа за счет растяжения клеток, при этом наблюдалось уменьшение их в диаметре и объеме. Полученные кривые прироста листа свидетельствуют об автоколебательном характере его роста и различной временной периодичности процесса.

В процессе роста контрольных растений четко выделяются три максимума ростовой активности листа.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *POACEAE* НА ЮГЕ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

О.В.Харитоновна

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Одним из способов отражения биологического разнообразия является составление списков видов, характеризующих флоры отдельных регионов Земли. Анализ таких списков, а следовательно, и флор также является способом познания биосферы. Злаки имеют огромное значение в сложении как естественных, так и искусственных растительных сообществ.

При подготовке представленной работы нами были использованы материалы гербариев кафедры ботаники УрГУ и Института экологии растений и животных.

Исследования были ограничены югом Свердловской области. В работе нами было выделено всего 10 районов, причем в Предуралье расположен один район, в горной части — 4 района, в Зауралье — 5 районов.

Таксономический анализ показал, что на изучаемой территории произрастает 121 вид злаков, относящихся к 48 родам. Рода, представленные только одним видом, охватывают 22,31% общего количества видов. Род *Poa* L. насчитывает 13 видов (10,74%). Затем следуют *Calamagrostis* Adans. и *Festuca* L. — по 10 видов (по 8,26%). Кроме того, было выявлено, что на изучаемой территории произрастает межродовой гибрид *Festulolium loliaceum*. К тому же, на специальных опытных станциях выращиваются виды злаков, которые не произрастают в естественных условиях (*Phalaris paradoxa*, *Bromus japonicus*, *Sorghum saccharatum* и др.).

Для определения степени сходства парциальных флор отдельных районов нами был использован коэффициент Чекановского-Сьеренсена (I_{cs}). Значения I_{cs} вычисленные для всех районов, не превысили 0,42. В общем, районы близки по видовому составу: район Предуралья значительно отличается от районов горной части и Зауралья.

Также был проведен ценотический анализ. На изучаемой территории нами было выделено 14 типов растительности: елово-пихтовый лес, сосновый лес, смешанный лес, мелколиственный лес, околородная растительность, пойменный луг, низинный луг, суходольный луг, сегетальная растительность, растительность мусорных местообитаний, урбанистическая растительность (растительность населенных пунктов), растительность автомобильных дорог, растительность железных дорог и скально-остепненная растительность. Конечно, этот список нельзя назвать полным, но мы при отборе типов растительности исходили из степени представленности материала, а следовательно, и степени изученности.

Для определения степени сходства между типами растительности также были просчитаны значения I_{cs} . Так, мелколиственный лес сходен по видовому составу со смешанным и елово-пихтовым лесами. Наблюдается достаточно высокая степень сходства между растительностью железных дорог, населенных пунктов и мусорных местообитаний. Достаточно высокое сходство отмечено между растительностью низинных лугов и околородной растительностью, а также между растительностью автомобильных дорог и пойменных лугов. Еще в одну группу объединены растительность суходольных лугов, скально-остепненная растительность и растительность сосновых лесов. Особняком стоит сегетальная растительность. Дело в том, что на данных местообитаниях произрастают такие виды, которые практически не встречаются в других типах растительности.

АНАЛИЗ ИЗБИРАТЕЛЬНОСТИ ОТЛОВА УШАСТОЙ СОВОЙ ОПРЕДЕЛЕННЫХ ФЕНОТИПОВ В ПОПУЛЯЦИИ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ

Е.А.Хиревич

Пермский госуниверситет

Все более широкие и глубокие исследования внутривидовой дифференциации, решение спорных вопросов систематики и филогении требуют более тонких и чувствительных методов изучения. Но только применение комплекса традиционных классических методов (морфологического, морфофизиологического, кариологического) позволяет решать многие актуальные экологические задачи, включая вопросы, которые давно привлекают внимание исследователей.

Проблема «хищник-жертва» исследуется в течение многих лет, но до сих пор в ней много нерешенных вопросов. Чтобы разобраться с особенностями воздействия хищников на популяционную структуру грызунов, мы использовали фенетический метод.

Обыкновенная полевка (*Microtus arvalis*) была выбрана в качестве модельного объекта потому, что в пределах Пермской области ее добывают подавляющее большинство четвероногих и пернатых хищников (Шепель, 1992), а ушастая сова (*Asio otus*) является одним из обычных пернатых хищников, в погадках которого хорошо сохраняются черепа.

Для того, чтобы исключить ошибки, связанные с присутствием нескольких подвидов, в Институте экологии растений и животных УрО РАН Э.А.Гилевой был проведен хромосомный анализ зверьков и констатировано наличие только одного — *Microtus arvalis obscurus*.

В качестве дискретных вариаций признака, по рекомендации А.Г.Васильева, были выбраны наличие и расположение некторых мелких отверстий в костях черепа, формируемых для прохождения нервных стволов и кровеносных сосудов, а также форма крупных отверстий в основании и затылочной части мозгового черепа. Для сравнения были взяты зверьки из питания ушастой совы в гнездовой период (погадки взрослых птиц и грызуны, собранные на гнезде) — 350 экз.- и полевки, добытые с помощью ловушек Геро — 343 экз. за 4 года. Материал был собран А.И.Шепелем, В.В.Демидовым и сотрудниками кафедры зоологии позвоночных и экологии Пермского госуниверситета в 1979-1982 гг. Результаты анализа показали, что: 1) по краниологическим признакам обыкновенные полевки из питания ушастой совы и учетных данных различаются статистически достоверно; 2) зверьки, пойманные ушастой совой, отличаются большим числом асимметричных признаков; 3) ушастая сова кормит птенцов зверьками, которые отличаются по фенетическим признакам от тех, которых ест сама; 4) полевки из питания птенцов ближе по фенетическим признакам к полевкам из ловушек Геро.

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ВЫСОКОГОРНОГО ЭНДЕМИКА ЛАГОТИСА УРАЛЬСКОГО (*LAGOTIS URALENSIS SCHISCHK.*) НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ

М.Г.Хохлова

Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г. Екатеринбург

Эндемичные виды придают любой местной флоре самобытный и неповторимый характер. Отличительная черта уральских эндемиков — существование в виде небольших изолированных популяций, приуроченных к отдельным горным хребтам и массивам (Горчаковский, 1975). Объектом настоящего исследования является *Lagotis uralensis* Schischk. (сем. *Scrophulariaceae*) — высокогорный эндемик Северного и Южного Урала, встречающийся в подгольцовом и горно-тундровом поясах, в сообществах горных тундр, околоснежных лугов, моршкovo-сфагновых болот. По экологии это мезофит с чертами гигроморфной организации. По биоморфе — моноподиально возобновляющийся короткокорневищный травянистый полурозеточный поликарпик (Минеева, 1986).

Цель настоящей работы — характеристика структуры ценопопуляций лаготиса уральского и выявление адаптивных особенностей, позволяющих им существовать в условиях высокогорий.

Исследования проводили на Северном Урале (горный массив Денежкин Камень) в сезоны 1994, 1998-99 гг., используя традиционные методики популяционно-онтогенетического анализа: выделение возрастных состояний, наблюдение за маркированными особями на постоянных площадках (Диагнозы и ключи..., 1983; Ценопопуляции растений..., 1988). Изучалась возрастная, пространственная, жизненная структура 4 ценопопуляций (ЦП), расположенных в двух высотных поясах (подгольцовый, горно-тундровый), в сообществах лиственнично-березового криволеся и горных тундр (пятнистых дриадовых, осоково-моховых, кустарничковых) в высотном градиенте 850-1320 м над ур. моря.

Результаты и обсуждение

Онтогенез.

Выделено 4 возрастных периода и 10 возрастных состояний: латентный (se), прегенеративный (pl, j, im, v), генеративный (g1, g2, g3), постгенеративный (ss, s).

В качестве индикаторных признаков использовали параметры надземной (число базальных листьев в розетке, форма листовой пластинки, наличие генеративного побега, форма соцветия) и подземной сферы (развитость корневища, наличие главного корня, число придаточных корней).

В ювенильном состоянии отмирает главный корень, начинает формироваться эпигеогенное корневище; в виргинильной стадии формируется розетка базальных листьев из верхушечной почки открытого типа. Основные черты биоморфы окончательно формируются в средневозрастном генеративном состоянии (g2). Генеративный побег развивается из верхушечной почки смешанного типа. За счет боковых смешанных почек часто формируется несколько генеративных побегов. Как правило, g2 состояние соответствует пику кривой интенсивности развития. В дальнейшем преобладают процессы деструкции и отмирания: отмирает верхушечная меристема, реализуются исключительно боковые, уменьшается число листовых зачатков, происходит фрагментация корневища, уменьшение числа корней. В сенильном состоянии возможна неспециализированная партикуляция с неглубоким омоложением.

Таким образом, полный онтогенез лаготиса уральского протекает по Б-типу: преимущественно в одном поколении, возможна старческая партикуляция сенильных особей с неглубоким омоложением (Жукова, 1995).

Пространственная структура ценопопуляций.

Пространственная структура — совокупный результат различных популяционных, биоценотических, экотопических влияний на элементы ЦП; с её помощью достигается оптимальная плотность ЦП в условиях ценотической конкуренции (Ценопопуляция растений... , 1977). Характер размещения особей по площадкам оценивали с помощью коэффициента дисперсии (Грейг-Смит, 1967). Для выделения скоплений использовали метод трансект (Заугольнова, 1976). Основные параметры, характеризующие скопления: M_a — средняя плотность скоплений, L_a — протяженность скоплений по трансекте, $D_m = (M_a - M_i) / M_a$ — степень отграниченности скоплений друг от друга, $D_l = L_i / (L_a + L_i)$ — степень отдаленности скоплений. Достоверность различий оценивалась с помощью критерия Уилкоксона.

Пространственная структура ЦП лаготиса уральского характеризуется контактичным распределением особей с 3 уровнями агрегированности. Различия по протяженности скоплений разного уровня достоверны ($p < 0,01$). Наиболее плотны скопления первого уровня, при увеличении размеров скоплений во всех ЦП наблюдается уменьшение плотности скопления и степени отграниченности скоплений, сокращается расстояние между скоплениями (рис. 1).

Протяженность скоплений первого и второго уровней остаётся неизменной для всех ЦП ($p > 0,1$) при заметной разнице в протяженности скоплений третьего уровня ($p < 0,05$). Значительно изменяется плотность скоплений. Минимальная плотность скоплений первого и второго уровней отмечена в ЦП Кулаковский. Для неё же отмечена достоверно большая ($p < 0,01$) отграниченность и отдаленность скоплений (рис. 1).

Согласно Одуму (1975), групповое скопление особей возникает вследствие локальных различий среды, под влиянием суточных и сезонных изменений последней и в связи с процессом размножения. Для растительных организмов немаловажную роль играет фитоценотический пресс.

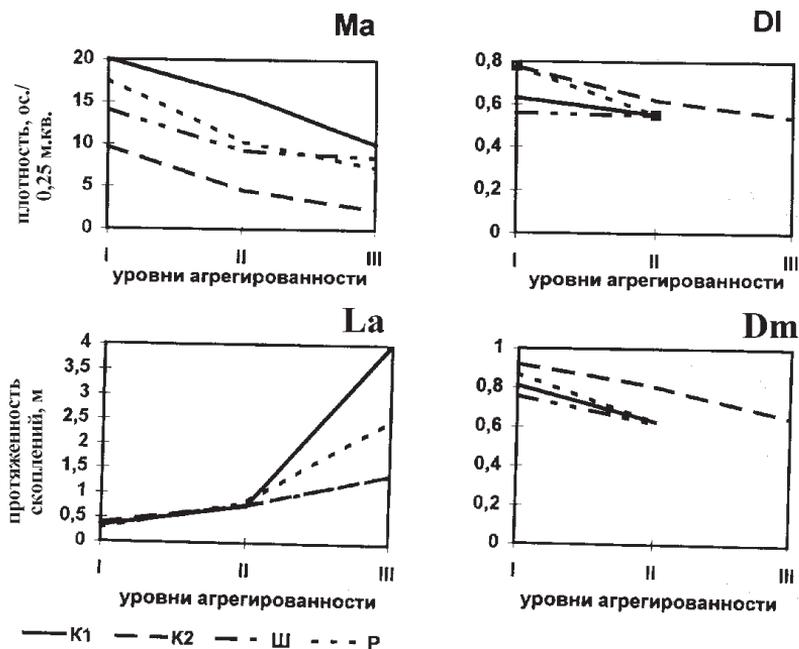


Рис. 1. Параметры пространственной структуры ценопопуляций: K1- ЦП Кулаковский, горная тундра; K2- ЦП Кулаковский, криволесье; Ш- ЦП Шарп, Р- ЦП Рубель.

Наличие сходных скоплений низших рангов, состоящих преимущественно из одновозрастных особей прегенеративного периода, говорит о специфике семенного возобновления в ЦП: большая часть семенных диаспор распространяют группами, недалеко от материнской особи. Наблюдаемые различия между ЦП обусловлены напряженностью фитоценогических отношений в сообществе: ЦП Кулаковский функционирует в условиях дриадовой пятнистой тундры с общим проективным покрытием (опп) не превышающим 55-60%, существование незанятых ниш позволяет виду свободно расселяться по всей площади ценоза. Остальные ЦП существуют в сомкнутых сообществах с опп 90-95%, где локализуются преимущественно на плывунах, размер которых соответствует протяженности скоплений третьего уровня. Такая стенопопность вида определяется, с одной стороны, чертами гигрофитной организации, позволяющими виду существовать в переувлажненных местообитаниях, с другой — низкой конкурентноспособностью.

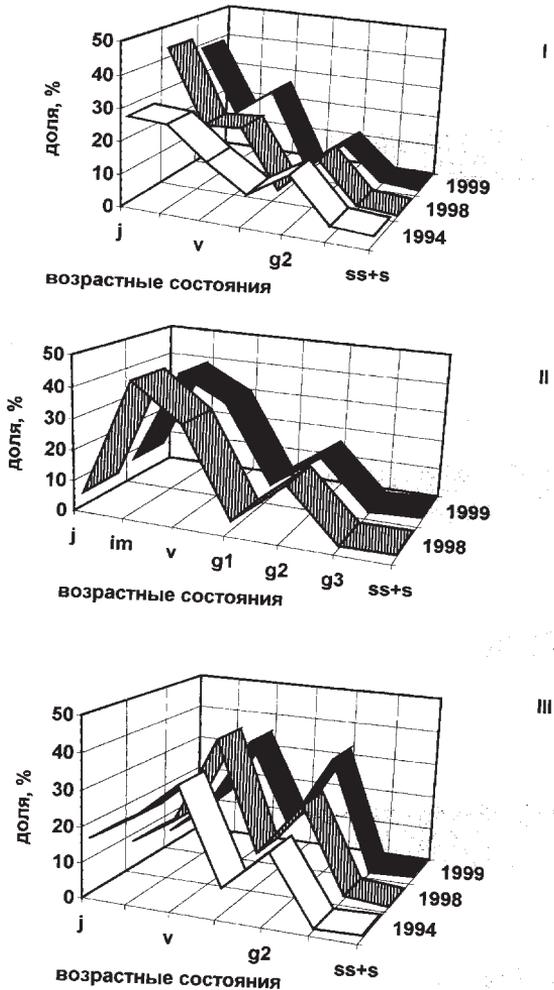


Рис. 2. Возрастные спектры некоторых ценопопуляций *L. uralensis*: I — ЦП Кулаковский, II — ЦП Шарп, III — ЦП Рубель.

