

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Уральское отделение
Институт экологии растений и животных

**СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ
ПОПУЛЯЦИОННОЙ, ИСТОРИЧЕСКОЙ
И ПРИКЛАДНОЙ ЭКОЛОГИИ**

ВЫПУСК 2

**МАТЕРИАЛЫ КОНФЕРЕНЦИИ
МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ**

23–27 апреля 2001 г.



Екатеринбург
2001

ББК 28.0
УДК 574 (061.3)

Материалы конференции изданы при финансовой поддержке

Президиума УрО РАН
Экологического фонда Свердловской области
Программы «Интеграция»

С 568

Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Вып. 2: Материалы конф. молодых ученых, 23–27 апр. 2001 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. — Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2001. — 312 с.

ISBN 5-88464-011-0

В сборнике представлены материалы конференции молодых ученых-экологов, проходившей в Институте экологии растений и животных УрО РАН 23–27 апреля 2001 г. Работы посвящены изучению состава, структуры и динамики популяций и сообществ живых организмов в современной природной и антропогенной среде, а также истории наземных экосистем в позднем плейстоцене и голоцене.

Табл. 63, Илл. 69.

Редакционная коллегия:

И.Л.Гольдберг, Т.В.Струкова, И.Б.Головачев

Дизайн обложки: С.С.Трофимова

ISBN 5-88464-011-0

© Коллектив авторов, 2001
© Оформление. Издательство
«Екатеринбург», 2001

ХОД РОСТА ПО ВЫСОТЕ ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫХ КУЛЬТУР НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

Л.П.Абрамова, В.П.Абрамов

Уральская государственная лесотехническая академия, г.Екатеринбург

Рост молодого поколения на вырубке и под пологом древостоев различается по многим параметрам. Основные различия связаны с режимом освещенности и характером фитоценоотических взаимоотношений. Текущий прирост по высоте — важнейший признак жизнеспособности древесных растений. Целью наших исследований по данному вопросу являлось сравнение динамики роста сосновых культур в разных условиях, определение благоприятных условий для произрастания предварительных культур под пологом березняков и определение возраста, в котором предварительные культуры начинают отставать в росте от обычных, а также определение возраста культур, в котором необходимо убирать спелый древостой в зависимости от его полноты.

Нами исследовались культуры сосны 16-летнего возраста, созданные под пологом березовых насаждений, произрастающих в Миасском лесхозе Челябинской области. Для сравнения закладывали контрольные пробные площади в обычных культурах аналогичного возраста, произрастающих в сходных лесорастительных условиях. По схеме физико-географического районирования Б.П. Колесникова (1969), район исследования относится к подзоне предлесостепных сосново-березовых лесов.

При анализе хода роста предварительных культур по высоте выявлены следующие закономерности. Приросты по высоте в предварительных культурах зависят от полноты верхнего яруса. Чем выше полнота лиственного древостоя, тем меньше абсолютные значения прироста по высоте. Если средний ежегодный прирост в обычных культурах взять за 100%, то средняя величина ежегодного прироста у деревьев высших рангов будет составлять при полноте древостоя 0,24 — 74%; 0,48 — 50%; 0,60 — 32%, а у деревьев средних рангов при той же полноте верхнего яруса 74, 48, 25% соответственно.

Высота культур на открытом месте и в низкополнотных древостоях, и в редианах не отличается до возраста 7 лет. Затем наблюдается заметное снижение высоты в культурах под пологом лиственных древостоев. В зависимости от полноты верхнего яруса снижение приростов по высоте в предварительных культурах происходит в разном возрасте. При полноте березового древостоя 0,60 в первые годы после создания предварительных культур роста прирост деревьев средних и высших рангов постепенно увеличивается, достигая максимального значения в возрасте 4 года. У деревьев средних рангов его вели-



чина составляет 12 см, у деревьев высших рангов — 23 см. Однако с пятилетнего возраста прирост заметно снижается и составляет у деревьев высших рангов примерно около 12,7, а у деревьев средних рангов — около 7,7 см в год. У предварительных культур в березовых древостоях полнотой 0,48 прирост по высоте увеличивается до 5-летнего возраста у деревьев средних рангов и до 7-летнего возраста у деревьев высших рангов. Затем происходит снижение прироста в течение 3–4 лет. В редицах (при полноте верхнего яруса 0,24) прирост по высоте у деревьев средних рангов превышает таковой в культурах на открытом месте до пятилетнего возраста. Увеличение прироста по высоте в предварительных культурах наблюдается до возраста 11 лет, затем наступает этап торможения и снижения прироста. Особо следует отметить, что деревья средних рангов подвержены более сильному угнетению, чем деревья высших рангов. Этим и объясняются различные темпы роста этих деревьев в высоту.

Предварительные культуры сосны рекомендуем высаживать под полог древостоев с полнотой не выше 0,4. В высокополнотных древостоях (0,5-1,0) до посадки культур необходимо провести один прием рубки со снижением его полноты до 0,4. Окончательное удаление материнского древостоя рекомендуем проводить за один прием при возрасте культур 7–10 лет в зимний период.

ТРОФИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ РАЗНЫХ ФЕНОТИПОВ ГУСЕНИЦ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА (*LYMANTRIA DISPAR* L.) В УСЛОВИЯХ ЛАБОРАТОРНОГО ВЫРАЩИВАНИЯ

Е.М.Андреева

Ботанический сад УрО РАН, г.Екатеринбург

Изучение генетической обусловленности цветовых вариаций рисунка гусениц непарного шелкопряда началось еще в начале века, в работах Р. Гольдшмидта и П.А. Косминского. Позднее по окраске гиподермы гусениц Ф.С. Кохманюк (1978) выделил три фенотипа — темный, серый, рыжий. Было показано, что темные гусеницы — гетерозиготы по окраске, серые — доминантные гомозиготы либо гетерозиготы при полном доминировании, рыжие — рецессивные гомозиготы у самок, у самцов наблюдается пенетрантность, связанная с полом (Кохманюк, 1978; Колтунов и др., 1998).

Цель настоящей работы — изучить особенности питания разных фенотипов гусениц непарного шелкопряда при устранении фактора биохимической разнородности корма.



МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования была зауральская географическая популяция непарного шелкопряда (Распопов, 1970). В работе использованы кладки, собранные в окрестностях г. Кургана, кормовая порода — ива козья (*Salix caprea* L.). После отрождения гусеницы содержались индивидуально в чашках Петри на искусственной питательной среде (ИПС) (Ильиных, 1996), при температуре 27°C и влажности 60%. Выращивание гусениц проводилось в течение двух лет из кладок 1998–99 гг., полученные данные были объединены. Всего были проанализированы 183 гусеницы. Фенотип гусениц — темный, серый, рыжий — определялся в последнем личиночном возрасте (ЛВ), т.к. показано, что цвет у отдельно рассматриваемой гусеницы может изменяться после линьки в старших возрастах (Колтунов и др., 1998). Гусениц относили к тому или иному фенотипу по преобладающей окраске гиподермы. В последнем ЛВ для каждой гусеницы рассчитывались следующие показатели питания (Waldbauer, 1968): коэффициент утилизации корма (КУ), эффективность использования потребленного (ЭИП) и усвоенного (ЭИУ) корма на рост тела гусеницы. В работе анализировались только гусеницы, прошедшие в онтогенезе пять (самцы) и шесть (самки) ЛВ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали результаты, между разными фенотипами гусениц более значимые различия в рассматриваемых трофических показателях обнаружены у самцов, чем у самок (Таблица). Это может быть обусловлено гетерогаметностью самок (Гершензон, 1979), а также наличием у них высокого процента особей со смешанным фенотипом, когда, например, у гусениц дорсальная сторона темная, а латеральная и вентральная — рыжие.

Таблица. Трофические показатели последнего возраста разных фенотипов гусениц непарного шелкопряда, выращенных в лабораторных условиях

Показатели	Самцы			Самки		
	темные	серые	рыжие	темные	серые	рыжие
	n=16	n=31	n=39	n=57	n=18	n=22
КУ	42,5±2,0	47,9±1,6	44,8±1,0	37,0±0,7	38,1±1,2	39,0±1,7
ЭИП	9,5±0,9	7,9±0,7	8,3±0,4	8,9±0,2	8,9±0,4	9,7±0,5
ЭИУ	22,4±2,4	16,6±3,7	18,5±1,2	24,1±0,7	23,4±1,3	24,9±2,8



В целом, у гомозиготных по окраске гиподермы гусениц — серых и рыжих — независимо от того, у каких из них величины ЭИУ и КУ были выше, значение ЭИП, рассматриваемое как экологическая эффективность питания, у рыжих гусениц было больше, чем у серых, но статистически недостоверно.

У гусениц темного фенотипа (гетерозиготы) общих закономерностей в показателях питания обнаружено не было. Отсутствие статистически достоверных различий между фенотипами обусловлено высокой дисперсией показателей КУ и ЭИУ у индивидуально рассматриваемых гусениц (Рисунок).

Анализируемые трофические показатели связаны между собой следующим соотношением: $\text{ЭИП} = \text{ЭИУ} \times \text{КУ}$. Результаты проведенного нами корреляционного анализа показали, что между двумя показателями — КУ и ЭИУ — отмечается достоверная отрицательная зависимость, для описания которой была использована экспоненциальная регрессионная модель (Рисунок). Учитывая, что в работе было исключено влияние внешних факторов и фактора корма, такая зависимость, вероятно, может быть обусловлена присутствием в рассматриваемой микропопуляции особей с различным уровнем ферментативной активности, что сопровождается дополнительными энергетическими затратами. При одинаковом значении КУ показатель ЭИУ выше у рыжих гусениц. Сходные закономерности отмечены для обоих полов.

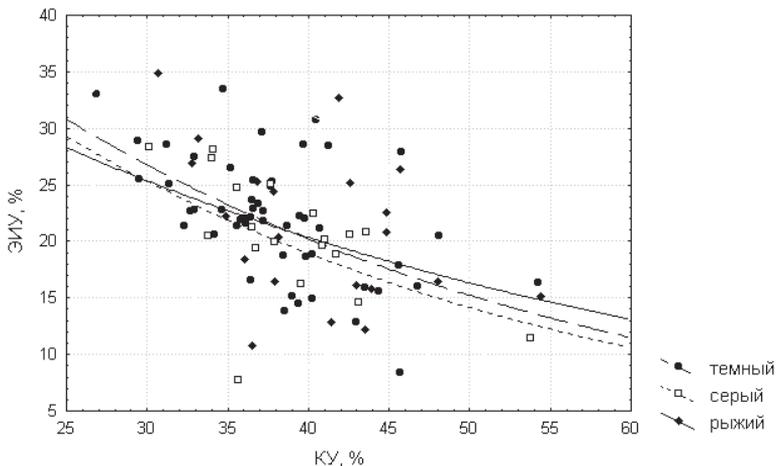


Рисунок. Регрессионная зависимость показателей КУ и ЭИУ у разных фенотипов самок непарного шелкопряда.



Это может быть обусловлено разным расходом энергии, затрачиваемой на увеличение рН кишечника гусениц разных фенотипов. По данным некоторых исследователей, в восточноевропейской популяции непарного шелкопряда, где преобладают светлые гусеницы, рН кишечника 9.3–9.36 (Кузнецов, 1947); в американской популяции рН 9.8–11.3 и преобладают серые гусеницы (Keena, 1994 и др.). При выращивании гусениц на ИПС, было показано, что рН среднего кишечника непарного шелкопряда в среднем составляет 9.19. У гусениц рыжего фенотипа он значительно ниже, чем у серых, гусеницы темного фенотипа имеют промежуточное значение (Пономарев, 1999).

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что между показателями КУ и ЭИУ существует достоверная высокая отрицательная зависимость (от -0.81 до -0.90). Вероятно, это обусловлено разным уровнем энергетических затрат на ферментативную активность при различных значениях КУ.

2. Гусеницы каждого фенотипа имеют различные показатели питания, при этом более эффективное использование потребленного корма на рост при выращивании на ИПС отмечено для рыжего фенотипа. Особенности питания гусениц разных фенотипов могут быть обусловлены различиями в показателях рН кишечника, который в свою очередь определяет активность различных ферментов (Ижевский, 1974).

ЛИТЕРАТУРА

- Гершензон С.М. Основы современной генетики. Киев: Наукова думка, 1979. 506 с.
- Ижевский С.С. Функциональные особенности ферментных систем кишечника насекомых-фитофагов // Вопросы экологической физиологии беспозвоночных. М.: Наука, 1974. С. 156–175.
- Ильиных А.В. Оптимизированная искусственная питательная среда для культивирования непарного шелкопряда (*Ocneria dispar* L.) // Биотехнология. 1996. №1. С. 42–43.
- Колтунов Е.В., Пономарев В.И., Федоренко С.И. Экология непарного шелкопряда в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург: УрО РАН, 1998.
- Кохманок Ф.С. Роль полиморфизма в динамике численности непарного шелкопряда // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1978. С. 51–54.
- Кузнецов Н.Я. Основы физиологии насекомых. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1947.
- Пономарев В.И. Взаимосвязь физиологического возраста листы кормового растения и онтогенеза гусениц непарного шелкопряда // Сохранение и защита горных лесов: Материалы междунар. симпозиума (5–10 окт. 1999 г.). Ош, 1999. С. 98–102.



- Расповов 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.
- Keena M.A. Identification of gypsy moth larval color forms // Proceedings NE/NA-INF-123, 1994.
- Waldbauer G.P. The consumption and utilization of food by insects // Adv. Insect Physiol. 1968. V. 5. P. 229–288.

ОСТАТКИ КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ИЗ ОТЛОЖЕНИЙ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ЧЕРЕМУХОВО-1 (РАСКОП 4)

О.П.Бачура

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Для Северного Урала в настоящее время уже известно несколько местонахождений, из которых описана позднплейстоценовая и голоценовая териофауны (Кузьмина, 1971; Косинцев, Бородин, 1990; Косинцев, 1996; Бородин и др., 2000; Косинцев и др., 2000). Этих сведений недостаточно для полной характеристики истории фауны крупных млекопитающих данного района в плейстоцене и голоцене.

Целью данной работы является введение в научный оборот и тафономический анализ материалов из нового местонахождения на восточном склоне Северного Урала — Черемухово-1. Это местонахождение расположено в Североуральском районе Свердловской области в 6 км от п. Черемухово на правом берегу р. Сосьва, в скальном массиве Чертово Городище (60°24' с.ш., 60°03' в.д). Подробное описание этого местонахождения дано в работе А.В. Бородина с соавторами (2000). На протяжении четырех лет работы был собран материал из четырех раскопов. В данной статье рассматриваются материалы из четвертого раскопа, собранные в 1999 году.

Раскоп 4 расположен в нише, которая представляет собой углубление в юго-восточной стенке пещеры Черемухово-1. Ниша находится на высоте 1 м от пола пещеры. Высота свода ниши у входа 90 см, со сходимением на нет в глубине, а ширина 5 м, протяженность в глубину — 3 м. Таким образом, площадь дневной поверхности пола составляет 15 м². В 1999 году в левой части ниши был заложен раскоп площадью около 9 м².

Рыхлые отложения представлены двумя литологическими слоями, мощность которых одинаковая на всей площади раскопа. Слой 1 (мощность 3 см)



представляет собой серо-желтую супесь, с большим количеством щебня разного размера. Слой 2 (мощность 40 см) — зеленовато-бурая супесь с небольшим содержанием мелкого щебня. Слой 1 был снят отдельным горизонтом. Слой 2 снимали условными горизонтами по 10 см (4 горизонта). Грунт промывали на ситах с размером ячеек 1,0 мм и 3,0 мм.

Кости млекопитающих из отложений раскопа 4 очень сильно раздроблены, многие со следами погрызов четвероногими хищниками, часть имеет следы пребывания в желудочно-кишечном тракте. В период отложения нижней части слоя 2 (3 и 4 горизонта) это мог быть крупный хищник — пещерный лев или волк. На это указывает большое количество костей копытных животных. Следов жизнедеятельности человека нет; вероятно, он не принимал участия в накоплении остатков. В период накопления горизонта 2 в нише могло быть логово волка или песца, а во время отложения горизонта 1 — песца. Не исключено и попадание погадочного материала. В слое 1 роль пернатых хищников в накоплении остеологического материала была, вероятно, первостепенной (большое количество остатков птиц).

Необходимо, также отметить, что костные остатки крупных млекопитающих имеют разную степень прокрашенности. В результате анализа было выделено 4 основные цветовые группы: белые, серо-желтые, темные (темно-коричневые или темно-серые) и желтые кости. В разных горизонтах встречаются кости, принадлежащие каждой из выделенных цветовых групп. Это указывает на то, что материал перемешивался. Причем в разных квадратах степень перемешивания различается. Но, как правило, в пределах одного горизонта более 60% костных остатков принадлежит одной цветовой группе. Так, в слое 1 основу составляют белые кости. В горизонте 1 второго слоя — серо-желтые кости, в горизонтах 2, 3 и 4 второго слоя — темно-коричневые или темно-серые кости. Небольшое количество костных остатков, окрашенных в желтый цвет, было найдено в горизонтах 2 и 3 второго слоя. Кроме того, костные остатки одного цвета, принадлежащие разным горизонтам, имеют сходный видовой состав и соотношение долей видов. На основании этого кости одного цвета из разных горизонтов суммировались вместе и относились к тому горизонту, в котором встречено их максимальное количество. Желтые кости выделены в отдельную группу и, в связи с их малочисленностью, в анализ не включены (табл.). Таблица содержит абсолютное количество костных остатков млекопитающих. Определение *Lepus tanaiticus* в слое 2 производилось по форме нижней челюсти (Гуреев, 1964). Лошадь отнесена к *Equus uralensis* на основании размеров костей (Кузьмина, 1997). Видовая диагностика *Ochotona pusilla* проведена А.А. Тетериной.



Таблица. Видовой состав, цвет и количество костных остатков млекопитающих из раскопа 4 Черемухово-1 (на основе тафономического анализа)

Вид	Слой 1	Слой 2				?
		Горизонты				
	Белые	Серо-желтые	2	3	4	Желтые
<i>Lepus tanaiticus</i>	-	157	227	243	55	-
<i>Lepus sp.</i>	41	-	-	-	-	-
<i>Ochotona pusilla</i>	39	22	28	126	54	37
<i>Sciurus vulgaris</i>	9	-	-	-	-	-
<i>Spermophilus sp.</i>	-	-	-	1	-	-
<i>Canis lupus</i>	-	-	-	1	1	-
<i>Alopex lagopus</i>	6	28	21	155	18	9
<i>Vulpes vulpes</i>	-	1	-	1	-	-
<i>Martes sp.</i>	79	17	-	6	2	11
<i>Mustela erminea</i>	11	1	4	25	14	4
<i>Mustela nivalis</i>	8	4	2	16	8	-
<i>Mustela sp.</i>	105	6	6	-	-	25
<i>Mammuthus primigenius</i>	-	-	-	2	-	-
<i>Equus uralensis</i>	-	-	10	26	15	-
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	-	-	1	20	1	-
<i>Alces alces</i>	1	-	-	-	-	-
<i>Rangifer tarandus</i>	-	1	20	90	22	-
<i>Bison priscus</i>	-	-	-	1	-	-
Всего опред. до вида	298	237	319	713	190	86
Mammalia. ind.	246	389	1159	3820	1171	-
Chiroptera	138	16	4	12	-	-
Aves	293	77	237	480	181	-
Pisces	18	43	12	40	15	-

Из таблицы видно, что костные остатки млекопитающих из слоя 2 характеризуют фауну конца позднего плейстоцена. В слое 1 присутствуют остатки животных, которые известны на данной территории только в голоцене (белка, лось). Кроме того, в этом же слое по сравнению со слоем 2 содержится большое количество костей *Martes sp.* (морфология близка кунице) и *Mustela sp.* (морфология близка норке) и незначительное количество песка. Скорее всего, накопление костного материала в этом слое шло в течение голоцена. Однако, исключать присутствие плейстоценового матери-



ала в слое 1 нельзя. Кости в этом слое белого цвета, но имеют различную сохранность. Отделить плейстоценовые кости от голоценовых не представляется возможным. Вероятно, для характеристики фауны этот слой раскопа 4 применять нельзя.

В слое 2 присутствуют костные остатки животных разных размеров. Для анализа материал был разбит на три размерных класса (заяц-песец, куньи и копытные), внутри которых производился подсчет долей видов. В результате такого анализа в пределах слоя 2 было выделено два этапа формирования отложений. Первый этап включает в себя 3-й и 4-й горизонты и характеризуется большим количеством остатков песка: 39% и 25% соответственно, мелких куньих (ласка, горноста́й): горизонт 3 — 33% и 58%, и горизонт 4 — 34% и 53%. Кроме того, в этих горизонтах содержится основное количество остатков копытных животных. Доминирующее положение занимает северный олень (64%), значительные доли составляют остатки лошади (23%) и шерстистого носорога (12%). Второму этапу формирования отложений соответствуют горизонты 1 и 2. В этих горизонтах доля песка составляет 15% и 8% соответственно, ласки — 14% и 17%, горноста́я — 33% и 4%. Костные остатки копытных животных принадлежат в основном северному оленю (68%) и лошади (29%). Наблюдаемые различия между верхней и нижней частью слоя 2 могут быть обусловлены двумя причинами. Это может быть связано со сменой хищника (хозяина логова), в результате жизнедеятельности которого накапливались костные остатки. Но, возможно, эти отличия отражают разные хронологические отрезки позднего плейстоцена. Чтобы говорить об этом, необходимы радиоуглеродные даты. Для верхней части слоя 2 (горизонт 2) имеется такая дата: 18784 ± 379 (ИЭМЖ-1259) (анализ сделан по костям мелких млекопитающих). В целом, фауна крупных млекопитающих из слоя 2 сходна с уже известной позднеплейстоценовой фауной из Шайтанской пещеры (Косинцев, 1996).

Таким образом, проведен тафономический анализ костных остатков из раскопа 4 местонахождения Черемухово-1. Установлено, что пригодными для анализа являются материалы из слоя 2. В пределах этого слоя выделяется два этапа формирования отложений, которые могут быть связаны либо со сменой источника накопления костных остатков, либо отражают разные временные отрезки позднего плейстоцена. Материалы из этого местонахождения могут быть использованы для характеристики фауны и морфологических особенностей крупных млекопитающих конца позднего плейстоцена восточного склона Северного Урала.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01–04–06322.



ЛИТЕРАТУРА

- Бородин А.В., Струкова Т.В., Улитко А.И., Чаиркин С.Е., Бачура О.П. Черемухово-1 — новый историко-экологический и археологический памятник Северного Урала (местоположение и стратиграфия) // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала. Челябинск, 2000. С. 36–58.
- Гуреев А.А. Зайцеобразные. М.; Л., 1964. 276 с. (Фауна СССР. Млекопитающие. Т. III, вып. 8).
- Косинцев П.А. Бородин А.В. Териофауна восточного склона Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Фауна млекопитающих и птиц позднего плейстоцена и голоцена СССР. СПб, 1990. С. 120–135. (Тр. Зоол. ин-та РАН; т. 212).
- Косинцев П.А. Фауна крупных млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Екатеринбург, 1996. С. 84–110.
- Косинцев П. А., Мамяченкова М.В., Бачура О.П. Фауна позвоночных животных из отложений пещеры «Лисья» // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала. Челябинск, 2000. С. 123–136.
- Кузьмина И.Е. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене // Материалы по фаунам антропогена СССР. Л., 1971. С. 44–123. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; т. 49).
- Кузьмина И.Е. Лошади Северной Евразии от плиоцена до современности. СПб, 1997. 224 с. (Тр. Зоол. ин-та РАН; т. 273).

**ИЗУЧЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ТИПОВ РАСТЕНИЙ
СТЕПЕЙ ЮЖНОЙ 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 динамики растительности под влиянием абиотических и биотических факторов среды, в том числе при глобальных флуктуациях климата и состава атмосферы. Под ФТР большинство исследователей понимают группы видов со сходными требованиями к экотопу и однотипной реакцией на изменение условий среды (Diaz, Cabido, 1997). В отличие от таксономических единиц, ФТР конструируют для различных целей с разным уровнем детализации. Выделение ФТР представляет пока нерешенную проблему, и сами подходы пока дискутируются. Одной из возможных классификаций ФТР является концепция экологических стратегий Грайма-Раменского.



Степные сообщества Бурятии принято рассматривать как северную часть Дауро-Монгольской континентальной провинции Евразийской степной области. Природные особенности — среднегорный рельеф, резко континентальный климат, недостаточное увлажнение, низкие среднегодовые температуры, резкие перепады температур в течение суток, постоянные ветры — способствовали формированию местного степного флористического комплекса, для которого характерны позднее начало вегетации и краткое прохождение цикла вегетации, отсутствие весенних эфемероидов и отсутствие летнего затухания вегетации. В условиях суровой экологической обстановки эволюция степной растительности шла в основном в направлении создания и отбора травянистых жизненных форм ксерофильного и криоксерофильного типа. Степная флора Южнобурятского района Байкальской Сибири насчитывает 511 видов (Пешкова, 1972).

Основной целью нашей работы было изучение структуры биомассы и химического состава листьев растений южнобурятских степей для выявления ФТР степной зоны. В связи с этим была поставлена задача изучить особенности указанных параметров у растений разных эколого-биохимических групп.

Образцы растений были собраны в 1999–2000 гг. Структура биомассы изучена у 106, а химический состав листьев — у 140 дикорастущих, преимущественно травянистых видов растений. Для анализа отбирали полностью сформировавшиеся неповрежденные особи, находившиеся в фазе цветения-плодоношения. Были определены значения массы отдельных органов (подземных, генеративных, стеблей, листьев), масса целого растения, общая площадь листьев. На их основе был рассчитан ряд индексов отдельных органов, представляющих отношение массы отдельных органов к массе целого растения, выраженное в процентах, а также отношение площади листьев к массе листьев и массе целого растения. Изучено содержание в тканях листьев минеральных веществ, органических кислот, растворимых сахаров и неструктурных полисахаридов. Полученные данные обработаны статистически.

Основываясь на ряде типологических признаков — тип фотосинтеза, жизненная форма — и полученных нами значений изученных параметров структуры биомассы и химического состава листьев, мы выявили 11 ФТР степей Южной Бурятии (рис. 1).

S-тип: небольшие полукустарники и травянистые многолетники с C_3 -фотосинтезом, обладавшие наибольшими значениями индекса подземных органов и наименьшими значениями листового и стеблевого индексов (*Convolvulus ammannii*, *Potentilla bifurca*). Мы проводим параллель между видами этой группы и стресс-толерантами, выделенными Граймом для бореальной зоны (Пьянков, Иванов, 2000). Для них, по Грайму, характерны приспособления к специфическим формам стресса, действующим в их местообитаниях, а также физиологические, а не морфологические ответные реакции на изменение условий среды.

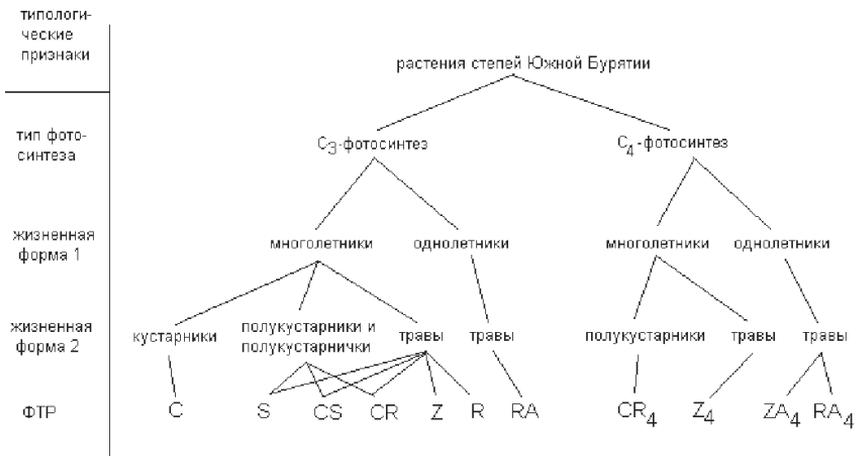


Рис. 1. Функциональные типы растений (ФТР) степей Южной Бурятии.

C-тип: C_3 -кустарники (*Nitraria sibirica*, *Caragana spinosa*). Вследствие трудоемкости изучение структуры биомассы у видов этой группы не проводилось. Однако очевидно, что эти растения обладают наибольшей биомассой. Мы проводим параллель для этой группы с конкурентами по Грайму (растения, обладающие эффективными механизмами захвата ресурсов и максимизацией продуктивности сухого вещества).

CS-тип: крупные полукустарники и травянистые многолетники с C_3 -фотосинтезом, достоверно отличающиеся от видов S-типа большей массой растения и площадью листьев (*Lepidium latifolium*, *Triglochin maritimum*).

CR- и CR_4 -типы: крупные полукустарники и травянистые многолетники с C_3 - и C_4 -фотосинтезом соответственно (*Panzeria lanata*, *Kochia scoparia*).

Z- и Z_4 -типы: многолетние злаки и осоки с C_3 - и C_4 -фотосинтезом соответственно (*Stipa krylovii*, *Cleistogenes squarrosa*). Между C_3 - и C_4 -видами не было обнаружено достоверных отличий по изученным параметрам структуры биомассы и химического состава листьев.

R-тип: небольшие травянистые C_3 -многолетники (*Linaria buriatica*, *Silene jennisensis*), в целом близкие по исследованным параметрам к однолетникам.

RA-тип: C_3 -травянистые двудольные однолетники (*Artemisia scoparia*).

RA_4 -тип: C_4 -травянистые двудольные однолетники (*Salsola australis*).

ZA_4 -тип: C_4 -травянистые двудольные однолетники (*Setaria viridis*).

Для всех однолетников характерна наименьшая доля биомассы растения в подземных органах и наибольшая — в стеблях, листьях и генеративных



органах. Мы проводим параллель между этими группами и рудералами по Грайму, которым свойственен короткий жизненный цикл и метаболизм, нацеленный на быстрое формирование семян.

Результаты дискриминантного анализа представлены на рис. 2. Каждый эллипс включает в себя 75% видов из группы. Корректность разделения массива видов на группы составила 79%, и все они (группы) достоверно отличались друг от друга по критерию Махаланобиса. Анализ показал, что основные дискриминирующие признаки совпадают с показателями, выделенными ранее эмпирическим путем — масса растения, индекс подземных органов, стеблевой индекс, содержание минеральных веществ и органических кислот.

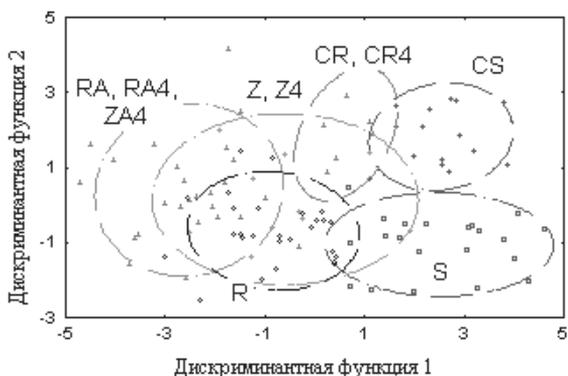


Рис. 2. Результаты дискриминантного анализа ФТР степей Южной Бурятии по показателям структуры биомасс и химического состава листьев.