Возрастная структура ценопопуляций.

Оценивалась с помощью возрастных спектров, отражающих распределение растений по возрастным состояниям (Ценопопуляции растений..., 1988). Возрастные спектры изученных ЦП характеризуются двугорбной кривой с абсолютным максимумом на прегенеративных и относительно устойчивым на фракции g2

(рис.2). Наименее в возрастном спектре представлены группы g3, ss, s, что связано с непродолжительностью этих стадий и их быстрой элиминацией, обусловленной главным образом эндогенными причинами. Большая мобильность левой половины спектров объяснима в большей степени влиянием комплекса экзогенных факторов, биотических (межвидовая конкуренция) и абиотических (высотный фактор), нежели биологическими свойствами вида. Так, минимальная доля j группы, характеризующей эффективность семенного возобновления в популяциях (4,3-15,7%) отмечена в осоково-моховых тундрах (опп=90-95%), расположенных у вершины высотного профиля, максимальная (до 60%) — в дриадовых (опп = 50-65%), находящихся в его основании.

Сравнение методом хи-квадрат возрастных спектров ЦП, занимающих полярные позиции в рядах цено- и экоклиндов, показало достоверность различий ($p < 0,01$). ЦП, занимающие промежуточное положение хотя бы в одном из градиентов, на уровне тенденции относятся к тому или иному типу спектра ($0,01 < p < 0,05$).

Таблица 1. Характеристика ценопопуляций

Тип сообщества, высота над ур моря, м	опп %	Плотность, ос./м ²			Индекс возрастности (Iв)		
		1994	1998	1999	1994	1998	1999
Кулаковский, березовое криволесье, 850 м	90	-	-	27,6	-	-	0,32
Кулаковский, дриадовая пятнистая тундра, 900	65	5,8	4,8	5,4	0,25	0,17	0,18
Шарп, осоково-моховая тундра, 1160 м	90	-	15,4	18	-	0,22	0,23
Рубель, осоково-моховая тундра, 1320 м	90	34,6	14,9	16,7	0,24	0,29	0,34

Динамика возрастной структуры.

Изучалась для 3 ЦП (рис.2). ЦП Кулаковский, Рубель в 1994 г. и ЦП Шарп в 1998 г. являлись нормальными молодыми, что подтверждают показатели индекса возрастности (табл.1). За время наблюдений характер спектров претерпел ряд изменений: в ЦП Рубель заметно выросла доля генеративной фракции, в основном за счет g2 (с 19% до 40%), и снизилась доля j (с 16% до 4%), что отразилось на повышении Iв до 0,34 и переходе ЦП в разряд зрелых. ЦП Кулаковский за 5 лет омолодилась за счет увеличения доли j (с 27 до 39%) и v (с 19 до 27%) групп в общей выборке. ЦП Шарп в течение 2-х сезонов находилась в стабилизированном состоянии. Сравнение воз-

растных спектров ЦП методом хи-квадрат показало недостоверность межгодовых различий ($p > 0,1$). По всей видимости, все ЦП на данном этапе испытывают обратимые флюктуационные изменения, при которых происходит чередование процессов старения и омоложения.

Динамика плотности.

Из эколого-демографических индексов особо интересен индекс плотности (табл. 1). Наиболее динамичны изменения индекса плотности в ЦП Рубель ($cv = 49\%$), наименее — в ЦП Кулаковский ($cv = 1\%$). Такие значительные колебания индекса мы связываем с процессами рождаемости, элиминации и вторичного покоя (табл.2). Заметно, что доля рождаемости в высотном градиенте падает, а доля растений, элиминировавшихся и впавших в состояние вторичного покоя, напротив, возрастает. Эти и другие адаптивные особенности онтогенеза, по всей видимости, и позволяют виду успешно существовать в условиях высокогорий.

На основании наблюдений за маркированными особями на постоянных площадках выделено 4 класса динамической поливариан-

Таблица 2. Соотношение вариантов развития в ценопопуляциях

ЦП, высота над уровнем моря	Id*	Рождаемость	(ЭНП)	Пропуск возрастного состояния	Реверсии	Нормальное развитие
Кулаковский	74	39	17	2	2	52
900м надур. м	29,5	15,5	6,8	0,3	0,8	20,7
Шарп 1160 м надур. м	156	6	100	3	17	36
	47,9	1,8	30,7	0,9	5,2	11
Рубель 1320 м надур. м	124	3	100	7	7	11
	45,8	1,1	37	2,6	2,6	4,1

Примечание: Id* - индекс интенсивности онтогенетического развития. В числителе абсолютное число растений, в знаменателе - доля в %.

ности темпов развития: нормальное развитие, покой, реверсии и пропуск возрастного состояния. Различия ЦП по соотношению классов поливариантности темпов развития достоверно ($p < 0,01$). Анализировалась однородность распределения отдельных возрастных состояний по вариантам развития. Из всех возрастных состояний лишь у растений распределяются независимо по классам во всех ЦП, что мы связываем с их особым статусом: возможно, на этой стадии развитие растений детерминировано более жестко и в меньшей степени зависит от внешних факторов.

Жизненная структура ценопопуляций.

Изучение жизненной структуры ЦП лежит в рамках морфологического подхода к изучению ЦП, заключающегося в выявлении размерной иерархии особей в популяции (Злобин, 1989).

Для изучения жизненной структуры из каждой ЦП отбиралось случайным образом 25 средневозрастных растений, анализируемых по 20 морфологическим признакам вегетативной и генеративной сферы: размерным, количественным и весовым. Для выявления наиболее значимых признаков проводился факторный анализ; признаки с наибольшими факторными нагрузками вошли в детерминирующий комплекс, на основании которого производили ранжирование особей по 3 классам виталитета: низшему (с), среднему (в), высшему (а).

В качестве детерминирующих признаков выделены: фитомасса особи, число генеративных побегов, число листьев в розетке. На рис.3 представлены графики жизненной структуры ЦП. Очевидно, что в высотном градиенте (Кулаковский — Шарп — Рубель) достоверно снижается относительная численность особей среднего и высшего клас-

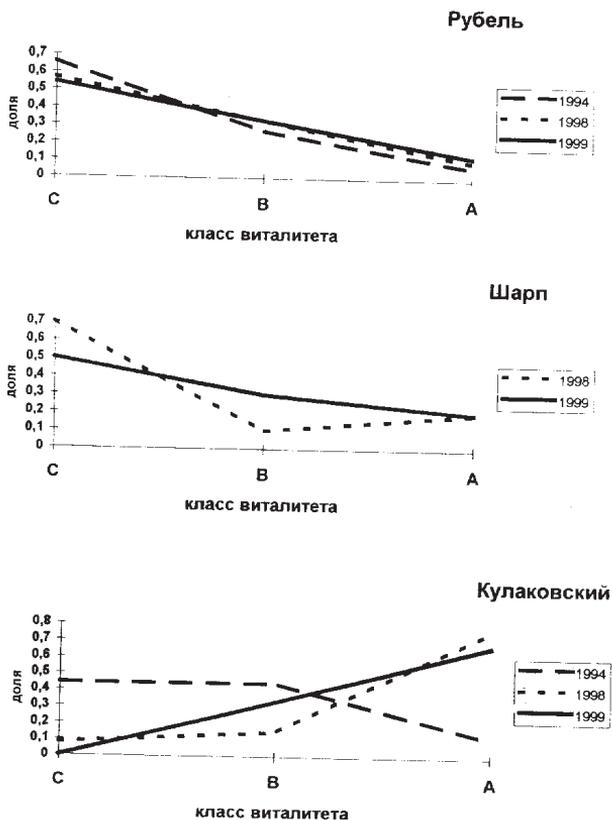


Рис. 3. Спектры жизненного состояния ценопопуляций *L. uralensis*.

сов и повышается доля низшего класса виталитета ($p < 0,01$). В ЦП Кулаковский наблюдается тенденция увеличения числа крупно- и среднеразмерных особей (ярко выраженная левосторонняя асимметрия), что свидетельствует о благоприятном режиме действующих экологических факторов. ЦП из равновесной за 5 лет перешла в разряд процветающей. В ЦП Шарп и Рубель, напротив, выражена правосторонняя асимметрия, эти ЦП являлись депрессивными в течение всего периода наблюдений. Большой динамизм структуры (межгодовые различия достоверны, $p < 0,01$), отмеченный в ЦП Кулаковский, мы объясняем большей нестабильностью биотопа, обусловленной сукцессивным типом сообщества. И напротив, ЦП Шарп и Рубель существуют в климаксовых сообществах этой серии, характеризующихся стабильностью структуры. Другое вероятное объяснение наблюдаемого — закономерно волнообразный тип динамики жизненного спектра, зафиксированный нами в небольшом временном интервале.

Таким образом, в отличие от возрастной структуры, виталитетная структура ЦП характеризуется большим динамизмом.

Выводы

1. В рамках концепции поливариантности развития, в онтогенезе *L. uralensis* выявлены 2 варианта жизненной формы, 4 варианта темпов развития. Их соотношение варьирует, что определяет успешность функционирования ЦП в контрастных местообитаниях.

2. Пространственной структуре свойственно контагиозное размещение особей с 3 уровнями агрегированности. Характер скоплений определяется особенностями биологии вида, неоднородностью экотопа, напряженностью фитоценологических отношений в сообществе.

3. Возрастная структура характеризуется стабильностью. Некоторые структурные особенности обусловлены влиянием межвидовой конкуренции и высотным фактором.

4. Наибольший динамизм присущ жизненной структуре, являющейся чутким индикатором условий местообитания. Увеличение доли мелкоразмерных особей в высотном градиенте свидетельствует о несоответствии условий существования эколого-фитоценологическому оптимуму вида по мере его продвижения в высокогорья.

Литература

- Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 284 с.
- Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 359 с.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М.: МГПИ им. В.И.Ленина, 1983. Ч.2. 96 с.
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224с.
- Заугольнова Л.Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве (на примере *Alyssum lenense* Adams) // Ботан. ж. 1976. Т.61, №2. С.187-196.

- Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. ж. 1989. Т.74, №6. С.769-782.
- Минеева О.Н. Анатомо-морфологические особенности лаготиса уральского на Северном Урале // Флора и растительность эталонных и охраняемых территорий. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1986. С.95-102.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М.: Наука, 1977. 134 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ТРАВСТОЯ ИЛЬМЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

О.Е. Чащина

Ильменский государственный заповедник УрО РАН, г. Миасс

Комплекс беспозвоночных — обитателей травянистого яруса растительности рассматривается в настоящее время как обособленный ярус животного населения суши (Чернов, 1975). Важнейшей особенностью данного комплекса является его чрезвычайная суточная динамичность (Гудошикова, 1928; Беклемишев, 1934; Чернов, Руденская, 1975). Пионерные работы в этой области, выполненные коллективом пермских ученых под руководством профессора В.Н.Беклемишева в 20-30-х годах нашего столетия, показали, что население травостоя любого конкретного биотопа весьма неоднородно во времени: в различные часы суток его качественный и количественный состав неодинаков. Кроме того, суммарная численность беспозвоночных в течение суток может возрастать в несколько раз. Значительная изменчивость комплекса наблюдается и в течение сезона. На суточные и сезонные аспекты населения в каждом конкретном биотопе накладываются разногодичные флуктуации. Несмотря на это, все же удается выявить общие черты временной организации травостойных комплексов.

Под временной организацией животного населения обычно понимается изменение комплекса его структурных характеристик, таких как соотношение таксонов, трофических групп, жизненных форм, стратиграфии и т.д. в определенных временных интервалах. В нашей работе внимание акцентируется на суточном аспекте временной организации и его сезонных особенностях; не рассматриваются многолетние флуктуации и необратимые смены (сукцессии) населения травостоя.

Материал и методика

Исследования проводились на территории Ильменского заповедника (лесная зона Южного Урала) в 1995-1999 гг. в основных типах растительных сообществ (изучались три луговых, два лесных участка, мезотрофное травяно-сфагновое болото и заросли крапивы). Использовался метод круглосуточных учетов стандартным энтомологическим сачком. Пробы отбирались через 3 часа. В каждом биотопе учеты проводились несколько раз за сезон, в разные фенологические сроки. Кроме того, использовался метод круглосуточных визуальных наблюдений за объектами на трансектах, с помощью которого для ряда видов удавалось выяснять относительное количество активных в данный момент времени особей.

Результаты

Общая характеристика изученных комплексов беспозвоночных животных. Основу травостойного комплекса беспозвоночных составляют моллюски, доля которых в населении наибольшая на болоте; пауки, лучше всего представленные в травостое под пологом леса; равнокрылые, полужесткокрылые и перепончатокрылые, представленные более или менее равномерно в различных биотопах; жуки, наиболее многочисленные на лугах; двукрылые, которые входят в тройку доминантов во всех изученных сообществах (рис. 1).

Чешуекрылые, как правило, везде немногочисленны, однако их личинки составляют значительную часть зоомассы травостойного комплекса.

Самая богатая видами группа — жесткокрылые (в разнотипных травянистых сообществах заповедника зарегистрировано более 300 видов).

Суточная и сезонная динамика населения. Общая картина количественных и качественных изменений населения травостоя в суточном и сезонном масштабе времени описана во многих работах и в целом ясна. Изучались как естественные сообщества различных типов, так и агроценозы (Гудошникова, 1928; Беклемишев, 1934; Чернов, Руденская, 1970; Молодова, 1984; Лагунов, 1984, 1990; Куликов, 1994; Чащина, 1999 и другие). Анализ собственных и литературных данных позволяет сказать следующее:

1. Суточные колебания уловистости беспозвоночных значительны: суммарная численность и биомасса возрастают в несколько раз.

2. Кривые, отражающие зависимость уловистости от времени суток в открытых биотопах, как правило, одновершинные (реже имеют две вершины) с максимумом в вечерние или ночные часы, в травостое под пологом леса — более изломанные и пологие.

3. Наиболее резко суточные колебания уловистости, видового богатства и выровненности проявляются у групп с повышенной миграционной способностью (пауков, жуков, в ряде случаев моллюсков). Группы, состоящие в основном из сосущих фитофагов (равнокрылые, полужесткокрылые), характеризуются меньшими изменениями видовой структуры.