Таким образом, нами впервые изучено строение биомассы и содержание некоторых компонентов химического состава листьев большого числа видов растений степей Южной Бурятии и показано разнообразие значений этих параметров у данных видов. В группах видов, впервые выделенных нами для этой зоны на основе типологических признаков и количественных показателей структуры биомассы и химического состава листьев, мы находим выражение ФТР. Наличие достоверных отличий по изученным параметрам структуры биомассы и химического состава листьев позволяет использовать эти показатели для идентификации ФТР степей и других биомов.

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.
- Diaz S., Cabido M. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change // J. of Veget. Sci. 1997. V. 8. P. 463–477.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ДИАТОМОВОЙ ФЛОРЫ ОБРАСТАНИЙ Р. СЫЛВЫ

П.Г.Беляева

Пермский госуниверситет

Исследования диатомовой флоры р. Сылвы, расположенной большей частью на территории Пермской области, проводились в период с 1998 по 2000 гг. на различных участках (перекаты и плесы) среднего течения реки.

Видовое разнообразие водорослей, по предварительным данным, определяется 78 таксонами рангом ниже рода, из 5 порядков и 25 родов. Диатомовые водоросли являются всесезонным компонентом перифитонных сообществ, доминируют по численности и биомассе на всех биотопах реки, что является типичным для реофильных рек с низкой температурой воды и высокой скоростью течения, и представлены в основном типичными обрастателями (51,3%) и бентосными (38,2%) формами. Наибольшее разнообразие отмечено среди родов диатомовых (*Cymbella*, *Navicula*, *Nitzschia*). В летне-осенние месяцы разных лет доминировали одни и те же виды, изменяя свой вклад в биомассу альгоценозов. Летом определяющую роль играют *Cocconeis placentula* Ehr., *Navicula rhynchocephala* Kutz., *Cymbella cistula* (Hemp.) Grun., а осенью структура доминирования претерпевает изменения и господствующее положение занимают другие виды — *Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehr., *Amphora ovalis* Kutz. В сезонной динамике диатомового фитоперифитона выявляются два пика численности и биомассы. Первый приходится на последние числа июня, когда биомасса водорослей достигает 1700,0 мг/дм². Второй, более выраженный максимум отмечается в середине октября — до 13988,6 мг/дм². Средняя биомасса за вегетационный сезон составляет от 12 до 263 мг/дм². Численность водорослей находилась в пределах от 873 до 11140 экз./дм².

В эколого-географическом аспекте диатомовая альгофлора обрастаний сформирована космополитами (46%) и бореальными (46%) видами. Североальпийские виды составляют лишь 8%. Общий состав флоры по системе галобности Кольбе — пресноводный: 56,6% индифферентны к содержанию солей в воде, группа галофилов (23%) занимает второе место, галофобов — 12%, мезогалобы встречаются единично и 6% — виды с неясной галобнос-



тью. Наиболее многочисленной группой во флоре реки по отношению к активной реакции воды являются алкалифилы (70%). Индифференты составляют около 11% от общего числа из встреченных таксонов, алкалибионты — около 9%. Группа ацидофилов составляет 8% флоры.

Среди диатомовых водорослей, обнаруженных в реке, большая часть (60–76% от общего числа видов) являются индикаторами сапробности, и только 22 из них (28%) относятся к бето-мезосапробам. Воды реки Сылвы относятся к олиго-бето-мезосапробному типу и соответствуют незначительному органическому загрязнению реки.

МОНИТОРИНГ ЗА СОСТОЯНИЕМ РЕДКИХ ВИДОВ МХОВ НА ПРИМЕРЕ БИОСТАНЦИИ УРГУ

А.Я.Березина

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Сохранение биоразнообразия — одна из важнейших задач современности. Важный начальный этап природоохранных мероприятий — инвентаризация видового состава. Следующими ступенями являются: а) выделение редких видов, сокращающих свои ареалы; б) анализ причин редкой встречаемости того или иного вида; в) выявление мест концентрации редких видов; г) разработка и принятие законодательных актов, регулирующих охрану как мест концентрации редких видов, так и основных типов экотопов с наиболее характерным для них набором видов (Константинова, 2000).

В качестве модельного района был выбран район биологической станции УРГУ. Было проведено обследование всех скально-каменистых обнажений с целью выявления полного состава флоры литофильных мхов.

Флора литофильных мхов обследованной территории составляет 104 вида. Среди них 11 редких (10,5%).

В качестве мониторинговых нами было выбрано 5 видов мхов, редких как для Среднего Урала, так и для Уральской горной страны в целом.

Было определено обилие (проективное покрытие) этих видов в пределах каждого местообитания, дана их экологическая характеристика, описаны биологические особенности (формы роста, спороношение и др.).

По результатам работы были составлены учетные карточки каждого вида.

ЛИТЕРАТУРА

Константинова Н.А. Редкие печеночники (Hepaticae) Мурманской области и подходы к их охране // Ботан. ж. 2000. Т. 85, №10. С. 122–135.

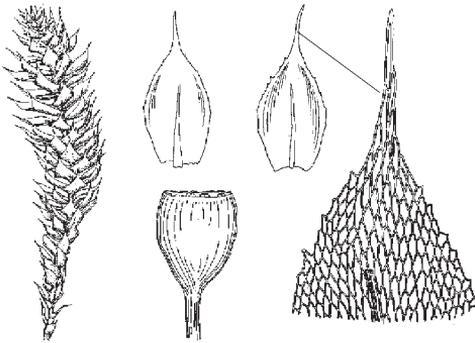


УЧЕТНАЯ КАРТОЧКА РЕДКОГО ВИДА

Fabronia ciliaris (Brid.) Brid.

Сем. *Fabroniaceae* Schimp.

Боклоплодный мох. Побеги стелющиеся. Дерновинки густые, беловато-зеленые. Стебель меньше 1 см дл., на конце приподнимающийся. Листья яйцевидные. Края крупно- и острозубчатые. Клетки ромбические, гладкие, в основании короче. Гинецей и спорогон развиваются на коротких боковых веточках. Ножка около 3 мм дл. Коробочка прямостоячая, округлая. Перистом простой. Споры созревают летом. В пределах обследованной территории спорогоны немногочисленны.



Условия произрастания. На скалах как в условиях недостатка влаги и полной освещенности, так и равномерного теплового режима в лесу.

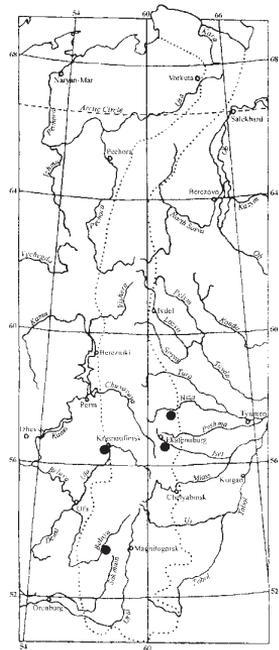
Местонахождение на биостанции. Выходы серпентинитов, тальк-карбонатных сланцев (3 см кв.) и пироксенитов (188 см кв.).

Распространение в России. Юг Дальн. Востока, Юж. Сибирь.

Общее распространение. Центр. и Юж. Европа, Кавказ, Азия, Япония, Сев. Африка, Макаронезия, Сев. и Центр. Америка, сев.-зап. и юж. половина Юж. Америки, Океания.

Лимитирующие факторы. Вид находится на северной границе своего ареала.

Литература: Бардунов Л.В. Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. Л.: Наука, 1969. С. 226.



КОРРЕЛЯЦИОННЫЙ АНАЛИЗ ДЕРМАТОГЛИФИЧЕСКОЙ КОНСТИТУЦИИ ЖИТЕЛЕЙ Г. ТЮМЕНИ

В.А.Бузмаков

Тюменский госуниверситет

Дерматоглифический анализ широко используется в генетике, медицине и антропологии. В настоящее время накоплен значительный фактический материал по уклонениям дерматоглифики при большом количестве заболеваний (Чистикин, 1992), показаны различия в строении гребневой кожи у различных рас, народностей (Тегако, 1989; Хить, Долинова, 1990). В некоторых работах применялся корреляционный анализ. Зачастую корреляции использовались в качестве дополнительного метода, но и доля признаков, охваченных анализом, была незначительной (Гладкова, 1969; Тегако, 1971; Гладкова, Яшук, 1982; Зосимов, 1989).

В данной работе были поставлены следующие задачи: выявление различий между корреляцией показателей дерматоглифики у мужчин и женщин; поиск общих закономерностей в распределении корреляции дерматоглифических признаков у людей разного пола.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучены отпечатки пальцев и ладоней 151 мужчины и 151 женщины русской национальности — жителей г. Тюмени. Отпечатки получены и обработаны общепринятыми методами. Учитывали пальцевые и ладонные признаки: основной гребневой счет (ГС); ГС ульнарных петель и объема завитков; большой и малый гребневой счет завитков; ладонный ГС ab, bc, cd; величины углов atb, btc, ctd и atd. Согласованность в распределении дерматоглифических признаков оценивали с помощью коэффициента корреляции Пирсона (r).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Корреляция различных параметров основного пальцевого гребневого счета у женщин была несколько выше, чем у мужчин, хотя статистически достоверны различия коэффициента корреляции только между гребневым счетом на втором и четвертом пальцах левой руки ($P < 0,05$). Как у мужчин, так и у женщин наблюдалось значительное увеличение значений коэффициента корреляции между гомотопными пальцами. Значение коэффициента корреляции гребневого счета ульнарных петель и объема завитков было выше на менее функциональных пальцах (IV, V) как у мужчин, так и у женщин (табл. 1). Исключение составил объем завитка у женщин, где корреляции примерно равные на всех пальцах.



Данные сравнения ульнарного и радиального счета в завитках представлены в табл. 2, из которой видно, что у женщин достоверно больше корреляция на втором ($P < 0,05$) и третьем ($P < 0,01$) пальцах левой руки.

Таблица 1. Коэффициенты корреляции гребневого счета

Пальцы	Мужчины				Женщины			
	N	Ульнарные петли	N	Объем завитка	N	Ульнарные петли	N	Объем завитка
I	74	0,530	46	0,590	63	0,693	43	0,704
II	41	0,704	38	0,304	29	0,547	37	0,661
III	106	0,706	24	0,657	83	0,701	15	0,717
IV	91	0,732	51	0,843	61	0,876	42	0,668
V	123	0,744	21	0,577	115	0,778	9	0,702

Таблица 2. Коэффициенты корреляции между ульнарным и радиальным гребневым счетом в завитках (* — различия между r в группах мужчин и женщин достоверны на 5%-м уровне значимости, ** — 1%-м уровне значимости)

Пальцы	Число завитков	Мужчины		Число завитков	Женщины	
		Левая рука	Правая рука		Левая рука	Правая рука
I	46	0,245	0,137	43	0,280	-0,052
II	38	0,098 *	0,122	37	0,494	0,422
III	24	-0,137 **	0,195	15	0,744	0,139
IV	51	0,523	0,528	42	0,515	0,376
V	21	0,282	0,206	9	0,663	0,407

Анализ корреляций ладонного гребневого счета выявил у мужчин между подавляющим большинством признаков более высокие значения показателя по сравнению с женщинами (табл. 3). Достоверны различия корреляции между ав-счетом на левой ладони и вс-счетом на правой ($P < 0,05$), вс-счетом на левой руке и ав-счетом на правой ($P < 0,05$), ав-счетом и вс-счетом на правой ладони ($P < 0,01$).

Выявлены более высокие коэффициенты корреляции между гомотопными ладонными признаками, особенно по ав- и вс-счету. Данное явление отмечено также И. С. Гусевой (1986) в выборке русских и белорусов.



Таблица 3. Коэффициенты корреляции ладонного гребневого счета (вверху — r мужчин, внизу — r женщин; * — различия между r в группах мужчин и женщин достоверны на 5%-м уровне значимости, ** — 1%-м уровне значимости)

Ладонь	Ладонь	Левая			Правая		
	Признак	ab	bc	cd	ab	bc	cd
Левая	ab						
	bc	0,352 0,190					
	cd	0,378 0,235	0,226 0,231				
Правая	ab	0,787 0,652	0,432 * 0,163	0,455 0,239			
	bc	0,379 * 0,127	0,733 0,730	0,255 0,322	0,437 ** 0,068		
	cd	0,283 0,141	0,222 0,240	0,527 0,595	0,396 0,237	0,260 0,177	

Достоверны различия корреляций между размерами углов atb, угла btc на правой ладони со всеми остальными углами (табл. 4). Следует отметить меньшую корреляцию ладонных углов и ладонного гребневого счета по сравнению с пальцевым гребневым счетом. К тому же коэффициенты корреляции между ладонными углами имели отрицательное значение.

Таблица 4. Коэффициенты корреляции ладонных углов (вверху — r мужчин, внизу — r женщин; * — различия между r в группах мужчин и женщин достоверны на 5%-м уровне значимости)

Ладонь	Ладонь	Левая			Правая		
	Угол	atb	btc	ctd	atb	btc	ctd
Левая	atb						
	btc	0,176 0,384					
	ctd	0,324 0,509	0,086 0,353				
Правая	atb	0,561 * 0,645	-0,102 0,293	0,248 0,490			
	btc	0,208 * 0,404	0,509 * 0,811	-0,042 * 0,456	0,074 * 0,451		
	ctd	0,143 0,208	-0,196 0,271	0,289 0,503	0,434 0,415	-0,171 * 0,349	



ВЫВОДЫ

Существуют достоверные различия между корреляцией дерматоглифических показателей у мужчин и женщин.

У мужчин и женщин наблюдаются общие закономерности: более высокая корреляция на менее функциональных пальцах (IV и V); корреляция пальцевых дерматоглифических признаков выше корреляции ладонных дерматоглифических признаков; на ладонях и на пальцах более высокая корреляция между гомотопными признаками.

ЛИТЕРАТУРА

- Гладкова Т.Д. Внутрикласовая корреляция количества кожных гребешков между пальцевыми триадиусами а и b у монозиготных близнецов // Вопросы антропологии. 1969. № 31. С. 42–53.
- Гладкова Т.Д., Яшук Е.В. Корреляционный анализ пальцевой дерматоглифики в семьях русских Архангельской и Вологодской областей // Вопросы антропологии. 1982. № 70. С. 77–86.
- Гусева И.С. Морфогенез и генетика гребешковой кожи человека. Минск: Беларусь, 1986. 158 с.
- Зосимов А.Н. Особенности корреляционных структур показателей дерматоглифики у детей, больных бронхиальной астмой, рецидивирующим и астматическим бронхитом // Вопросы материнства и детства. 1989. № 7. С. 75–76.
- Тетако Л.И. Материалы по корреляции между одонтологическими и дерматоглифическими признаками // Вопросы антропологии. 1971. № 38. С. 133–136.
- Тетако Л.И. Дерматоглифика населения Белоруссии: Популяционные аспекты изменчивости. Минск: Наука и техника, 1989. 182 с.
- Хить Г.Л., Долинова Н.А. Расовая дифференциация человечества (дерматоглифические данные). М.: Наука, 1990. 206 с.
- Чистикин А.Н. Методика и техника дерматоглифических исследований: Методическое пособие. Тюмень, 1992. 16 с.

ВЛИЯНИЕ ГЕНОТИПИЧЕСКОЙ СРЕДЫ И ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ НА ФЛУКТУИРУЮЩУЮ АСИММЕТРИЮ ЧИСЛА ФАСЕТ В СЛОЖНОМ ГЛАЗУ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Г.Г.Быкова

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Одним из возможных подходов в изучении явления неоднозначности реализации наследственной информации у эукариот является анализ уровня флуктуирующей асимметрии билатерально-симметричных структур. Принято считать, что коэффициент флуктуирующей асимметрии является своеобразным индикатором состояния окружающей среды и может быть использован для исследований, имеющих общебиологическое значение, особенно для механизмов, лежащих в основе стабилизирующего отбора.

Исследования в этой области ведутся в лаборатории генетики УрГУ на протяжении ряда лет. Методы, которые применяются в лаборатории, позволяют проследить влияние генетических и экологических факторов на уровень флуктуирующей асимметрии.

Коэффициент флуктуирующей асимметрии (КФА) определяется по формуле: $KFA = \Delta X_i / X_{i,ср.}$, где ΔX_i — разность числа фасет на левой и правой сторонах тела, $X_{i,ср.}$ — среднее арифметическое числа фасет.

Для изучения влияния генотипической среды в период формирования фасет в сложном глазу дрозофилы и оценки уровня неоднозначности протекания этого процесса в глазо-антеннальных дисках на уровне КФА нами было использовано восемь мутантных линий: Var, fBB, fB⁺B, Barvg, W^aVar, uctVar, yBar/y⁺Var, Var(sv2)-эпигеномная. Общий объём выборки составил 8385 особей, т.е. 16770 сложных фасеточных глаза. В качестве контроля использовалась мутантная линия Var.

Анализ числа фасет позволяет обнаружить почти во всех изученных линиях четкие половые различия — самцы, как правило, демонстрируют статистически достоверно большее число фасет, чем самки. Влияние генотипической среды на увеличение числа фасет особенно четко и значимо прослеживается в линиях: uctVar, Barvg, yBar/y⁺Var, Var(sv2)-эпигеномная. Анализ КФА в отношении числа фасет позволяет выявить не только высокие значения этого показателя, но и обнаружить своеобразную тенденцию — наибольшие значения КФА характерны для особей линий с наименьшим средним значением числа фасет (fBB, W^aVar). Судя по данным в литературе, в линии fBB, происходит наиболее значимая гибель клеток в ходе формирования фасет.



Следует предположить, что в основе неоднозначности реализации генетической информации в отношении числа фасет лежит запрограммированная гибель клеток, уровень которой может претерпевать изменения в силу внутренних и внешних причин. Исходя из этого, нами были поставлены опыты с использованием цитостатиков, которые могут блокировать на разных уровнях деление клетки.

Показано, что по сравнению с контролем, не оказывая существенного влияния на число фасет, цитостатики, тем не менее, снижают уровень КФА. Среди других химических веществ, используемых нами, ацетамид оказывает наиболее значимое увеличение числа фасет, хотя уровень КФА при этом соответствует таковому в контроле.

Относительно небольшое число фасет в сложном глазу мутантной линии *Ваg* позволяет, используя значительную выборку материала, проследить уровень экспрессивности проявления этого мутантного фенотипа. С этой целью был осуществлен тотальный подсчет числа фасет у 1065 самцов и 1055 самок. У самцов число фасет, у отдельных особей, может варьировать от 24 до 215, при среднем значении 67 фасет. Такого рода данные позволяют сделать вывод о том, что мутация *Ваg* является ведущим фактором уменьшения числа фасет в сложном глазу дрозофилы, но, тем не менее, генотипическая среда накладывает существенный отпечаток на количественное проявление мутантного признака. Это подтверждается нашими данными с использованием разных генотипов. Следует отметить, что средний класс выборки характеризуется наименьшим значением КФА. Иными словами, у особей этого класса выборки процессы формирования фасет в билатерально-симметричных структурах наиболее устойчивы. Следовательно, стабилизирующий отбор в отношении числа фасет может быть объяснен с точки зрения анализа уровня флуктуирующей асимметрии.

Генетический смысл этого явления может быть показан в исследовании с использованием ацетамида. При обработке 2% ацетамидом на стадии личинки особи мутантной линии *Ваg* демонстрируют широкий спектр изменчивости числа фасет от 30 до 480. Распределение по числу фасет в классах отображает иную картину, чем в контроле. Это связано с тем, что в зависимости от чувствительности к ацетамиду, изучаемые нами особи группируются в определенные классы по чувствительности к этому агенту, причем четко видно, что между абсолютным значением числа фасет, в этом случае, и уровнем КФА никакой связи нет.

Таким образом, при обработке ацетамидом на провокационном фоне идет отбор по чувствительности к этому агенту. Чем выше число фасет в данном классе, тем более генетически однородный материал здесь представлен, и тем меньшим уровнем значений КФА он характеризуется.

В опытах с использованием особей, отбираемых по чувствительности к ацетамиду, было показано, что в поколениях отбора (без обработки ацетамидом)



дом), среднее число фасет уменьшается, достигая контроля, в то время как КФА закономерно увеличивается. Это связано с тем, что в ходе отбора генетическая разнородность увеличивается, что ведет к увеличению КФА.

Дополнительно были поставлены опыты по изучению наследуемости числа фасет и КФА в потомстве, от отдельных пар с известным числом фасет и КФА. Обнаружено, что среднее число фасет у особей в первом поколении существенно снижается, а КФА возрастает, т.е. аналогично тому, что мы наблюдали в предыдущих опытах с ацетамидом. Было высказано предположение о том, что между уровнем запрограммированной гибели клеток при формировании фасет и уровнем КФА существует тесная связь.

Выполнены опыты по изучению влияния высокой температуры, которая, как известно из источников в литературе, ведет к значительной гибели клеток. При выращивании особей при температуре 30 градусов в период формирования фасет особи линии Ваг обнаруживают не только самые низкие показатели в отношении числа фасет, но и наибольшие значения КФА, которые превышают 0,26.

Таким образом, генотипическая среда и внешние факторы могут оказывать существенное влияние на реализацию наследственной информации в глазо-антеннальном диске на уровне формирования фасет, демонстрируя при этом высокие и низкие значения реализации наследственно детерминированного признака в билатерально–симметричных структурах.

Тем не менее, судя по нашим данным, КФА по изучаемому нами признаку не всегда позволяет адекватно судить об изменениях в окружающей среде. Во всяком случае, судя по данным с использованием ацетамида, в частности, а на фоне химического загрязнения — в целом, возможен целенаправленный отбор по генотипу, который ведет к снижению КФА, а, следовательно, и к изменению генотипической среды.

По аналогии с опытами на ацетамиде можно предположить, что в природных условиях на фоне продолжительного химического загрязнения может осуществляться своеобразный техногенный отбор, в результате которого происходит отбор по генотипу, вследствие этого уменьшение генетической разнородности и снижение уровня флуктуирующей асимметрии.

АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *RUBUS IDAEUS* L.S.STR. ПО СТРУКТУРЕ ПОБЕГОВОЗОБНОВЛЕНИЯ

А.Г.Быструшкин

Ботанический сад УрО РАН, г.Екатеринбург

Адаптация растений к условиям произрастания проявляется на генотипическом, физиологическом, морфологическом, и ценопопуляционном уровне. Выявление ценопопуляционной структуры, основанной на морфологической дифференциации особей, позволяет получить интегрированную оценку приспособленности к конкретному местообитанию.

В течение трех лет, с 1998 по 2000, мы изучали динамику побеговозобновления 3681-ой зрелой генеративной особи малины обыкновенной в 46-ти природных ценопопуляциях на площадках по 10 кв. м. Экологические условия места произрастания оценивали по фитоценоотическим шкалам (Цыганов, 1983).

Малина обыкновенная — геоксильный корнеотпрысковый кустарник с двухлетним циклом развития побегов. Надземная часть особи малины состоит из ортотропных стеблей первого года жизни — моноподиальных вегетативных, и второго года жизни — несущих генеративно-вегетативные побеги-латералы. Время жизни стебля два года, латералов — один год. Поэтому ежегодное возобновление побегов определяет наличие надземных органов и, следовательно, само существование куста. Таким образом, количество побегов возобновления отражает жизненность особи, а среднее количество побегов в кусте в пределах ценопопуляции отражает жизненность ценопопуляции в целом. Поскольку в разные годы формируется разное количество побегов, а продолжительность пребывания кустов в одном возрастном состоянии не одинакова, то для определения жизненности членов ценопопуляции сравнительно с другими особями необходимы сведения о динамике возобновления побегов каждым кустом. С этой целью мы предлагаем классификацию особей по динамике возобновления побегов (табл. 1).

Таблица 1. Группы особей по динамике возобновления побегов

№ группы	Характеристика побеговозобновления кустов
1	Кусты с резким (более чем на 1 побег в год) увеличением кол-ва побегов.
2	Кусты с постепенным (на 1 побег в год) увеличением кол-ва побегов.
3	Кусты со стабильным кол-вом побегов.
4	Кусты с постепенным (на 1 побег в год) уменьшением кол-ва побегов.
5	Кусты с резким (более чем на 1 побег в год) уменьшением кол-ва побегов.



Принадлежность куста к той или иной группе со временем может меняться, соответственно изменяется состав и соотношение групп по динамике возобновления. Эту неоднородность состава ценопопуляции во времени можно фиксировать в виде функциональной структуры, построенной на основе принципов устойчивости, изменчивости и реактивности ценопопуляций, разработанных Т.И. Серебряковой (Динамика ценопопуляций растений, 1985). Величину реакции особи на ухудшение или улучшение условий произрастания мы оцениваем по изменению количества побегов возобновления в соответствии с предложенной нами классификацией (табл. 1).

В таблице 2 представлена функциональная характеристика категорий — элементов структуры побеговозобновления ценопопуляции. Постепенные, однонаправленные изменения жизнеспособности зрелых генеративных особей происходят, по нашему мнению, в результате направленного изменения как особи, так и ценопопуляции и фитоценоза в целом. Резкие, кратковременные изменения жизнеспособности индуцируются внешними по отношению к особи причинами, не связанными с процессами развития.

Таблица 2. Категории функционального вклада особей в структуру побеговозобновления ценопопуляций

№ категории	Функция в структуре побеговозобновления	Характеристика реакции на условия произрастания
1	Однонаправленное изменение побеговозобновления	Устойчивая к нестабильности условий произрастания часть ценопопуляции
1а	Стабильное побеговозобновление	Стабильная часть ценопопуляции
1б	Последовательное уменьшение побеговозобновления	Часть ценопопуляции с последовательным снижением жизнеспособности
1в	Последовательное увеличение побеговозобновления	Часть ценопопуляции с последовательным нарастанием жизнеспособности
2	Колебание побеговозобновления	Чувствительная к нестабильности условий произрастания часть ценопопуляции
2а	Переход в группу по динамике возобновления с большим номером	Чувствительная к ухудшению условий произрастания часть ценопопуляции
2б	Переход в группу по динамике возобновления с меньшим номером	Чувствительная к улучшению условий произрастания часть ценопопуляции



Одновременное существование в ценопопуляции кустов, относящихся к категориям 2а и 2б (табл. 2), есть следствие различия их реакции на внешние воздействия. Такая дифференциация особей в ценопопуляции позволяет компенсировать часть внешнего воздействия на нее, при этом среднее количество побегов в кусте становится менее подверженным влиянию нестабильности условий произрастания (Динамика ценопопуляций растений, 1985).

Экологический оптимум вида определяли по А.П. Шенникову (1942) как условия, при которых наблюдается максимальное индивидуальное развитие особей. Для малины обыкновенной экологический оптимум — условия полной освещенности (1 балл), слабо кислых (7 баллов), достаточно обеспеченных азотом (7 баллов) почв.

В зависимости от благоприятности условий произрастания преобладает один из двух механизмов саморегуляции. В экологическом оптимуме задействована меканизм изменений жизненности особей на основе их функциональной дифференциации (2 категория). Вне экологического оптимума более развита устойчивость особей (1 категория) (см. табл. 2).

Адаптивное значение функциональной неоднородности ценопопуляций заключается в поддержании их жизненности на высоком уровне в различных экологических условиях, за счет саморегуляции.

ЛИТЕРАТУРА

Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985. 207 с.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 197 с.

Шенников А.П. Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении // Журн. общей биологии. 1942. Т. 3, №5–6. С. 360.

О МЕЖТАКСОННОМ РАЗНООБРАЗИИ ОБЪЕМА ЧЕРЕПНО-МОЗГОВОЙ ПОЛОСТИ МЕЛКИХ ГРЫЗУНОВ

А.Ю.Вигоров*, Ю.Л.Вигоров**

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

Стремление зоологов (Дж.Дана, А.Н.Северцов, И.И.Шмальгаузен и др.) считать развитие головного мозга одним из главных векторов эволюции, важнейшим ароморфозом и критерием прогресса животных противоречит выводам физиологов о том, что главный вектор эволюции мозга млекопитающих состоит в прогрессивном развитии высших ассоциативных систем (таламокортикальных



структур), а также упрощению мозга и уменьшению размера черепной коробки, что произошло в ряду животнойные хомяки — зеленоядные полевки при олигоценовой ксерофитизации Евразии (Воронцов, 1967). Изучая размер мозга или объем черепно-мозговой полости («V») у грызунов разных направлений специализации (белчиных, гоферов, мешотчатых прыгунов и др.), зоологи затрудняются сделать выбор между двумя гипотезами энцефализации — гипотезой эколого-поведенческой специализации и гипотезой гетерохронии, а данные и выводы об экологических коррелятах этих признаков грызунов разрозненны и противоречивы. Стоит пополнять эти сведения, сравнить масштаб внутривидовой и межтаксонной изменчивости этих признаков и оценить, насколько они соответствуют экологической специализации или родственным отношениям грызунов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Метод определения V был тем же, что в работах Й.Кратохвила (Kratovichil, 1983) и Н.Ф.Черноусовой (1984). Объем песка (из песочных часов), насыпанного через затылочное отверстие, измеряли пипеткой с ценой деления 0.05 мл. Удобным для различения таксонов и мало изменчивым внутри семейств (коэффициенты вариации у *Cricetidae* и *Muridae*, соответственно, равны 8.2 и 11.1%) оказалось соотношение между кондилобазальной длиной черепа («к.б.д.») и кубическим корнем из V. Объединив данные Й.Кратохвила, Н.Ф.Черноусовой и свои (по обыкновенной, узкочерепной, рыжей, красной, красносерой и плоскочерепной полевкам, полевкам Миддендорфа и экономке, обыкновенной и восточной слепушонке, хомякам обыкновенному и Эверсманна, полевой, малой лесной, восточноазиатской лесной, желтогорлой, домовой и каирской (*Acomys cahirinus*) мышам, пластинчатоzubой, черной и вьетнамской крысе Эдвардса, географическим формам пасюка) удалось сравнить 28 видов и видовых форм *Cricetidae* и 22 — *Muridae*.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристики семейств и родов. Связи между к.б.д. и кубическим корнем из V выражали на графиках и с помощью уравнений линейной регрессии. Для 19 видов *Cricetidae* и 14 видов *Muridae* соответствующие уравнения таковы:

$$\text{кубический корень из V} = 0.0242 \times \text{к.б.д.} + 0.218$$

$$\text{кубический корень из V} = 0.0226 \times \text{к.б.д.} + 0.301$$

Наклоны графиков регрессии для *Muridae* чуть меньше, чем для *Cricetidae*, хотя для мелких и средних мышей график идет выше, чем у схожих по размеру хомяковых, так что они, в отличие от крыс и хомяковых, немного более «энцефализованы». На этих графиках и построенных в результате кластерного анализа (методом средней связи) дендрограммах координаты признаков видов разных родов нередко оказывались рядом (например, памирской и красносерой полевков), а виды одного рода — в разных местах или кластерах (например, подземная и памирская полевки, подземная — и полевка-экономка).