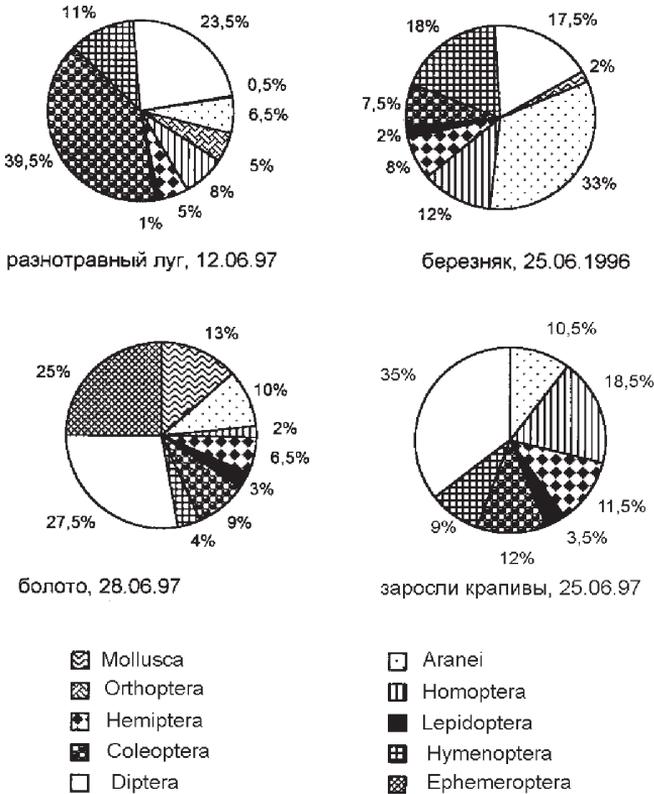


Рис. 1. Соотношение основных групп беспозвоночных в травостое разнотипных сообществ.

4. У разных видов и групп беспозвоночных на определенной пробной площади колебания уловистости могут отличаться как по приуроченности максимумов-минимумов к определенным часам, так и по размаху. Вследствие этого в течение суток изменяется структура доминирования, выровненность, трофическая структура. В вечерние часы, как правило, увеличивается видовое богатство, а выровненность состава уменьшается.

5. Общая картина суточных колебаний численности и биомассы беспозвоночных сложна: на «типовую» для каждого конкретного биотопа кривую накладываются погодные условия определенного дня, сезонные особенности, а также межгодовые отличия.

6. Выше перечисленные перестройки структуры населения в суточном масштабе времени (а именно: смена доминирующих групп,

изменение соотношения таксонов и трофических групп, изменение видового богатства и выровненности) наблюдаются и в течение сезона. Кроме того, прослеживается тенденция нарастания общей биомассы фитофагов к середине лета вслед за нарастанием фитомассы травостоя.

Обсуждение

Согласно литературным данным, основная причина разной уловистости беспозвоночных в течение суток заключается в их регулярных вертикальных миграциях (Гудошикова, 1928; Чернов, Руденская, 1970; Куликов, 1994). В результате миграций они не одновременно находятся и неодинаково скапливаются в верхней части травостоя. Анализ полученных данных показал, что не все так однозначно и, хотя указанная причина в целом справедлива, она требует более подробной расшифровки и верна далеко не для всех видов и групп беспозвоночных.

Во-первых, в сам термин «вертикальные миграции» вкладываются два смысла: меж-ярусные перемещения и миграции в толще травостоя (т.е. в последнем случае особи не покидают травянистый ярус). Часто авторы употребляют этот термин, не расшифровывая, что они под этим подразумевают (хотя, конечно, в вышеприведенном разграничении есть некоторая условность). Между тем, меж-ярусные перемещения — это «истинная» причина присутствия или отсутствия вида в травостое. В этом случае можно ставить знак равенства между категориями «уловистость» и «численность».

По нашим данным, фитофаги и фитосапрофаги в основном круглосуточно находятся в травостое. Лишь единичные виды совершают регулярные суточные вертикальные миграции (меж-ярусные перемещения) и, таким образом, часть времени проводят вне травянистого яруса. В основном у этих видов активность приурочена к травостою, а покой — к нижележащим ярусам (подстилка, поверхность почвы, моховой ярус). Движение и питание моллюсков (*Succinea putris* L. на мезотрофных болотах, слизи на влажных разнотравных лугах) начинается вечером и длится до наступления жары, когда влажность в травостое резко падает. Листоед *Aphthona erichsoni* Zett. в массе поднимается в верхнюю часть травостоя в вечерние часы, максимальная уловистость зарегистрирована в 21-24 часа. В дневное время в сачок спорадически попадают единичные экземпляры (рис.2).

Таким образом, ярусно-подвижные комплексы формируются в основном за счет миксофитофагов (*Curtonotus aulicus* Pz., *Amara communis* Pz., ухвертки), зоофагов (стрекозы, *Calathus melanocephalus* L., *Lampyrus noctiluca* L., *Paederus riparius* L., виды родов *Stenus*, *Tachyporus*, *Tachinus*; из пауков — некоторые засадники и бродячие охотники), сапрофагов (*Ptinus*, *Anthicus*, многоножки, дождевые черви), мицетофагов (*Lathridiidae*, *Dapsa trimaculata* Motsch.), антофилов (имаго чешуекрылых, некоторые двукрылые), гематофагов (кровососущие двукрылые) и афагов (поденки). Четкость, периодичность и ин-

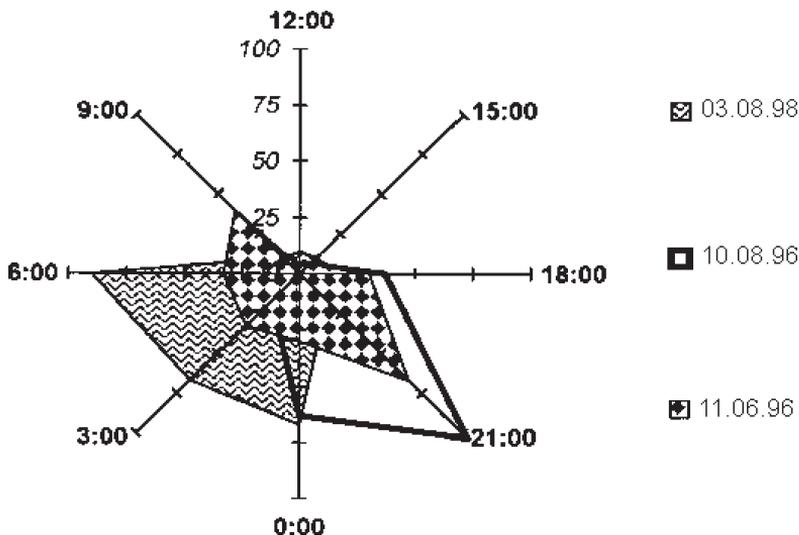


Рис. 2. Численность листоеда *Aphthona erichsoni* Zett. в травостое болота (на 100 взмахов сачка).

тенсивность миграций, лимит времени пребывания в травостое видоспецифичны и, кроме того, зависят от особенностей биотопа, погодных условий и сезона.

В то же время, как было показано выше, подавляющее большинство связанных с травостоем фитофагов круглосуточно находятся в этом ярусе. Значительные суточные изменения уловистости постоянных обитателей травостоя, как показывают наблюдения, связаны с их ритмами активности.

У большинства хортобионтов активность ограничена определенным временем суток. В неактивном состоянии, не покидая травостой, беспозвоночные могут использовать различного рода убежища: прятаться в пазухах листьев, в цветках и соцветиях. Затаивание в убежищах на неактивный период приводит к недовывакиванию беспозвоночных из травостоя, вызывая падение их уловистости.

В вечерние и ночные часы некоторые беспозвоночные в массе скапливаются на верхушках растений, что связано с более комфортными условиями (здесь находится слой более теплого воздуха) и миграцией к местам ночевки (в случае использования убежищ на неактивный период). Но в целом миграции в толще травостоя не имеют такой замечательной четкости, как миграции планктона в толще воды (которые, кстати, до сих пор не получили должного объяснения, и выдвигаются различные гипотезы о причинах вертикальных перемещений свободноплавающих планктонных организмов). Это вполне

объяснимо, так как наземная среда, и в частности, травостой, представляет большее разнообразие условий, и, следовательно, для травостойных беспозвоночных можно ожидать большее разнообразие комплексов адаптаций, в том числе и моделей поведения.

В целом можно сказать, что зависимость уловистости от ритмов активности конкретных видов и групп беспозвоночных имеет сложный видоспецифичный характер. Кроме того, модель суточной активности животного может модифицироваться под влиянием погодных условий конкретного дня и сезона (Чернышев, 1984), и, следовательно, «типовая» кривая уловистости вида в определенном биотопе также может изменяться. Данные, полученные нами для одного из массовых видов насекомых в травостое болота — клопа *Cymus glandicolor* Hahn. при проведении укусов на протяжении трех смежных суток, показали существенное отклонение суточного хода численности в один из дней (рис.3).

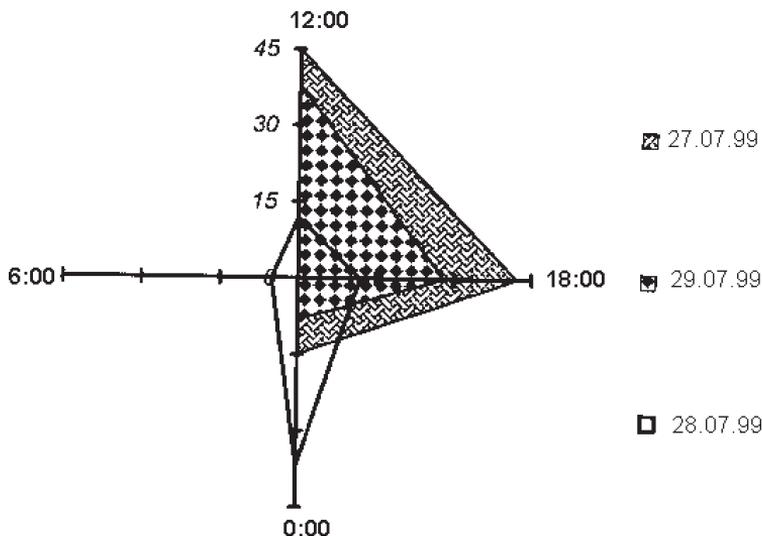


Рис. 3. Численность клопа *Cymus glandicolor* в травостое болота (данные на 100 взмахов сачка).

По данным корреляционного анализа, в «выбывающийся» из общей картины день (28 июля) обнаруживается значимая положительная связь с ходом атмосферного давления предыдущих суток ($r = 0,97$ при $P < 0,05$). Интересно, что подобная картина наблюдается и для листоеда *Aphthona erichsoni*: самая высокая положительная связь обнаруживается не с ходом атмосферного давления в день учета, а с таковым предыдущих суток. Вопрос о влиянии атмосферного давления на насекомых остается малоизученным, но в настоя-

шее время накоплено достаточно фактов, говорящих о способности его изменений модифицировать картину суточного ритма активности (Чернышев, 1984).

Заключение

Таким образом, согласно литературным и полученным оригинальным данным, пространственно-временная организация населения беспозвоночных травостоя характеризуется следующими чертами:

1. Для всех типов растительных сообществ характерны достоверные суточные колебания численности и биомассы беспозвоночных-обитателей травостоя. В течение суток суммарная численность может возрастать в несколько раз в зависимости от биотопа и сезона.

2. И в суточном, и в сезонном масштабе времени наблюдаются значительные перестройки структуры населения: сменяются доминанты, изменяется соотношение таксонов и трофических групп, видовое богатство и выровненность видового состава.

3. В основе явления разнокачественности проб, взятых в разное время суток кошением, лежат вертикальные миграции (межярусные перемещения), а также ритмы активности беспозвоночных — постоянных обитателей травостоя и использование ими различного рода убежищ на неактивный период.

В заключение отметим, что получить полную и адекватную информацию о суточных аспектах населения травостоя представляется возможным лишь при использовании метода круглосуточных укосов в сочетании с визуальными наблюдениями за объектами. Кроме того, при интерпретации данных необходимо учитывать ошибки, связанные с неравномерным размещением беспозвоночных на местности и увеличением вероятности непрокашивания травостоя при сильной росе и после дождя.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 99-04-49380).

Литература

- Беклемишев В.Н. Суточные миграции беспозвоночных в комплексе наземных биоценозов // Тр. Перм. биол. НИИ при Перм. ун-те. 1934. Т.6, вып.3-4. С.119-208.
- Гудошикова В.И. Суточные миграции животных в комплексе ассоциаций // Тр. Биол. НИИ при Перм. гос. ун-те. 1928. Т.1, вып.4. С.299-328.
- Куликов Н.И. Суточная динамика членистоногих в агроценозах зерновых культур // Экология. 1994. №6. С.35-43.
- Лагунов А.В. Сезонные изменения структуры населения беспозвоночных животных в травостое луговых биоценозов Ильменского заповедника // IX съезд ВЭО: Тез. докл. Киев: Наукова думка, 1984. Ч.II. С.3-4.
- Лагунов А.В. Структура животного населения травостоя луговых и лесных сообществ Ильменского заповедника. Автореф. дис... канд. биол. наук. Москва, 1990. 20с.

- Молодова Л.П. Динамика жесткокрылых-хортобионтов на некоторых сельскохозяйственных культурах // Экология. 1984. № 1. С.81-82.
- Чащина О.Е. Временная организация населения травостоя мезотрофного травяно-сфагнового болота // Биоразнообразии наземных и почвенных беспозвоночных на Севере. Сыктывкар, 1999. С.204.
- Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
- Чернов Ю.И., Руденская Л.В. Об использовании энтомологического кошениа как метода количественного учета беспозвоночных — обитателей травяного покрова // Зоол.журн. 1970. Т.49, вып.1. С.137-144.
- Чернов Ю.И., Руденская Л.В. Комплекс беспозвоночных — обитателей травостоя как ярус животного населения // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 6. С. 884-894.
- Чернышев В.Б. Суточные ритмы активности насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1984. 216 с.

ПИЯВКИ (КЛАСС *HIRUDINEA*), ОБИТАЮЩИЕ В ВОДОЕМАХ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ.