Влияние образа жизни. Из этих графиков и дендрограмм видно, что относительный (к к.б.д.) объем черепно-мозговой полости хомяковых или мышшиных мало связан с образом жизни видов. Например, к более «энцефализованным» попали виды-специалисты — норвежский лемминг и снеговая полевка, житель широколиственных лесов — рыжая полевка, тайги — красная полевка, интразональный вид — водяная полевка, а из мышшиных — преимущественно степняк и синантроп — домовая мышь, тропический по происхождению синантроп — черная крыса, житель буково-грабовых лесов — малоазийская мышь, лесов Ю.-В. Азии — крыса Эдвардса и роющий влаголюбивый вид — пластинчатозубая крыса.

По уравнениям регрессии для каждого вида рассчитали ожидаемое значение кубического корня из V и отклонение его от наблюдаемого. Полученные разницы поставили в соответствие с найденными в литературе видовыми параметрами — индексами тонкого кишечника и вибрисс (в % к длине тела), логарифмами площади ареала вида, приростами массы тела за периоды 0–10 и 10–20 дней, с метаболизмом покоя, с числом подвидов, известных для вида, а в других вариантах расчета — с плодовитостью и характеристиками суточной активности. Во всех сочетаниях рассчитали ранговые коэффициенты корреляции Спирмена. Выявили группы интересных связей. Например, самые плотоядные из хомяковых оказались более длинноусые, а из мышшиных — имели большие по площади ареалы, тогда как длинноусые мыши — меньшие. Для грызунов этих семейств отклонение реального значения кубического корня из V от ожидаемого не коррелирует с биологическими признаками видов. При расчете по величинам черепно-мозговых признаков (размерам мозга, V , индексам «цефализации») выявлено лишь две связи. У *Cricetidae* отношение к.б.д. к V положительно коррелирует с бюджетом суточной активности (минут в сутки), но отрицательно — с отношением ночной активности к дневной. Графики этих связей криволинейны и не позволяют разделить виды по пищевым предпочтениям.

Эти корреляции соответствуют выводам Н.Н. Воронцова о тенденциях преобразований черепа при переходе от животнойдных (преимущественно ночных) к зеленоядным (полифазным) полевым. Однако при расположении измеренных нами грызунов в эколого-морфологических рядах, выстроенных Н.Н. Воронцовым (1967) по специализации отделов пищеварительного тракта, нам не удалось обнаружить каких-либо градиентов по величине черепно-мозговых признаков (относительной массе мозга, абсолютной и относительной (к к.б.д.) величине V). Как и для самих отделов пищеварительной системы, это может быть объяснено неравномерностью темпов эволюционных преобразований этой системы и черепно-мозговых признаков.

Масштабы дифференциации. На графике зависимости между к.б.д. и кубическим корнем из V три формы памирской и арчевой (с Туркестанского хр. и Таласского Алатау) полевок, которые подчас считают видами «in statu



nascendi», разошлись не больше, чем географические и хромосомные (*M. arvalis obscurus*) варианты обыкновенной полевки, выборки малой лесной мыши (Оренбургская обл., Чехия), экологические формы водяной полевки и гораздо меньше, чем выборки полевки-экономки (Кузнецкий Алатау, Чехия), желтогорлой мыши (Оренбургская обл., Чехия) и, особенно, пасюка (о. Итуруп, г. Екатеринбург, г. Москва, Чехия).

Межтаксонную дифференциацию грызунов попробовали сравнить простым методом — по «дистанциям» между выборками, деля индекс одной выборки на индекс у другой во всех сочетаниях. Индексом было отношение к.б.д. к кубическому корню из V. В сем. *Muridae* межвидовые «дистанции» были в среднем в 5 раз больше внутривидовых (t-критерий Стьюдента; $p < 0.01$), а в сем. *Cricetidae* — в 1.7 раза ($p < 0.05$), как и межвидовые дистанции мышинных по сравнению с дистанциями среди хомяковых ($p < 0.001$). Относительно большая дифференциация между видами *Muridae* по этому индексу может быть сопряжена с высокой степенью дифференцированности семейства в целом (Misonne, 1969, цит по: Шевырева, 1983), а сам прием может оказаться неплохим дополнительным способом для изучения межтаксонного разнообразия и по другим признакам.

ВЫВОД

Существенные различия основных направлений специализации видов *Muridae* и *Cricetidae* (приспособления к полудревесному образу жизни у первых, к норному при переходе от семеноядности к зеленоядности — у вторых) и филогенетической древности семейств, также образ жизни видов мало влияют на относительный объем черепно-мозговой полости, хотя межвидовая дифференциация его у мышинных вдвое больше.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект 01–04–49571.

ЛИТЕРАТУРА

- Воронцов Н.Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов (мышеобразные). Новосибирск: Наука, 1967. 239 с.
- Черноусова Н.Ф. Анализ морфологических признаков и особенностей роста трех форм полевок группы *Microtus juldaschi* — *carruthersi* // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск, 1984. С. 124–141.
- Шевырева Н.С. Грызуны (Rodentia, Mammalia) неогена Евразии и Северной Африки — эволюционная основа плейстоценовой и современной фауны грызунов Палеарктики // История и эволюция современной фауны грызунов. М., 1983. С. 9–145.
- Kratochvil J. Cavum neurocranii der Muridae // Pririodovedue prace ustavu Ceskoslovenske akademie ved v Brne. Praha, 1983. P. 1– 34. (Acta Sci. Nat. Brno; vol. 17 (10)).

ЭКОЛОГИЯ УНГУРСКОЙ ПОЛЕВКИ В ВОСТОЧНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ

Л.Л.Войта

Забайкальский государственный педагогический университет, г. Чита

В Восточном Забайкалье род *Microtus* представлен 6 видами: стадная полевка (*Microtus gregalis*), монгольская полевка (*Microtus mongolicus*), полевка-экономка (*Microtus oeconomus*), муйская (*Microtus mujanensis*), дальневосточная (*Microtus fortis*), полевка Максимовича (*Microtus maximowiczii*). Экология унгульской полевки (подвид *Microtus maximowiczii unguensis* Kastschenko, 1913, распространен в Восточном Забайкалье) мало изучена, что видно из небольшого количества работ посвященных этому вопросу (Некипелов, 1936; Снегиревская, 1963; Мейер и др., 1996). Это и послужило толчком для начала популяционно-экологических исследований унгульской полевки, результаты которых мы представляем в этой статье.

Цель: изучить распространение и экологию унгульской полевки в Читинской области, включая анализ пространственной и возрастной структуры, соотношения полов и интенсивности размножения.

Задачи исследования: по архивным данным учетов противочумной станции составить карту распространения унгульской полевки в Читинской области; изучить биотопическое распределение и пространственную структуру популяций унгульской полевки в условиях таежной зоны Восточного Забайкалья; изучить соотношение полов и размножение унгульской полевки в Сохондинском заповеднике; проанализировать возрастную структуру в модельной сохондинской популяции вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе представлены материалы по экологии унгульской полевки (*Microtus maximowiczii unguensis*), полученные в ходе полевых исследований 1999 г., проводившихся в таежной зоне Кыринского района Читинской области на территории Сохондинского государственного биосферного заповедника и прилегающей к нему буферной зоны, в среднем течении р. Букукун (рис. 1). Были заложены два участка: № 1 в урочище «Ернистый ключ», № 2 в урочище «Каменистый ключ».

Для изучения популяционной структуры использовали стандартную методику ловушко-линий (25 ловушек Геро с интервалом 5 м, приманка — хлеб, смоченный в подсолнечном масле). Включение особей в определенную возрастную группу проводили на основе использования сочетания весо-размерных характеристик,



состояния генеративной системы и наружных покровов (качество и цвет меха). После анализа всех этих данных определяли ориентировочное время рождения данной особи с учетом особенностей биологии вида. При изучении биотопического распределения унградской полевки, наряду с методом ловушко-линий применяли длительные визуальные наблюдения за зверьками на площадке.

Карта распространения унградской полевки в пределах Читинской области составлена по отчетам Читинской противочумной станции, за период с 1975 по 1999 гг. (автор благодарит сотрудников ЧПЧС за любезно предоставленные материалы).

В Сохондинском заповеднике в июле 1999 года было отработано 300 ловушко-суток. Всего отловлено 96 экз. грызунов, в том числе 83 особи унградской полевки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Распространение унградской полевки в Восточном Забайкалье. Известно, что унградская полевка распространена в Западном и Восточном Забайкалье, Амурской области, Хабаровском крае, в Северной и Восточной Монголии (Мейер и др., 1996). Данный вид — обитатель лесной и лесостепной зон. Проанализировав данные Читинской противочумной станции, мы составили карту распространения унградской полевки в Читинской области (рис. 1). Опираясь на полученные нами данные картирования поселений вида на территории Читинской области, можно сказать, что унградская полевка распространена исключительно по поймам рек и озерным понижениям лесостепной и таежной зон. В Сохондинском заповеднике мы отлавливали представителей этого вида на высоте 1440 м над ур. м. (участок № 1), выше же полевка не встречена. Можно полагать, что в условиях Восточного Забайкалья унградская полевка не распространяется выше отметки абсолютной высоты в 1500 м.

Биотопическое распределение унградской полевки. Говоря о распределении особей в пространстве, нужно учитывать характер их местообитаний, которые во многом определяют тот или иной тип этого распределения. Взяв за основу классификацию В.Е. Флинта (1977), тип пространственной структуры поселения унградской полевки в урочище «Каменистый ключ» можно определить как *инсулярный*. Он характеризуется локализованным размещением животных в пространстве (мозаичный тип поселения) при общей стабильности генерального рисунка размещения на протяжении всех сезонов года. При анализе пространственной структуры в описываемой нами популяции выделяются два элементарных поселения, характерные для этого типа пространственного распределения: постоянное и временное (рис. 2). Постоянное элементарное поселение формирует ядро

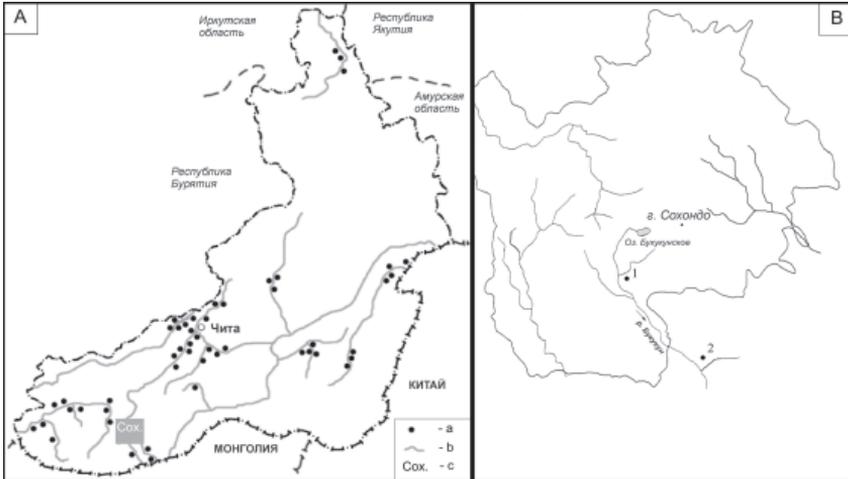


Рис. 1. А — распространение унградской полевки в В. Забайкалье: а — места отлова унградской полевки на территории Читинской обл.; б — крупные реки области; Сох. — местоположение Сохондинского заповедника. В — Места проведения исследований на территории Сохондинского заповедника: 1 — участок № 1 в урочище «Ернистый ключ»; 2 — участок № 2 в урочище «Каменистый ключ».

популяции. Данное поселение концентрируется в станции переживания. Временное элементарное поселение, образованное за счет прибылых особей, формирует периферию популяции, концентрируясь в станциях расселения, расположенных на переувлажненных участках, густо поросших кустарником (местное название таких участков — «калтус»).

Поскольку местообитание в значительной степени влияет на тип территориального распределения зверьков, можно заметить, что равномерное пространственное распределение особей унградской полевки невозможно из-за незначительной площади пригодных для заселения участков земли в основной станции этого вида (большая часть площади переувлажнена и заболочена). Поселения унградской полевки имеют относительно высокую локальную плотность, что также определяется условиями станции. В переувлажненных биотопах полевки могут скапливаться только на более или менее пригодных для норения участках, которые в свою очередь занимают только часть площади, примерно ее треть или четверть. Отсюда, выявленная нами плотность населения вида в 33 особи на 1 га, которая для обитателей открытых (степ-

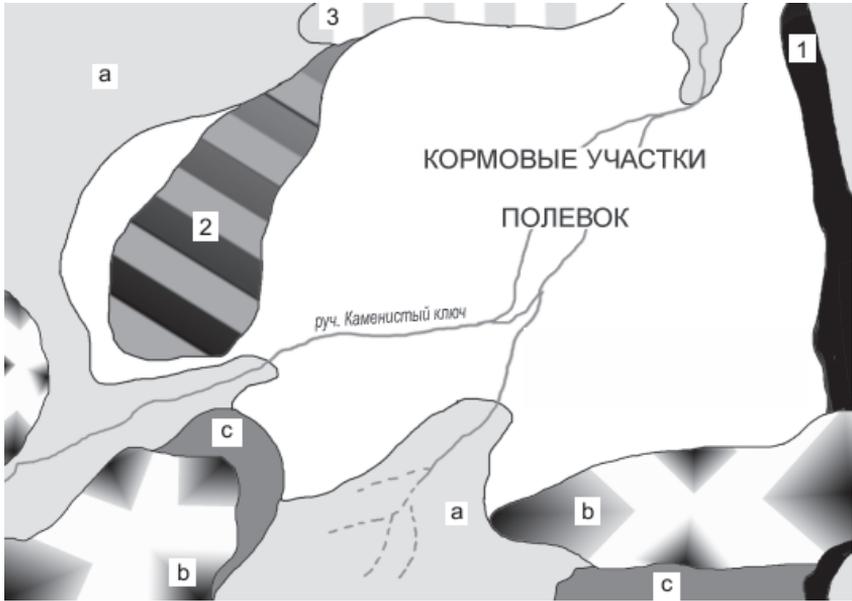


Рис. 2. Биотопическое распределение унградской полевки.

Элементарные поселения унградской полевки в урочище «Каменистый ключ»: 1 — ядро популяции в станции переживания; 2 и 3 — периферия популяции в станции расселения. Компоненты биотопа: а — участки с застойным увлажнением (здесь сеголетки строят наземные выводковые гнезда — элементарное поселение — 3); б — лесной массив; с — повышения рельефа (на таких (относительно сухих) повышениях полевки устраивают летние выводковые гнезда — элементарное поселение — 2).

ных) биотопов (например, для *Microtus gregalis*) считается средней или низкой, для унградской полевки, в силу названных выше причин, должна рассматриваться как высокая.

Возрастная структура. В урочище «Каменистый ключ», в период с 2 по 29 июля, структура популяции представлена тремя возрастными группами: перезимовавшие, половозрелые сеголетки (весенний помет перезимовавших), неполовозрелые сеголетки (раннелетний помет двух первых групп, и возможно, весенние зверьки, с замедленным развитием и созреванием). Соотношение этих трех возрастных групп представлено в таблице. Видно, что доля неполовозрелых сеголеток в отловах значительно больше двух других



групп, что можно объяснить началом активного расселения молодняка в биотопе. Установлено, что у 3% самцов из группы перезимовавших особей уже наблюдается инволюция семенников. Все это говорит о том, что при высокой локальной плотности в пригодных для гнездования участках не наблюдается быстрого созревания сеголеток, и они в основной массе представлены неполовозрелыми зверьками.

Таблица. Соотношение полов в различных структурно-функциональных группах популяции

Возрастные группы	Пол	
	самки	самцы
Размножающиеся перезимовавшие	10 %	6 %
Не размножающиеся перезимовавшие	-	3 %
Половозрелые сеголетки	8 %	6 %
Неполовозрелые сеголетки	31 %	36 %
Общее соотношение	49 %	51 %

Относительная численность и размножение унградской полевки. На двух участках мы проводили отловы унградской полевки для определения относительной численности. В урочище «Ернистый ключ» вид является субдоминантом *Clethrionomys rutilus*. Относительная численность унградской полевки на участке № 1 составила 8% попадания на 100 л/с. В урочище «Каменистый ключ» унградская полевка доминировала, относительная численность на этом участке составила 45% попадания на 100 л/с, при локальной плотности 33 особи/га.

Размножение унградской полевки изучали на участке № 2, в период с 2 по 29 июля 1999 г. В этот промежуток времени в популяции наблюдалась относительно низкая плодовитость. У перезимовавших самок средняя плодовитость составила $3,10 \pm 0,58$ эмбрионов, у взрослых самок-сеголеток на одну беременную самку также приходилось в среднем $3,0 \pm 0,40$ эмбриона. Для подтверждения вывода о низком уровне плодовитости в исследованной популяции, мы приводим данные по размножению унградской полевки, приведенные в статье В.Н. Скалона и Н. В. Некипелова (1936). Авторы, отлавливая полевку в Александровском Заводе (Читинская обл.), отмечали, что у беременных самок среднее число эмбрионов, в период с мая по июль колебалось от 5 до 9.

Среднее число плацентарных пятен у самок из урочища «Каменистый ключ», как показатель интенсивности размножения в предшествующий период, находится на том же уровне, что и среднее число эмбрионов. Число пятен у перезимовавших зверьков составило $3,60 \pm 0,10$, а у взрослых сеголеток в среднем



$3,40 \pm 0,20$. Последнее говорит о том, что плодовитость самок унградской полевки на участке № 2 была в начале сезона размножения весьма низкой. Возможно, такая низкая плодовитость вызвана высокой локальной гнездовой плотностью популяции, как в предыдущие сезоны, так и в сезон проведения исследований.

Анализ соотношения полов в исследованной популяции унградской полевки показал, что общее соотношение полов приближается к 1:1 (Таблица). Участие прибылых и перезимовавших особей в размножении практически одинаково (соответственно, 14% и 16%). В группе перезимовавших самцов, как уже отмечалось выше, выделился небольшой процент особей, не участвующих в размножении, с выраженной инволюцией семенников. Этот факт, по-нашему мнению, можно объяснить тем, что некоторые перезимовавшие самцы, вероятно участвовавшие в размножении в начале сезона, перестают размножаться из-за высокой локальной плотности населения унградской полевки.

ВЫВОДЫ

1. Анализ пространственной структуры унградской полевки в Восточном Забайкалье выявил приуроченность вида к влажным биотопам таежной и лесостепной зон. Унградская полевка практически не встречается в степной зоне Забайкалья.

2. Установлено, что в Восточном Забайкалье унградская полевка не заселяет биотопы в горах выше отметки абсолютной высоты в 1500 м.

3. Изучение популяции вида в Сохондинском заповеднике показало, что пространственное распределение особей модельной группировки из поселения урочища «Каменистый ключ» относится к инсультарному типу по классификации В.Е. Флинта, что характерно для данного вида в целом по региону.

4. Поселения унградской полевки имеют относительно высокую локальную плотность, что определяется характером местообитания. Взрослые зверьки сосредоточены на повышениях рельефа вдоль лесных грив, формируя станции переживания. Молодые животные расселяются в переувлажненные участки (станции расселения), мало пригодные для норения, где наряду с обычными убежищами строят наземные гнезда.

5. Средняя плодовитость самок крайне низка, что, по-видимому, является следствием высокой локальной плотности особей в популяции, вызванной ограниченностью мест, пригодных для заселения.

6. В июле в популяциях присутствует 3 возрастные группы: перезимовавшие, взрослые прибылые и неполовозрелые прибылые полевки. Группа перезимовавших составляет около 20%, а доля прибылых размножающихся полевков не превышает 15%, что можно объяснить тем, что высокая локальная плотность населения замедляет созревание сеголеток, поэтому основную мас-



су популяции составляют неполовозрелые зверьки. Соотношение самцов и самок близко к 1 : 1. В июле в популяции наблюдается тенденция к замедлению и прекращению размножения взрослых перезимовавших особей, отмечены отдельные случаи инволюции семенников и резорбции эмбрионов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 01–04–49571.

ЛИТЕРАТУРА

- Мейер М.Е., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.Н., Саблина О.В. Серые полевки фауны России и сопредельных территорий (подрод *Microtus*). СПб, 1996. 320 с.
- Некипелов Н.В. Некоторые наблюдения над унградской полевкой (*Microtus ungurensis* Kast.) // Известия государственного противочумного ин-та Сибири и ДВК. 1936. Т. 3. С. 129–135.
- Отчеты Читинской противочумной станции. Чита, 1975–1999 гг.
- Скалон В.Н., Некипелов Н.В. Млекопитающие и птицы Александрово-Заводского района пограничного Забайкальского эндемичного очага чумы (по данным обследования 1935 г.) // Известия государственного противочумного ин-та Сибири и ДВК. 1936. Т. 3. С. 61–85.
- Снегиревская Е.М. Наблюдения над унградской полевкой на Амуро-Зейском плато // Доклады Иркутского противочумного ин-та. Горно-Алтайск, 1963. Вып. 5. С. 117–121.
- Флинт В.Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 183 с.

РАЗМЕРЫ ДЛИННЫХ ТРУБЧАТЫХ КОСТЕЙ БОЛЬШОГО ПЕЩЕРНОГО МЕДВЕДЯ СРЕДНЕГО УРАЛА

А.А.Воробьев

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Коллекция костных остатков большого пещерного медведя из пещеры Тайн (Средний Урал) исследуется давно. В частности, была предпринята попытка определения половой структуры (по размерам метаподий) и детально описана методика выделения размерно-возрастных классов на основании метрических признаков длинных трубчатых костей (Косинцев, Воробьев, 2001). Данное исследование посвящено детальному разбору некоторых спорных вопросов в последней работе. Цель — попытаться ответить на вопрос, можно ли на основании размеров костей выделять возрастные и половые группы среди погибших медведей.



МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методика измерений предполагала взятие таких промеров, как длина кости, ширина и поперечник концов, суставов и диафиза (от 5 до 12 промеров на каждой кости). Всего описано более четырех с половиной тысяч костей всех размерно-возрастных классов, от эмбрионов и новорожденных до взрослых (664 плечевых, 916 локтевых, 942 лучевых, 820 бедренных, 718 большеберцовых и 526 малых берцовых). Общее количество взятых промеров составило более 15 тысяч. Минимальное количество особей (MNI) в выборке составило до 281 (по локтевой) у взрослых и до 313 (по бедренной) у неполовозрелых. Таким образом, можно заключить, что в пещере погибло, как минимум, 600 животных.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее было установлено, что наиболее хорошо размерно-возрастные классы выделяются при использовании максимальной длины, минимальной ширины и поперечника диафиза, в частности, на большеберцовой кости (Косинцев, Воробьёв, 2001). При этом для увеличения объема выборки были объединены материалы из пещер Геологов-3 и Тайн. Приведенный ниже рисунок иллюстрирует пространственное распределение этих параметров на выборке только из пещеры Тайн, которая больше использованной ранее в несколько раз. Следует отметить, что сходная картина наблюдается при использовании метрических признаков любой кости.

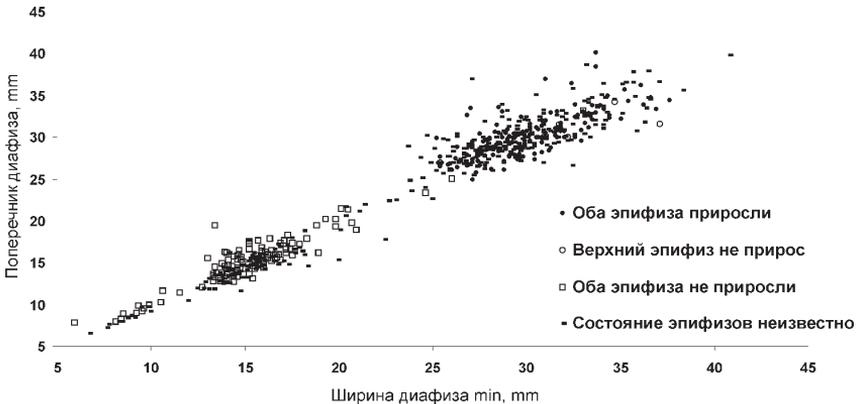


Рисунок. Соотношение признаков большеберцовой кости.



Теоретически, в соответствии с допущениями, что (а) медведи погибали исключительно во время зимовок и (б) рост особей во время зимней спячки незначителен, существует пять размерно-возрастных классов: (1) эмбрионы и новорожденные, погибшие до выхода из пещеры весной; (2) сеголетки, погибшие во время своей первой спячки; (3) лончаки — медвежата, умершие во второй спячке; (4) полувзрослые — особи, умершие в третьей спячке и (5) все остальные (взрослые и старые). Однако встречаются кости неполовозрелых особей, которые по всем параметрам больше костей некоторых взрослых. У таких костей (чаще всего) один из эпифизов не прирос, и происходят они от животных, погибших во время третьей спячки, то есть в возрасте от 2 лет и 8–9 месяцев до 3 лет и 1–2 месяцев. Следовательно, к этому моменту большеберцовая кость уже имеет линейные размеры, существенно не изменяющиеся в дальнейшем. Единственное отличие заключается в особенностях морфологии: один (реже оба) эпифиза у таких костей не приросли к диафизу. Таким образом, в течение 3–го года жизни у медведей заканчивается рост большей части элементов скелета. Окончательное формирование костей затягивается еще, как минимум, на год.

Практически невозможно точно разделить кости разного возраста с обими неприсосшими эпифизами (за исключением первой группы) как на основании параметров диафиза, так и используя другие линейные промеры. Средние классы (молодые особи первой и второй зимовок) разграничиваются плохо; существуют кости с «переходными» размерами. Возможных причин тому может быть несколько. Конечно, может иметь место половой диморфизм среди медвежат. Однако наиболее вероятно, что вследствие индивидуальных особенностей онтогенеза развитие некоторых медвежат настолько опережает либо отстает от остальных, что при гибели во время зимовки по своим размерам их кости оказываются «промежуточными» между двумя соседними размерно-возрастными классами. Подобное явление описано у современного бурого медведя; это так называемые «стервятник» и «муравьятник» (Завацкий, 1993). В то же время нельзя исключать и вероятности ошибки в одном из вышеуказанных допущений. То есть животные могли посещать и даже погибать в пещерах летом, что могло привести к попаданию в отложения «промежуточных» по размерам костей.

Выборку большеберцовых костей от взрослых особей (у которых оба эпифиза приросли) практически невозможно разбить по полу на основании хиатуса, как это удавалось сделать для 10–20 метаподий (Косинцев, Воробьев, 2001). Возможно, это удалось бы при применении методов многомерной статистики. Однако адекватность получаемых с их помощью результатов (две размерные группы, трактуемые как самцы и самки) действительной половой



структуре фоссильной популяции сомнительна для автора. В равной степени это относится и к попытке искусственно разбить на две части наблюдаемую на рисунке группу молодых костей (оба эпифиза не приросли). Нет никакой гарантии, что в одну и ту же часть не попадут, скажем, крупный самец — се-голеток (который, если бы выжил, стал «стервятником») и мелкая самка — лончак. В связи с этим следует тщательно проанализировать размерные группы метаподий в вышеупомянутой работе на больших выборках, поскольку размеры костей могут быть менее зависимы от пола животного, чем от его экологической специализации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Используя размеры кости, можно выделить размерные группы. Однако группам, выделенным на основании только линейных промеров, однозначно придавать статус половых либо возрастных (кроме взрослых) нельзя. Конечно, существует прямая зависимость между размерами костей определенного животного, с одной стороны, и его полом и возрастом, с другой. Но эта зависимость индивидуальна; ее нельзя напрямую экстраполировать по отношению к (фоссильной) популяции. Наилучший результат в этом направлении может быть достигнут при исследовании морфологии костей; возможно, корректное применение статистических методов также окажется успешным.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую благодарность П.А. Косинцеву за общее руководство, О.П. Бачура за помощь в измерении костей и К.В. Силину за предоставленный материал.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01–04–06325.

ЛИТЕРАТУРА

- Косинцев П.А., Воробьёв А.А. Биология большого пещерного медведя (*Ursus spelaeus* Ros. et Hein.) на Урале // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения /Под ред. А.Ю. Розанова. М., 2001. С. 266–278.
- Заватский Б.П. Средняя Сибирь // Медведи /Под ред. М.А. Вайсфельда, И.Е. Честина. М., 1993. С. 249–275.

ВЛИЯНИЕ СОЕДИНЕНИЙ ЛИШАЙНИКОВ НА РАЗВИТИЕ ТРУТОВЫХ ГРИБОВ

А.А.Вотинцева

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

В лесных экосистемах разложение древесины трутовыми грибами непосредственно связано с сукцессией мхов и лишайников на поверхности стволов. Тесное соседство предполагает наличие определенных взаимодействий в системе симбиотрофный гриб — лишайник. Так как гриб развивается внутри субстрата, а таллом лишайника снаружи, то контакт может произойти в двух случаях: при прорастании спор на поверхности стволов и формировании плодовых тел грибов.

Существуют литературные данные об отрицательном действии соединений лишайников на различные группы организмов, в том числе и грибные (Толпышева 1984, 1985; Pyatt, 1967; Land, 1998; Whiton, 1984 и др.). Тем не менее, влияние лишайниковых кислот на дереворазрушающие грибы до сих пор не обсуждалось.

Исследование этого вопроса может открыть новые аспекты межвидовых отношений грибов и лишайников и их роль в одном из важнейших процессов лесных экосистем — разложении древесины.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве объекта исследований был выбран трутовик настоящий (*Fomes fomentarius* (Fries) Kickx.), которому принадлежит ведущая роль в разложении древесных остатков лиственных пород в бореальной зоне.

Для изучения влияния проективного покрытия лишайников на образование плодовых тел были сделаны комплексные описания 160 сухостойных и валежных стволов деревьев. В лабораторных экспериментах были использованы следующие виды лишайников: *Usnea hirta* (L.) F.H. Wigg., *Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm., *Cladonia cenotea* (Ach.) Schaerer и *Evernia mesomorpha* Nyl. На основе водных вытяжек из измельченных талломов готовилась питательная среда (экстракт:сусло:агар), на которую высевалась суспензия спор. В качестве контроля использовался 2,0% сусло-агар без экстракта.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Трутовик настоящий избегает контакта с лишайниками. Подавляющее большинство его плодовых тел формируется вне зоны роста лишайников или на стволах полностью свободных от них. Установлено, что на стволах с проективным покрытием лишайников более 70% плодовые тела не развиваются.