Л.В. Черная

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г.Екатеринбург*

Для территории России, отличающейся разнообразием биогеохимической ситуации, важное практическое значение имеют исследования регионов с экстремальными природными и антропогенными условиями. Наиболее распространенными загрязняющими веществами в водных объектах Свердловской области являются соединения тяжелых металлов, легко окисляемые вещества, нефтепродукты, азот аммонийный и нитритный (Государственный доклад / 1998, 1999). Пиявки — древний класс кольчатых червей, развитие которых происходит в водных экосистемах различного типа. Отмечено, что несколько видов пиявок фигурирует в таблицах организмов — показателей разной степени загрязненности воды. Изучение популяций класса *Hirudinea* в районах Свердловской области и окрестностях г.Екатеринбурга ведется в нескольких направлениях: 1. Выявление их местообитаний, их картирование. 2. Анализ факторов, определяющих пределы экологической пластичности пиявок в условиях антропогенной нагрузки. Поиск литературных данных показал, что в последние десятилетия видовой состав и экология пиявок в водоемах Среднего Урала практически не изучены, а в единичных работах отмечается как сравнительно низкая численность этих видов, так и достаточно редкая встречаемость — 1-2 вида (Степанова, 1979). Предварительные обследования водоемов Свердловской области показали присут-

ствии в них представителей трех семейств и ориентировочно пяти видов класса *Hirudinea*. Из пяти видов класса *Hirudinea*: *Herpobdella octoculata*, *Herpobdella nigricollis* (сем. *Herpobdellidae*), *Glossiphonia complanata*, *Helobdella stagnalis* (сем. *Glossiphoniidae*), *Haemopsis sanguisuga* (сем. *Hirudinidae*), - найденных в водоемах Свердловской области, наиболее чувствительной к загрязнению может оказаться *Glossiphonia complanata*. Данный вид плоских пиявок живет в чистых или слабозагрязненных водах и более сильных загрязнений, по-видимому, избегает (Лукин, 1929; Steinman, Surbeck, 1918;). Однако загрязнение воды, вероятно, действует на неё опосредованно, и *G.complanata* встречается в Свердловской области практически во многих водоемах: в Белоярском водохранилище, близ АЭС (исключая «грязные» радиоактивные воды), в реке Исеть в районе д.Палкино, в Верх-Сысертском водохранилище, в Верх-Исетском пруду г.Екатеринбурга. Плоская пиявка *Helobdella stagnalis*, относящаяся также к семейству *Glossiphoniidae*, в Свердловской области обнаружена в тех же водоемах, что и *G.complanata*). Плоская пиявка *Herpobdella octoculata* обитает в водоемах различных типов и во многих из них является самой многочисленной пиявкой. Была нами обнаружена в водах реки Пышма, которая отмечена как чрезвычайно грязный водоем с высоким содержанием цинка, марганца, железа, никеля, азота (нитритов и аммония), концентрация которых превышает показатели нормы в 5–21 раз. Следующий представитель семейства глоточных пиявок *Herpobdella nigricollis* встречается в стоячих водоемах, где кислородный режим часто неблагоприятен, но избегает, по некоторым данным, сильно загрязненные биотопы (Лукин, 1929; Замаарав, 1958). *H.nigricollis* была обнаружена нами в Верх-Сысертском водохранилище, в реке Исеть в районе д.Палкино (данный участок реки отличается высоким содержанием марганца, железа и никеля). Челюстная (большая ложноножковая) пиявка *Haemopsis sanguisuga*, которую часто путают с медицинской пиявкой, чаще всего и нередко в массовом количестве встречается в маленьких водоемах: лужах с длительным стоянием воды, пересыхающих к концу лета или остающихся наполненными водой до самой зимы, в небольших стоячих водоемах речных пойм. Приуроченность *H.sanguisuga* к небольшим водоемам вполне понятна, если учесть амфибиотический характер этой пиявки: способность довольно длительное время находиться в прибрежной полосе вне воды и так переносить высыхание водоемов (дно которых остается достаточно влажным). В таких водоемах она находит благоприятные условия для питания и размножения. Эта пиявка довольно индифферентна в отношении химического состава веществ, растворенных в воде. Поэтому она может одинаково часто встречаться как в сильно загрязненных, так и в практически чистых водах. *H.sanguisuga* была нами обнаружена в прибрежной зоне Белоярского водохранилища и в реке Исеть. По-видимому, видовое и экологическое разнообразие класса *Hirudinea* зависит как от величины водоема и его географического положения (север — юг), так и от эколого-токсикологической обстановки, что и определяет задачи дальнейших наших исследований.

Л.П. Черненко

ММО ОИЯИ, г.Дубна, Московская обл.

Сохранность информационных банков и сетей в современном мире — актуальная потребность. Внимание к данной проблеме высоко как в научном, так и в деловом мире. Я хочу обсудить вопрос в связи со статьей, появившейся в международной газете «Наука и технология в России» в 1995 году. Поскольку проблема фундаментальная, ее решения не предвидится в ближайшие годы. Как и происходит обычно с фундаментальными проблемами — она находит паллиативные решения и остается на века открытой для исследований.

В настоящее время в России ожидается бурный скачок в технологии, который превзойдет многие фантастические успехи передовых стран, и обсуждать данную проблему необходимо именно на русском языке, интегрирующем языки мира. Не зазорно выбирать самые популярные издания в качестве поля для обсуждений.

Недостатком упомянутой статьи А.В.Витязева и Ву Тхи Зиен Ли «Нейтринный фон и сохранность информационных банков и сетей», несмотря на актуальность вопроса, является как раз появление ее в малотиражном слабо рекламированном издании. Академическая цеховщина очередной раз получила «прокол», так как молодежная среда, аккумулирующая нынешний научный и деловой потенциал России, не приняла участия в обсуждении статьи. Упомянутое издание приглашало к обсуждению любых ее статей, но даже на ее поле по взятой мной проблеме дискуссии не было. Оставим этот недостаток на совести авторов и главного редактора, академика РАН В.Страхова.

Фундаментальные взаимодействия открывают нам тайну о «скрытой материи» (Любимов, Киш, 1999). Плотность нейтрино на порядок больше приведенной в обсуждаемой статье, и значит, опасность влияния на банки информации недооценена. Авторы указывают, что существует реальная опасность для потери в ближайшие годы мирового банка генетической информации в хранилищах, с оцененной по порядку величины емкости в миллионы единиц. Человеческий банк, на порядок менее емкий, пока вне опасности. Но, учитывая ошибку в плотности нейтрино на единицу объема, следует уже считать, что выводы авторов оптимистичны. Существует ли проблема нейтринной опасности? Авторы отвечают, что существует. Хотелось бы поспорить с данным выводом.

Во-первых, как непрофессионалам, авторам неизвестно свойство живых клеток к восстановлению от радиационных повреждений. Природа наделила живое вещество мощной репарационной системой. Причем не только в отношении к радиационным повреждениям, но и к множеству других, пул которых имеет значительно большую емкость. В первых десятилетиях нашего века биологи (Надсон) стали

осознавать, что живому веществу необходимы элементарные повреждения для адаптации в эволюционирующей биосфере. Оставим пока в стороне выводы из этой концепции, которая принесла многие печали человечеству. Сегодня существует стойкое неприятие мутационной концепции со всеми позитивными ее сторонами.

Во-вторых, рост численности населения явно свидетельствует о том, что геном человека обладает высочайшей надежностью. Прогресс нашей цивилизации в опасности, скорее, не от влияния радиационных повреждений массивных нейтрино, а в элементарном разрушении биосферы отходами технологии (слабая проработка программ устойчивого развития).

Двух веских аргументов было бы достаточно для того, чтобы поставить под сомнение выводы авторов. Но давайте сделаем паузу и дадим нашей молодежи (в возрасте до 35 лет) выбрать правильную оценку. Я же сделаю весьма общее заключение относительно процесса копирования информации, который мы уже понимаем не только на примере распространения слухов, что широко практиковалось в советские времена, но и на примере мировой «паутины», т.е. электронных сетей.

Существует Оригинал — это аксиома, которая позволяет формулировать теоремы и доказывать их. И, что более важно, применять для практической реализации. Первая теорема утверждает, что Оригинал копируется как минимум с одной элементарной ошибкой. Живое от неживого, вследствие этого, и прежде всего, отличается тем, что имеет цель — исправить в копии все ошибки, кроме одной элементарной, которую оно исправить не может. Поэтому жизнь конечна и, как писал Шредингер, живое нам напоминает аperiодический кристалл, но не кристалл со своими свойствами симметрии или, в русском варианте, соизмеримостями.

Перед чем мы стоим сейчас, обращая внимание на новую концепцию, основанную на аксиоме об Оригине? Встав на плечи Н.В.Тимофеева-Ресовского, можно было бы продолжить разработку понятия прогресса в живых системах. Это есть тот вопрос, к которому Н.В.Тимофеев-Ресовский приблизился вплотную, выделив четыре уровня организации жизни. Аксиома об Оригине и цель живого в исправлении элементарных ошибок в копиях — задают направление прогресса в каждом акте движения к Оригину. Но совокупность всех фундаментальных условий, на фоне которых акты совершаются, определяет в интеграле ценность и эффективность множества актов исправления. Таким образом, прогресс локальный при коррекции одной элементарной ошибки может быть не очевиден в интеграле по биогеоценозу (и, как мы теперь говорим, по биосфере).

В заключение можно сделать очень актуальный вывод о том, что новая концепция, основанная на аксиоме об Оригине, ставит экологию на уровень фундаментальной науки, имеющей задачу разработки представления о прогрессе в биосфере. В рамках новой информационной концепции можно вести рассуждения, которые являются основополагающими для теоретической биологии. Введенная аксиома об Оригине может быть дополнена менее общими постулатами, формирующими системные дисциплины биологии

различных уровней организации. Теоретическая биология не требует иных аксиом, кроме аксиомы об Оригине, как и гипотез аналогичной мощности. Относительная самостоятельность системных дисциплин биологии доказывает правомерность высказанного ограничения на количество фундаментальных аксиом, которое определяется единством истинных представлений о Природе.

Данное краткое сообщение для трудов конференции молодых ученых «Биосфера и человечество», посвященной памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского, подготовлено на основе препринта ОИЯИ Р18-2000-84, представленного на этой же конференции.

Проф. В.Л. Аксенову автор благодарен за доброжелательность и поддержку, М.М. Огиевецкой, В.И. Корогодину и Е.А. Красавину — за многочисленные обсуждения радиобиологических и биофизических проблем и М.Альтшулеру — за первую оценку значения введенной автором аксиомы об Оригине.

Литература

А.Любимов, Д.Киш. Введение в экспериментальную физику частиц. Дубна: Изд-во ОИЯИ, 1999.

НАДВИДОВАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ХОРТОБИОНТНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В НЕКОТОРЫХ ТИПАХ АГРОЦЕНОЗОВ ЮЖНОГО УРАЛА

Б.М. Чичков

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г. Екатеринбург*

Изучение структурно-функциональной организации сообществ является важнейшим этапом синэкологических исследований. Рассмотрение этого вопроса на примере искусственных биоценозов позволяет получать ценные теоретические и практические результаты.

Сбор материала проводился на территории Челябинской области в сельхозпредприятии Черновское. Пробы беспозвоночных отбирались методом кошения стандартным энтомологическим сачком, по 50 одинарных взмахов; повторность десятикратная. Полуденные укусы проводились летом 1998-1999 гг. на четырех пробных площадках (культуры эспарцета, ковра, пшеницы, овса). Структура сообществ беспозвоночных проанализирована на уровне высших таксонов. Сходство надвидового состава определялось при помощи индекса общности Чекановского-Сьеренсена в форме b .

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 99-04-49380).

Результаты

Надвидовая структура агроценозов характеризуется рядом общих черт. Максимальная численность и биомасса беспозвоночных на всех площадках была приурочена к июлю и августу. Причем зачастую такая картина сохраняется и на многолетниках, хотя они в течение сезона подвергаются скашиванию. Для изученных сообществ беспозвоночных характерно доминирование определенных групп насекомых при уменьшенной доле остальных. Основу комплекса беспозвоночных в исследованных агроценозах по численности составляют жесткокрылые, полужесткокрылые, двукрылые и равнокрылые. По биомассе к доминирующим группам добавляются прямокрылые. В агроценозах отмечаются очень сильные колебания численности различных групп по годам и в течение сезонов, причем, как правило, эти изменения связаны с резким ростом численности одного вида.

Отмечены различия надвидовой структуры беспозвоночных в агроценозах многолетних (эспарцет и костер) и однолетних (пшеница и овес) сельскохозяйственных культур. Например, в сообществе костра по численности доминируют жесткокрылые (до 67%), из которых более 90% составляют жуки семейства листоедов, а по биомассе — прямокрылые (до 89%) и жесткокрылые (до 13%). На эспарцете основными доминантами являются: полужесткокрылые — по численности (до 50%), а прямокрылые и полужесткокрылые — по биомассе. Интересно, что в сообществах многолетников сильные колебания численности существенно не изменяют структуру доминирования. Причем даже такое, казалось бы, катастрофическое для сообщества явление как покос не приводит к нарушению порядка соотношения основных групп беспозвоночных.

На полях однолетних культур, как правило, доминируют двукрылые и жесткокрылые по численности, а прямокрылые, полужесткокрылые и жесткокрылые — по биомассе. Сообщества пшеницы и овса в значительно большей степени подвержены колебаниям надвидовой структуры, как в течение сезона, так и по годам. Кроме того, на однолетниках в разные годы наблюдается замена доминирующих групп в рамках одного и того же периода.

Высокая изменчивость надвидовой структуры сообществ беспозвоночных на однолетних культурах не позволяет делать однозначных выводов о закономерностях структурно-функциональной организации на уровне крупных таксонов хортобионтов. Очевидно, что для более детального анализа требуется расшифровка видового состава ведущих групп беспозвоночных.

ИЗМЕНЕНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ ЛИШАЙНИКОВ В ГОРНЫХ ТУНДРАХ ПОЛЯРНОГО УРАЛА В СВЯЗИ С ВЫПАСОМ СЕВЕРНЫХ ОЛЕНЕЙ

С.Н.Эктова

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Лишайники — важный компонент растительного покрова приуральных горных тундр. Они представлены значительным числом видов, занимают большие площади, составляют основу широко распространенных лишайниковых тундр, преобладают в растительных группировках на пятнах голого грунта, на каменистых обнажениях и россыпях.

В тундрах восточных предгорий Полярного Урала традиционно ведется летний выпас северного оленя. Это, несомненно, оказывает влияние на состояние напочвенного растительного покрова и на его лишайниковый компонент.

Задачи исследования — характеристика лишенофлоры восточных предгорий Полярного Урала и анализ роли выпаса оленей в изменении разнообразия лишайников. Влияние выпаса анализировалось путем сравнения состава лишайниковых группировок вне выпаса и на территориях, где он ведется.

Список напочвенных лишайников Полярного Урала включает 157 видов, принадлежащих к 17 семействам, 38 родам. В восточных предгорьях Заполярного Урала обнаружено 108 видов, принадлежащих к 33 родам, 17 семействам, в том числе на особенно интенсивно используемой пастбищной территории — 55 видов, относящихся к 21 роду.