Только в 7% случаев на поверхности плодовых тел или в непосредственной близости от них были отмечены талломы лишайников. Одной из причин подобного «избегания» может являться действие лишайниковых кислот, обладающих, как известно, антибиотическими свойствами.

Действительно, показано, что добавление водных вытяжек из лишайников в питательную среду вызывает подавление прорастания спор. Степень влияния экстрактов из разных видов лишайников неодинакова (рис. 1).

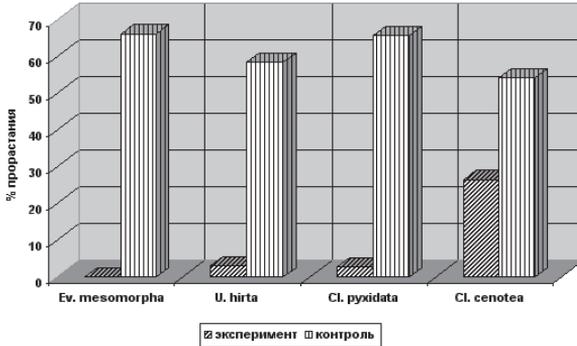


Рис.1. Прорастание спор *F. fomentarius* на среде с вытяжками из лишайников.

Максимальный отрицательный эффект оказывала вытяжка из *E. mesomorpha* — 100% гибель спор. На экстрактах из *U. hirta* и *Cl. pyxidata* прорастание спор составило 5% от контрольного. Наименьшее влияние оказывала вытяжка из слоевищ *Cl. cenotea* — 51,8% проросших спор.

Скорее всего, объяснение этому следует искать в качественном и количественном составе лишайниковых кислот у разных видов. *E. mesomorpha* содержит 4, а *U. hirta* — 2 кислоты, среди которых усниновая обладает наибольшим антибиотическим эффектом. *Cl. pyxidata* содержит фумарпротоцеттаровую кислоту и атранорин, имеющих менее сильное антибиотическое действие. Наконец, *Cl. cenotea* содержит только скваматовую кислоту с наименьшим антимикробным эффектом (Вайнштейн и др., 1990).

Наряду с подавлением прорастания, лишайниковые экстракты вызывают множественные изменения морфологии спор. Мы наблюдали четыре варианта изменений:

1. Споры сохраняют свою форму и прорастают обычным способом — апикальными ростковыми трубками. Однако образующийся мицелий вдвое шире контрольного и аномально ветвится (рис. 2).

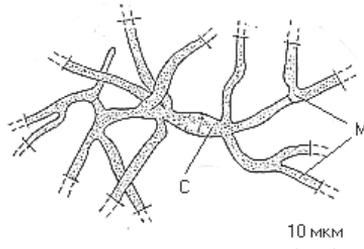


Рис. 2. Прорастание спор с развитием аномально ветвящегося мицелия. С — спора, М — мицелий.

2. Споры сохраняют свою форму, но кроме апикальных ростковых трубок, они образуют 1–2 боковые дополнительные трубки (рис. 3).

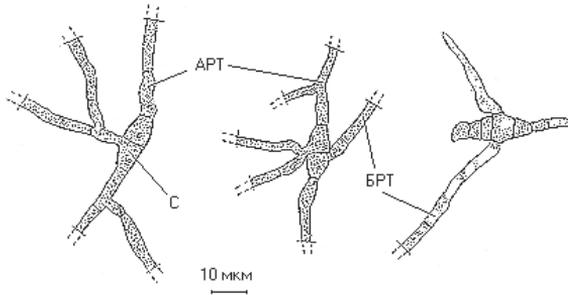


Рис. 3. Прорастание спор боковыми ростковыми трубками. С — спора, БРТ — боковая ростковая трубка, АРТ — апикальная ростковая трубка.

3. Споры состоят из заметно обособленных клеток. Оболочка спор образует множественные выпячивания. Широкий мицелий развивается из апикальных ростковых трубок (рис.4).

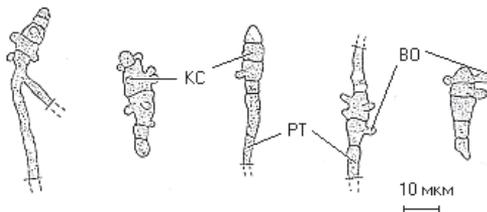


Рис. 4. Выросты оболочек прорастающих спор. КС — клетки споры, ВО — выросты оболочки, РТ — ростковые трубки.



4. Споры распадаются на отдельные клетки, которые значительно увеличиваются в размерах. Каждая из образовавшихся клеток прорастает несколькими ростковыми трубками (рис. 5).

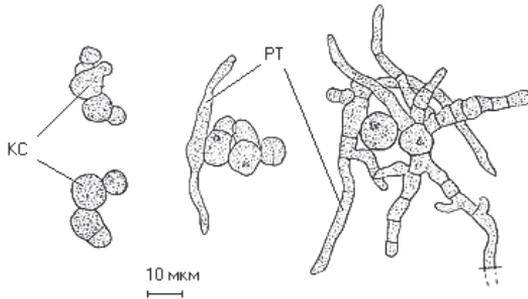


Рис. 5. Прорастание клеток распавшихся спор. КС — клетки спор, РТ — ростковые трубки.

Контрольный вариант прорастания спор представлен на рисунке 6.

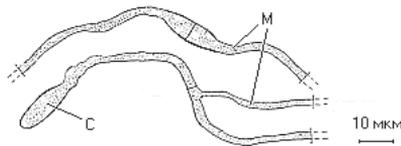


Рис. 6. Прорастание спор на среде без экстрактов. С — спора, М — мицелий.

Процентное соотношение спор с различными вариантами прорастания зависит от концентрации соединений лишайников в среде. На примере *Cl. cenotea* нами было показано, что при более низкой концентрации значительно уменьшается доля спор с резко выраженными изменениями в процессе прорастания (варианты 2, 3, 4).

ВЫВОДЫ

В результате проведенных исследований установлено, что эпифитные лишайники являются антагонистами ксилотрофных грибов и, в частности, отрицательно влияют на образование плодовых тел и прорастание спор *F. fomentarius*.



Показано, что плодовые тела данного вида не формируются на стволах с проективным покрытием лишайников более 70%. Их образование приурочено к участкам древесины, свободным от слоевищ лишайников.

Одним из вероятных механизмов ингибирования роста и развития *F. fomentarius* являются вторичные лишайниковые метаболиты. Водные вытяжки из талломов лишайников оказывают сильное отрицательное действие на прорастание спор. Изменение морфологии выражается в распадении спор на отдельные клетки, появлении боковых ростковых трубок и образовании широкого аномально ветвящегося первичного мицелия.

ЛИТЕРАТУРА

- Вайнштейн Е.А., Равинская А.П., Шапиро И.А. Справочное пособие по хемотаксономии лишайников. Л.: Изд-во АН СССР, 1990.
- Толпышева Т.Ю. Влияние экстрактов из лишайников на грибы. I. Действие водных вытяжек из *Cladina stellaris* и *C. rangiferina* на рост почвенных грибов // Микология и фитопатология. 1984. Т. 18, № 4. С. 287–293.
- Толпышева Т.Ю. Влияние экстрактов из лишайников на грибы. III. Действие усиновой кислоты и атранорина на рост почвенных грибов // Микология и фитопатология. 1985. Т. 19, № 6. С. 482–489.
- Land C.J., Lundstrom H. Inhibition of fungal growth by water extracts from the lichen *Nephroma arcticum* // Lichenologist. 1998. V. 30, № 3. P. 259–262.
- Whiton J.C., Lawrey J.D. Inhibition of crustose lichen spore germination by lichen acids // The Bryologist. 1984. V. 87, pt. 1. P. 42–43.

БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ ЗОЛОТВАЛА ВЕРХНЕТАГИЛЬСКОЙ ГРЭС

О.З.Галимова, Н.В.Лукина

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Исследования проводились на золоотвале Верхнетагильской тепловой электростанции (ВТГРЭС), расположенном в таежной зоне (подзона южной тайги), площадь золоотвала - 125 га. Биологическая рекультивация на части золоотвала Верхнетагильской ГРЭС начата в 1968 - 1970 гг. и продолжалась в последующие годы. Применялось полосное нанесение слоя глинистого грунта. На части полос проводился посев эспарцета песчаного, люцерны синегридной, костреца безостого, житняка гребневидного и донника желтого.

На золоотвале Верхнетагильской ГРЭС через 30 лет после проведения биологической рекультивации наблюдается значительное увеличение видового богат-



ства, всего выявлено 176 видов, из них 25 видов — деревья и кустарники и 153 вида — травянистые. Выявленные виды относятся к 33 семействам и 118 родам.

Сложение фитоценозов на золоотвале в основном групповое, куртинное. Особенно выделяются плотные куртины клевера лугового и клевера среднего. Глазомерно выделяются фитоценозы полос и межполосных пространств не только по густоте и высоте травостоя (на грунте высокие, темнозеленые, мощные растения), но и по видовому составу и встречаемости видов. Отмечается хороший рост и развитие злаков. Щучка дернистая доминирует на значительной территории и сосуществует со злаками: овсяницей луговой, овсяницей красной, полевицей, вейником наземным, мятликами.

На грунтовоом покрытии формируются лесные фитоценозы со значительной долей участия (иногда доминирования) сосны обыкновенной, берез повислой и пушистой, наблюдается появление всходов лиственницы сибирской, ели сибирской, кедра сибирского. В лесных фитоценозах наблюдается внедрение лесных видов, преимущественно с дамбы. Это борщевик сибирский, дудник лесной, сныть лесная, грушанка средняя, одноцветка крупноцветковая и др.

Из высевных ранее видов группами сохранились кострец безостый, донник желтый, единично сохранились эспарцет песчаный и житняк гребневидный.

Наиболее богаты видами семейства *Asteraceae* — 24 вида (13,7%); *Poaceae* — 22 вида (12,6%); *Rosaceae* — 18 видов (10,2%); *Fabaceae* — 18 видов (10,2%); *Caryophyllaceae* — 10 видов (5,7%). Древесные виды относятся к семи семействам. Наиболее многовидовым среди древесных является семейство *Salicaceae* — 10 видов (5,7%).

При анализе ботанических групп выявлено, что основу видового состава составляет группа разнотравья — 103 вида (58,8%), значительное участие с сложением травостоя на золоотвале принимают злаки — 22 вида (12,5%) и бобовые — 17 видов (9,7%). Большинство видов на отвале — многолетние (142 вида).

Среди ценологических групп во флоре золоотвала ВТГРЭС преобладают луговые — 58 видов (33,1%), лесные — 45 видов (25,7%) и лугово-лесные — 21 вид (12,0%). Сорно-рудеральных и лугово-сорно-рудеральных выявлено 29 видов (26,6%), лугово-степных — 12 видов (6,8%), степных — 4 вида (2,3%), болотных — 3 вида (1,7%).

По экоморфе основу флористического состава золоотвала ВТГРЭС образуют мезофиты — 118 видов (67,4%) и мезоксерофиты — 38 видов (21,7%); мезогигрофиты и гигрофиты составляют 14 (8,5%) и 4 (8,5%) вида соответственно, 2 вида — ксерофиты. Такое разнообразие экологических групп связано с пестротностью эдафических условий на золоотвале.

Таким образом, на золоотвале Верхнетагильской ГРЭС через 30 лет после проведения биологической рекультивации наблюдается значительное увеличение видового разнообразия. На большей части золоотвала формируются



лесные фитоценозы со значительной долей участия (иногда доминирования) сосны обыкновенной, берез повислой и пушистой, наблюдается появление всходов лиственницы, ели, кедра. На значительной части золоотвала формируются травянистые сообщества с доминированием щучки дернистой.

Из высеянных ранее видов единично сохранились кострец безостый, овсяница луговая, эспарцет песчаный и житняк гребневидный.

ИСКОПАЕМАЯ И РЕЦЕНТНАЯ ФАУНА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ОКРЕСТНОСТИ ПЕЩЕРЫ НУКАТСКАЯ (ЮЖНЫЙ УРАЛ)

А.Ф.Гилязов

Уфимский музей естественной истории

В основу настоящей работы вошли результаты сравнительного анализа видового состава ископаемой родентофауны из верхних отложений пещеры Нукатская с рецентной фауной грызунов данного района.

Пещера расположена в горно-лесной зоне Южного Урала на левом берегу р.Нукатка, в скальном выходе доломитизированных известняков на высоте около 50 м. Исследование пещеры осуществлялось отрядом лаборатории геологии кайнозоя Института геологии УфНЦ РАН в 1996–1997 гг. Сбор ископаемого материала проводился по стандартной методике. Зубы грызунов для изучения отбирались из верхних отложений шурфов (0–0,1 м), в глубине пещеры — шурф 1 и привходовом гроте — шурф 2.

Данные по современным грызунам были получены в результате отлова в 1996–1997 гг., проведённого совместно с Р.Р.Рахматуллиным, на р.Лемезе в районе водопада Атыш и на р.Нукатке в районе пещеры Нукатская. Оба эти района являются зоной смешанных широколиственных и мелколиственных лесов западного склона Южно-Уральских гор и имеют большое сходство.

Костные остатки в привходовом гроте залегали в слое светлого, слабо гумусированного пылеватого суглинка и известнякового щебня, в глубине пещеры кости находились в светло-коричневом лёгком суглинке. Количество определимых щёчных зубов в обоих шурфах оказалось небольшим. Всего из шурфа 1 определено 35 зубов, а из шурфа 2 — 92, принадлежащих к 14 видам грызунов. Общими для обоих шурфов являются следующие виды: *Cricetus cricetus*, *Arvicola terrestris*, *Microtus gregalis*, *M. oeconomus*, *M. agrestis*, *M. arvalis*, *Ochotona sp.*, *Clethrionomys ex gr. glareolus-rutilus*. К видам, встречаемым только в первом шурфе, относятся: *Sciurus vulgaris*, *Cricetulus migratorius* и *Eolagurus luteus*; только во втором — *Sicista sp.*, *Apodemus ex gr. uralensis*-



agrarius, *Lagurus lagurus*. Обращает на себя внимание одновременное присутствие в выборках степных и лесных видов, что во многом связано со смешением разновозрастных остатков. Об этом также свидетельствует наличие в выборке зубов различной окрасченности: со светло-желтой и темно-бурой окраской. Видовой состав грызунов из шурфов указывает на более широкое развитие в прошлом открытых ландшафтов.

Рецентная фауна представлена 12 видами грызунов, среди которых, в отличие от ископаемой фауны, нет обитателей степей. Видами, не встреченными в ископаемом состоянии, являются: *Apodemus flavicollis*, *Clethrionomys rufocanus*, *Sicista betulina*, *Eutamias sibiricus*, *Eliomys quercinus*. Результаты наших исследований рецентной фауны не противоречат литературным данным.

К ИСТОРИИ СОВРЕМЕННЫХ ПОДВИДОВ УЗКОЧЕРЕПНОЙ ПОЛЕВКИ

И.Б.Головачев*, **Н.Г.Смирнов***, **Э.В.Добышева****, **Д.В.Пономарев*****

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

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург, *Институт биологии

Коми НЦ РАН, г.Сыктывкар

Изучение происхождения и истории подвидов *Microtus gregalis gregalis* и *Microtus gregalis major* позволяет выявить наиболее вероятные пути возникновения двух адаптивных типов внутри вида узкочерепных полевков — тундрового и степного (Огнев, 1950; Громов, Поляков, 1977).

В работе оценивалась степень близости ряда синхронных и разновременных выборок узкочерепных полевков Южного Урала, Зауралья, Приполярного и Полярного Урала позднего плейстоцена и голоцена по размерным и морфотипическим характеристикам первых нижних коренных зубов, на основании чего выясняли наиболее вероятные филогенетические отношения и вычисляли скорости морфологической микроэволюции.

Изучены собранные авторами новые материалы 5 выборок из 3 голоценовых местонахождений восточного склона Полярного Урала (Головачев, 1998, 1999; Кузьмина, Головачев, 1999), четырех слоев местонахождения Пыма-Шор на гряде Чернышова (Смирнов и др., 1999), голоценового местонахождения Соколиный на Приполярном Урале, двух голоценовых слоев пещеры Пижма из Среднего Тимана. Особый интерес представляют массовые сборы из голоценовых отложений пещеры Алексеевская в степной зоне Зауралья (Кузьмина, Смирнов, Коурова, в настоящем сборнике). Изучены 5 современных выборок узкочерепных полевков (3 из тундровых районов, по одной из



стей и лесостепей). Привлечены литературные данные по 8 выборкам из 5 плейстоценовых местонахождений (Смирнов, Большаков, Бородин, 1986; Смирнов и др., 1990). Всего в работе использованы результаты изучения 1815 зубов из 26 выборок. Проведены измерения длины и ширины первого нижнего коренного зуба и угла параконида; каждый зуб отнесен к одному из трех морфотипов (рис. 1). Результаты представлены в таблице. Места отловов и расположение местонахождений указаны на рис. 2.

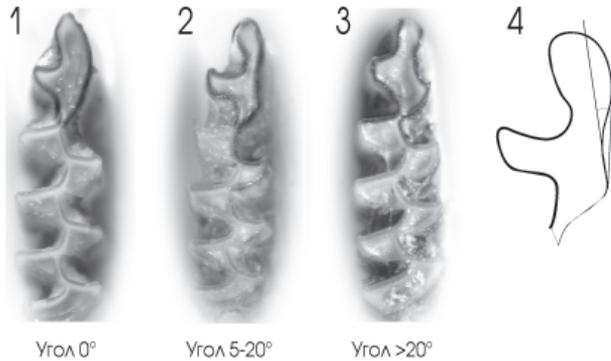
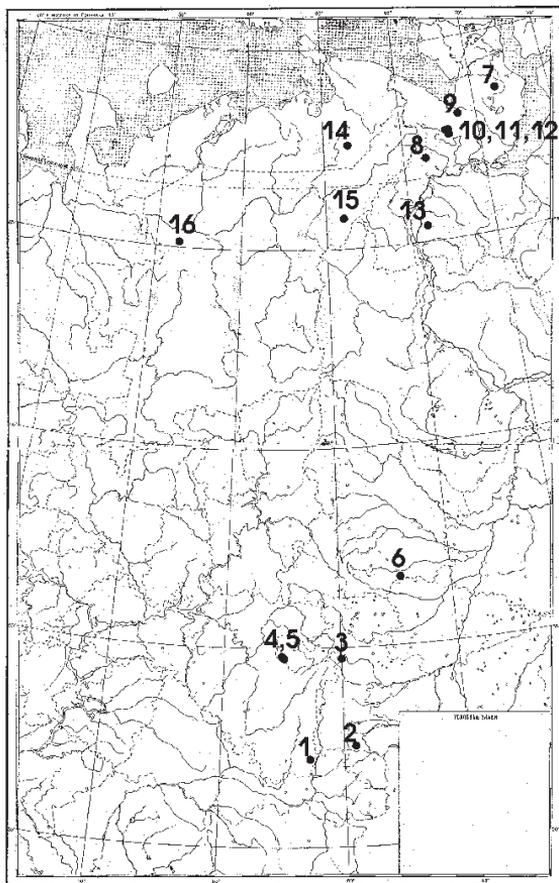


Рис. 1. Грегалоидный (1), грегалисно-микротидный (2), микротидный (3) морфотипы по Н.Г.Смирнову с соавт. (1990) и схема промера угла (4).

Результаты анализа полученных нами материалов хорошо согласуются с выявленными в предшествующих исследованиях общими закономерностями динамики размерных и морфотипических особенностей узкочерепных полевок на отрезке времени от позднего плейстоцена до современности (Рековец, 1985; Черных, Малеева, 1971; Малеева 1977; Nadachowski, 1982). В этот период соотношение морфотипов узкочерепных полевок Зауралья, Южного, Приполярного и Полярного Урала, как и в других районах, изменялось в сторону увеличения доли микротидного морфотипа и, соответственно, уменьшения доли грегалоидного (Черных, Малеева, 1971; Малеева 1977; Большаков и др., 1980; Смирнов и др., 1990).

Этот процесс удается оценить количественно, рассчитав скорость изменения долей морфотипов за тысячу лет по формуле — $(1-r) \times 100 / t$, где r — показатель сходства популяций по полиморфным признакам, предложенный Л.А.Животовским (19), t — время в тысячах лет.



- 1 - Алексеевская пещера
- 2 - Брединский р-н*
- 3 - навес Устиново
- 4 - Игнatieвская пещера
- 5 - Прижим
- 6 - Камышловский р-н*
- 7 - Ямал*
- 8 - Красный Камень*
- 9 - Паюта*
- 10 - Янгана-Пэ 3
- 11 - Янгана-Пэ 4
- 12 - Наун-Пэ
- 13 - 430а километр р.Оби
- 14 - Пымва-Шар
- 15 - грот Соколиный
- 16 - Пижма

Рис. 2. Местонахождения ископаемых и места отлова современных (*) узкочерепных полевок.

Так, на протяжении позднего плейстоцена фиксируется слабое увеличение доли микротидного морфотипа со скоростью 0,015% за тысячу лет. Существенно выше были темпы этого процесса, которые удается оценить по материалам из разных слоев в пещере Алексеевской (бореальное время и середина субатлантика) — 0,45% за тысячу лет. Еще выше темпы преобразований на отрезке времени в последние полторы (1,47) тысячи лет — 1,36% за тысячу лет.



Таблица. Используемый в работе материал

ДЛИНА	N (шт1)	min	ср	max	дисп	ст.откл	% 0	% 5-20	% >25	N (угол)	Возраст
Янгано-Пэ-3 левый ход	14	2.50	2.74	2.95	0.018049	0.134348	0.00	34.80	65.22	23	2450+/-80
Янгано-Пэ-4 слой 1	61	2.50	2.84	3.25	0.018721	0.136826	1.10	33.00	65.91	88	-
Янгано-Пэ-4 слой 2	39	2.50	2.80	3.23	0.017052	0.130584	2.70	40.00	57.33	75	1720+/-120
Науун-Пэ 0-25	62	2.25	2.82	3.23	0.036703	0.191580	3.00	48.50	48.48	66	-
Науун-Пэ -25-АНО	15	2.53	2.92	3.30	0.036321	0.190582	5.00	45.00	50.00	21	2400+/-120
Пыльва-Шор с3	6	2.33	2.75	3.23	0.116104	0.340741	0.00	57.10	42.86	7	8500+/-250
Пыльва-Шор с4	8	2.25	2.61	2.88	0.043203	0.207854	0.00	46.70	53.33	15	10000+/-250
Пыльва-Шор с5	33	2.43	2.70	3.10	0.026873	0.163929	4.40	42.30	53.33	45	11125+/-80
Пыльва-Шор с6	3	2.38	2.57	2.70	0.028958	0.170171	0.00	50.00	50.00	4	21910+/-250, 13090+/-60
Алексеевский 2000 с1	122	2.35	2.61	3.05	0.024165	0.155453	1.70	41.40	56.90	116	1470+/-90
Алексеевский 2000 с4	183	2.15	2.60	3.35	0.044000	0.209000	9.50	62.00	28.50	200	8100+/-240
Кр. Камень	107	2.38	2.69	3.05	0.015007	0.122502	0.00	23.80	76.20	109	совр.
Паюта	81	2.55	2.94	3.23	0.023924	0.154673	1.20	42.00	56.79	81	совр.
Бреды	42	2.25	2.51	2.90	0.029032	0.170387	0.00	33.30	66.67	42	совр.
Камышовский	42	2.08	2.50	2.88	0.044489	0.210924	4.70	40.50	54.76	42	совр.
Ямал	59	2.68	2.96	3.30	0.025476	0.159611	6.80	55.90	37.29	59	совр.
430а км	76	2.33	2.63	3.00	0.028900	-	28.00	60.00	12.00	71	24000+/-150
Устиново с1	29	2.3	2.61	2.8	0.018496	0.136000	6.90	65.52	27.59	-	4380+/-170
Устиново с3	24	2.35	2.75	3.1	0.045796	0.214000	20.83	62.5	16.67	-	12400+/-300
Прижим с1-3	68	2.35	2.74	3.15	0.027225	0.165000	33.82	52.94	13.24	-	16650+/-400
Прижим с6-8	86	2.4	2.74	3.25	0.026569	0.163000	30.23	55.81	13.95	-	21085+/-630
Игнатиевская рп с2	177	2.53	2.69	3.25	0.031329	0.170000	30.51	54.24	15.25	-	14038+/-490
Игнатиевская рV с19	201	2.25	2.60	3.30	0.034596	0.186000	42.79	50.75	6.47	-	>50000
Пижма с3-4	27	2.25	2.60	2.90	0.019783	0.140651	14.49	55.07	30.43	27	-
Пижма с5	211	2.30	2.63	3.08	0.013844	0.117661	13.97	56.62	29.41	211	9940+/-150
Сокольный с2-4	28	2.28	2.65	2.83	0.018680	0.136674	5.88	55.88	38.24	28	-



Как было показано ранее (Смирнов и др., 1990), на протяжении позднего плейстоцена от его первой половины до позднеледниковья коронарная длина первых нижних зубов узкочерепных полевок из горных районов Южного Урала увеличивается со скоростью 0,79 дарвина. В позднеледниковье — раннем голоцене процесс меняет направление. Зубы полевок из более древнего слоя 3 местонахождения Устиново (беллинг) крупнее, чем из более молодого слоя 1 (начало суббореала). Скорость этого уменьшения размеров составила 7,01 дарвинов. Материал из голоценового местонахождения Алексеевская также мельче плейстоценового, но генетическая преемственность полевок, обитавших в плейстоцене в горах Южного Урала и в голоцене Зауралья, вызывает сомнения. Размеры зубов всех имеющихся в нашем распоряжении голоценовых полевок Зауралья от бореала до субатлантика практически идентичны. На протяжении последних полутора тысяч лет (от времени образования слоя 1 в пещере Алексеевская, примерно 1500 л.н., — до наших дней) фиксируется резкое измельчание со скоростью 26,6 дарвинов.

Зубы северных узкочерепных полевок от позднего плейстоцена к современности увеличивались в размерах. Наибольшая коронарная длина зубов отмечена в современных выборках с Ямала. Если сравнить их размеры с таковыми из местонахождения 430-ый километр реки Обь (возраст 24 тыс. л.н.), то скорость увеличения размера окажется равна 4,9 дарвина. Как и на юге, отмечены различия между горными и равнинными полевыми: в горной части Приполярного и Полярного Урала увеличение размеров зубов выражено гораздо слабее, современные полевки из окрестностей г. Красный Камень по этому признаку мало отличаются от экземпляров из местонахождения 430а километр реки Оби (оценка скорости равна 0,94 дарвина). Несколько крупнее голоценовые полевки из предгорий Полярного Урала (местонахождения Янгана-Пэ 3, Янгана-Пэ 4 и Наун-Пэ).

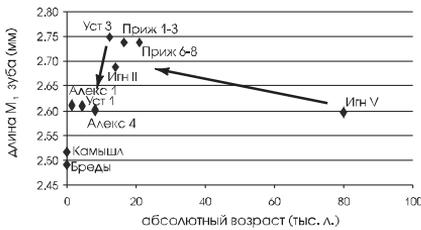
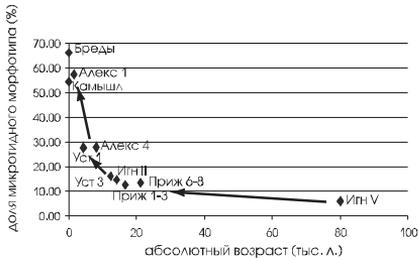
Требуется уточнения подвидовой статус полевок из горных районов Приполярного и Полярного Урала. По изученным признакам они значительно отличаются от ямальских. Во-первых, отмечена существенная разница в размерах, а во-вторых, по доле микротидного морфотипа современные и ископаемые полевки из горных областей превосходят современных животных с Ямала. В работе Т.А.Дупал (2000) также отмечена специфика размерных показателей и закономерностей роста узкочерепных полевок в горных районах.

Для определения микротаксономического статуса на основе размерных и морфотипических характеристик применен метод кластерного анализа (рис.3).

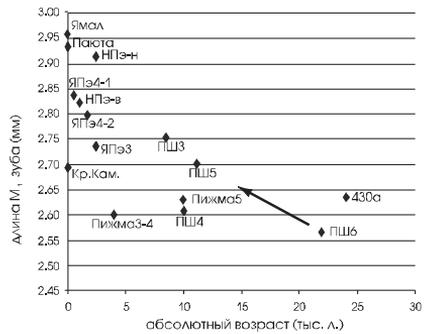
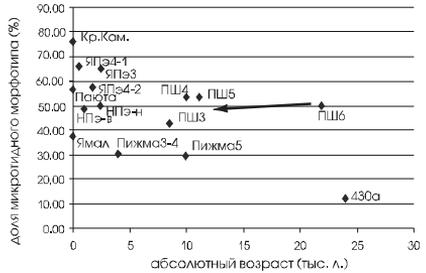
К подвиду *Microtus gregalis gregalis*, кроме современных выборок из Брединского и Камышловского районов, отнесены узкочерепные полевки из слоя 1 местонахождения Алексеевская.



ЮЖНЫЕ



СЕВЕРНЫЕ



Дендрограмма сходства изучаемый выборку узкочерепных полевков метод полной связи, манхэттенские расстояния

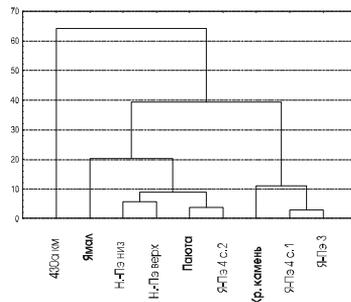
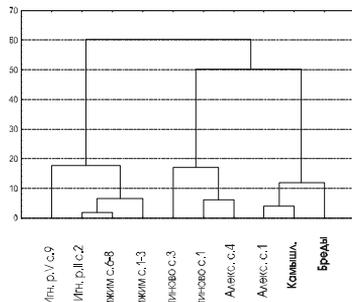


Рис. 3. Основные результаты.



Признакам, характерным для подвида *Microtus gregalis major*, кроме двух современных выборок с Ямала, не соответствует ни одна из современных или ископаемых выборок.

К вымершему подвиду (*Microtus gregalis kriogenicus*), описанному Л.И.Рековцом (1985), отнесены узкочерепные полевки из Игнatieвской пещеры (слой 2), местонахождения Прижим II и слоя 3 местонахождения Устиново.

Подвидовой статус узкочерепных полевок из остальных выборок требует дополнительного обсуждения.

По изученным признакам не обнаружено четкой границы между современным тундровым подвидом с Ямала и его хронологическими предшественниками на территориях, занятых современными тундрами и лесотундрами. Возможен вариант плавного изменения жившей здесь группировки от позднего плейстоцена к современности. На равнине размеры зубов увеличивались быстрее, чем шло усложнение жевательной поверхности, а в горных районах рост размеров отставал от увеличения складчатости зубов. Однако, не менее вероятным событием может считаться вселение крупных полевок с соседних восточных территорий после отступления ледника, оттеснивших жившую здесь ранее более мелкую форму в горные районы. В этом случае, современные полевки, обитающие на Приполярном и Полярном Урале, могут являться реликтами позднего плейстоцена.

Примером процесса перехода к современному подвиду *M. g. gregalis* можно рассматривать местонахождение Устиново, третий слой которого (возраст 12400 лет) содержит полевок, сходных с ископаемым подвидом (*M. g. kriogenicus*), верхний (возраст 4380 лет) — близких к рецентному *M. g. gregalis*.

Таким образом, время появления современных подвидов узкочерепной полевки на Южном, Приполярном, Полярном Урале и в Зауралье следует связывать со временем процессов климатической перестройки, ландшафтной дифференциации и формирования современной зональности на данных территориях в позднем голоцене. Тундровый адаптивный тип, одними из главных характеристик которого являются крупные размеры и высокие темпы роста, обнаруживается в Приуральской части Субарктики совсем недавно — только в конце субатлантика. А.Г.Малеева (Черных, Малеева, 1971) высказывала предположение о существовании на не покрытых ледником территориях Зауралья в плейстоцене двух форм узкочерепных полевок — мелкой и крупной, позднее разошедшихся и давших начало современным подвидам. Позднее (Смирнов, 1996) появились материалы, характеризующие позднплейстоценовых и голоценовых узкочерепных полевок с территорий северной части Среднего Урала, а также с Северного, Приполярного и Полярного Урала, которые не подтверждают этого предположения.



БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Т.П.Коуровой, А.В.Бородину, В.С.Балахонову, А.А. и В.А.Соколовым и всем сотрудникам ИЭРиЖ УрО РАН, оказавшим содействие в выполнении этой работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта РФФИ № 99–04–49032.

ЛИТЕРАТУРА

- Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 140 с.
- 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.
- Громов И.М., Поляков И.Я. Полевки (*Microtinae*). Л.: Наука, 1977. 504 с. (Фауна СССР. Млекопитающие. Т.III, вып.8).
- Дупал Т.А. Географическая изменчивость и подвидовая систематика узкочерепной полевки *Microtus (Stenocranius) gregalis* Pallas // Зоол. ж. 2000. Т. 79, N 7. С. 851–858.
- 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.
- Малеева А.Г. Об особенностях изменения во времени некоторых признаков *Microtus (Stenocranius) gregalis* Pall. и *Microtus oeconomus* Pall. // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск, 1977. С.25–37.
- Огнев С.И. Грызуны. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 457 с. (Звери СССР и прилежащих стран. Т.VII).
- Рековец Л.И. Микротериофауна деснянско-поднепровского позднего палеолита. Киев: Наук. Думка, 1985. 168 с.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 145 с.
- Смирнов Н.Г. и др. Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 244 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., Андричева Л.Н., Корона О.М., Зиновьев Е.В., Головачев И.Б., Павлов П.Ю., Хуфтхаммер А.-К. Материалы к характеристике биоты Приуральской Су-



- барктики в голоценовом оптимуме // Биота Приуральской Субарктики в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург, 1999. С. 23–60.
- Черных И.И., Малеева А.Г. Узкочерепная полевка (*Microtus (Stenocranius) gregalis* Pallas) из состава позднплейстоценовой «смешанной» фауны юга Тюменской области // Фауна Урала и пути ее реконструкции. Свердловск, 1971. С.15–25. (Уч. Зап. Урал. Гос. Ун-та. Сер. Биол. N 115, вып. 9).
- Nadachowski A. Late quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe, 1982. 109 p.

МОРОЗОБОЙНЫЕ ПОВРЕЖДЕНИЯ В РАННЕЙ И ПОЗДНЕЙ ДРЕВЕСИНЕ ХВОЙНЫХ ДЕРЕВЬЕВ, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ ЛЕСОТУНДРЕ

М.А.Гурская

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Резкие похолодания в сочетании с заморозками в течение вегетационного сезона приводят к образованию морозобойных повреждений в пределах годичного кольца ксилемы. Наиболее чувствительными к таким экстремальным событиям являются интенсивно делящиеся и растягивающиеся клетки (Glerum, Fagar, 1966). Весенние заморозки приводят к образованию морозобойных повреждений в ранней, а летние заморозки — к образованию подобных повреждений в поздней древесине.

У ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), образующих редколесья и редины на севере Западно-Сибирской равнины, было выбрано по 100 модельных деревьев каждого вида, и с них были собраны образцы в виде спилов и кернов на высоте 0.2 м. Выбор такой высоты для этого исследования был обусловлен особенностями распределения морозобойных повреждений по высоте ствола: на этой высоте они образуются в наибольшем количестве. Число колец в образцах колебалось от 10 до 160 шт. Определялось положение морозобойного повреждения в пределах ранней и поздней древесины годичного кольца. В работе были использованы данные по средней температуре на высоте 2 м с 1883 по 1999 гг. по метеостанции Салехард, расположенной в 20–30 км от места сбора образцов.

В древесине ели образуется большое количество морозобойных повреждений как в ранней, так и в поздней древесине. За последние 160 лет было найдено 70 лет (т.е. около 43% от общего количества лет), в которые образовались морозобойные кольца на высоте 0.2 м. На долю лет, содер-



жащих морозобойные повреждения в ранней древесине, приходится 80% от числа всех лет с морозобойными повреждениями, что выше доли лет, содержащей морозобойные повреждения в поздней древесине (40%). Морозобойные кольца в древесине лиственницы образуются значительно реже, чем у ели. Это связано с большей устойчивостью по сравнению с елью. В древесине лиственницы в последних 160 годичных кольцах морозобойные повреждения были выявлены в 27 кольцах (17%), т.е. почти в 2,5 раза реже, чем у древесины ели. На долю лет, содержащих морозобойные повреждения в ранней древесине, приходится 51% от числа всех лет с морозобойными кольцами, что не отличается от доли лет, содержащей морозобойные повреждения в поздней древесине (55%). В некоторые годы морозобойные повреждения образуются у ели и у лиственницы в ранней и в поздней древесине одновременно.

Анализ температуры показал, что за изученный период средняя температура июня-июля с 1920 по 1999 г. стала выше на $0,9^{\circ}\text{C}$, по сравнению с предыдущими годами (с 1883 по 1919 г.). Начиная с 1920-х годов происходит увеличение числа лет, содержащих повреждения в ранней древесине, по сравнению с числом лет, содержащих повреждения в поздней древесине у обоих видов. У ели в период с 1860 по 1919 г. около 30% лет содержало повреждения в ранней и поздней древесине (соответственно 32% и 28% лет). В последующие 80 лет (с 1920 по 1999 г.) доля лет, содержащих морозобойные повреждения в ранней древесине, возросла до 48%, тогда как доля лет, содержащих повреждения в поздней древесине, увеличилась незначительно, а именно до 32%. У лиственницы сибирской наблюдается сходная картина. В период с 1840 по 1919 г. выявлено 5% лет, содержащих повреждения в ранней древесине, а в последние 80 лет их количество возросло почти в 2 раза (до 12%), тогда как в поздней древесине их количество уменьшилось почти в 2 раза (с 15% до 6%). С 1920 г. образование морозобойных повреждений в поздней древесине также приурочено к холодным периодам. Морозобойные повреждения в поздней древесине у обоих видов образовывались с 1960 по 1970 г., когда температура июня-июля была ниже средней температуры за 1920–1999 г. на $0,9^{\circ}\text{C}$ и составляла $10,7^{\circ}\text{C}$. Следовательно, в более теплый период с 1920 по 1999 г. уменьшилось число заморозков и резких похолоданий в течение лета, но увеличилось число лет с возвратом холодов в поздневесенний период. В холодные периоды увеличивается число лет с такими экстремальными погодными событиями как летние заморозки и резкие похолодания в течение лета.

СВЕТЛЫЕ КОЛЬЦА В ДРЕВЕСИНЕ ХВОЙНЫХ ДЕРЕВЬЕВ В УСЛОВИЯХ ПРИОБСКОЙ ЛЕСОТУНДРЫ

М.А.Гурская*, Н.М.Дэви**

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

**Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

На северном пределе произрастания хвойных видов деревьев вегетационный период очень короткий (50–60 дней) и в экстремально холодные и короткие вегетационные периоды образуются годичные кольца, у которых клетки поздней древесины либо не сформированы, либо имеют тонкие стенки вследствие нарушения или раннего прекращения процессов одревеснения. Поздняя древесина таких колец имеет характерную светлую окраску, по которой они легко отличаются от нормальных колец. В литературе такие кольца получили название «светлые кольца» (Kaennel, Sweingruber, 1995).

Литературных данных о частоте повторяемости и причинах образования светлых колец в субарктических районах очень мало (Filion et al., 1986; Wang et al., 2000). Изучение таких колец у хвойных видов деревьев, произрастающих в условиях Сибирской Субарктики, не производилось.

Целью работы являлось изучение частоты повторяемости светлых колец, выявление связей между их образованием и температурными условиями вегетационного периода и использование полученных связей для целей реконструкции климатических условий прошлого.

Исследования проводились на двух видах — ели сибирской (*Picea obovata* Ldb.) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.), произрастающих в пределах южной части зоны лесотундры. Сбор образцов древесины был произведен на двух пробных площадях. Первая пробная площадь заложена в окрестностях г. Лабытнанги в лиственнично-еловом редколесье, а вторая — в лиственничном редколесье, расположенном в верховье р. Той-Пугол (в 13 км к северу от г. Лабытнанги). На этих площадях было выбрано по 100 модельных деревьев каждого вида, у которых были собраны образцы древесины в виде спилов и кернов на высотах 0.2 и 1 м.

У изученных образцов содержалось от 10 до 200 годичных колец. У образцов с первой пробной площади было просмотрено 11500 колец ели и 10000 лиственницы, у образцов со второй пробной площади — 14000 колец лиственницы. Для анализа температурных условий вегетационных периодов, в которые происходило образование светлых колец, использовались данные средних суточных температур воздуха с 1883 по 1999 гг. по станции Салехард, расположенной в 20–30 км от пробных площадей.



В работе были использованы светлые кольца, которые имеют тонкостенную позднюю древесину, потому что они присутствовали в наибольшем количестве у обоих видов. Таких колец у образцов лиственницы и ели оказалось около 4% от их общего числа. По таким кольцам была построена хронология на основе вычисления доли светлых колец от их общего числа для каждого года и по каждой высоте для обоих видов. Хотя хронология светлых колец по ели была получена за последние 140 лет (с 1860 по 2000 гг.), в анализ был включен более короткий ряд (с 1900 по 2000 гг.), когда количество использованных модельных деревьев стало больше десяти. Подобная хронология по лиственнице построена за последние 200 лет (с 1800 по 2000 гг.), а проанализирован хорошо обеспеченный моделями отрезок с 1830 по 2000 г. Расчет коэффициента корреляции и функции отклика был проведен в программе RESPONCE. При этом использовались средние суточные температуры воздуха, чтобы более точно определить период, влияющий на образование светлых колец в древесине ели и лиственницы. Для оценки сделанных реконструкций была вычислена синхронность реконструированных и исходных температур в программе SIMLA.

Наибольший коэффициент корреляции между хронологией, построенной по доле светлых колец, и средней температурой августа тех лет, когда образовались светлые кольца, был получен как для хронологий по лиственнице, так и для хронологии по ели (у обоих видов был получен одинаковый коэффициент корреляции $r=-0,60$). Значимые отрицательные связи между образованием светлых колец у *Picea mariana* и температурой августа были показаны в работе Л. Филион с соавторами (Filion et al., 1986). Слабые отрицательные статистические связи были найдены между хронологиями светлых колец обоих видов и температурой июня (по хронологиям лиственницы и ели $r=0,40$). Также были выявлены связи между хронологией светлых колец ели и средней температурой мая ($r=-0,59$). Со средней температурой июля прямых связей не найдено (коэффициент корреляции для хронологий лиственницы равен 0,04, для ели — 0,01). Отсутствие линейных связей между хронологиями светлых колец хвойных и температурой июля не исключает нелинейных связей. Известно, что именно в июле протекают процессы формирования и созревания поздней древесины хвойных деревьев (Антонова, 1999). Поэтому были проанализированы связи между температурами июля — августа и хронологиями светлых колец как по лиственнице, так и по ели. Были получены очень высокие отрицательные связи между температурами с 15–20 июля по 20–31 августа и рядами светлых колец обоих видов хвойных деревьев (значения коэффициента корреляции колеблются в диапазоне от -0.62 до -0.65). Отрицательные значения коэффициента корреляции указывают на то, что образование светлых колец в древесине хвойных деревьев происходит в холодные годы, когда тем-



пературы мая, июня, второй половины июля и всего августа ниже средних многолетних. Расчет функций отклика показал сходные результаты. У хронологий светлых колец у обоих видов наиболее сильный климатический сигнал получен по температуре августа (величина функции отклика между хронологией светлых колец и температурой августа -0.57 у лиственницы и -0.35 у ели) и температурой июня (соответственно -0.30 и -0.25). Хронология светлых колец по ели также содержит в себе сигнал средней температуры мая (-0.25). Значимого климатического сигнала по температуре июля не найдено (функция отклика составила для ряда по лиственнице -0.16 и для ели -0.18).

Высокое значение коэффициента корреляции между рядами светлых колец у обоих видов за периоды с 15–20 июля по 20–31 августа позволило вычислить коэффициенты множественного линейного регрессионного уравнения. По полученным уравнениям была проведена количественная реконструкция средней температуры лет, когда образовывались светлые кольца. Между реконструированными рядами и исходными температурными данными за этот же период был вычислен коэффициент синхронности. У лиственницы наибольший коэффициент синхронности был получен за период 20 июля — 31 августа (75–78%). У ели наибольший коэффициент синхронности был получен за период с 20 июля по 31 августа и за период с 20 июля по 20 августа (69–72%). Такие значения коэффициента синхронности считаются средними (Шиятов, 1986). По другим периодам (май, июнь, август), имеющим достоверные значения функции отклика, коэффициент синхронности реконструированного и инструментального рядов у обоих видов составил около 50–60%. Низкий коэффициент синхронности реконструированных рядов по хронологиям светлых колец лиственницы по температуре этих периодов связан с тем, что с этими периодами вегетационного сезона связь не является тесной. Низкий коэффициент синхронности между реконструированными температурами по хронологиям светлых колец ели может быть связана с тем, что ель является более теплолюбивой породой, чем лиственница, поэтому у нее выявлено большее количество связей с температурами изученных периодов вегетационного сезона в данном районе исследования. Кроме этого, ель является вечнозеленой породой, и на формирование годичного слоя прироста большое влияние оказывают условия предыдущих лет. На образование светлых колец у ели влияет температура в течение всего вегетационного сезона. Ванг и др. (Wang et al., 2000) указывают на связь между образованием светлых колец у *Picea mariana* и температурой всего вегетационного сезона.

Уравнение регрессии, построенное по средней температуре за период с 20 июля по 31 августа для хронологии по доле светлых колец лиственницы, имеет следующий вид: $Y=11.85-0.05*X_1 - 0.01*X_2$.



При этом Y — температура воздуха за период с 20 июля по 31 августа; X_1 — доля светлых колец на высоте 0.2 м; X_2 — доля светлых колец на высоте 1 м. Выполнить количественную реконструкцию температур удалось только для лиственницы сибирской, т.к. полученная хронология светлых колец по лиственнице была длиннее ряда метеорологических наблюдений, тогда как хронология светлых колец по ели была короче. Согласно полученной реконструкции, наиболее холодной вторая половина вегетационного сезона была в 1862, 1866, 1872 гг. Менее холодным период с 20 июля по 31 августа был в 1842, 1844, 1845, 1847, 1852, 1856, 1857, 1867, 1879, 1882 гг.

ЛИТЕРАТУРА

- Антонова Г.Ф. Рост клеток хвойных. Новосибирск: Сибирская издательская фирма «Наука», 1999. 232 с.
- Шиятов С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М: Наука, 1986. 136 с.
- Filion L., Payette S., Gautier L., Boutin Y. Light rings in subarctic conifers as a dendrochronological tool // Quaternary Res. 1986. V. 26. P. 230–279.
- Kaennel M., Sweingruber F.H. Multilingual glossary of dendrochronology: Terms and definitions in English, German, French, Spanish, Italian, Portuguese and Russian. Bern; Stuttgart; Vienna: Haupt, 1995. 467 p.
- Wang L., Payette S., Begin Y. A quantitative definition of light rings in black spruce (*Picea mariana* Mill.) at the arctic treeline in northern Quebec, Canada // Arctic, Antarctic and Alpine research. 2000. V. 32, № 3. P. 324–330.

РОЛЬ ПУРПУРНЫХ НЕСЕРНЫХ БАКТЕРИЙ В БИОДЕГРАДАЦИИ УГЛЕВОДОРОДОВ НЕФТИ

С.В.Драчук, А.И.Маркина, Д.Г.Смирнова

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Пурпурные несерные бактерии — фотогетеротрофные микроорганизмы, способные одновременно потреблять органические вещества и использовать энергию света. Они обладают большими возможностями в отношении использования разнообразных органических веществ как в аэробных, так и в анаэробных условиях (Кондратьева, 1996). Они обладают способностью к азотфиксации, к выделению фотоводорода, к биосорбции тяжёлых металлов и рядом других ценных для биотехнологии качеств. Большой практический интерес представляет изучение отношения этих бактерий к углеводородам нефти. Целью нашей работы было изучение распространения пурпурных не-



серных бактерий в нефтезагрязнённых почвах и возможности использования их для борьбы с нефтяным загрязнением.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Микрофлору почв изучали методом посева почвенных разведений на питательные среды. Для определения количества нефтеокисляющих грибов использовали среду Чапека без сахарозы с 1% дизельного топлива (Каневская, 1984), для нефтеокисляющих бактерий — минеральную среду с 1% дизельного топлива (Бердичевская и др., 1991), посев производили в чашки Петри. Для подсчёта фотогетеротрофов использовали среду для пурпурных несерных бактерий с 0.01% дрожжевого экстракта и 0.25% яблочной кислоты (Руководство ..., 1983), производили глубинный посев в пробирки и культивировали на свету в люминистате. Среды стерилизовали в автоклаве 30 мин. при 0.5 атм. Количество нефтепродуктов в почвенных пробах определяли весовым методом, экстрагируя их хлороформом.

Опыты по искусственному загрязнению почвы дизельным топливом (10%) проводили в стеклянных флаконах ёмкостью 450 мл с ватными пробками, куда вносили 50 г почвы, увлажнённой до 100% влагоёмкости. Для опытов использовали почву с территории биостанции госуниверситета, не загрязнённую углеводородами.

Объектами исследования служили штаммы пурпурных бактерий S1 и S5, выделенные из нефтезагрязнённой почвы, а также штамм X, выделенный из смазочно-охлаждающей жидкости. Все три штамма отнесены нами к роду *Rhodopseudomonas*. Кроме того, в работе использовано более двадцати штаммов нефтеокисляющих мицелиальных грибов и аэробные нефтеокисляющие бактерии штамма A2, отнесённого нами к роду *Rhodococcus*. При изучении физиологических свойств пурпурные бактерии выращивали анаэробно на свету на соответствующей среде, в которой при необходимости заменялись источники азота, углерода, и в которую вносили бикарбонат натрия до конечной концентрации 0.2%. Рост бактерий фиксировали по изменению оптической плотности на фотоколориметре при длине волны 590 нм. Значения оптической плотности пересчитывали на количество клеток, используя соответствующие калибровочные кривые.

Грибы выращивали на среде Чапека с дизельным топливом (поверхностное культивирование), аэробные нефтеокисляющие бактерии A2 — на среде «К» (Малашенко и др., 1973) с 0.3% бензойной кислоты или в парах керосина. Количество белка в среде определяли методом Лоури.

Все опыты проводили минимум в трёх повторностях. В таблицах приведены средние значения и стандартные ошибки среднего.



РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В табл.1 представлены результаты изучения почвенных проб с различной степенью загрязнения углеводородами, отобранных на разных территориях. Нефтеокисляющие мицелиальные грибы обнаружены во всех пробах, пурпурные несерные бактерии — только в пробах с углеводородным загрязнением. Эти данные согласуются с ранее полученными сведениями о распространении пурпурных бактерий в загрязнённых почвах (Драчук, Фирсов, 2000). Важно отметить, что эти микроорганизмы обнаружены в пробах, загрязнённых сырой нефтью (Урай, Покачи), а не только нефтепродуктами (Екатеринбург, Югорск).

Таблица 1. Численность пурпурных бактерий и нефтеокисляющих грибов в почве при нефтяном загрязнении

Место отбора пробы	Содержание углеводородов (%)	Пурпурные бактерии (тыс. клеток /г почвы)	Нефтеокисляющие мицелиальные грибы (тыс. КОЕ /г почвы)
Югорск, автостоянка	1.4	8.2	100
Урай, район нефтедобычи	2.3	5	20
Когалым, район нефтедобычи	11.4	0	22
Покачи, район нефтедобычи	21.3	10	16
Екатеринбург, массив гаражей	8.9	1000	
_____ // _____	0	0	16
Екатеринбург, двор университета	7.7	2	24
_____ // _____	7.2	6	10
_____ // _____	3.8	9	14
_____ // _____	0.6	0.4	42
_____ // _____	0	0	6
_____ // _____	0	0	16

Для подтверждения этих данных были проведены лабораторные опыты с искусственно загрязнённой почвой, в которую в количестве 10 тысяч клеток на грамм были внесены пурпурные бактерии коллекционных штаммов (*Rhodopseudomonas palustris*, *Rhodospirillum rubrum*, *Rhodobacter sphaeroides*), а также бактерии штамма *Rhodopseudomonas* sp. S1. Изменение количества аэробных нефтеокисляющих бактерий и грибов через два месяца после загрязнения показано в таблице 2. В таблице 3 показаны данные, характеризующие выживание пурпурных бактерий в почве в течение двух месяцев в зависимости от освещения и от наличия углеводов.



Таблица 2. Изменение численности нефтеокисляющих микроорганизмов в почве после внесения дизельного топлива

Пробы почвы	Аэробные нефтеокисляющие бактерии (млн кл./ г почвы)	Нефтеокисляющие микелиальные грибы (тыс.КОЕ/ г почвы)
Исходная почва	9.7 ± 1.7	16.9 ± 2.5
Контроль (без диз. топлива)	11.3 ± 2.5	16.0 ± 2.0
+Дизельное топливо (10%)	31.2 ± 4.2	28.3 ± 4.2

Таблица 3. Выживание пурпурных несерных бактерий в почве после внесения дизельного топлива

Штамм	Без диз. топлива		+ Дизельное топливо	
	Свет	Темнота	Свет	Темнота
<i>Rhodopseudomonas</i> sp. S1	+/-	+/-	+	+
<i>Rhodopseudomonas palustris</i>	+/-	+/-	+	+
<i>Rhodospirillum rubrum</i>	-	-	-	-
<i>Rhodobacter sphaeroides</i>	-	+/-	-	-

Условные обозначения: «+» — больше 10 тыс. кл. / г почвы, «+/-» — единичные клетки на 1 г почвы, «-» — живые клетки не обнаружены.

Через два месяца в загрязнённой почве увеличивалось количество аэробных нефтеокисляющих микроорганизмов (грибов и бактерий). Высокой оставалась численность пурпурных бактерий, относящихся к роду *Rhodopseudomonas*, в тех почвенных пробах, в которые вносились дизельное топливо. В почве без углеводов их численность значительно уменьшалась. Сохранение жизнеспособности этих бактерий не зависело от света, а зависело от наличия углеводов. Бактерии *Rhodospirillum rubrum* не выживали в почве ни в одном варианте опыта. Отдельные клетки *Rhodobacter sphaeroides* сохранились в почве без дизельного топлива в темноте.

Для выяснения диапазона концентраций углеводов, в пределах которых пурпурные бактерии могут развиваться в почве, бактериями *Rhodopseudomonas* sp. S1 инокулировали почву (10 тыс. кл. / г) с различной концентрацией дизельного топлива. Об изменении их численности через 2 месяца можно судить по данным таблицы 4. Живые пурпурные бактерии сохранялись в почве при загрязнении от 5 до 25%.

Приведённые данные указывают на то, что заселение нефтезагрязнённых почв осуществляют, в основном, представители рода *Rhodopseudomonas*. Эти микроорганизмы сохраняют жизнеспособность в почве при концентрациях углеводов от 0.4 до 25%, и их рост не зависит от света.



Таблица 4. Влияние количества внесённого дизельного топлива на выживание в почве бактерий *Rhodopseudomonas* sp. S1 (условные обозначения такие же, как в табл. 3)

Количество дизельного топлива (%)	Выживание бактерий
0	-
5	+/-
10	+
25	+
50	-

Бактерии штаммов X и S5, так же как бактерии штамма S1, на основании ряда признаков (морфология клеток, способность к почкованию), были отнесены к роду *Rhodopseudomonas*. На свету в анаэробных условиях бактерии этих трёх штаммов в качестве источников углерода и доноров электронов использовали различные органические кислоты (ацетат, бутират, малат, сукцинат, фумарат и др.). Хуже использовали сахара, сахароспирты, аминокислоты. В отсутствие других источников углерода, исследуемые микроорганизмы не росли на углеводородах ни в аэробных, ни в анаэробных условиях. Эти данные указывают на то, что в загрязнённой почве пурпурные бактерии потребляют не собственно углеводороды, а продукты их неполного окисления. Эти вещества накапливаются в результате жизнедеятельности нефтеокисляющих бактерий и, особенно, грибов и представляют собой, во многих случаях, низкомолекулярные органические кислоты (Билай, Коваль, 1980).

Более подробно исследовали штамм *Rh.* sp. S1. В таблицах 5 и 6 представлены результаты изучения роста бактерий этого штамма на органических кислотах на свету в анаэробных условиях с различными источниками азота и при добавлении бикарбоната. Фиксировали два параметра: прирост числа клеток к моменту прекращения роста (к началу стационарной фазы) и удельную скорость роста в экспоненциальной фазе.

Добавление бикарбоната достоверно увеличивало рост (оба параметра) со всеми источниками азота. Рост на среде без азота указывает на возможность азотфиксации. Судя по удельным скоростям роста, лучшим источником азота был аммонийный азот, что характерно для пурпурных бактерий (Кондратьева, 1996). Однако, на бутирате прирост на среде с аммонием был хуже, чем на среде без азота или с нитратом калия. Вероятно, это связано с тем, что нитрат и молекулярный азот выступают в качестве акцепторов электронов при анаэробном потреблении такого восстановленного соединения, каким является бутират. Бикарбонат также может выступать в качестве акцептора электронов, т. к. при фиксации углекислоты в цикле Кальвина расходуется NADH (Кондратьева, 1996).



Таблица 5. Рост бактерий *Rhodopseudomonas sp. S1* на органических кислотах на свету (второй пассаж)

Источник азота и наличие бикарбоната	Увеличение числа клеток(млн/мл)		
	ацетат	малат	бутират
KNO ₃	55 ± 15	606 ± 31	94 ± 22
NH ₄ Cl	619 ± 15	553 ± 17	64 ± 12
без N	215 ± 8	387 ± 35	158 ± 44
KNO ₃ + CO ₂	597 ± 34	677 ± 17	309 ± 37
NH ₄ Cl + CO ₂	849 ± 58	665 ± 31	180 ± 17
без N + CO ₂	315 ± 4	333 ± 92	242 ± 6

Таблица 6. Удельные скорости роста бактерий *Rhodopseudomonas sp. S1* на органических кислотах на свету (второй пассаж)

Источник азота и наличие бикарбоната	Удельные скорости роста (час ⁻¹)		
	ацетат	малат	бутират
KNO ₃	0.014 ± 0.003	0.018 ± 0.001	0.013 ± 0.001
NH ₄ Cl	0.018 ± 0.002	0.022 ± 0.001	0.017 ± 0.002
без N	0.011 ± 0.001	0.014 ± 0.001	0.020 ± 0.004
KNO ₃ + CO ₂	0.020 ± 0.001	0.022 ± 0.001	0.025 ± 0.001
NH ₄ Cl + CO ₂	0.020 ± 0.002	0.040 ± 0.001	0.025 ± 0.002
без N + CO ₂	0.015 ± 0.001	0.015 ± 0.001	0.023 ± 0.001

Анаэробный рост бактерий *Rh. sp. S1* в темноте на этих же субстратах был очень слабым и лишь незначительно стимулировался нитратом и бикарбонатом. Бактерии *Rh. sp. S1* оказались также способными к росту в темноте в аэробных условиях на малате и ацетате. Таким образом, исследуемые микроорганизмы способны потреблять органические кислоты на свету и в темноте, используя различные акцепторы электронов (молекулярный кислород, молекулярный азот, бикарбонат, нитраты).

Для доказательства возможности роста на продуктах неполного окисления углеводов бактерии *Rh. sp. S1* выращивали на культуральной жидкости грибов, которую в отношении 1:1 разбавляли средой для пурпурных несерных бактерий, из которой был исключён источник углерода (малат). Для получения культуральной жидкости нефтеокисляющие мицелиальные грибы культивировали поверхностным способом в течении одного месяца на среде Чапека с дизельным топливом, лимитированной по азоту в 10 раз, т. к. недостаток азота способствует накоплению органических кислот (Билай, Коваль, 1980). Мицелиальных грибы относились к родам *Penicillium*, *Aspergillus*, *Cladosporium*. Бактерии *Rh. sp. S1* на свету в анаэробных условиях росли на культуральной жидкости большей части грибов (рис. 1). Та же закономерность



наблюдалась для бактерий *Rh. sp. S5*, *Rh. sp. X*, *Rh. palustris*, *R. rubrum*. Бактерии *Rh. sp. S1*, кроме того, росли на дизельном топливе совместно с грибами на свету (рис. 2), что открывает возможности для создания искусственных нефтеокисляющих ассоциатов.

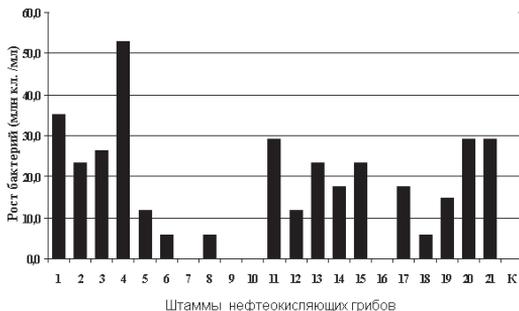


Рис. 1. Рост пурпурных бактерий *Rhodopseudomonas sp. S1* на культуральной жидкости грибов.

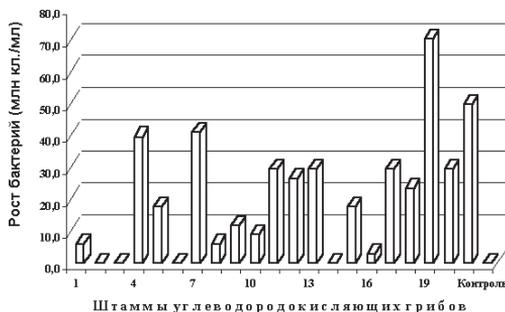


Рис. 2. Рост пурпурных бактерий *Rhodopseudomonas sp. S1* при совместном культивировании с нефтеокисляющими грибами.