Четыре ведущих семейства — *Cladoniaceae* (37 видов), *Parmeliaceae* (22 вида), *Pertusariaceae* (11 видов), *Peltigeraceae* (11 видов) — включают 75% видов. В условиях интенсивного пастбищного использования отмечено резкое сокращение (в 1,6 раза) числа видов лишайников. Таксономический анализ показал и в этом случае сохранение таксономической структуры флоры и ведущего положения четырех первых семейств — *Cladoniaceae*, *Parmeliaceae*, *Pertusariaceae*, *Peltigeraceae*. В то же время, более половины семейств под влиянием выпаса становятся однородовыми, пять семейств — одновидовыми. Отмечено увеличение доли видов сем. *Cladoniaceae*, а доля видов сем. *Parmeliaceae* уменьшается.

По числу видов преобладают кустистые лишайники.

В районе исследования обнаружены виды лишайников, принадлежащие к семи географическим элементам. Распределение видов по географическим элементам свидетельствует о доминировании видов мультирегионального элемента — как в целом для Полярного Урала, так и для территорий, находящихся под воздействием выпаса. Значительно участие в составе лишенофлоры видов арктоальпийского и бореального элементов.

Во флоре Полярного Урала нами было выделено 7 экологических групп лишайников. Экологический анализ флоры указывает на

ее мезофитные черты (37 видов, 43%). Второе место занимают ксеромезофиты (16 видов, 18%), третье — криофиты (14 видов, 16%). Участие других групп незначительно. С увеличением интенсивности выпаса возрастает роль ксеромезофитов и мезоксерофитов.

Таким образом, результатом интенсивного выпаса оленей следует считать более низкое, в сравнении с исходным, видовое разнообразие лишайников. Рост пастбищной нагрузки привел к снижению числа видов в 1,6 раза. При этом сохраняется таксономическая структура эпигейной лишайнофлоры и позиции господствующих семейств. Сокращается число видов, относящихся к бореальному географическому элементу. Устойчивость к выпасу проявляют виды мультирегионального и монтанного элементов флоры. Отмечается рост доли мезофитных видов. В целом экологическая структура оказывается стабильной.

ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РИСУНКА НАДКРЫЛЬЕВ *CARILIA* *VIRGINEA* L. (COLEOPTERA, CERAMBYCIDAE)

В.М.Юдин

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург.

Одним из основных достижений в естествознании XX века явился, безусловно, переход в изучении природных процессов на популяционный уровень. Это позволило значительно расширить круг рассматриваемых биологами проблем и связать воедино ряд, казалось бы, несмежных научных дисциплин, таких как теория эволюции, генетика, экология и др.

Поскольку популяция является элементарной формой существования видов в природе (Шварц, 1969), изучение различных аспектов ее функционирования принимает огромное теоретическое и прикладное значение. Без понимания процессов на популяционном уровне невозможно грамотное описание видового разнообразия и различий между близкими видами, рациональное использование любых природных ресурсов (Яблоков, 1987). Изучение общей картины существования популяции дает возможность моделирования реальных природных процессов и позволяет сформировать теоретическую базу для объяснения хода эволюции в целом и микроэволюции в частности.

Одной из наиболее важных задач современной популяционной биологии является изучение природных популяций насекомых-вредителей леса, в частности жуков семейства древосеков, и разработка эффективных методов борьбы с ними.

Объектом данной работы послужил вид *Carilia virginea* L., характеризующийся достаточно хорошо выраженной изменчивостью надкрыльев. Сбор материала проводили в окрестностях биостанции УрГУ (Сысертский р-н Свердловской обл.) в 1997-1999 гг. и на тер-

ритории Висимского государственного заповедника в 1999 г. Кроме того, при подготовке данной работы были использованы материалы студентов и преподавателей кафедры зоологии УрГУ.

Краткая характеристика изучаемого объекта.

Carilia virginea L. (*Gaurotus virginea* L.) — небольшие жуки (7,5–12,5 мм), населяющие преимущественно хвойные леса. Распространены практически по всей зоне тайги, на севере сплошной ареал доходит до границы леса, на юге — до больших боров на Средней Волге и верхней части бассейна Дона в Европейской части страны; широко встречаются в Западной и Восточной Сибири и в Монголии.

Личинка развивается в хвойных породах (ель, сосна, пихта), генерация годовая; лет жуков с конца мая по август; жуки встречаются преимущественно на цветах (спирея, зонтичные, сложноцветные, вообще на более крупных соцветиях). Половой диморфизм выражен слабее, чем у многих других видов дровосеков; самцы отличаются более длинными усиками и иной формой пятого тергита брюшка (Плавильщиков, 1936, Черепанов, 1979).

Изменчивость *Carilia virginea*.

C. virginea характеризуется достаточно четко выраженной изменчивостью по признаку окраски надкрыльев. Традиционно для Урала выделяют три цветовых вариации: зеленую (форма 1), синюю (форма 2) и фиолетовую (форма 3). Распределение частот вариаций данного признака показано в таблице.

Таблица. Изменчивость окраски надкрыльев *Carilia virginea* L. в окрестностях биостанции УрГУ

	Форма 1	Форма 2	Форма 3
1993	50,9	47,7	1,7
1997	59,4	35,9	4,7
1998	58,8	38,8	2,3
1999	61	33,9	5,1

Как видно из таблицы, проявление полиморфизма в изучаемой популяции по данному признаку стабильно и в разные годы практически не меняется. Наиболее широко распространены синяя и зеленая формы, фиолетовая встречается у единичных экземпляров. Несколько иная картина складывается при сравнении частот цветовых форм среди жуков, собранных в окрестностях биостанции УрГУ и на территории Висимского заповедника. Несмотря на видимую близость результатов, можно отметить, что различия между частотами проявления признака в разные годы ощутимо меньше, чем показателей для разных районов сбора.

Половые различия проявления признака окраски надкрыльев.

Изучение половой структуры популяции данного вида показало, что во все исследуемые годы незначительно преобладали самцы, но достоверность этого не подтверждается статистически. Соотношение самцов и самок в обоих районах исследования примерно одинаково и стабильно в течение последних лет.

Для многих видов насекомых характерны различия в частоте проявления тех или иных признаков в зависимости от пола особей. В популяции *C. virginea* из окрестностей биостанции подобных различий по окраске надкрылий не обнаружено. Данные 1997 и 1999 гг. практически совпадают, что говорит о стабильности признака. Однако среди жуков, собранных на территории Висимского заповедника, обнаружена заметная разница частот цветовых форм: изменчивость окраски самцов была выше, в то время как самки имели преимущественно однотипную окраску. Однако поскольку исследования здесь ранее не проводились, пока нельзя проследить стабильность проявления данного признака.

Следует также отметить, что если в целом показатели частот встречаемости различных вариантов окраски надкрыльев у жуков, собранных в окрестностях биостанции и в районе Висимского заповедника, были достаточно близки, то анализ распределения этих признаков по полам показывает иные результаты. Различия частот аберраций, взятые отдельно для самцов и для самок по разным районам сбора, заметно выше различий среднего значения частоты проявления данного признака; эти значения могут свидетельствовать о заметных различиях между двумя исследуемыми популяциями.

Выводы

Анализ морфологической изменчивости рисунка надкрылий *C. virginea* позволяет выделить три цветовых варианта окраски, достаточно четко различающихся между собой.

Частота встречаемости выделенных аберраций сохраняется стабильной в течение ряда последних лет и практически совпадает на территориях с разными природными ландшафтами, такими как биостанция УрГУ и Висимский заповедник.

Изучение половых различий изменчивости окраски надкрылий показало существенную разницу в частотах проявления признака у разных полов *C. virginea* в районе Висимского заповедника, но не дало положительного результата в случае с насекомыми, собранными в окрестностях биостанции.

Литература

Фауна СССР. М.; Л., 1936. Т. XXI, ч. 1.

Черепанов А.И. Усачи Северной Азии. Новосибирск: Наука, 1983. 223 с.

Шварц С.С. Эволюционная экология животных. Свердловск, 1969. 200с. (Тр. ИЭРиЖ; Вып.65).

Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высшая школа, 1987. 303 с.

ДЕЙСТВИЕ КАДМИЯ НА РОСТ И НАКОПЛЕНИЕ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ РАСТЕНИЯМИ ПЕКИНСКОЙ КАПУСТЫ

О.В.Юсим, Н.Г.Осмоловская

Санкт-Петербургский госуниверситет

В задачи настоящего исследования входили: оценка степени токсичности кадмия и его влияния на микроэлементный состав растений пекинской капусты при варьировании содержания Zn в питательной среде.

Эксперименты проводили на растениях пекинской капусты (*Brassica pekinensis* Rupr.) в условиях гидропонной культуры. 7-дневное воздействие кадмия на 21-дневные растения осуществляли добавлением Cd^{2+} в виде $Cd(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ до концентраций 10 мкМ*/л в питательном растворе Чеснокова (0,2 нормы) с одновременным варьированием содержания Zn в форме $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$ (0,7-2,1-10 мкМ*/л).

Кадмий вызывал резкое снижение накопления биомассы растений пекинской капусты — на 32-50% к контролю, в зависимости от уровня содержания цинка. Наблюдались некрозы и отмирание нижних листьев растений. Нарушение водного баланса проявлялось в потере тургора (уменьшении оводненности тканей) и ослизнении корней.

Накопление кадмия в растениях достигало максимальной величины 739 мг*/кг сухого веса в корнях и снижалось в ряду: корень > листовая пластинка > центральная жилка листа.

При 3х-кратном увеличении содержания Zn в среде, аккумуляция Cd корнями возрастала, а при равных концентрациях этих металлов в питательном растворе (10 мкМ) наблюдалась тенденция к снижению поступления кадмия в корни.

Действие кадмия приводило к нарушению минерального питания, что выражалось в дисбалансе поступления и накопления минеральных элементов. Для микроэлементов это проявлялось в снижении содержания марганца в растениях, особенно в листьях, где его уровень составил около 20% к контролю.

При повышении содержания Zn в питательном растворе наблюдался антагонизм ионов Zn^{2+} и Mn^{2+} , выразившийся в уменьшении накопления Mn. Количество цинка, поступающего в растения, в присутствии кадмия снижалось незначительно, сокращался его транспорт в листовые пластинки, тогда как в корнях его накапливалось вдвое больше, чем у контрольных растений, а при повышении содержания Zn в питательном растворе его аккумуляция корнями усиливалась.

Аналогичная зависимость накопления элемента в корнях, в присутствии Cd, наблюдалась и для Cu. В отличие от других металлов, накопление меди в надземных органах не нарушалось в присутствии кадмия, но при повышении содержания Zn в среде, наблюдались конкурентные взаимоотношения Zn и Cu.

Различия в проявлении влияния кадмия на накопление и распределение микроэлементов в растениях свидетельствуют о существовании специфических механизмов взаимодействия этих металлов.

ВОЗДЕЙСТВИЕ НЕФТЯНЫХ УГЛЕВОДОРОДОВ НА ПОЧВЕННУЮ МИКРОБИОТУ И ОЦЕНКА ИХ ТОКСИЧНОСТИ

Г.Ф. Ямалетдинова, А.В. Федотов

Башкирский госуниверситет, г. Уфа

При добыче, переработке и транспортировке нефти значительные площади эксплуатируемых и пахотных земель подвергаются загрязнению. Поступление нефтяных углеводородов в почву кардинально изменяет ее свойства, вызывая изменения микробиологической активности, количественного и качественного состава различных групп микроорганизмов. Биологические процессы превращения серы, происходящие в почве — одно из звеньев всеобщего круговорота веществ в природе, обеспечивающее сохранение баланса серы в окружающей среде. В связи с этим представляет интерес влияние нефтяного загрязнения почв на динамику биологических процессов серного обмена, особенно в условиях Башкортостана и других регионов, где добываются в основном высокосернистые нефти.

В полевых и лабораторных условиях изучалось влияние загрязнения различными дозами нефти двух наиболее распространенных типов почв — выщелоченного чернозема и серой лесной почвы. Для изучения токсического воздействия нефтяных углеводородов определяли изменение численности аммонификаторов, тионовых и сульфатвосстанавливающих бактерий — основных микроорганизмов, участвующих в процессах трансформации серы в почве. Как показатель биохимического превращения серы в почве определяли активность следующих ферментов: сульфитредуктазы, сульфитоксидазы, цистеиндегидрогеназы, сульфатредуктазы и сульфидоксидазы.

Показано, что первоначально в нефтезагрязненной почве количество аммонификаторов увеличивается. Через месяц после загрязнения наибольшее их количество наблюдается в вариантах опытов с низкой и средней дозой нефти. Высокие дозы нефти (>10%) приводят к снижению численности изучаемых микроорганизмов. Нефтяное загрязнение вызывает увеличение численности ацидофильных тиобацилл. Через месяц после загрязнения максимальное количество этих микроорганизмов наблюдается в вариантах со средними дозами нефти и увеличивается в течение вегетационного периода. Достоверное увеличение численности тиобацилл, растущих в слабощелочных условиях, наблюдается только в контрольном варианте, в опытах со средними и высокими концентрациями токсиканта рост этих групп тиобацилл отсутствует. При загрязнении почв нефтью увеличивается численность сульфатвосстанавливающих бактерий как в динамике, так и с увеличением дозы поллютанта.

Параллельно изучали влияние нефти на активность ферментов серного обмена. В лабораторных опытах низкие дозы нефти активизируют сульфитредуктазу и цистеиндегидрогеназу. Однако концентрация загрязнителя выше 0,5-1% приводит к резкому снижению активности этих ферментов. С увеличением дозы токсиканта снижается активность суль-

фитоксидазы и возрастает активность сульфатредуктазы. Определение сульфидоксидазы по модифицированной нами методике во всех вариантах опытов не дало определенных результатов. Через месяц после загрязнения 0,5%-ная концентрация нефти вызывает стимулирующий эффект. В модельных опытах нефтяное загрязнение подавляет активность сульфитоксидазы и сульфитредуктазы; активность цистеиндегидрогеназы и сульфатредуктазы изменяется аналогично таковым в лабораторных опытах. Через 6 месяцев после загрязнения активность ферментов приближается к контрольному варианту.

Наблюдаемое противоречие между ингибирующим влиянием нефти на активность ферментов и стимуляцией роста численности микроорганизмов можно объяснить за счет компенсационного механизма, предотвращающего нарушение баланса серы в почвенной экосистеме.

НАКОПЛЕНИЕ НЕСТРУКТУРНЫХ УГЛЕВОДОВ В ЛИСТЬЯХ И АКЦЕПТОРНЫХ ОРГАНАХ У РАСТЕНИЙ СРЕДНЕГО УРАЛА С РАЗНЫМИ ТИПАМИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СТРАТЕГИЙ

М.Ю.Яшков, А.А.Гангардт, А.В.Чернова

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Неструктурные углеводы (НУ) — это моно-, олиго- и полисахариды, не входящие в состав клеточной стенки, мембран, нуклеиновых кислот и выполняющие в основном функцию запасаения. НУ могут откладываться как в специализированных органах (клубнях, луковицах, корневищах, наземных стеблях), так и в листьях, когда интенсивность ассимиляции CO_2 превышает возможную скорость транспорта и использования ассимилятов. Концентрация НУ зависит от скорости роста растений, фазы онтогенеза, влияния факторов внешней среды. Процедура определения НУ относительно проста, и содержание НУ может использоваться в качестве важного эколого-физиологического показателя при межвидовом скрининге.

Задача нашей работы состояла в исследовании межвидовой вариации в содержании НУ в листьях и органах-акцепторах ассимилятов и в выявлении физиологических механизмов, лежащих в основе различий между видами растений.

Исследовали уровень экстрагируемых углеводов и полисахаридов антроновым методом (Raech et al., 1955) у 25 видов растений Среднего Урала в фазе цветения, и у 9 видов в ходе онтогенеза. Концентрацию НУ определяли в листьях, генеративных органах и подземной части.

Установили, что в фазе цветения стресс-толеранты — медленно растущие растения, приспособленные к обитанию в неблагоприятных условиях (Grime, 1979), — отличались от других видов более высоким уровнем моносахаридов в листьях и подземной части. Вероятное объяснение состоит в том, что у медленно растущих растений скорость образования ассимилятов при условиях, благоприятных для

фотосинтеза, может превышать скорость транспорта и утилизации углерода в акцепторных органах. В результате углеводы накапливаются как в листьях — вследствие ограничений транспорта, так и в подземной части — в результате медленного использования на рост, дыхание. Достоверных межвидовых различий по уровню неструктурных полисахаридов (НП) в листьях и подземной части выявлено не было. Среди представителей других типов экологической стратегии минимальным содержанием моносахаров и НП в листьях отличались конкуренты-рудералы. В то же время эти растения, как и конкуренты, накапливали достаточно много НП в подземной части.

С целью более углубленного исследования различий между представителями конкурентного и рудерального типа экологической стратегии изучали динамику содержания НУ в листьях и подземной части в ходе онтогенеза некоторых видов. Различий по уровню углеводов в листьях на всех этапах сезонного развития не обнаружили, в то же время уровень НУ в подземной части в период роста стеблей и бутонизации у растений с г-свойствами был достоверно выше, чем у с-видов, а в период плодоношения — напротив, концентрация НУ в подземной части конкурентов была более высокой, чем у рудералов. Накопление углеводов у г-стратегов в период перехода к цветению и снижение уровня НУ позднее можно объяснить временным депонированием ассимилятов, которые могут использоваться позднее — в период формирования плодов. Это связано с тем, что образование плодов и семян является важнейшим атрибутом видов с рудеральным типом экологической стратегии (Grime, 1979, 1988). В то же время большинство конкурентов травянистого яруса — это многолетние виды, у которых запас ассимилятов в корневище обеспечивает быстрое развитие фотосинтетического аппарата в начале вегетации (Grime, 1988), поэтому они отличаются накоплением НУ в подземной части в конце вегетационного периода.

Таким образом, уровень углеводов в листьях и акцепторных органах взаимосвязан с реализацией разных типов экологической стратегии и может быть использован, наряду с другими показателями, для идентификации функциональных типов растений в полевых условиях.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант 00-04-48258.

ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ПИТАНИЯ МОХНОНОГОГО КАНЮКА (*BUTEO LAGOPUS*) В ТУНДРАХ ЮЖНОГО ЯМАЛА

А.А.Соколов

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г.Екатеринбург*

Несмотря на более чем 50-ти летнюю историю изучения динамики численности мелких млекопитающих, продолжает выяснять-

ся роль того или иного фактора в формировании циклических изменений численности грызунов. Наряду с кормообеспеченностью, климатическими условиями, внутривидовыми отношениями и некоторыми другими причинами, внутри проблемы выделяют отношения хищник-жертва. Известно, что хищники могут оказывать на популяции жертв не только прямое воздействие (изымая определённое число особей), но и важное косвенное влияние, изменяя их структуру. Основной задачей нашего исследования было изучение характера влияния пернатых хищников на разные внутривидовые группировки грызунов. Материал был собран 9 июля – 27 сентября 1999 г. на Южном Ямале в районе слияния рек Еркатайха и Паютайха, в 230 км к северо-востоку от г. Лабытнанги (рис. 1).

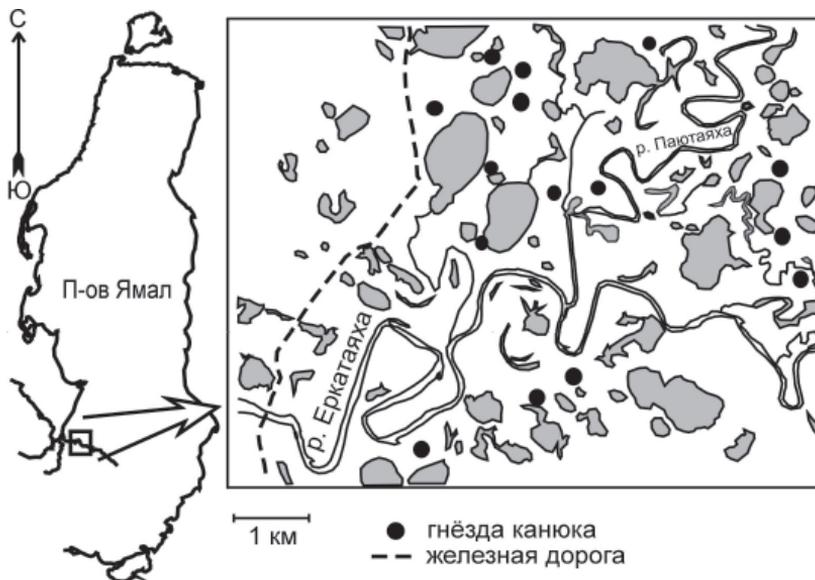


Рис. 1. Картохема района работ.

Материал и методика

Основной составляющей исследования отношений хищник-жертва является изучение питания пернатых хищников. Для этого мы использовали метод сбора и анализа содержимого погадок. Грызунов отлавливали стандартными ловушками Геро с трапиками. Отловы продолжались с июля по сентябрь 1999 г. Всего отработано 3600 л/с, отловлено 363 грызуна четырёх видов: полёвка Миддендорфа (*Microtus middendorffii*), узкочерепная полёвка (*M.gregalis*), копытный лемминг (*Dicrostonyx torquatus*), сибирский лемминг (*Lemmus sibiricus*). Одновременно в том же районе собирали погад-

ки от 14 размножающихся пар мохноногого канюка - зимняка и их птенцов. Общее количество жертв, остатки которых обнаружены в погадках, – более 2300 экз. Гнёзда мохноногого канюка располагались на территории 100 кв. км.

Результаты и обсуждение

В июле у полёвок, отловленных ловушками, обнаружили две группы особей, резко отличающихся по массе тела. С помощью двухфакторного дисперсионного анализа было установлено, что на массу тела зверьков оказывает достоверное влияние фактор их участия в размножении ($F=360,8$; $p<0,00001$; $n=141$). Фактор пола не оказывал достоверного влияния на массу тела ($F=0,009$; $p<0,92$).

Принимая во внимание сроки наступления весны на Южном Ямале в 1999 г. (она была поздней, лёд на Оби прошёл на 2-3 недели позже обычного), можно достаточно уверенно предположить, что в июле размножающиеся зверьки были перезимовавшими, а неразмножающиеся – сеголетками. Это предположение подтверждает, например, то, что в июле, судя по наличию эмбрионов или плацентарных пятен у самок, все они размножились первый раз. В связи с этим у нас появилась возможность с большой вероятностью определять характер участия особи в размножении по массе тела.

Для того чтобы выяснить, каково в июле соотношение размножающихся и неразмножающихся полёвок в добыче канюков, мы реконструировали массу тела съеденных зверьков по промерам черепа (Соколов, 1999; Pagels, Blem, 1984). У зверьков, отловленных ловушками, были найдены коэффициенты аллометрических уравнений зависимости массы тела от каждого из 4 выбранных краниометрических показателей (таблица). В погадках зимняка сохранялись не все показатели из используемых нами промеров черепа; из сохранившихся выбирали те, которые объясняют наибольшее количество случаев (имеют больший коэффициент детерминации R^2).

После реконструкции массы тела оказалось, что зимняки в основном добывали полёвок с массой тела 20-40 граммов. Сравнивая полученное распределение с распределением масс тела животных из отловов ловушками, это должны были быть, вероятно, созревающие сеголетки, начинающие вступать в размножение (рис. 2). Распределения по массе тела полёвок из добычи канюка и из отловов ловушками достоверно различаются ($\chi^2=91,6$; $p<0,0001$; $n=309$).

В августе в отловах ловушками снизилась доля полёвок, принимающих участие в размножении, что можно объяснить естественным

Таблица. Коэффициенты детерминации (R^2) для вычисления массы тела при использовании различных краниометрических показателей (на примере полёвки Миддендорфа)

Промеры черепа	R^2	n
Скуловая ширина	0.93	102
Длина диастемы верхней челюсти	0.89	128
Длина верхней альвеолы	0.81	124
Длина нижней альвеолы	0.79	124

уменьшением доли старых, перезимовавших особей. Группа половозрелых полёвок могла бы пополняться созревающими сеголетками, но, по нашим данным, в 1999 г. второй год подряд наблюдался пик численности серых полёвок на Южном Ямале (подобной ситуации не отмечено за более чем 30 лет наблюдений на Стационаре, В.Г. Штро, устн. сообщ.). По всей видимости, начали включаться механизмы подавления созревания большинства сеголеток, что отмечалось ранее для серых полёвок Субарктики (Кряжимский и др., 1985). В размножение вступала ограниченная доля сеголеток, о чем можно судить и по возросшей доле неразмножающихся особей в августе, по сравнению с июлем.

Получается, что именно эта группа быстрорастущих сеголеток, которых, вероятно, и так не много на стадии пика, испытывала на себе наибольший пресс со стороны хищников.

Тем более интересно отметить, что в августе зимняки были ориентированы на эту же группу полёвок – созревающих сеголеток. Распределения массы тела полёвок из добычи зимняков в июле и августе достоверно не отличались ($\chi^2=9,3$; $p<0,1$; $n=155$), в то время как распределения массы тела полёвок из ловушек в июле и августе достоверно различались ($\chi^2=60,54$; $p<0,001$; $n=234$).

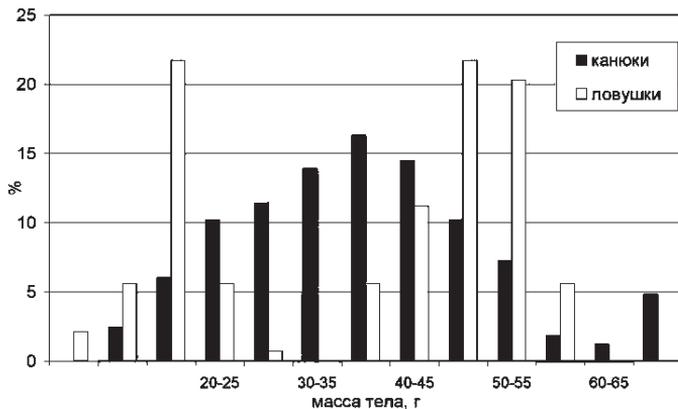


Рис. 2. Распределение по массе тела полёвок Миддендорфа из отловов ловушками и из добычи канюков.

Заключение

В результате проведенного исследования можно заключить, что зимняки в течение летне-осеннего сезона добывают в основном одну и ту же внутривидовую группировку быстрорастущих сеголеток серых полёвок. Это группа с определённым статусом участия в размножении, которая, вероятно, характеризуется поведением, делающим их более доступными для поимки зимняками. Несомненный интерес вызывает то, что наряду с другими причинами подавления роста численности полёвок на стадии пика, хищники (зимняки) препятствовали

размножению сеголеток, которые могли бы принести более качественное, в сравнении с перезимовавшими особями, потомство, которому, в свою очередь, предстояло бы входить в зимовку.

Автор считает своим долгом выразить благодарность научному руководителю – Ф.В. Кряжимскому - за ценные замечания и консультации, директору Экологического научно-исследовательского стационара ИЭРиЖ УрО РАН г. Лабытнанги – В.Г.Штро - за неоценимую помощь в организации полевых работ, студентам Пермского государственного университета – В.А.Соколову и А.В.Бойкову - за помощь в сборе и обработке полевого материала, а также коллективам Лаборатории популяционной экологии и функциональной биоценологии и Экологического стационара г.Лабытнанги.

Литература

- Кряжимский Ф.В., Малафеев Ю.М., Добринский Л.Н. Рост и выживаемость полёвок-экономок на разных фазах популяционного цикла // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 3-10.
- Соколов А.А. Использование краниометрических показателей для реконструкции массы тела четырёх видов грызунов Субарктики // Развитие идей академика С.С.Шварца в современной экологии: Материалы конф. молодых ученых-экологов Урал. региона (2-3 апр. 1999г., Екатеринбург). Екатеринбург, 1999. С. 170-175.
- Pagels J.F., Blem C.R. Prediction of body weights of small mammals from skull measurements // Acta Theriol. 1984. V. 29, № 26-36. P. 361-381.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ИХТИОЦЕНОЗОВ ПРАВОБЕРЕЖНЫХ ПРИТОКОВ КАМЫ В РАЙОНЕ ПЕРМЬ - КРАСНОКАМСК

М.А.Бакланов

Пермский госуниверситет

Данные по экологической структуре ихтиоценозов малых рек весьма малочисленны и отрывочны, несмотря на высокую значимость этого вопроса. В связи с этим темой данного сообщения является описание особенностей распределения видов рыб в малых равнинных реках, подверженных значительному антропогенному воздействию.

Объектами для данного исследования были избраны правобережные притоки Воткинского водохранилища - реки Ласва и Гайва, которые весьма близки по большинству параметров (длина составляет, соответственно, 78 и 76 км, площадь водосборов 418 км² и 328 км²). Верхние участки рек относительно чистые, в среднем течении начинается сказываться негативное влияние антропогенной деятельности, а низовья располагаются в пределах городских территорий (р. Ласва – г. Краснокамск, р. Гайва – г. Пермь) и характеризуются сильным загрязнением вод. Осо-

бенностями р. Ласьва, отличающими ее от Гайвы, являются меньшая залесенность берегов, больший прогрев вод и наличие в нижней части Ласьвинского залива, протяженность которого составляет 18 км.