Общая схема участия пурпурных несерных бактерий в биодegradации нефтяных загрязнений представлена на рис. 3. Потребляя продукты неполного окисления углеводов, эти микроорганизмы могут восстанавливать нитраты, фиксировать молекулярный азот и углекислоту (как бактерии *Rh. sp. S1*). Кроме того, для некоторых пурпурных бактерий доказана способность выделять фотоводород, восстанавливать сульфаты и катионы тяжёлых металлов (Кондрагьева, 1996).

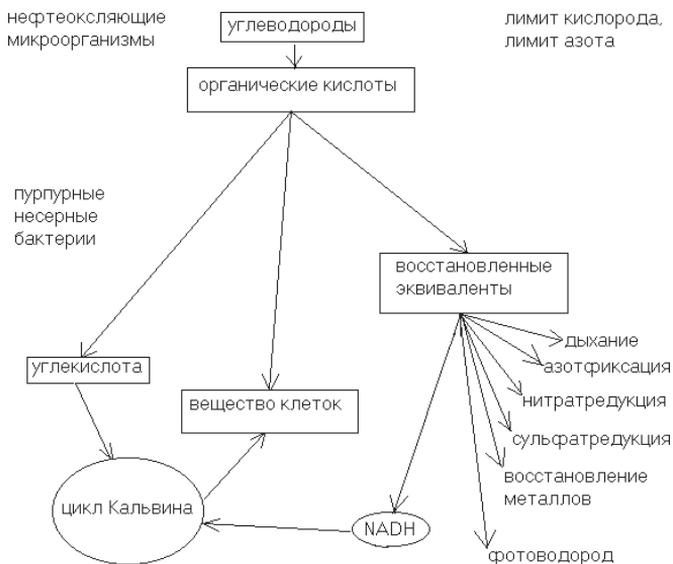


Рис. 3. Участие пурпурных несерных бактерий в биодegradации углеводов.

Способность к азотфиксации имеет важное значение для создания био-препаратов, т. к. включение в консорциум нефтеокисляющих микроорганизмов бактерий-азотфиксаторов позволяет компенсировать недостаток азота в нефтезагрязнённых почвах. Данные таблиц 7 и 8 доказывают возможность использования аэробными нефтеокисляющими бактериями *Rhodococcus* sp. A2 лизированной биомассы пурпурных бактерий в качестве источника азота при росте на керосине и бензойной кислоте.

Таблица 7. Использование бактериями *Rhodococcus* sp. A2 биомассы пурпурных бактерий в качестве источника азота при росте на керосине (количество лизированной биомассы 133 мкг белка/ мл)

№	Варианты опыта		Рост <i>Rhodococcus</i> sp. A2 (млн кл./ мл)
	источник углерода	источник азота	
1	керосин	_____	2.7 ± 0.9
2	керосин	KNO ₃	35.5 ± 5.9
3	биомасса	биомасса	6.2 ± 0.6
4	керосин	биомасса	14.7 ± 1.8



Таблица 8. Использование бактериями *Rhodococcus sp. A2* биомассы пурпурных бактерий в качестве источника азота при росте на бензойной кислоте (количество биомассы в первом опыте — 83 мкг белка / мл, во втором опыте — 109 мкг белка / мл)

№	Варианты опыта		Рост <i>Rhodococcus sp. A2</i> (млн кл./ мл)	
	источник углерода	источник азота	опыт 1	опыт 2
1	бензоат	—————	22.2 ± 1.2	2.9 ± 0.8
2	бензоат	KNO ₃	243.6 ± 0.3	—————
3	биомасса	биомасса	18.8 ± 0.7	—————
4	бензоат	биомасса	40.0 ± 17	99.3 ± 1.5

ВЫВОДЫ

В почвах, загрязнённых углеводородами, в отличие от незагрязнённых почв, помимо аэробных нефтеокисляющих микроорганизмов, развиваются пурпурные несерные бактерии.

Выделенные штаммы отнесены к роду *Rhodopseudomonas*. Бактерии этих штаммов не используют углеводороды в качестве источника углерода, однако растут с использованием продуктов неполного окисления углеводородов (низкомолекулярных органических кислот).

Пурпурные несерные бактерии являются частью микробного нефтедеградующего комплекса и благодаря способности к азотфиксации могут обогащать загрязнённую почву связанным азотом, способствуя деструкции загрязнителя.

Возможно создание искусственных ассоциаций пурпурных бактерий и нефтеокисляющих микроорганизмов для борьбы с углеводородным загрязнением.

ЛИТЕРАТУРА

- Бердичевская М.В., Козырева Г.И., Благиных А.В. Численность, видовой состав и оксигенная активность углеводородоксилирующего сообщества нефтезагрязнённых речных акваторий Урала и Западной Сибири // Микробиология. 1991. Т. 60, вып. 6. С. 122–128.
- Билай В. И., Коваль Э.З. Рост грибов на углеводородах нефти. Киев: Наукова Думка, 1980. 340 с.
- Драчук С.В., Фирсов Н.Н. Пурпурные несерные бактерии в почвах, загрязнённых нефтепродуктами // Автотрофные микроорганизмы: Материалы конф. Москва, 2000. С. 75–76.
- Каневская И.Г. Биологические повреждения промышленных материалов. Л.: Наука, 1984. 232 с.
- Кондратьева Е. Н. Автотрофные прокариоты. М.: Изд-во МГУ, 1996. 312 с.



- Малашенко Ю.Р., Романовская В. А., Богаченко В.Н., Хотян П.В., Волошин Н.В. Особенности углеводородного питания микроорганизмов, растущих на природном газе // Микробиология. 1973. Т. 42, вып. 3. С. 403–408.
- Руководство к практическим занятиям по микробиологии / Под ред. Н.С. Егорова. М.: Изд-во МГУ, 1983. 215 с.

ФЛОРА ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ ОБНАЖЕНИЙ УЛЬТРАОСНОВНЫХ ГОРНЫХ ПОРОД СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Д.В. Дьяконов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Скалистые обнажения представляют большой интерес с точки зрения изучения флоры и растительности. Особенности экологических условий, вызванные резкими колебаниями температуры и влажности, повышенной инсоляцией, определяют уникальность скальной бриофлоры.

Данная работа посвящена изучению флоры листостебельных мхов обнажений ультраосновных горных пород. Был проведен ее систематический, географический и экологический анализ. Также было сделано сравнение бриофлор скальных обнажений гранитов, известняков и ультраосновных горных пород.

Сбор материала проводился летом 1999–2000 гг. в окрестностях биостанции УрГУ — на выходах пироксенитов, серпентинитов, дунитов, и на Уктусских горах — выходы дунитов. При обработке данных были также использованы материалы, полученные И.Л. Гольдберг.

В составе бриофлоры скалистых обнажений исследованной территории выявлено 75 видов листостебельных мхов, относящихся к 46 родам, 23 семействам. Из них 33 вида являются облигатными литофилами (окрестности биостанции — 31 вид, Уктусские горы — 8 видов). Были обнаружены дополнительные местонахождения некоторых редких видов: *Fabronia ciliaris*, *Pseudoleskeella catenulata*. В сложении бриофлоры скалистых обнажений исследованной территории принимают участие виды, относящиеся к бореальному (42,7%), горному (21,3%), арктогорному (10,7%), неморальному (9,3%), космополитному (5,3%), гипоарктогорному (4,0%) и степному (1,3%) географическим элементам; для 5,3% видов принадлежность к какому-либо элементу не установлена. Полученные данные позволяют охарактеризовать изучаемую бриофлору как горно-бореальную. По отношению к субстрату преобладают факультативные литофилы (58,7%), облигатных литофилов — 41,3%. Преобладание мезофитов среди экологических групп мхов скалистых обнаже-



ний связано с тем, что большинство видов произрастает не на голой поверхности скал, а в расщелинах и нишах, заполненных мелкоземом. При сравнении бриофлор скалистых обнажений гранитов, известняков и ультраосновных горных пород было выявлено следующее: а) По видовому составу бриофлоры гранитов и ультраосновных горных пород схожи. Бриофлора известняков имеет существенные отличия. б) На скалистых обнажениях гранитов и ультраосновных горных пород преобладают факультативные литофилы, на обнажениях известняков — облигатные литофилы. На состав и структуру мохового покрова скалистых обнажений оказывает влияние ориентация склона: большее число видов произрастает на северных склонах.

ОСОБЕННОСТИ ПОВРЕЖДЕНИЯ ЛИПЫ МЕЛКОЛИСТНОЙ ЧЛЕНИСТОНОГИМИ-ФИЛЛОФАГАМИ В ГОРОДЕ ИЖЕВСКЕ

И.В.Ермолаев, О.В.Сидорова

Удмуртский госуниверситет, г.Ижевск

Взаимодействия в системе растение-фитофаг могут существенно трансформироваться в условиях антропогенных воздействий (Козлов, 1987; Fuhrer, 1985). В связи с этим важный научный и практический интерес представляют исследования особенностей существования консорциев древесных растений городов.

В 1999 г. в посадках г. Ижевска исследовали сезонную динамику повреждения листьев липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) членистоногими-филлофагами. Для этого по городу было заложено 15 пробных площадей. На каждой площади выбрали по 10 модельных деревьев. В период с 30 мая по 10 сентября с интервалом один раз в декаду оценивали поврежденность и изъятие листовой поверхности (Богачева, 1990) на постоянной модельной ветви, взятой с северной экспозиции нижнего яруса кроны каждого из 150 модельных деревьев. За это время сделали 211587 просмотров листьев. Выделяли следующие типы повреждений: объедание, галлообразование, скелетирование, минирование и трубкообразование.

Анализ комплексов членистоногих-филлофагов липы в г. Ижевске и за пределами городской черты показал схожесть их видового состава.

На протяжении вегетации среди повреждений доминировало объедание — 72.0±4.7%. Минирование, галлообразование, скелетирование и трубкообразование составили 18.5±5.7, 7.2±1.4, 2.1±0.6 и 0.2±0.1% (во всех случаях n=11) от общего количества повреждений соответственно.

В течение сезона общая поврежденность листьев филлофагами росла и в конце вегетации составила 22.7±2.4% от общего количества листьев на модель-



ной ветви. При этом 1.3% листьев имели по два типа повреждения. В течение сезона наблюдали достоверное увеличение доли объединенных (до $10.9 \pm 1.0\%$) и минированных (до $12.5 \pm 2.2\%$) листьев. Повышение доли скелетированных листьев происходило до середины сезона (до $0.5 \pm 0.1\%$). На протяжении вегетации изменения в доле иных повреждений были несущественными.

В течение исследованного периода основная доля объединенных и скелетированных листьев имела изъятие листовой пластинки до 25% (доминировали повреждения в диапазоне 5–10%). Повышения со временем доли листьев с изъятием более 25% не происходило. Аналогичную картину наблюдали и для минированных листьев (преобладали повреждения в диапазоне 10–25%).

Результаты исследования показали значительную изменчивость повреждений листьев липы на разных пробных площадях. В частности, общая поврежденность в конце вегетации варьировала от 7.4 ± 1.3 (пробная площадь № 1) до 87.7 ± 6.6 (пробная площадь № 9) % от общего количества листьев на модельной ветви.

Таким образом, листья липы мелколистной в г. Ижевске повреждаются членистоногими разных экологических групп. Общая поврежденность листьев в конце вегетации 1999 г. составила $22.7 \pm 2.4\%$ ($n=150$). При этом изъятие листовой пластинки в большинстве случаев не превышало 25%.

ЛИТЕРАТУРА

- Богачева И.А. Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 137 с.
- Козлов М.В. Ответные реакции популяций насекомых на антропогенные воздействия. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1987. 60 с.
- Fuhrer E. Air pollution and the incidence of forest insect problems // Z. ang. Ent. 1985. V. 99. P. 371–377.

К ВОПРОСУ О СОПРЯЖЕННОЙ ЭВОЛЮЦИИ ПАРАЗИТОВ И ХОЗЯЕВ

О.Н.Жигилева

Тюменский госуниверситет

Изучению биологических систем паразитических организмов в последнее время уделяется большое внимание в связи с углубленным изучением популяционной биологии паразитов и проблем глобальной коэволюции видов в биосфере. Эволюция в системе «паразит-хозяин» означает, что одновременно происходят коэволюция системы естественного отбора паразита и его адап-



тация к условиям эндогенного обитания (Петров, 1993). Поскольку средней естественного отбора паразита является внутренняя среда организма хозяина, содержащая определенный набор метаболитов, в изучении вопросов сопряженной эволюции членов паразитарных систем наиболее ценные сведения, на наш взгляд, может дать использование биохимических маркеров.

Цель данного исследования — изучение закономерностей сопряженной генетической изменчивости в паразитарных системах. Задачи: провести сравнительный анализ полиморфных белковых систем паразитов и хозяев; изучить особенности генетической изменчивости во взаимодействующих популяциях паразитов и хозяев; исследовать популяционно-генетическую структуру разнообразных паразитарных систем.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужил пыхьян *Coregonus lavaretus pidschian* из р. Пур (64 экз.) и его паразиты: скребни *Neoechinorhynchus crassus*, цестоды *Diphyllobothrium ditremum*, *D. dendriticum* (плероцеркоиды), *Proteocephalus exiguus*, нематоды *Philonema sibirica*, ракообразные *Salmincola coregonorum*; остромордая лягушка *Rana arvalis* из окрестностей гг. Тюмень, Ирбит, Нижне-Тавдинского, Аромашевского районов (486 экз.) и ее паразиты — *Pneumonoeces sibiricus*, *Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis* и *Cosmocerca ornata*; а также сельскохозяйственные животные и их паразиты: крупный рогатый скот (30 экз.) и личинки II-III возрастов подкожного овода *Hypoderma bovis*, овцы и личинки миазных мух *Wohlfahrtia magnifica*, желудочные оводы лошадей *Gastrophilus pecorum* и *G. intestinalis*. Для изучения генетической изменчивости применяли стандартный метод электрофореза белковых экстрактов в 7,5% ПААГ. У позвоночных в мышцах и крови, у насекомых в гемолимфе, у гельминтов в тканях тела изучали неспецифические эстеразы (3.1.1.1, 3.1.1.2), GOT (2.6.1.1), LDH (1.1.1.27), MDH (1.1.1.37), SOD (1.15.1.1), ферментные белки (миогены, альбумины, гемоглобины, трансферрины и др.).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Электрофоретический анализ белков паразитов и хозяев выявил сходство по числу и электрофоретической подвижности фракций ряда белковых систем. Сходство белковых спектров паразитов и хозяев, вероятно, является конвергентным, выработанным в процессе их длительной коэволюции. В условиях внутренней среды организма хозяина у паразитов отбираются варианты ферментов, близкие к ферментам хозяина по своим характеристикам. В качестве другого фактора отбора может выступать иммунитет хозяина, обеспечивающий худшую приживаемость паразитов с белками, резко отличными от белков хозяина.



Наличие общих аллелей позволило рассчитать индексы генетического подобия и построить дендрограммы генетического сходства разных видов паразитов и хозяев. На рисунке 1 представлена дендрограмма сходства пыжьяна и его паразитов. Наименьшее генетическое расстояние разделяет виды одного рода — *Diphyllobothrium ditremum* и *D. dendriticum*. Их сходство с другим представителем класса цестод — *P. exiguus* — составляет 32,9%. Генетическое сходство нематод *Philonema sibirica* и ракообразных *Salmincola coregonorum*, по всей видимости, конвергентное, обусловленное сходством их экологии: наличием свободноплавающей планктонной личинки, узкой специфичностью к одному и тому же хозяину — сига. Генетическое сходство пыжьяна со специфическими паразитами — *Philonema sibirica* и *Salmincola coregonorum* больше, чем с цестодами, которые более характерны для планктоядных сиговых рыб. Наибольшее генетическое расстояние отделяет от других паразитов скребней. Это может быть связано с тем, что эти группы паразитов приспособились к разным группам промежуточных хозяев. В то время как для нематод и цестод промежуточными хозяевами служат планктонные ракообразные, жизненный цикл неоэхиноринхусов реализуется с участием бентосных ракушковых раков.

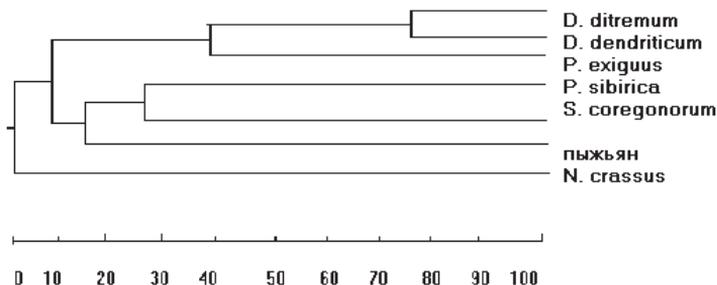


Рис. 1. Дендрограмма генетического сходства пыжьяна и его паразитов.

Популяционно-генетический анализ паразитарных систем остромордой лягушки позволяет оценить степень сопряженности популяций паразитов и хозяев. В таблице представлены данные, характеризующие связь между показателями зараженности и индексами генетического подобия гельминтов с лягушкой. Экстенсивность инвазии (ЭИ) может служить мерой экологической сопряженности паразитов и хозяев, так как отражает вероятность их встречи в биоценозах. Индекс Нея служит мерой генетической сопряженности популяций паразита и хозяина. Коэффициент корреляции между ЭИ и индексом Нея



показывает силу и характер связи между генетической и экологической сопряженностью популяций хозяев и паразитов. Для *P. sibiricus*, *Rh. bufonis* и *C. ornata* выявлены положительные высокие и средние корреляционные связи. Другими словами, чем выше зараженность лягушек этим гельминтом в определенной местности, тем больше выражено сходство генетических структур популяций паразитов и хозяев. Отсутствие такой связи в системе «лягушка — *O. filiformis*» может быть вызвано слабой коадаптированностью партнеров — их индексы генетического подобия минимальны.

Таблица. Корреляция между степенью генетического сходства и показателями зараженности лягушки гельминтами

Вид гельминта	Показатель	Ирбит	Кучак	Тюмень	Аромашево	Коэффициент корреляции
<i>Rh. bufonis</i>	I _N	32.9	21.7	8.3	25.5	+0.61
	ЭИ	96.3	37.8	40.9	31.6	
<i>P. sibiricus</i>	I _N	21.9	29.5	24.6	29.0	+0.84
	ЭИ	19.8	46.7	45.5	63.2	
<i>O. filiformis</i>	I _N	0.4	2.2	0.5	6.9	-0.30
	ЭИ	29.6	64.6	90.9	43.2	
<i>C. ornata</i>	I _N	7.9	-	-	21.7	+0.998
	ЭИ	39.5	6.3	4.6	47.7	

Обозначения: I_N — Индекс Нея, прочерк обозначает отсутствие данных.

На рисунке 2 представлена дендрограмма генетического сходства личинок насекомых-паразитов сельскохозяйственных животных. Наименьшее генетическое расстояние разделяет виды одного рода *Gastrophilus*, что обусловлено их филогенетической близостью. Подкожный овод ближе по белковому составу вольфартовой мухе, чем другим оводам. Это можно объяснить сходными условиями паразитирования и филогенетической близостью хозяев. Личинки гастрофилюсов занимают различные отделы желудочно-кишечного тракта однокопытных, а личинки вольфартовой мухи и гиподермы паразитируют в открытых ранах или свищах под кожей парнокопытных животных.

Таким образом, коэволюция паразитов и хозяев в значительной степени отражается на генетической структуре паразитов и сопровождается, с одной стороны, возникновением генетического сходства у далеких в систематическом отношении групп позвоночных и беспозвоночных животных и, с другой, уменьшением генетического сходства между близкими видами паразитов, специализированных на разных группах хозяев.

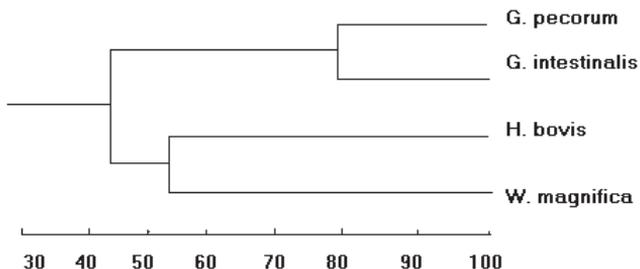


Рис. 2. Дендрограмма генетического сходства личинок насекомых–паразитов сельскохозяйственных животных.

ВЫВОДЫ

Сходство белковых систем паразитов и хозяев является следствием их сопряженной эволюции.

Индексы генетического подобия паразитов и хозяев указывают на степень их экологической сопряженности и тесноты коэволюции.

Специализация к разным группам хозяев ведет к уменьшению генетического сходства близких форм паразитов.

ЛИТЕРАТУРА

Петров О.Е. Среда обитания паразитов и генетическая изменчивость // Успехи соврем. биол. 1993. Т. 113, № 6. С. 702–716.

ДИНАМИКА ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ *TARAXACUM OFFICINALE* S.L. В УСЛОВИЯХ ТОКСИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ

Т.В.Жуйкова*, Ю.М.Березина**, И.В.Язькова**

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

** Нижнетагильский государственный педагогический институт

Динамика возрастной структуры — это одно из существенных свойств популяций, отражающих способность системы к самоподдержанию ее устойчивости. Тип возрастного спектра связан с биологическими свойствами вида, следовательно, изменение его представляет форму реакции ценопопуляции на



внешнее воздействие. Целью данной работы было изучение годичной динамики возрастной структуры ценопопуляций *T. officinale* s.l., произрастающих в градиенте токсического загрязнения почв тяжелыми металлами.

Исследования проводятся с 1996 в районе промышленного центра (г. Нижний Тагил). Изучено семь ценопопуляций одуванчика лекарственного. Возрастной состав ценопопуляции определяли по общепринятым методикам (Изучение..., 1986).

В период с 1996 по 1998 год ценопопуляции отнесены к нормальным с полночленным возрастным спектром. В последующие годы большинство ценопопуляций становятся неполночленными из-за отсутствия или единичной встречаемости субсенильных и сенильных особей. В этот период происходит значительное омоложение всех ценопопуляций. На протяжении всего периода исследования почти все ценопопуляции характеризуются по классификации Л.А.Жуковой (1967) и по новой классификации «дельта-омега», предложенной Л.А.Животовским, как молодые. Исключение составляет ценопопуляция максимально загрязненного участка — Рудник, которая в 1996 году характеризуется как переходная, в период с 1997 по 1999 год — как молодая, в 2000 году снова переходная (по классификации «дельта-омега»). Таким образом, импактная ценопопуляция подвержена динамичной смене возрастного состава (переход от старой нормальной к молодой нормальной). Это может быть обусловлено, с одной стороны, некоторым усилением семенного возобновления в отдельные годы, когда популяция характеризуется как молодая, а с другой стороны, быстрым переходом молодых особей в разряд следующей более зрелой возрастной группы. Эти процессы могут быть вызваны как ингибированием, так и активированием физиологических, биохимических и других процессов в организме растений под действием тяжелых металлов и, как следствие, проявляться в задержке или ускорении какой-либо из онтогенетических фаз развития.

Необходимо отметить, что во всех ценопопуляциях подрост на протяжении всего периода исследования преобладает над репродуктивной и состарившейся фракцией. На долю прегенеративной фракции приходится от 71.4 до 78.9%, следствием чего является стабильное поддержание ценопопуляций на уровне молодых.

Анализ годичной динамики одного из интегральных показателей — возрастности — на фоновом и импактном участках показал, что его изменение происходит волнообразно на обоих участках, но временной диапазон различен: на фоне он равен 3–4 годам, а в импактной ценопопуляции — более 5 лет. В качестве причин динамических процессов могут выступать: 1 — различные темпы изменения соотношения молодых и зрелых особей; 2 — более длительное пребывание особей в предгенеративном состоянии в условиях загрязнения; 3 — лучшее семенное возобновление в этих же условиях.



Второй интегральный показатель — средняя энергетическая эффективность популяции — показывает нагрузку популяции на энергетические ресурсы среды в определенный момент времени (Животовский, 2000). Установлено, что нагрузка популяции на энергетические ресурсы среды в период исследования изменяется незначительно. Средняя эффективность, равная 0,15–0,3 отн. ед., а в отдельные годы в некоторых ценопопуляциях — 0,4, говорит о незначительном использовании ресурсов среды, что связано с преобладанием в ценопопуляциях молодых особей. Таким образом, средняя эффективность является относительным показателем, не зависящим от экологических и средовых параметров, а связана только с возрастной структурой популяции.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 01–04–96402 и 99–05–64587).

РЕПРОДУКТИВНАЯ СТРУКТУРА *TARAXACUM OFFICINALE* S.L. В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ

Т.В.Жуйкова*, О.А.Северюхина**

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

** *Нижнетагильский государственный педагогический институт*

В последнее десятилетие большую актуальность приобретают исследования, связанные с изучением биологических систем, подверженных действию антропогенных загрязнителей. Очевидно, что техногенное воздействие коренным образом влияет на одну из центральных функций жизни — воспроизводство. Несмотря на многочисленные исследования репродуктивного воспроизводства представителей травянистой растительности в зонах промышленного загрязнения, информацию об адаптационных возможностях и устойчивости отдельных видов, а также о характере реакции природных популяций на антропогенный стресс, нельзя считать исчерпывающей. В связи с этим целью данного исследования было изучение репродуктивной структуры ценопопуляций *Taraxacum officinale* s.l., произрастающих в условиях техногенного загрязнения среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования были ценопопуляции одуванчика лекарственного *Taraxacum officinale* s.l. (Определитель..., 1994). Вид полиморфный. Ранее установлено, что структуру ценопопуляций в исследуемом районе составляют две морфологические формы *T. off. f. dahlsiedtii* и *T. off. f. pectinatiforme* (Жуйкова, 1999). *T. officinale* s.l. — многолетнее травянистое растение, триплоид,



размножающийся вегетативно и семенами. По типу полового размножения это факультативный апомикт. Семена его образуются посредством нередуцированного партеногенеза, благодаря чему последние в корзинке являются генетически идентичными. Повсеместная встречаемость, существование в широком диапазоне экологических условий, легкость и доступность идентификации в природе, длительная продолжительность жизни обуславливают возможность использования данного вида для оценки ответной реакции репродуктивной структуры популяций на токсическое загрязнение среды.

Исследования проводились в период 1999–2000 года на Среднем Урале, в районе крупного промышленного центра (г. Нижний Тагил). Ценопопуляции одуванчика располагались на различном расстоянии от основного источника аэротехногенных выбросов — Нижнетагильского металлургического комбината. Ранее установлено, что геоботанические условия на участках сходные, а токсическая нагрузка изменяется в области от 1 до 33 отн. ед. (Безель и др., 1998; Жуйкова, 1999; Жуйкова и др., 1999).

Сбор материала проводился на семи участках с различной степенью техногенного загрязнения. В каждой ценопопуляции был проведен анализ генеративной структуры двух морфологических форм *T. officinale* s.l. с использованием следующих показателей: количество, длина, диаметр цветоносов, диаметр корзинки у основания, высота корзинки, расположение чашелистиков. Корзинки, находящиеся в закрытом состоянии, собирали посемейно в бумажные пакеты у 10 растений каждой формы

Далее были проанализированы следующие показатели: общее количество семян в корзинке, количество выполненных и невыполненных семян, средняя семенная продуктивность особи, масса 50 и 1000 штук семян, продуктивность генеративного побега (мг).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проведен анализ количественных и качественных признаков генеративной сферы одуванчика. Установлено, что число цветоносов у средневозрастных растений *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme*, произрастающих в градиенте токсической нагрузки, варьирует от 3 до 65 штук на одном растении. У первой формы наиболее часто встречаются растения с количеством цветоносов от 1 до 7 шт., у второй — от 8 до 14 шт. Диапазон изменчивости признака у *T. off. f. dahlstedtii* в три раза уже, чем у *T. off. f. pectinatiforme*. Растения с количеством цветоносов свыше 35 шт. у обеих форм встречаются единично. Длина цветочной стрелки варьирует от 352,16 до 475,34 мм. Отмечена тенденция к увеличению длины цветоносов с возрастанием токсической нагрузки на участках у обеих форм. Диаметр цветочной стрелки изменяется в пределах от 3,98 до 5,19 мм; диаметр корзинки у основания варьирует от



12,31 до 14,63 мм; высота корзинки варьирует от 15,73 до 25,24 мм. Не установлено достоверных различий показателей между исследуемыми формами и зависимости от токсической нагрузки на участках.

Таким образом, анализ морфологических признаков генеративной сферы показал, что они являются устойчивыми и не зависят от состояния окружающей среды.

Одним из показателей воздействия токсической нагрузки может служить степень варьирования признака. Все исследуемые признаки характеризуются низким коэффициентом вариации (2-3%, в единичных случаях до 6%), что также свидетельствует об их высокой стабильности.

Проведен анализ индивидуальной изменчивости семенной продуктивности *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme*. Общее число семян в корзинке варьирует от 111 до 288 шт., число выполненных семян — от 0 до 262 шт. У *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme*, произрастающих в градиенте токсической нагрузки, определено процентное отношение выполненных и невыполненных семян к общему количеству семян в корзинке, принятому за 100%. Показано, что число выполненных семян в корзинке может колебаться от 67 до 98%. У *T. off. f. dahlstedtii* на участках фоновой и буферных зон с увеличением загрязнения процент выполненных семян возрастает. Однако, отмечено значительное снижение исследуемого показателя у этой формы на участке с максимальным загрязнением. Доля невыполненных семян в корзинке у *T. off. f. dahlstedtii* на максимально загрязненном участке возрастает до 20%. Методом множественных сравнений Шеффе показано, что доля выполненных семян у данной формы, произрастающей на загрязненном участке, достоверно ниже, чем на всех остальных участках ($P < 0,001$). Аналогичная картина показана и для *T. off. f. pectinatiforme* — процент выполненных семян на импактном участке достоверно ниже, чем на всех остальных ($P < 0,001$). На слабо загрязненных участках количество выполненных семян у исследуемой формы самое высокое и достигает в среднем 90-100%. Сравнение исследуемого показателя у *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme*, произрастающих на максимально загрязненном участке, с помощью F критерия Фишера показало отсутствие достоверных различий между ними.

Изучена средняя семенная продуктивность и продуктивность генеративного побега одуванчика. По определению И.В.Вайнагия (1974) под средней семенной продуктивностью понимают общее количество семян на одну особь данного вида, а под продуктивностью генеративного побега — массу семян в одной цветочной корзинке.