Экологическая структура рыбного населения в указанных реках достаточно сложная и характеризуется спецификой 5 участков: истокового, верхнего, среднего, нижнего и приустьевого. Истоковый участок имеет длину 3-5 км и полностью лишен рыбного населения. Ихтиофауна верхнего участка представлена 5-8 видами. Наиболее массовыми являются речной голянь и хариус, остальные виды малочисленны (голец, бычок-подкаменщик, налим, резе окунь, щука, щиповка). В среднем участке состав фауны рыб возрастает в 2-3 раза и существенно изменяется соотношение видов в сообществе. Увеличивается число видов образующих ядро ихтиоценоза, – наряду с голянью и хариусом доминантами становятся окунь, голавль, укляя, ерш, щука. Появляющиеся на данном участке язь и лещ обычно малочисленны. Всего в средних участках Ласьвы и Гайвы обнаружено 16 видов рыб. В низовьях рек происходит небольшое возрастание числа видов. При этом появляющиеся здесь густера, судак и жерех встречаются единичными экземплярами и не оказывают заметного влияния на соотношение обычных для ихтиоценоза видов. Однако изменение гидрологических параметров рек и существенное влияние антропогенной деятельности приводят к перестройке сообщества рыб. Перестают доминировать хариус, голавль и речной голянь, ядро ихтиоценоза образуют окунь, ерш, укляя, плотва, щука. По сравнению со средним участком возрастает численность леща и язя.

В приустьевых участках, которые располагаются в городской черте, происходит полное исчезновение таких реофильных и оксифильных видов, как голянь, хариус, бычок-подкаменщик, резко снижается численность ельца, голавля и пескаря. Лещ становится одним из доминирующих видов. В указанных участках Гайвы и Ласьвы наблюдается ряд различий по видовому составу рыб, что в значительной мере обусловлено наличием Ласьвинского залива. Из-за выпадения трех выше перечисленных реофилов общее количество видов в приустьевом участке Гайвы сокращается до 16. В Ласьвинском заливе число видов, наоборот, возрастает до 21 за счет обитающих здесь лимнофильных рыб – золотого караса и линя, а также периодически заходящих из водохранилища для нереста и нагула чехони, тюльки и белоглазки. Таким образом, суммарно в фауне рыб р. Гайва отмечено наличие 19 видов, а в Ласьве – 24.

Исходя из полученных данных и учитывая результаты исследований других малых рек, можно сделать некоторые обобщения: 1) закономерное увеличение числа видов по продольному профилю реки от истока к устью может нарушаться в результате значительного загрязнения вод промышленными, сельскохозяйственными и бытовыми стоками; 2) одним из показателей благополучия экологической обстановки в водотоке можно считать число интерзональных видов (в исследованных реках на всем их протяжении встречаются лишь 2 вида рыб – налим и голец, естественным же состоянием для большинства малых рек является интерзональное распределение всех видов, населяющих верхний участок); 3) от верховьев реки к низовьям снижается стабильность ихтиоценозов, вследствие возрастания числа компонентов, разнообразия биотопов и антропогенных воздействий.

Содержание

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
ПУТЬ Н.В. И Е.А.ТИМОФЕЕВЫХ-РЕСОВСКИХ В НАУКЕ И ИХ ВКЛАД В ГЕНЕТИКУ <i>В.И.Иванов (профессор, академик РАН)</i>	4
ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ГУСЕНИЦ ЗАУРАЛЬСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА (<i>LYMANTRIA DISPAR</i> L.) В УСЛОВИЯХ ЛАБОРАТОРНОГО КУЛЬТИВИРОВАНИЯ <i>Е.М.Андреева</i>	18
ОПРЕДЕЛЕНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ВОЗРАСТА ПО СЛОЯМ В КОСТЯХ СКЕЛЕТА БОЛЬШОГО ПЕЩЕРНОГО МЕДВЕДЯ <i>О.П.Бачура, А.А.Воробьев</i>	22
ИЗУЧЕНИЕ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ОЗИМОЙ РЖИ (<i>SECALE CEREALE</i> L.) <i>А.А.Белозерова</i>	23
СТРУКТУРА БИОМАССЫ И БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ СТЕПНОЙ ЗОНЫ БУРЯТИИ <i>И.В.Белоусов, Л.А.Иванов</i>	24
ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ И РАЗНООБРАЗИЯ ПЕРВИЧНОПИРОГЕННЫХ СООБЩЕСТВ НА МЕСТЕ КОРЕННЫХ ПИХТО-ЕЛЬНИКОВ ВИСИМСКОГО ЗАПОВЕДНИКА <i>Н.В.Беляева</i>	28
ПИТАНИЕ БАРСУКА (<i>MELES MELES</i> L.) НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ <i>Е.В.Бердышева, Е.В.Зиновьев, Н.И.Марков</i>	30
ВОЗДЕЙСТВИЕ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ НА БАКТЕРИО- И ЗООБЕНТОС ВОДОЕМОВ ВЕРХНЕ-ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА И МЕТОДЫ ЕГО ОЦЕНКИ <i>Н.А.Березина, Н.А.Лантеева</i>	31
ЭМБРИО- И КАРИОЛОГИЧЕСКИЕ АНОМАЛИИ <i>LATHYRUS PRATENSIS</i> L. В ОКРЕСТНОСТЯХ БИОСТАНЦИИ УРГУ <i>А.А.Бетехтина</i>	32
ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА САРАНЧОВОГО <i>PODISMA PEDESTRIS</i> L. В ГОРАХ ЦЕНТРАЛЬНОГО АЛТАЯ <i>И.А.Ванькова</i>	34

ДИНАМИКА БИОМАССЫ И ПРОДУКЦИИ НАДЗЕМНОЙ СФЕРЫ ЧАСТУХИ ПОДОРОЖНИКОВОЙ (<i>ALISMA PLANTAGO-AQUATICA</i> L.) В РАЗНЫХ ЭКОТОПАХ <i>Н.В.Васильева, А.Г.Лапиров</i>	35
ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ПО ПИТАНИЮ МУХОЛОВКИ- ПЕСТРУШКИ НА ЮГЕ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ <i>Л.В.Великанова</i>	36
О БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ОДНОГО ИЗ ПРОИЗВОДНЫХ 1,2,4- ТРИАЗИНОВ <i>А.Ю.Вигоров</i>	37
ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСПОЛОЖЕНИЯ ПИТАТЕЛЬНЫХ ОТВЕРСТИЙ НА ДЛИННЫХ ТРУБЧАТЫХ КОСТЯХ БОЛЬШОГО ПЕЩЕРНОГО МЕДВЕДЯ <i>А.А.Воробьев, Д.И.Ражев</i>	39
ПРОЦЕСС ПРОРАСТАНИЯ И ДИНАМИКА ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ СПОР <i>FOMES FOMENTARIUS</i> (FR.) FR. <i>А.А.Вотинцева</i>	43
ПОКАЗАТЕЛИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ И УСТОЙЧИВОСТИ СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ОЦЕНКЕ АНТРОПОГЕННОГО ВЛИЯНИЯ НА БИОГЕОЦЕНОЗЫ <i>С.Н.Гашиев, Н.А.Сазонова</i>	44
ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ В УСЛОВИЯХ РЕКРЕАЦИОННОЙ НАГРУЗКИ <i>А.В.Гилев</i>	49
ИСТОРИЯ ФАУНЫ ГРЫЗУНОВ ПРИУРАЛЬСКОЙ СУБАРКТИКИ В ГОЛОЦЕНЕ <i>И.Б.Головачев</i>	52
КОНИДИАЛЬНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ <i>Н.В.Голумбиевская, А.А.Вотинцева</i>	60
РЕДКИЕ ВИДЫ СКАЛЬНОЙ БРИОФЛОРЫ СРЕДНЕГО УРАЛА <i>И.Л.Гольдберг, А.Я.Березина</i>	64
СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА ХВОЙНЫХ ПОРОД В УСЛОВИЯХ ЗАПАДНОСИБИРСКОЙ СУБАРКТИКИ <i>В.М.Горячев, Ю.В.Карасева</i>	69

<p> ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ПЕРИФИТОНА — ИНДИКАТОРЫ ЗАГРЯЗНЕНИЯ РЕК ПЫШМЫ И МУРЗИНКИ <i>М.Н.Губанова</i> </p>	73
<p> ПАТОЛОГИЧЕСКИЕ СТРУКТУРЫ В ДРЕВЕСИНЕ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ (<i>LARIX SIBIRICA</i> LDV.) И ЕЛИ СИБИРСКОЙ (<i>PICEA OVOVATA</i> LDV.) ИЗ РАЗЛИЧНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ НА ПОЛЯРНОМ УРАЛЕ И ПРИОБСКОМ СЕВЕРЕ <i>М.А.Гурская</i> </p>	74
<p> АДАПТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ХИЩНЫХ ЖУЖЕЛИЦ, ОБИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ МУРАВЬИНЫХ ПОСЕЛЕНИЙ <i>Е.А.Дорошова</i> </p>	78
<p> РОЛЬ ПУРПУРНЫХ НЕСЕРНЫХ БАКТЕРИЙ В ПРИРОДНЫХ ПРОЦЕССАХ БИОДЕГРАДАЦИИ УГЛЕВОДОРОДОВ <i>С.В.Драчук, А.И.Маркина, Н.А.Помаз, Д.Г.Смирнова, Н.Н.Фирсов</i> </p>	80
<p> ДИАГНОСТИКА УРАЛЬСКИХ ВИДОВ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК ПО ПЕРВОМУ НИЖНЕМУ КОРЕННОМУ ЗУБУ <i>М.Е.Дружинин</i> </p>	81
<p> КОЛИЧЕСТВЕННО–МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ СИСТЕМЫ КРОВИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ В ЛЕТНИЙ И ОСЕННИЙ ПЕРИОДЫ <i>А.Ю.Дружинина</i> </p>	85
<p> ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РИСУНКА НАДКРЫЛИЙ <i>COCCINELLA SEPTEMPUNCTATA</i> ПОПУЛЯЦИИ ЮГА КУЗБАССА <i>Н.Б.Ермак</i> </p>	87
<p> КОГО БОЛЬШЕ В ГОРНОЙ ТУНДРЕ: ХИЩНИКОВ ИЛИ ФИТОФАГОВ? <i>А.И.Ермаков</i> </p>	89
<p> ГЕНЕТИЧЕСКАЯ КОВАРИАЦИЯ В ПАРАЗИТАРНЫХ СИСТЕМАХ <i>О.Н.Жигилева</i> </p>	93
<p> ЗВУКОВОЙ, ПРЕДУПРЕЖДАЮЩИЙ ОБ ОПАСНОСТИ, СИГНАЛ ГИБРИДНЫХ ФОРМ СУСЛИКОВ (<i>SPERMOPHILUS MAJOR</i> X <i>S. ERYTHROGENYS</i>) ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ <i>М.Е.Жилин</i> </p>	102
<p> МУТАБИЛЬНОСТЬ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА <i>TARAXACUM OFFICINALE</i> S.L. В ГРАДИЕНТЕ ТЕХНОГЕННОЙ НАГРУЗКИ И ВОЗМОЖНЫЕ ПРИЧИНЫ ЕЕ ВОЗНИКНОВЕНИЯ. <i>Т.В.Жуйкова</i> </p>	105

АНАЛИЗ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СОСТАВА ФАУНЫ РАЗНОУСЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ (<i>MACROLEPIDOPTERA</i> , <i>HETEROCERA</i>) НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ <i>Г.А.Замина</i>	111
ГЛАЗЧАТЫЕ ПЯТНА КАК ПОРОГОВЫЕ ФЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ РИСУНКА КРЫЛЬЕВ БАБОЧЕК. НА ПРИМЕРЕ БАРХАТНИЦ (<i>LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE: SATYRINAE</i>) <i>Е.Ю.Захарова</i>	112
КРАНИОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ЛАНДШАФТНО-БИОТОПИЧЕСКИХ ГРУППИРОВОК КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (<i>CLETHRIONOMYS RUTILUS PALL.</i>) НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ <i>А.С.Иванюк</i>	121
ПРОБЛЕМЫ АДАПТАЦИИ АМФИБИЙ В УСЛОВИЯХ ПОВЫШЕННЫХ ТЕХНОГЕННЫХ НАГРУЗОК <i>И.Н.Камкина</i>	122
РЕАКЦИЯ ЭПИДЕРМАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ <i>Е.А.Клепикова</i>	124
КОНЦЕНТРАЦИЯ РАДОНА (RN-222) В ЖИВОТНОВОДЧЕСКИХ ПОМЕЩЕНИЯХ В РАЗНЫХ РАЙОНАХ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ <i>Е.Н.Корсакова, В.М.Мельникова</i>	127
МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТА КРОВОХЛЕБКИ <i>Г.В.Костицин</i>	129
МНОГОМЕРНОЕ МОРФОМЕТРИЧЕСКОЕ СРАВНЕНИЕ «ДОМЕСТИЦИРОВАННЫХ» И ПРИРОДНЫХ ЛИСИЦ (<i>VULPES VULPES L.</i>) <i>У.В.Котельникова, А.Г.Васильев</i>	130
РАЗНООБРАЗИЕ НИМАТИСМЕНИДА (<i>RHIZOPODA, LOBOSEA</i>) В ПРЕСНОВОДНЫХ И МОРСКИХ МЕСТООБИТАНИЯХ СЕВЕРО- ЗАПАДА РОССИИ <i>А.А.Кудрявцев</i>	134
АПОМИКСИС В ПОПУЛЯЦИЯХ УРАЛЬСКИХ МЯТЛИКОВ, РОДСТВЕННЫХ <i>POA PRATENSIS L.</i> <i>Н.А.Кутлунина, И.Е.Сарапульцев</i>	138

НАЧАЛЬНЫЕ СТАДИИ БОЛОТООБРАЗОВАНИЯ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ (ИЛЬМЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ЗАПОВЕДНИК)	
<i>И.Б.Куянцева</i>	141
АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ: СРАВНЕНИЕ ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПОПУЛЯЦИЙ РАЗЛИЧНЫХ ПРИРОДНЫХ ЗОН	
<i>И.А.Кинясев</i>	144
ХОРОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИЙ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ СИБИРСКОЙ	
<i>Е.И.Локосова</i>	149
ВЛИЯНИЕ МЕДИ НА МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ЭЛОДЕИ КАНАДСКОЙ	
<i>М.Г.Малёва, Г.Ф.Некрасова</i>	150
РЕЗУЛЬТАТЫ БИОМЕТРИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ЗУБНОГО АППАРАТА ИСКОПАЕМЫХ АКУЛ РОДА <i>ISUROLAMNA</i>	
<i>Т.П.Мальшикина</i>	152
ОСТАТКИ КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ГРОТА ЛИСИЙ	
<i>М.В.Мамяченкова</i>	158
БИОЭМУЛЬГАТОРЫ МИКРОБНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ	
<i>Л.Ю.Маргаритова, М.С.Куюкина, И.Б.Ившина</i>	160
ИЗМЕНЕНИЯ В ЗООПЛАНКТОННОМ СООБЩЕСТВЕ МЕЗОГАЛИННОГО ОЗЕРА СИНЕГЛАЗОВО В СВЯЗИ С АНТРОПОГЕННЫМ ЭВТРОФИРОВАНИЕМ И РАСПРЕСНЕНИЕМ	
<i>Е.В.Марушкина</i>	162
ЧЕЛЯБИНСКИЙ ГОРОДСКОЙ БОР КАК РЕКРЕАЦИОННАЯ ЭКОСИСТЕМА: ПОСЛЕДСТВИЯ РЕКРЕАЦИОННОЙ НАГРУЗКИ И УСТОЙЧИВОСТЬ К НЕЙ	
<i>Э.В.Мейлах</i>	163
МНОГОМЕРНЫЙ АНАЛИЗ ФОРМЫ И РАЗМЕРОВ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ: ОБЫКНОВЕННОЙ И ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКОЙ ПОЛЕВОК	
<i>Н.А.Минина, А.Г.Васильев</i>	165