Показано, что в пределах всей выборки наблюдается разброс значений от 1100 до 2500 семян на одно растение. В градиенте токсической нагрузки с увеличением загрязнения отмечено достоверное возрастание средней семен-



ной продуктивности у обеих форм ($P < 0,001$). У растений *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme* из ценопопуляций максимально загрязненных участков показатели выше, чем из фоновых ($P < 0,001$). В условиях минимального загрязнения показатель средней семенной продуктивности у *T. off. f. pectinatiforme* незначительно ниже, чем у второй формы. Однако, на участках со средним и максимальным загрязнением выявлена картина, обратная фоновому участку. Значение исследуемого показателя у *T. off. f. pectinatiforme* выше по сравнению с *T. off. f. dahlstedtii*. Достоверных различий по исследуемому показателю между формами не выявлено.

Анализ продуктивности генеративного побега показал отсутствие достоверных различий между формами на фоновом участке. На минимально загрязненных участках буферной зоны исследуемый показатель у *T. off. f. pectinatiforme* выше, чем у *T. off. f. dahlstedtii*. Однако, с увеличением загрязнения на исследуемых участках отмечено снижение продуктивности генеративного побега у *T. off. f. pectinatiforme* и возрастание у *T. off. f. dahlstedtii*. Попарное сравнение по *t*-критерию Стьюдента подтвердило различие между формами на импактном участке ($P < 0,05$).

Таким образом, на импактном участке у *T. off. f. dahlstedtii* среднее количество семян, формирующихся на одном растении меньше, чем у второй формы, однако, масса этих семян у *T. off. f. dahlstedtii* в данных условиях значительно выше.

Проведен анализ зависимости исследуемых показателей от числа генеративных побегов. Все растения по изучаемым показателям ранжировали на 6 групп. Установлено, что общее количество семян в корзинке и количество выполненных семян у обеих форм не зависит от числа генеративных побегов. У обеих форм одуванчика наблюдается закономерное увеличение средней семенной продуктивности с ростом числа цветоносов. Минимальное значение показателя у *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme* выявлено при 3–6 цветоносах. У *T. off. f. dahlstedtii* максимального значения данный показатель достигает при 19–24 цветоносах. У второй формы максимальные значения показателя выявлены при 25–29 цветоносах.

У *T. off. f. dahlstedtii* максимальная продуктивность побега показана при числе цветоносов от 11 до 18 шт. У второй формы максимальный показатель отмечен при числе цветоносов более 19 штук на особь. Необходимо отметить, что при минимальном числе цветоносов не выявлено различий между формами по исследуемому показателю, однако при формировании на растении более 19 цветоносов, продуктивность генеративного побега у *T. off. f. dahlstedtii* снижается, а у *T. off. f. pectinatiforme* — возрастает.

Таким образом, семенная продуктивность зависит от числа генеративных побегов. С увеличением числа цветоносов на одну генеративную особь пока-



затель возрастает у обеих форм. Однако, у *T. off. f. dahlstedtii* с увеличением числа цветоносов и количества семян, производимых растениями, масса этих семян снижается.

ВЫВОДЫ:

1. Морфологические признаки репродуктивной сферы одуванчика, такие как длина и диаметр цветоноса, диаметр и высота корзинки, являются стабильными, не зависящими от условий окружающей среды.

2. Диапазон изменчивости количества цветоносов у *T. off. f. dahlstedtii* в три раза уже, чем у *T. off. f. pectinatiforme*.

В градиенте токсической нагрузки среди растений первой формы наиболее часто встречаются особи с числом цветоносов менее 7 шт., у второй — от 7 до 14 шт.

3. В градиенте нагрузки с увеличением загрязнения средняя семенная продуктивность у *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme* возрастает, однако доля выполненных семян в условиях максимального загрязнения у этих форм достоверно снижается, по сравнению с остальными участками.

4. В условиях максимального загрязнения среднее количество семян, формируемых на одном растении *T. off. f. dahlstedtii* меньше, однако масса этих семян больше, чем у второй формы.

5. Общее количество семян и количество выполненных семян в корзинке не зависят от числа цветоносов, формируемых на растении.

6. Установлен порог качества потомства одуванчика: у *T. off. f. dahlstedtii* при формировании на растении более 11 цветоносов продуктивность генеративного побега снижается, а у второй формы возрастает.

Таким образом, выявлена разнонаправленная стратегия адаптации одуванчика лекарственного к токсическому стрессу, проявляющаяся на уровне репродуктивной структуры: у *T. off. f. dahlstedtii* адаптация к токсической нагрузке происходит за счет улучшения качества репродуктивной сферы, а у *T. off. f. pectinatiforme* — за счет количества.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 01–04–96402 и 99–05–64587).

ЛИТЕРАТУРА

- Безель В.С., Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н. Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов // Экология. 1998. № 5. С. 376–382.
- Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
- Жуйкова Т.В. Ценопопуляции *Taraxacum officinale* s.l. в условиях токсического загрязнения среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1999. 26 с.



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.

Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994. 525 с.

СТРОЕНИЕ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ *PINUS SYLVESTRIS* L. В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ (УФИМСКИЙ ПРОМЫШЛЕННЫЙ ЦЕНТР)

Г.А.Зайцев

Институт биологии Уфимского НЦ РАН, г. Уфа

Древесные растения в условиях промышленных центров испытывают значительные техногенные нагрузки, приводящие к изменениям в строении не только надземной, но и подземной части растения (Ярмишко, 1997; Зайцев, 2000; Zaitsev, Kulagin, 1999).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

С целью изучения устойчивости сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) к действию промышленного загрязнения проводились исследования строения корневой системы *P. sylvestris* в условиях Уфимского промышленного центра (УПЦ) (Предуралье). Работа проводилась в полевые периоды 1998–2000 гг. Объектом исследования служили лесные культуры *P. sylvestris*, расположенные в районе действия выбросов группы нефтеперерабатывающих заводов (НПЗ). Возраст насаждений — 40–50 лет. В качестве относительного контроля были выбраны одновозрастные насаждения *P. sylvestris*, расположенные в 40 км к юго-западу от УПЦ (в регионе преобладают юго-западные и южные ветра). Подбор, закладку и описание пробных площадей (ПП) проводили по методике В.Н.Сукачева (1966), краткая таксационная характеристика насаждений приведена в табл.1. Оценку относительного жизненного состояния (ОЖС) насаждений *P. sylvestris* проводили по методике В.А.Алексеева (1990). Изучение строения корневой системы *P. sylvestris* проводили методом монолитов (Орлов, 1967; Колесников, 1972; Красильников, 1983), почвенные траншеи закладывали до глубины 2 м. Использовали монолиты размером 20x20x10 см. Определялась длина корней, приходящаяся на единицу площади горизонтальной поверхности 10–см-ого слоя почвы (см/м²), корни по диаметру делили на три фракции: до 1 мм (поглощающие), 1–3 мм (полускелетные) и более 3 мм (скелетные) (Рахтеенко, 1952; Калинин, 1989).



Таблица 1. Краткая таксационная характеристика насаждений *P.sylvestris* Уфимского промышленного центра

№ ПП	Формула древостоя	Возраст, лет	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Количество стволов, шт./га	Запас древесины, м ³ /га
1	10С	45	$\frac{12,81^1}{8,0-18,0}$	$\frac{12,02^1}{6,0-14,5}$	$\frac{1425^2}{700}$	$\frac{228,49^3}{37,48}$
2	9С 1Кл	45	$\frac{12,58^1}{8,0-20,0}$	$\frac{12,64^1}{7,0-16,0}$	$\frac{1550^2}{475}$	$\frac{256,44^3}{34,81}$
3	10 С	50	$\frac{18,35^1}{12,0-28,0}$	$\frac{22,76^1}{12,0-27,0}$	$\frac{1033^2}{16}$	$\frac{644,57^3}{3,08}$

1 В числителе — средние значения показателей, в знаменателе — пределы колебаний;

2 В числителе — количество живых деревьев, в знаменателе — количество сухих деревьев;

3 В числителе — запас древесины живых деревьев, в знаменателе — запас древесины сухих деревьев.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали, что ОЖС насаждений *P.sylvestris* в условиях загрязнения характеризуются как «сильно ослабленные», в контроле — как «здоровые». В условиях УПЦ деревья *P.sylvestris* имеют ажурные кроны (табл. 2), стволы плохо очищаются от мертвых сучьев, сильно повреждена хвоя. В насаждениях высока доля сухостоя (до 37%) и отмирающих деревьев (до 14%). В условиях относительного контроля деревья *P.sylvestris* имеют хорошо сформированную крону, стволы очищены от мертвых сучьев, отсутствуют видимые поражения хвои.

Таблица 2. Характеристика диагностических признаков жизненного состояния насаждений *P.sylvestris* Уфимского промышленного центра

№ ПП	Густота кроны, %	Наличие на стволе мертвых сучьев, %	Степень повреждения хвои, %
1	20 - 50	40 - 70	20 - 60
2	20 - 50	50 - 70	30 - 50
3	60 - 70	1 - 20	1 - 20

Установлено (табл. 3), что в условиях нефтехимического загрязнения происходит увеличение длины корней *P.sylvestris* (сумма длины корней всех фракций) во всех слоях почвы, за исключением поверхностного (0–10 см) слоя и слоя 70–90 см, где в контроле отмечается увеличение длины корней по сравнению с НПЗ. Общая длина корней *P.sylvestris* в метровом слое почвы в усло-



виях нефтехимического загрязнения составляет $66993 \text{ см}^2/\text{м}^2$, в контроле — $63309 \text{ см}^2/\text{м}^2$. Максимум корненасыщенности почвы отмечается на глубине 10–20 см (НПЗ — $12695 \text{ см}^2/\text{м}^2$, контроль — $12483 \text{ см}^2/\text{м}^2$), что составляет примерно 18% длины всех корней. Максимум длины поглощающих корней также отмечается на глубине 10–20 см (НПЗ — $10273 \text{ см}^2/\text{м}^2$, контроль — $10575 \text{ см}^2/\text{м}^2$), максимальная длина скелетных корней в условиях загрязнения и в контроле отмечается на глубине 0–10 см ($862 \text{ см}^2/\text{м}^2$ и $1018 \text{ см}^2/\text{м}^2$ соответственно). Максимальная насыщенность почвы полускелетными корнями в контроле отмечается на глубине 0–10 см ($1707 \text{ см}^2/\text{м}^2$), в условиях загрязнения — на глубине 10–20 см ($1874 \text{ см}^2/\text{м}^2$).

Таблица 3. Корненасыщенность почвы ($\text{см}^2/\text{м}^2$) в насаждениях *P.sylvestris* Уфимского промышленного центра

Глубина, см	Длина корней на единицу площади, $\text{см}^2/\text{м}^2$					
	НПЗ			Контроль		
	< 1 мм	1-3 мм	> 3 мм	< 1 мм	1-3 мм	> 3 мм
0-10	6126,95	1309,63	861,90	7547,42	1707,00	1017,50
10-20	10272,89	1874,38	547,80	10574,70	1405,31	503,13
20-30	8221,62	1368,63	755,00	5578,16	923,33	275,28
30-40	5458,06	751,50	389,50	3396,77	610,56	274,72
40-50	4276,08	489,63	222,75	2065,56	478,75	170,25
50-60	4046,45	528,38	226,25	3360,16	475,25	74,25
60-70	4777,79	685,50	199,75	4929,81	543,50	75,75
70-80	3685,70	538,88	140,13	5396,06	515,25	139,00
80-90	3532,17	458,75	185,25	4876,36	519,50	150,50
90-100	4443,07	483,38	135,00	5059,14	414,75	251,25

Выявлены различия во фракционном составе корневой системы *P.sylvestris* (табл. 4). Во всех горизонтах почвы в условиях загрязнения наблюдается уменьшение доли поглощающих корней *P.sylvestris* в общей длине корней на 1–5%. В контроле на глубине 20–60 см наблюдается увеличение доли полускелетных корней *P.sylvestris* (до 8%), в остальных слоях почвы доля полускелетных корней уменьшается на 1–4% (по сравнению с НПЗ). Доля скелетных корней *P.sylvestris* в условиях нефтехимического загрязнения и в контроле колеблется незначительно (на 1–3% в сторону увеличения или уменьшения).

В заключении следует отметить, что в окрестностях нефтехимических предприятий не наблюдается полной деструкции насаждений *P.sylvestris*. Установлено, что в насаждениях *P.sylvestris* в условиях нефтехимического загрязнения УПЦ наблюдается увеличение корненасыщенности почвы. Увеличение корненасыщенности почвы в насаждениях *P.sylvestris* можно рассматривать как адаптивную



реакцию деревьев, направленную на компенсацию потерь в надземной фитомассе. Изменение в строении корневой системы *P.sylvestris* (в сторону увеличения корненасыщенности) обеспечивает устойчивый рост и развитие насаждений *P.sylvestris* в условиях преобладающего нефтехимического загрязнения Уфимского промышленного центра. При проведении своевременного лесоводственного ухода можно прогнозировать устойчивый рост лесных культур *P.sylvestris* в условиях Уфимского промышленного центра до возраста 80–100 лет.

Таблица 4. Фракционный состав корневой системы *P.sylvestris* Уфимского промышленного центра

Глубина, см	Доля каждой фракции в общей длине корней, %					
	НПЗ			Контроль		
	< 1 мм	1-3 мм	>3мм	< 1 мм	1-3 мм	>3мм
0-10	73,83	15,78	10,39	73,48	16,62	9,91
10-20	80,92	14,76	4,31	84,71	11,26	4,03
20-30	79,47	13,23	7,30	82,31	13,62	4,06
30-40	82,71	11,39	5,90	79,33	14,26	6,42
40-50	85,72	9,82	4,47	76,09	17,64	6,27
50-60	84,28	11,01	4,71	85,95	12,16	1,90
60-70	84,37	12,10	3,53	88,84	9,79	1,37
70-80	84,44	12,35	3,21	89,19	8,52	2,30
80-90	84,58	10,98	4,44	87,92	9,37	2,71
90-100	87,78	9,55	2,67	88,37	7,24	4,39

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 00–04–48688, 01–04–06382).

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В.А. Некоторые вопросы диагностики и классификации поврежденных загрязнением лесных экосистем // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука, 1990. С. 38–54.
- Зайцев Г.А. Особенности формирования корневых систем сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.) в техногенных условиях Предураля (Уфимский промышленный центр): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа: БГУ, 2000. 16 с.
- Калинин М.И. Корневедение: учебное пособие. Киев: УМК ВО, 1989. 196 с.
- Колесников В.А. Корневая система плодовых и ягодных растений и методы ее изучения. М.: Сельхозиздат, 1972. 191 с.
- Красильников П.К. Методика полевого изучения подземных частей растений (с учетом специфики ресурсоведческих исследований). Л.: Наука, 1983. 208 с.



- Орлов А.А. Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможности учета годовичного прироста органической массы в толще лесной почвы // Лесоведение. 1967. № 1. С. 64–70.
- Рахтеенко И.Н. Корневые системы древесных и кустарничковых пород. М.: Гослесбумиздат, 1952. 106 с.
- Сукачев В.Н. Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1966. 333 с.
- Ярмишко В.Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб.: Изд-во НИИХ СПбГУ, 1997. 210 с
- Zaitsev G.A., Kulagin A.Yu. Features of formation of root systems *Pinus sylvestris* L. and *Larix sukaczewii* Dyl. under petrochemical pollution conditions // Assessment methods of forest ecosystems status and sustainability: Workshop. Krasnoyarsk, 1999. P.186–187.

ФЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ГЛАЗЧАТЫХ ПЯТЕН БАРХАТНИЦ (*LEPIDOPTERA: SATYRIDAE*)

Е.Ю.Захарова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Изучение закономерностей популяционной изменчивости необходимо для решения таких биологических проблем, как эволюционное прогнозирование, экологический мониторинг и оценка устойчивости популяционной структуры вида. Окраска насекомых неоднократно привлекала внимание различных авторов с точки зрения изучения закономерностей изменчивости и эволюции.

Эволюции рисунка надкрылий жесткокрылых на примере представителей семейств *Coccinellidae*, *Cerambycidae* и *Chrysomelidae* посвящены работы Н.Н. Филиппова (1961) и А.Г. Креславского (1975, 1977). Проблему эволюции рисунка чешуекрылых разрабатывал Б.Н. Шванвич, который положил в основу метод построения морфологических рядов изменчивости у нескольких близких видов (Шванвич, 1955; Schwanwitsch, 1956).

Популяционный аспект изучения изменчивости окраски насекомых связан с многолетним анализом природных популяций полиморфных видов. Вопросы, посвященные выяснению границ популяций, изучению изменчивости периферийных и центральных популяций, их адаптивности, становления признаков полового диморфизма и ряд других широко представлены в серии работ Ю.И.Новоженца (1997). Используя в качестве объектов исследования обыкновенную пенницу, майского жука, обыкновенного восковика, изменчивого усача и ряд других видов, он показал, что возможно проследить стабиль-



ность фенооблика природных популяций на протяжении десятков лет и географическую изменчивость на большей части ареала.

Среди насекомых, особенно чешуекрылых, излюбленным объектом как российских, так и многих зарубежных исследователей являются бабочки бархатницы — представители семейства *Satyridae* Boisduval, 1833, которые ранее были включены в качестве подсемейства *Satyrinae* в семейство *Nymphalidae* (Кузнецов, Стекольников, 2001; Karsholt, Razowski, 1996).

На основе анализа структуры элементов, составляющих рисунок крыльев бабочек семейства *Nymphalidae* Ничаут (Nijhout, 1990) предложил основной нимфалидный план рисунка и общую модель его формирования. Предполагается, что все реальные рисунки возникают в результате выборочного проявления, подавления, перемещения или деформации элементов рисунка основного плана. Развитие рисунка в одном департаменте крыла в значительной степени независимо от другого. Каждый элемент или серия гомологичных элементов рисунка варьирует независимо. Рассматривая развитие и эволюцию рисунка, необходимо принимать во внимание, что его изменение может затрагивать единственный элемент или относительно небольшую область крыла, не распространяясь на форму и расположение соседних негомологичных элементов. В схеме основного плана нимфалидного рисунка значительное место занимают «краевые глазки». Это концентрические структуры, напоминающие глаза крупных животных, отчего они и получили свое название — «глазчатые пятна» или «глазки».

Исследователи, изучающие изменчивость глазчатых пятен в крыловом рисунке бархатниц, по научным интересам могут быть разделены на два лагеря: первые — «экологи» — используют популяционный подход, рассматривая клинальную и островную географическую изменчивость в течение длительного времени в естественной природной среде; вторые — «генетики» — в условиях лабораторных экспериментов изучают развитие пятен в онтогенезе, их наследуемость и механизмы генетической детерминации.

Среди работ «экологов» наиболее широко известны классические исследования 50–70-х годов прошлого столетия, выполненные на модельном объекте — воловьем глазе *Maniola jurtina* (Ford, 1965 и др., Dowdeswell et al., 1967; Beaufou et al., 1970). С 1890-х годов в течение нескольких десятков лет был проведен сбор энтомологического материала на территории Западной Европы, а с 1920-х годов — непосредственно в Англии. В качестве меры популяционной изменчивости было принято число глазчатых пятен на исподе заднего крыла *M. jurtina*. Авторы использовали систему простого подсчета пятен без учета их расположения в ячейках, что внесло некоторую неопределенность в интерпретацию результатов, т.к. одно и то же число пятен может быть образовано различным их расположением в крыловом рисунке. Авторы не принимали во внимание эту неоднозначность, когда проводили подробнейший ана-



лиз клинальной и островной изменчивости природных популяций воловьего глаза на обширной территории Западной Европы.

Школой «генетиков», возглавляемой нидерландским ученым Полем Брэкфилдом, был изучен механизм генетической детерминации и развития глазчатого пятна на крыле в процессе онтогенеза. В качестве модельного лабораторного вида была выбрана тропическая бархатница *Bicyclus anupana*. Оказалось, что процесс развития пятна начинается в имагинальном диске личинки 5-го возраста и включает четыре стадии (Brakefield et al., 1996; Nijhout, 1996). Несмотря на раннюю закладку глазчатых пятен в крыловом рисунке и их видовую дифференциацию на стадии ранней куколки, глазчатые пятна являются весьма изменчивым признаком. Их фенотипическая изменчивость заключается в варьировании, во-первых, их общего числа; во-вторых, по расположению в конкретных крыловых ячейках; и, в-третьих, по размеру.

Таким образом, значительная изученность глазчатых пятен бархатниц, с одной стороны, с точки зрения популяционной экологии, а с другой — с точки зрения биологии развития, генетики и молекулярной биологии — создает предпосылки к возникновению «нового синтеза эволюционной биологии и биологии развития» (Гилберт и др., 1997).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе были использованы выборки двух видов бархатниц: *Coenonympha glycerion* Borkh. (890 экз.) и *Aphantopus hyperantus* L. (4442 экз.) — с территории Среднего и Южного Урала. Бабочки отлавливались автором в Свердловской области с 1993 по 1995 год и в Челябинской области с 1995 по 2000 г. Кроме того, был использован материал из д. Фомино (Свердл. обл.) и Ильменского заповедника (Челяб. обл.), который был собран студентами и сотрудниками кафедры зоологии Уральского университета в период с 1991 по 1999 г.

Камеральная обработка материала включала в себя определение пола особи, измерения размеров крыльев и глазчатых пятен на нижней стороне крыльев с использованием окулярного микрометра на бинокулярном микроскопе при увеличении $8\times 0,6$. Диаметр каждого пятна измеряли вдоль срединной линии той ячейки крыла, в которой оно расположено. В случае, если пятно не имело правильной сферической формы, всегда измеряли его максимальный диаметр. Пятна, частота встречаемости которых была меньше 100%, мы рассматривали в качестве фенов. Такие пятна обязательно должны присутствовать на обеих сторонах особи одновременно. Редкие асимметричные случаи проявления пятен не вносили в общий каталог.



РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Методом многофакторного дисперсионного анализа было показано, что дискретность проявления фенов крылового рисунка имеет пороговую природу (Захарова, 2000). Пороговость фенов заключается в том, что они проявляются в крыловом рисунке при достижении остальными пятнами определенного критического (порогового) размера.

Это позволяет представить их в виде фенов — устойчивых состояний дискретных неметрических признаков (Васильев, 1996), а наблюдаемую изменчивость рассматривать как эпигенетическую. Эпигенетическую изменчивость популяции удобнее всего описывать в виде эпигенетического ландшафта.

Из литературы известно несколько образных моделей эпигенетического ландшафта, например, в виде стеклянной горы или русла высохшей реки (Васильев, 1988).

Мы предлагаем представить эпигенетический ландшафт популяции как плоский участок земной поверхности, на котором имеются ямы различной глубины, напоминающие карстовые воронки. Срезая почву на разных глубинах параллельно поверхности, мы получаем серию плоскостей с отверстиями, диаметры которых будут соответствовать диаметрам воронок на этих глубинах. Если уровень «подземного среза» пройдет ниже воронки, то на плоскости не будет соответствующего отверстия. Отдельному срезу в нашей ландшафтной модели соответствует плоскость поверхности крыла с набором пятен рисунка. Диаметры отверстий, оставленных в почве воронками, отображают диаметры глазчатых пятен.

Построение ландшафтной модели включает следующие шаги:

1). Определение радиуса пятна в одной определенной крыловой ячейке и построение распределения значений этого признака по материалу всей выборки в виде гистограммы. В большинстве случаев распределение признака «размер пятна» приближается к нормальному. В случае, если пятно является феном, величина радиуса для первого класса распределения равна нулю. Если наличие пятна — стабильный признак (все особи в выборке имеют его в своем рисунке), то первый класс распределения включает минимальное значение его радиуса, обнаруженное в выборке (рис. 1А).

2). Преобразование гистограммы распределения размеров глазчатого пятна в кумуляту (рис. 1Б). Полученная кривая представляет собой новую форму прежнего распределения. По оси абсцисс отложены размеры радиусов пятен для каждого класса, а по оси ординат, на этот раз, значения кумулятивного процента.

3). Конструирование общей конфигурации глазчатого пятна. Поскольку кумулята отображает изменения размеров радиуса пятна в выборке, то, удвоив имеющиеся величины, мы получим значения диаметров. Осуществим уд-



воение значений следующим образом: зеркально отобразим кумюляту в вертикальной плоскости. В результате получаем две кривые, расстояние между ветвями которых соответствует диаметру глазчатого пятна (рис. 1В).

4). Переход от плоской к трехмерной конфигурации (рис. 1Г). Представим себе, что обе кумюляты описывают контуры одного объекта. Назовем этот объект воронкой. Нижний и верхний срезы воронки соответствуют минимальному и максимальному значениям диаметра пятна в выборке, а ее форма отображает характер изменения этого показателя в выборке. Максимальная глубина воронки соответствует значению кумюлятивного процента особей, в рисунке которых обнаружено данное пятно.

«Нижний» диаметр и глубина воронки отображают особенности проявления пятна в крыловом рисунке. Если пятно является феном, то его «нижний» диаметр равен нулю. Глубина воронки в этом случае менее 100%. Иными словами, такая форма воронки предполагает наличие в популяции особей, лишенных этого фена в рисунке. О доле этих особей можно судить по величине кумюлятивного процента. Она определяется как разность между величиной, соответствующей дну воронки и ее верхним уровнем.

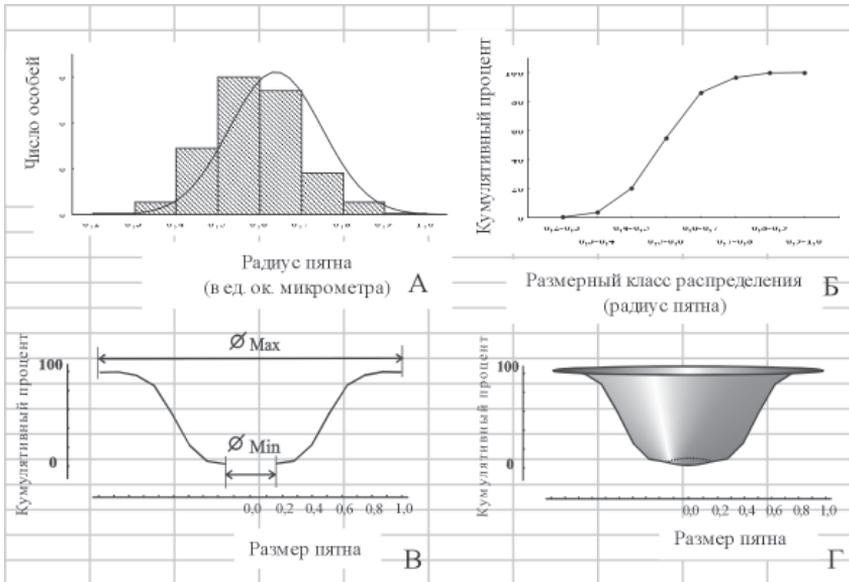


Рис. 1. Построение трехмерной модели эпигенетического ландшафта глазчатого пятна.

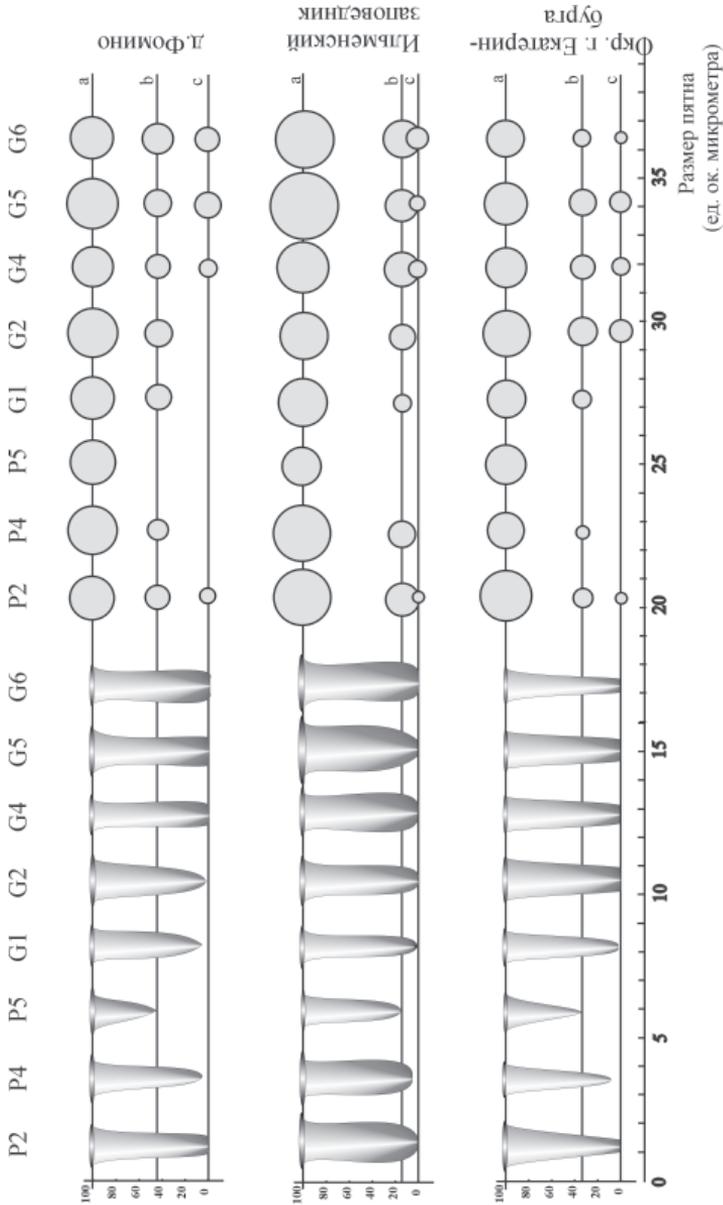


Рис. 2. Эпигенетические ландшафты популяций *Arhatatorus lurgatulus*.
 P2, P4, P5 — пятна рисунка переднего крыла; G1, G2, G4, G5, G6 — заднего крыла.

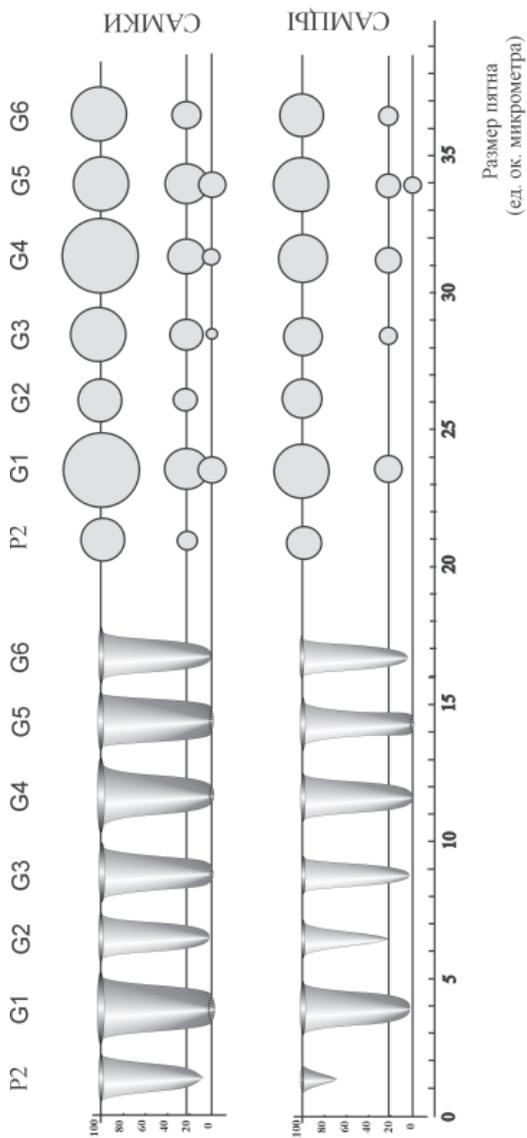


Рис. 3. Эпигенетический ландшафт глазчатых пятен *Coenonympha glaucetion* (Ильменский заповедник — 1998).
P2 — пятно рисунка переднего крыла; G1, G2, G3, G4, G5, G6 — пятна заднего крыла.