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ЛИСТЬЕВ <i>CREPIS TECTORUM</i> L. (СЕМ. <i>ASTERACEAE</i>) В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ФТОРИДАМИ	
<i>Е.Ю. Михалевская</i>	166
АНАЛИЗ СОДЕРЖАНИЯ НЕКОТОРЫХ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ В ПОЧВАХ РАЙОНОВ ЕСТЕСТВЕННЫХ ГЕОХИМИЧЕСКИХ АНОМАЛИЙ	
<i>Е.В. Михеева</i>	168
ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ПОСТОЯНСТВЕ ПРЕДМЕТОВ И ИХ СВОЙСТВ У ПТИЦ КАК АДАПТАЦИЯ К МЕНЯЮЩИМСЯ УСЛОВИЯМ СРЕДЫ	
<i>Н.В. Михневич</i>	169
ФАКТОРНЫЙ АНАЛИЗ ПОВЕДЕНИЯ ДВУХ ВИДОВ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК В ТЕСТЕ ОТКРЫТОГО ПОЛЯ	
<i>А.А. Мотова, К.И. Бердюгин, А.Г. Васильев</i>	175
ЧИСЛЕННОСТЬ ПЕРНАТЫХ ХИЩНИКОВ НА СЫЛВЕНСКОМ СТАЦИОНАРЕ В 1995-99 ГГ.	
<i>А.Э. Мусихин</i>	176
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЖЕЛЕЗНОДОРОЖНОЙ ФЛОРЫ	
<i>Д.М. Нечаев</i>	177
МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТА БЕРЕЗЫ	
<i>С.В. Никулина, А.А. Нисневич</i>	178
СОДЕРЖАНИЕ CS-137 В ОРГАНАХ КЛЮКВЫ БОЛОТНОЙ (<i>ОХУСОССУС PALUSTRIS</i> PERS.)	
<i>Г.Н. Новоселов</i>	179
ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ИЗМЕНЕНИЙ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ УЧАСТКОВ <i>MICROTUS OECONOMUS</i> .	
<i>А.Ю. Овсянников</i>	182
СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КРАНИОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПРУДОВЫХ НОЧНИЦ (<i>MYOTIS DASYSNEME</i>) ВЫВОДКОВОЙ КОЛОНИИ В ОКРЕСТНОСТЯХ ПО «МАЯК» И ЗИМНЕЙ КОЛОНИИ СМОЛИНСКОЙ ПЕЩЕРЫ	
<i>О.Л. Орлов, Е.М. Тришина</i>	183
БЕНТОФАУНА МАЛЫХ ГОРНЫХ ВОДОТОКОВ БАШКИРИИ	
<i>Ю.В. Островская</i>	184

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ РЕЛИКТОВЫХ СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ ИЛЬМЕНСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЮЖНЫЙ УРАЛ) <i>Н.В.Падерина</i>	185
ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ, ИММУНОЛОГИЧЕСКИЕ И ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛЕСНЫХ МЫШЕЙ, ОБИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА <i>И.А.Пашина</i>	194
БИОАККУМУЛЯЦИЯ РЕДКИХ И РАССЕЯННЫХ МЕТАЛЛОВ БАКТЕРИЯМИ РОДА <i>RHODOCOCCUS</i> <i>Т.А.Пешкур, И.Б.Ившина</i>	200
ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ЭКОЛОГИИ ВОДОЁМА <i>А.О.Плотников, С.В.Шабанов, И.А.Мисетов, Н.В.Немцева</i>	201
ОБЫКНОВЕННАЯ ПОЛЕВКА НА УРАЛЕ: РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ, ГИБРИДИЗАЦИЯ В ПРИРОДЕ <i>О.В.Полявина, Л.Э.Ялковская</i>	212
БРИОФЛОРА ПАРКОВ Г.ЕКАТЕРИНБУРГА <i>Л.Ю.Прудникова</i>	216
ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ЗООПЛАНКТОНА ОЗ.ШИТОВСКОЕ <i>К.С.Пузнецките</i>	217
ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ НЕСТАБИЛЬНОСТЬ У РЫЖЕЙ ПОЛЁВКИ ИЗ РАЗНЫХ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ГРУППИРОВОК <i>С.Б.Ракин</i>	219
СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ТРЕХ ВЫБОРОК СОБОЛЯ ПРИОБЬЯ <i>М.Н.Ранюк</i>	224
ФОРМИРОВАНИЕ МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ЦЕНОЗОВ И ПОЧВ НА ОТВАЛАХ БАЖЕНОВСКОГО МЕСТОРОЖДЕНИЯ АСБЕСТА <i>Е.Н.Румако</i>	225
СОСТАВ И СТРУКТУРА ЭПИФИТНЫХ ЛИХЕНОСИНУЗИЙ НА ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЕ ЛЕСА НА ПОЛЯРНОМ УРАЛЕ <i>Н.Ю.Рябцева</i>	227

СИНУЗИАЛЬНАЯ СТРУКТУРА МОХОВОГО ПОКРОВА НЕКОТОРЫХ БОЛОТНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ ИЛЬМЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА <i>Н.А.Савельева</i>	230
ТЯЖЕЛЫЕ МЕТАЛЛЫ В ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЕ СРЕДНЕГО УРАЛА И ИХ ВЛИЯНИЕ НА ОРГАНИЗМ <i>О.А.Сатонкина, А.Э.Тарханова</i>	235
ИССЛЕДОВАНИЕ РЕАКТИВНОСТИ АУТБРЕДНЫХ МЫШЕЙ ПРИ ДЕЙСТВИИ ХИМИЧЕСКИХ АГЕНТОВ <i>А.В.Сидорова</i>	236
ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОЛИМОРФНЫХ ПО ОКРАСКЕ ПОПУЛЯЦИЙ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ (<i>ELLOBIUS TALPINUS PALL.</i>) <i>Н.В.Синева, Н.Г.Евдокимов</i>	240
ОСОБЕННОСТИ ГЕНОТИПИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ КУСТАРНИКОВОЙ УЛИТКИ (<i>BRADYBAENA FRUTICUM MULL.</i>) В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ВЛИЯНИЯ НА ЛАНДШАФТЫ ЮГА ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЫ РУССКОЙ РАВНИНЫ <i>Э.А.Снегин</i>	242
ПИТАНИЕ ЗИМНЯКА В ГНЕЗДОВОЙ ПЕРИОД НА МОДЕЛЬНОЙ ПЛОЩАДКЕ ЮЖНОГО ЯМАЛА <i>В.А.Соколов</i>	249
ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ГИПЕРСОЛЕННОГО ОЗЕРА (НА ПРИМЕРЕ САКСКОГО ОЗЕРА) <i>Е.А.Соколова, Н.А.Лаптева</i>	250
ТИПОЛОГИЯ ФАУН МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПОЗДНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА И ГОЛОЦЕНА СРЕДНЕГО ЗАУРАЛЬЯ <i>Т.В.Струкова</i>	251
ТЕРАТОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ (ЭССЕНЦИАЛЬНЫХ И ТОКСИЧНЫХ) В ОРГАНИЗМЕ ПРИ ТЕХНОГЕННОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ ГОРОДА <i>А.Э.Тарханова</i>	261
ОСОБЕННОСТИ СЕГЕТАЛЬНОЙ ФЛОРЫ ВОСТОЧНОГО МАКРОСКЛОНА СРЕДНЕГО УРАЛА <i>О.В.Телегова</i>	262
ИЗМЕНЕНИЕ КОЭФФИЦИЕНТА РАВНОВЕСИЯ РАДОНА ПО ДАННЫМ Г.КАРАКОЛ <i>Р.Б.Термечикова</i>	263

МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ИСКОПАЕМЫХ ОСТАТКОВ И РАССМОТРЕНИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СТАТУСА ПИЩУХИ ИЗ УРАЛЬСКИХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ	
<i>А.А.Тетерина</i>	265
МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АДАПТАЦИИ НЕМОРАЛЬНЫХ ТРАВ (<i>AJUGA REPTANS L., ASARUM EUROPAEUM L.</i>) НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА	
<i>Л.В.Тетерук, О.В.Дымова</i>	268
ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ ЗАПОВЕДНИКА НУМРУГ (ВОСТОЧНАЯ МОНГОЛИЯ)	
<i>И.Тувшинтогтох</i>	275
АЛЬФА-РАЗНООБРАЗИЕ ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВ ГОРНЫХ МАССИВОВ СЕВЕРНОГО УРАЛА	
<i>Е.В.Тумашова</i>	278
ОСОБЕННОСТИ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВ ПОД ВЛИЯНИЕМ ВЫБРОСОВ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА	
<i>Н.Е.Уманова</i>	280
ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЕ НАСЕКОМЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ НИКИТИНО И СРЕДА ИХ ОБИТАНИЯ	
<i>Ф.А.Фадеев, Е.В.Зиновьев</i>	284
СООТНОШЕНИЕ ЦВЕТА И ВОЗРАСТА ИСКОПАЕМЫХ ЗУБОВ ГРЫЗУНОВ	
<i>Т.В.Фадеева</i>	288
МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ МНОГОСЛОЙНОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ КОСТНЫХ ОСТАТКОВ В ГРОТЕ РАСИК (ПЕРМСКОЕ ПРИКАМЬЕ)	
<i>Т.В.Фадеева, Н.Г.Смирнов, П.А.Косинцев, Т.П.Коурова, Е.А.Кузьмина</i>	289
ПАРЦЕЛЛЯРНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СЕНОКОСЦЕВ (<i>OPILIONES</i>) В БЕРЕЗОВЫХ ЛЕСАХ СРЕДНЕГО УРАЛА	
<i>Г.Ш.Фарзалиева</i>	294
АНАЛИЗ СВЯЗЕЙ МЕЖДУ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ РЕКОМБИНАЦИЕЙ, ПЛОТНОСТЬЮ НАСЕЛЕНИЯ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬЮ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ <i>DROSOPHILA MELANOGASTER</i>	
<i>Л.В.Фёдорова, Ю.М.Новиков</i>	296

МЕТОД АНАЛИЗА МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ НАЗЕМНО-ПОЛЗУЧИХ РАСТЕНИЙ СО СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫМИ ПЛАГИОТРОПНЫМИ ПОБЕГАМИ <i>С.В. Федорова</i>	298
ФЕНОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗОЛЯЦИЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА УРАЛЕ <i>Т.В. Филиппова</i>	303
ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЯЧЕИСТЫХ КЛЕТОК В МЕЗОФИЛЛЕ ФОТОАССИМИЛИРУЮЩЕГО ЛИСТА ПШЕНИЦЫ КАК АДАПТАЦИОННАЯ РЕАКЦИЯ НА КСЕРОМОРФНЫЕ УСЛОВИЯ ПРОИЗРАСТАНИЯ <i>О.В. Францева, В.А. Спивак</i>	304
РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА <i>POACEAE</i> НА ЮГЕ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ <i>О.В. Харитонова</i>	305
АНАЛИЗ ИЗБИРАТЕЛЬНОСТИ ОТЛОВА УШАСТОЙ СОВОЙ ОПРЕДЕЛЕННЫХ ФЕНОТИПОВ В ПОПУЛЯЦИИ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ <i>Е.А. Хиревич</i>	307
СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ВЫСОКОГОРНОГО ЭНДЕМИКА ЛАГОТИСА УРАЛЬСКОГО (<i>LAGOTIS URALENSIS</i> SCHNISCNK.) НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ <i>М.Г. Хохлова</i>	308
ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ТРАВСТОЯ ИЛЬМЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА <i>О.Е. Чащина</i>	316
ПИЯВКИ (КЛАСС <i>HIRUDINEA</i>), ОБИТАЮЩИЕ В ВОДОЕМАХ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ <i>Л.В. Черная</i>	323
АКСИОМА ОБ ОРИГИНАЛЕ <i>Л.П. Черненко</i>	325
НАДВИДОВАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ХОРТОБИОНТНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В НЕКОТОРЫХ ТИПАХ АГРОЦЕНОЗОВ ЮЖНОГО УРАЛА <i>Б.М. Чичков</i>	327

ИЗМЕНЕНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ ЛИШАЙНИКОВ В ГОРНЫХ ТУНДРАХ ПОЛЯРНОГО УРАЛА В СВЯЗИ С ВЫПАСОМ СЕВЕРНЫХ ОЛЕНЕЙ <i>С.Н.Эктова</i>	329
ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РИСУНКА НАДКРЫЛЬЕВ <i>CARILLA VIRGINEA</i> L. (<i>COLEOPTERA</i> , <i>CERAMBYCIDAЕ</i>) <i>В.М.Юдин</i>	330
ДЕЙСТВИЕ КАДМИЯ НА РОСТ И НАКОПЛЕНИЕ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ РАСТЕНИЯМИ ПЕКИНСКОЙ КАПУСТЫ <i>О.В.Юсим, Н.Г.Осмоловская</i>	333
ВОЗДЕЙСТВИЕ НЕФТЯНЫХ УГЛЕВОДОРОДОВ НА ПОЧВЕННУЮ МИКРОБИОТУ И ОЦЕНКА ИХ ТОКСИЧНОСТИ <i>Г.Ф.Ямалетдинова, А.В.Федотов</i>	334
НАКОПЛЕНИЕ НЕСТРУКТУРНЫХ УГЛЕВОДОВ В ЛИСТЬЯХ И АКЦЕПТОРНЫХ ОРГАНАХ У РАСТЕНИЙ СРЕДНЕГО УРАЛА С РАЗНЫМИ ТИПАМИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СТРАТЕГИЙ <i>М.Ю.Яшков, А.А.Гангардт, А.В.Чернова</i>	335
ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ПИТАНИЯ МОХНОНОГОГО КАНЮКА (<i>BUTEO</i> <i>LAGOPUS</i>) В ТУНДРАХ ЮЖНОГО ЯМАЛА <i>А.А.Соколов</i>	336
ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ИХТИОЦЕНОЗОВ ПРАВОБЕРЕЖНЫХ ПРИТОКОВ КАМЫ В РАЙОНЕ ПЕРМЬ - КРАСНОКАМСК <i>М.А.Бакланов</i>	340