Эпигенетический ландшафт популяции уникален и единичен, поскольку отражает общие черты развития каждой особи. Для выяснения степени сходства были исследованы три популяции *Aphantopus hyperantus* и построены их эпигенетические ландшафты (рис. 2).

В левой части рисунка представлены пятна рисунка переднего и заднего крыльев в виде воронок, а в правой части — в виде трех поперечных срезов этих воронок на разной глубине. Верхний срез проходит на уровне максимального диаметра пятен, нижний — минимального, промежуточный — на глубине, соответствующей моменту проявления фена Р5. Глубина «промежуточного» среза отображает частоту встречаемости этого фена в каждой популяции. «Промежуточный» срез показывает также величину диаметра остальных пятен рисунка в момент появления фена Р5. Величины диаметров служат количественными характеристиками пороговых значений соответствующих фенетических признаков.

Эпигенетические ландшафты отличаются, кроме того, по форме воронок. Форма воронки может быть конусовидной или цилиндрической. Признак формы воронки у одного и того же пятна может меняться. Например, в популяции из окрестностей г. Екатеринбурга пятна Р4 и Р5 имеют конусовидную форму, а в популяции из ИГЗ форма этих же пятен приближается к цилиндрической.

Помимо количественных, между популяциями имеются качественные отличия. Например, в популяциях ИГЗ и д. Фомино пятно G2 является феном, а в популяции из окрестностей г. Екатеринбурга это постоянный элемент рисунка.

Для всех изученных видов характерно, что половые различия изменчивости глазчатых пятен в значительной степени перекрывают географические и временные. Использование методики конструирования эпигенетического ландшафта не только это подтверждает, но и позволяет наглядно представить характер этих различий.

На примере *Coenonympha glycerion* (рис. 3) хорошо заметно, что размеры пятен у самок крупнее и частота встречаемости фенов выше, чем у самцов. Поэтому если провести поперечный срез на одном и том же уровне отдельно для выборок самцов и самок, то окажется, что не все фены, присутствующие в рисунке самок, будут обнаружены у самцов.

Итак, применение предлагаемой методики визуализации эпигенетического ландшафта глазчатых пятен позволяет выявить и описать внутривидовые половые различия по размерам и частотам встречаемости фенов, а между популяциями — хроно-географические.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 00-04-48440 и № 01-04-06369.



ЛИТЕРАТУРА

- Васильев А.Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М., 1988. С. 158–169.
- Васильев А.Г. Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 47 с.
- Гилберт С.Ф., Опиц Д.М., Рэф Р.А. Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития // Онтогенез. 1997. Т. 28, № 5. С. 325–343.
- Захарова Е.Ю. Глазчатые пятна как пороговые фенетические признаки рисунка крыльев бабочек. На примере бархатниц (*Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae*) // Биосфера и человечество: Материалы конф. молодых ученых памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского (24–28 апр. 2000 г.). Екатеринбург, 2000. С. 112–120.
- Креславский А.Г. Наследственный полиморфизм, наследственный мономорфизм и их роль в эволюции окраски у листоедов (*Coleoptera, Chrysomelidae*) // Журн. общ. биол. 1975. Т. 36, №6. С. 878–885.
- Креславский А.Г. Некоторые закономерности изменчивости и эволюции рисунков на надкрыльях у жуков-листоедов // Зоол. ж. 1977. Т. 56, вып. 7. С. 1043–1056.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. Сравнительная морфология гениталий самцов в подсемействах Morphinae и Brassolinae и восстановление сем. Satyridae, status resurt. (*Lepidoptera*) в новом объеме // Энтомол. обозрение. 2001. Т. 80, № 1. С. 121–136.
- Новожен Ю.И. Основные итоги изучения полиморфизма у насекомых // Успехи энтомологии на Урале. Екатеринбург, 1997. С. 148–152.
- Филиппов Н.Н. Закономерности аберративной изменчивости рисунка надкрылий жесткокрылых // Зоол. ж. 1961. Т. 40, вып. 3. С. 372–385.
- Шванвич Б.Н. Об изменчивости рисунка у чешуекрылых, преимущественно *Heterocera* // Зоол. ж. 1955. Т. 34, вып. 6. С. 1283–1291.
- Beaufoy E.M., Dowdeswell W.H., McWhirter K.G. Evolutionary studies on *Maniola jurtina* (*Lepidoptera, Satyridae*). The Southern English stabilisation, 1961–68 // Heredity. 1970. V. 25. P. 105–112.
- Brakefield P., Gates J., Keys D., Kesbeke F., Wijngaarden P., Monteiro A., French V., Carroll S. Development, plasticity and evolution of butterfly eyespot patterns // Nature. 1996. № 384. P. 236–241.
- Dowdeswell W.H., McWhirter K.G. Stability of spot-distribution in *Maniola jurtina* throughout its range // Heredity. 1967. V. 22. P. 187–210.
- Ford E.B. Ecological Genetics. London: Methuen, 1965. 335 p.
- Karsholt A., Razowski J. Notes to The Lepidoptera of Europe. A distributional checklist. Apollo Books Denmark, 1996.
- Nijhout H.F. A comprehensive model for color pattern formation in butterflies // Proc. R. Soc. Lond. 1990. V. 239. P. 81–113.
- Nijhout H.F. Focus on butterfly eyespot development // Nature. 1996. № 384. P. 209–210.
- Schwanwitsch B.N. Color-pattern in *Lepidoptera* // Энтомол. обозрение. 1956. Т. 35, № 3. С. 530–546.

ИЗУЧЕНИЕ ЯВЛЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ НА РАЗНЫХ СТРУКТУРНЫХ УРОВНЯХ

А.В.Иванов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Явление биологического разнообразия выступает одной из составных частей биотаксономии (Formenkreislehre, в понимании Schilder, 1952). Разработка методологических основ биоразнообразия, как и биотаксономии, необходима для построения естественной системы организмов, которая объединяет последних географически, экологически, палеонтологически.

Но более естественной представляется система, основанная на группировке организмов по их строению (морфологии) (Schilder, 1952).

В настоящий момент среди исследователей, которые занимаются изучением явления биоразнообразия, нет сколько-нибудь солидарного мнения на предмет определения понятия рассматриваемого явления. Исторически сложилось так, что пристальное внимание в изучении этого феномена уделялось в большинстве случаев оценке существующего многообразия животных и растительных организмов, и, в случае необходимости, их сохранения. В этом смысле выработка подходов к исследованию биоразнообразия выступает причиной для обоснования мер по защите природных объектов. Основные мероприятия в данном контексте направлены на составление таксономических кадастров, изучение экологических характеристик представителей изучаемых таксонов и придание им разнообразных статусов охраны.

В этом смысле научное знание направлено на изучение рассматриваемого явления как на данность, нечто исторически сложившееся. Целью нашей работы выступает анализ методологии явления биологического разнообразия и понятий, составляющих данное явление. Основное внимание уделяется не установлению факта разнообразия, а определению компонентов, формирующих последнее, и отношений между ними. Отправным пунктом нашего исследования выступает ряд положений:

1. Всякое явление органической природы мыслится с той или иной степенью объективности, или же с необходимостью стремится к этому и обладает определенной иерархией.
2. Исследуемое явление иерархично, и его познание возможно посредством операции расклассифицирования (гомологизации) на ряд оснований.
3. Основаниями выступают характеристики объекта (экстенционал и интенционал), которые качественно его описывают. Допускается, что число оснований может быть неопределенно большим. Нами исследуются наиболее



доступные основания, как представляется, дающие в той или иной мере исчерпывающую информацию об объекте.

Структурированность любого явления органической и неорганической природы подразумевает наличие понятий, составляющих и описывающих данное явление. Понятия и отношения между ними, в свою очередь, формируют нечто соответствующее закону. При этом необходимо учитывать тот факт, что всякий закон имплицативен, т. е. он описывает такие отношения, при которых всякое явление наступает только в силу соблюдения определенных условий.

Логика понятия «Биологическое разнообразие» и понятий, подчиненных ему.

Установление любого понятия базируется на трех операциях-характеристиках.

Экстенционал (объем). Указывает на все объекты, входящие в исследуемое понятие. Также объем определяет отношения объектов изучаемого множества с объектами другого множества, объемы которых не идентичны.

Интенционал (содержание). Определяет совокупность свойств, по которым сходны все объекты рассматриваемой группы, и формулируется в виде диагноза.

Дифференциальный диагноз. Описывает совокупность признаков, по которым объекты различаются (не внутри одного объема).

В широком смысле, экстенционал понятия «Биологическое разнообразие, или многообразие биологических структур» и качеств им присущих можно определить как совокупность всех объектов животного (в рассматриваемом случае), происхождения. Интенционалом, в данном случае, будет категория, атрибутивно характеризующая «животных» вообще. Нечто, что отличает живую материю от неживой, определяется как дифференциальный диагноз. Это начальная и наиболее простая операция, выступающая в качестве характеристики общего понятия абстрактной категории. Сложнее определить понятие и установить отношения между тремя характеристиками для ограниченного taxonomического сообщества.

Вполне логично, что начальным, оценочным этапом, каким-либо образом наводящим на мысль о присутствии разнообразия, выступает описание морфологических структур. Тем более, что морфология являет собой наиболее качественную характеристику при таксономии. Представляется важным отметить, как происходит установление интенционала в данном контексте. В типологии интенционалу соответствует термин «архетип», формированию которого предшествует ряд действий. Эти действия включают в себя, с одной стороны, процедуру распределения объектов на группы, посредством уже известных признаков рассматриваемых объектов (таксономия), с другой, процедуру расчленения объектов, выявление их признаков и классификацию частей (гомологизация), установление классов частей (меронов) и соединения последних в архетип (мерономия).

В первом приближении мы рассматриваем лишь 3 группы оснований, по которым структурируется исследуемое явление:



1. Морфологическое. Базируется на изучение покровных структур (в нашем случае — структур элитр жесткокрылых). Основанием для выбора этой структуры послужило то положение, что одним из основных критериев установления филогенетических отношений в отряде *Coleoptera* выступает строение задней и передней (с некоторого времени) пары крыльев. Нами разработана (на основании данных литературы и собственных исследований) схема отношений жилкования передней пары крыльев в отряде *Coleoptera*. Наиболее детально проведены исследования жилкования элитр у представителей семейств *Carabidae*, *Histeridae*, *Scarabaeidae*, *Tenebrionidae*. Другим важнейшим элементом структуры элитр является рисунок. У рассматриваемой группы организмов рисунок (его меланиновая основа) локализован во вторичной кутикуле. Это свойство характеризует всю группу. Гомологизация рисунка (объекта) позволяет разграничить этот объект на определенные классы (мероны). Такие расклассифицированные и объединенные по некоторому общему принципу объекты формируют архетип (интенционал).

2. Экологическое. Это основание базируется на следующих подразделениях: фенологические группы; пищевая специализация; биотопическое распределение.

В качестве модельной группы исследуются отношения 3–х подразделений у представителей семейств *Histeridae*, *Scarabaeidae* (*Coleoptera*):

а) отмечена сезонная разобщенность в активности изучаемых организмов, что послужило основанием для выделения ряда сезонных (фенологических) групп, таких как: весенние; весенне-летние; весенне-летне-осенние; летние; летне-осенние; осенние. Это явление, вслед за Р.Л. Берг, можно именовать как «сезонный полиморфизм». В данном случае можно также вести речь о распределении во времени;

б) пищевая специализация и биотопическое распределение в той или иной мере перекрещиваются между собой, поэтому мы их рассматриваем вместе. Для жесткокрылых рассматриваемых семейств установлены экологические группы. В частности, наибольший интерес в этом отношении представляет образ жизни нидикольных насекомых. Эта группа организмов классифицируется следующим образом: фолеоксены; фолеофилы; фолеобионты. Отмечена роль биотопов ранга «Нор» грызунов как возможных рефугиумов для распространения насекомых в широты с резкими колебаниями среднесуточных температур (Ivanov, 2000).

Данное подразделение выступает переходным звеном к следующему основанию — биогеографическому.

3. Биогеографическое. Базируется на типологизации ареалов распространения. Разработано только для представителей трибы *Aphodiini* (*Coleoptera*, *Scarabaeidae*). Нами проведена типология ареалов для представителей указанного таксона, распространенных лишь в Палеарктике. Самыми многочисленными



ными по количеству видов оказались «среднеазиатский» и «европейско-сибирский» типы ареалов. Это позволяет обосновать выделение фаунистических комплексов, а впоследствии вести речь об очагах происхождения видов.

РЕЗЮМЕ

Таким образом, при исследовании какого-либо явления необходимо учитывать имманентно присущую структурность последнего.

Иерархический подход содействует наиболее полному описанию изучаемого явления. Наконец, биотаксономическое описание объекта(ов) представляет собой необходимую посылку для приближения к созданию естественной системы организмов.

ЛИТЕРАТУРА

- Ivanov A.V. Beitrage zur Kenntnis der Nidikolenkafer (Coleoptera: Histeridae, Scarabaeidae) der Region Sud- und Sudostural // Russian Entomol. 2000. V. 9(2). S. 143–147.
- Schilder F.A. Einführung in die Biotaxonomie (Formenkreislehre). Die Entstehung der durch raumliche Sonderung. Jena: Verlag von G. Fischer, 1952. 162 s.

РАДИАЛЬНЫЙ ПРИРОСТ ХВОЙНЫХ ПОРОД В СУБАРКТИКЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Ю.В.Карасева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Одним из наиболее значимых факторов, оказывающим влияние на функционирование и продуктивность лесных экосистем, является климат. В северных широтах основное лимитирующее действие оказывает дефицит температуры, приводящий к сокращению вегетационного периода (Шиятов, 1986; Шиятов, Мазепа, 1986). Изучение роста древесных растений в этих условиях представляет особый интерес для ретроспективной оценки естественной изменчивости климата за длительные периоды. Благодаря произрастанию в таких условиях деревьев 300–500-летнего возраста, а также хорошей сохранности погребенной древесины в элювиальных отложениях, возможно построить длительные (1000 и более лет) древесно-кольцевые хронологии (Шиятов, 1980; Ваганов, Шиятов, Мазепа, 1996; Fritts, 1976).

Представлены результаты сравнительного анализа динамики радиального прироста ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour.) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), произрастающих в пойменных условиях рек Надымского района Западной Сибири.



Анализ полученных древесно-кольцевых хронологий проведен с помощью стандартного пакета программ для обработки дендрохронологических рядов. Для дендроклиматического анализа использованы данные средних месячных температур воздуха метеорологической станции Салехард, расположенной в этой же климатической области, за период с 1883 по 1999 гг.

Оценка статистических характеристик обобщенных древесно-кольцевых хронологий изученных видов хвойных деревьев показала, что наиболее высокая синхронность (73–89%) и наибольшая корреляция (0,68–0,90) отмечаются между рядами прироста ели в разных типах местообитаний. Между рядами прироста отдельных деревьев кедра отмечается средняя синхронность (73–79%) при значении корреляции 0,66–0,76. Самая низкая синхронность и даже ее отсутствие отмечается между рядами прироста ели 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 0,19–0,23 (табл. 1). Различия этих показателей междудревесно-кольцевыми хронологиями изученных видов хвойных деревьев в разных условиях местообитания оказались менее существенными.

Таблица 1. Основные статистические характеристики древесно-кольцевые хронологий

Назв. ряда	Интервал		Кол-во колец	Чувствит.	Станд. откл.	Порядок авто коррел.		
						-1	-2	-3
HghLSS	1737	2000	264	0,178	0,202	0,228	-0,071	-0,118
HghPO1	1724	2000	277	0,195	0,179	0,092	0,251	-0,063
HghP02	1773	2000	228	0,189	0,191	0,182	0,027	-0,295
HghPSI	1578	2000	423	0,179	0,201	0,305	0,082	-0,059
HghPS2	1505	2000	496	0,15	0,181	0,416	0,071	0,003
NadLSI	1867	1999	133	0,297	0,256	0,011	0,042	-0,234
NadLS3	1840	1999	160	0,307	0,26	0,028	0,186	-0,145
NadPO1	1714	1999	286	0,216	0,195	0,034	0,063	-0,115
NadP02	1787	1999	213	0,202	0,207	0,269	0,212	-0,048
NadP03	1736	1999	264	0,214	0,201	0,167	0,179	-0,037
NadPSI	1840	1999	160	0,186	0,188	0,14	0,058	-0,157
NadPS2	1834	1999	166	0,204	0,202	0,184	0,01	-0,086
SpkLS2	1728	2000	273	0,205	0,194	0,039	0,143	-0,29
SpkPOS	1703	2000	298	0,23	0,213	0,163	0,183	-0,138

Анализ частотных спектров в обобщенных рядах индексов прироста изученных видов хвойных деревьев показал, что в них выделяется до 8 значимых циклов длительностью от 2 до 24 лет (табл. 2). При этом общими в изу-



ченных древесно-кольцевых хронологиях являются 2,1; 2,4; 2,9; 3,6; 4,6; 10,0; 20-летние и реже — 2,0; 2,3; 3,3; 5,8; 6,0; 8,8; 10,8 и 23,3-летние циклы. Наиболее весомый вклад в многолетнее изменение прироста изученных видов хвойных деревьев имеют циклы с пиками 17,1 и 20 лет. Установлено, что различия в специфике циклической структуры между изученными видами хвойных деревьев проявляются только в низкочастотной части спектра. Так, для рядов прироста ели и лиственницы характерен 20-летний цикл, а для рядов прироста кедра — 3,5; 4,4 и 17,1-летний.

Таблица 2. Циклическая структура в рядах индексов прироста изученных видов хвойных деревьев

Код хронологии	Длительность цикла, лет							
	24-17,5	12-9	9-6	6-4	3,8-3,2	3,0-2,6	2,5-2,3	2,1-2,0
Nad Lsl	17,5	10,0	8,8	5,8	3,8	2,9	2,5	2,1
Nad Ls3	20,0	9,3	-	4,8	3,8	2,9	2,4	2,2
Nad Pol	20,0	10,0	6,0	4,6	3,3	2,9	2,5	2,1
Nad Po2	20,0	11,7	6,3	4,4	3,5	2,8	-	2,1
Nad Po3	20,0	-	6,1	-	3,6	2,9	2,5	2,2
Nad Psi	17,5	-	7,0	-	3,2	2,6	2,3	2,0
Nad Ps2	20,0	10,1	6,7	4,2	3,4	2,6	2,3	2,1
HghPOI	20,0	11,7	-	4,8	3,7	2,9	2,4	2,1
HghPO2	-	10,0	6,4	4,8	3,5	2,8	2,4	2,1
SpkPOS	20,0	10,8	6,1	4,1	-	2,9	2,5	2,1
HghPSI	20,0	11,7	-	4,5	-	3,0	-	2,2
HghPS2	20,0	-	-	4,7	3,3	2,6	-	-
HghLSS	23,3	10,0	7,4	4,5	3,6	3,0	2,5	2,2
SpkLS2	17,5	9,3	6,7	4,7	3,6	2,7	2,4	2,1

Результаты корреляционного анализа показали, что температура двух летних месяцев (июня и июля) значимо влияет на изменчивость прироста изученных видов хвойных деревьев (табл. 3). Так, у лиственницы положительная и достоверная статистическая связь со средними месячными температурами июня составила 0,12–0,31, а июля — 0,19–0,34. Для рядов прироста ели корреляция с температурами июня составила 0,19–0,26, а июля — 0,19–0,34. Для рядов прироста кедра значимая связь с температурами июня и июля составила соответственно 0,20 и 0,26. Следует отметить, что вклад температуры июля в изменчивость индексов прироста доминирует над вкладом температуры июня. Вероятно, что различия в величине связи определяются спецификой видовых особенностей роста.



Таблица 3. Коэффициенты корреляции между рядами индексов прироста и средними месячными температурами за период с 1883 по 1999 гг. (по данным метеостанции Салехард)

	% дисперсии	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль
HGHP01	18.6	0,1227	0,1164	0,0111	0,215*	0,3668*
HGHP02	20.7	0,1120	0,1050	0,432	0,2614*	0,3243*
SPKP03	20.3	0,1748	0,1691	-0,106	0,2411*	0,2602*
HGHPSI	19.2	0,1642	0,1573	0,0163	0,1168	0,2614*
HGHPS2	16.5	0,1102	0,1059	0,0152	0,1323	0,2894*
HGHLS3	12.0	0,1103	0,1023	-0,0791	0,1188*	0,0284
SPKLS2	17.0	0,0849	0,820	-0,0809	0,2530*	0,1864*
NADLSI	18.1	0,0921	0,0903	-0,0199	0,2455*	0,2972*
NADLS3	23.9	0,0893	0,0841	-0,0334	0,3118*	0,3352*
NADP01	22.5	0,1220	0,1161	-0,0531	0,2032*	0,3946*
NADP02	17.8	0,1716	0,1677	-0,0729	0,1882*	0,2974*
NADP03	25.0	0,1536	0,1471	-0,0776	0,2092*	0,3975*
NADPSI	13.3	0,1107	0,1070	0,0145	0,1954*	0,1557
NADPS2	11.3	0,0802	0,0772	-0,0227	0,1152	0,0953

* - значения коэффициентов корреляции достоверны на 0,05% уровне значимости.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

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 прироста деревьев одного вида, произрастающих в разных условиях местообитания, менее значительны.

ЛИТЕРАТУРА

- Ваганов Е.А., Шиятов С. Г., Мазепа В.С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996.
- Шиятов С. Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986.
- Шиятов С.Г. Датировка деревянных сооружений Мангазеи дендрохронологическим методом // Мангазейский морской ход. Л.: Гидрометеоиздат, 1980.
- Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Цикличность радиального прироста деревьев в высокогорьях Урала. Дендрохронология и дендроклиматология. Новосибирск: Наука, 1986.
- Fritts H.C. Tree rings and climate. L. etc.: Acad. Press, 1976. 567 p.

ВЛИЯНИЕ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ И ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ПТЕНЦОВ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ

А.А.Карфидова

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Цель настоящего исследования — изучение реакции системы крови и цитогенетической стабильности у птиц на техногенное загрязнение биотопов тяжелыми металлами. Подобные исследования на популяциях птиц в естественных условиях крайне малочисленны и представляют несомненный интерес.

Сбор материала проводился в районе Среднеуральского медеплавильного завода (г. Ревда, Свердловская обл.), где заложены постоянные пробные площадки в трех качественно различающихся по градиенту нагрузки зонах: фоновой (16–20 км от завода), буферной (4–6 км) и импактной (1–2 км) (30,15 и 19 птенцов *Ficedula hypoleuca* в возрасте 14 дней). Кровь брали прижизненно, из плечевой вены. Определяли: гемоглобин (по Сали), лейкоцитарную формулу, интенсивность эритропоэза и уровень микроядер в эритроцитах (на фиксированных мазках крови). При микроядерном тесте анализировалось по 2000 эритроцитов у каждой особи. Проведена статистическая обработка результатов (Sokal, Rohlf, 1981).

В результате исследования отмечены достоверные различия всех исследуемых показателей красной крови у птенцов из разных зон загрязнения. Так, самый высокий уровень гемоглобина отмечен у птенцов из буферной зоны — $131 \pm 4,53$ г/л. У птенцов в импактной зоне концентрация дыхательного пигмента оказалась самой низкой ($101,4 \pm 7,56$ г/л), незначительно отличаясь от аналогичного параметра у особей в контроле ($119,4 \pm 3,18$ г/л). Изменчивость этого показателя максимальна у птенцов в импактной зоне, а минимальна — в буферной зоне. Интенсивность эритропоэза у птенцов увеличивается по мере увеличения токсической нагрузки. Поскольку количество зрелых эритроцитов, несущих гемоглобин, у птенцов в буферной зоне меньше, а уровень гемоглобина выше, то, по-видимому, насыщенность гемоглобином эритроцитов у птенцов из буферной зоны выше, чем в других зонах.

Реакция белой крови в ответ на загрязнение среды менее выражена по сравнению с изменениями красной крови. Обнаружены достоверные различия в содержании моноцитов, базофилов и юных форм псевдоэозинофилов у птенцов, выросших в буферной зоне по сравнению с птенцами с других участков. Это проявилось в увеличении числа юных псевдоэозинофилов и моноцитов, а также в снижении оснащенности базофилами. В импактной и контрольной зонах эти показатели у птенцов практически не отличаются.



Изменения в лейкоцитарной формуле и показателях красной крови показали, что в буферной зоне, возможно, создается такой уровень нагрузки, который приводит к повышенной дестабилизации функциональных систем организма. С увеличением техногенной нагрузки на импактной территории процессы, поддерживающие гомеостаз в организме, вновь стабилизируются, но при условии, что уровень стрессовой нагрузки вписывается в пределы экологической толерантности вида.

Уровень микроядер в эритроцитах птенцов из буферной зоны был достоверно выше значений, полученных в импактной и фоновой зонах, и составил $2,9 \pm 0,0050$. На контрольной территории уровень микроядер — $1,58 \pm 0,0050$, на импактной — немногим больше, $1,63 \pm 0,0060$. Птенцов с содержанием микроядер в эритроцитах более 7 на 2000 клеток в буферной зоне 43%, в то время как на импактной и в контрольной зонах таких птенцов 16 и 6% соответственно. Результаты наших исследований позволяют предположить, что микроядерный тест в большей степени отражает уровень цитогенетической стабильности или нестабильности вида, чем характеризует степень генотоксичности и мутагенности среды обитания.

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

РЕАКЦИЯ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТЬЕВ *BETULA VERRUCOSA* РАЗНОГО ВОЗРАСТА НА ЗАГРЯЗНЕНИЕ СРЕДЫ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ

Е. А. Клепикова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Эпидерма листа всегда привлекала к себе внимание исследователей, поскольку в ней находят своеобразные и характерные черты для каждого растения, порой такой исключительной ценности, что по ним можно решать многие положения систематики, экологии, эволюции, физиологии растений и другие (Анели, 1963). Основными функциями эпидермиса являются ограничение транспирации, механическая защита и газообмен, тем самым эпидерма выполняет роль защитно-регуляторной системы периферической сферы растения. В работе рассмотрено влияние загрязнения почв тяжелыми металлами на эпидерму листьев *Betula verrucosa* разного возраста.

Исследования проводили на территории города Верхняя Пышма, в зоне воздействия комбината «Уралэлектромедь». Содержание тяжелых металлов в почве на пробных участках изменяются у Cu от 276 мкг/г до 11192 мкг/г, у Zn от



40 мкг/г до 416 мкг/г, у Pb от 57 мкг/г до 346 мкг/г, у Cd от 0,5 мкг/г до 2,8 мкг/г. По суммарной токсической нагрузке участки различаются примерно в 30 раз.

Объектом исследования выбрана *Betula verrucosa*. В качестве показателя состояния эпидермы было взято количество устьиц в поле зрения микроскопа, как диагностически значимый параметр. Листья березы бородавчатой являются гипостоматическими, устьица расположены только на абаксиальной стороне листа, что характерно для мезофитов. Тип эпидермы энциклоцитный или кольцецелетный, у которого околоустьичные клетки образуют кольцо вокруг замыкающих.

Результаты исследования показали, что, во-первых, количество устьиц не зависит от ориентации листа в кроне дерева и от розы ветров. Во-вторых, в момент разворачивания пластинки листа закладывается масса устьиц, но их стабилизация происходит на 25–30 день. В-третьих, в импактной зоне наблюдается достоверно значимое уменьшение количества устьиц у листьев молодых (1–3 дня) и закончивших фазу интенсивного роста (Рисунок). Возможно, данный эффект определяется торможением митотического деления. Известно, что важную роль в митозе играет цинк. При его недостатке деление клеток сокращалось в 2–3 раза. В нашем случае высокие концентрации меди подавляют поступление цинка в растение. Видимо, этим и объясняется уменьшение количества устьиц даже у молодых листьев на загрязненных участках.

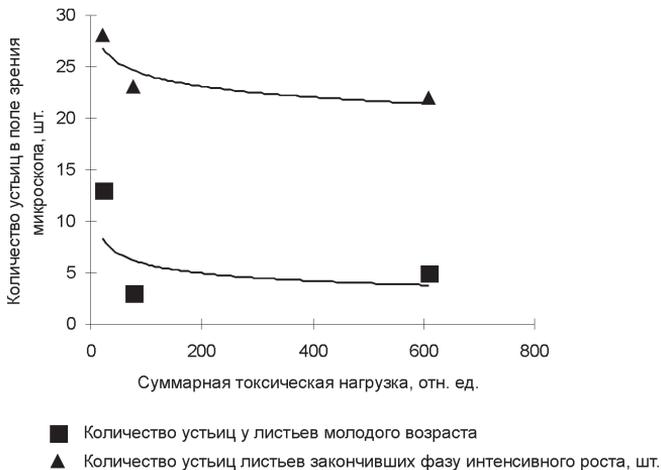


Рисунок. Влияние тяжелых металлов на эпидерму листьев разного возраста.

ЛИТЕРАТУРА

Анели И.А. Атлас эпидермы листа. Тбилиси, 1963. 112 с.

СРЕДНЕГОЛОЦЕНОВЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ИЗ ПОСЕЛЕНИЯ ДРЕВНЕГО ЧЕЛОВЕКА ЭПОХИ БРОНЗЫ ЩЕТКОВО-2

П.А.Колмогоров*, А.С.Поклонцев**

* Тюменский госуниверситет, ** Институт проблем освоения Севера
СО РАН, г.Тюмень

В качестве объекта исследований выбрано поселение древнего человека эпохи бронзы Щетково-2. Этот археологический памятник расположен в Заводоуковском районе на юге Тюменской области в 5–6 километрах от села Старолыбаево.

Остеологический материал имеет сильную раздробленность, из-за чего повышается процент неопределимых остатков. Его сохранность можно охарактеризовать как хорошую. Большой процент костных фрагментов представляет собой кухонные остатки, что можно предположить из многочисленных следов порубов и погрызов на них. Большое количество костных остатков в разной степени обожжено на огне. На некоторых костях видны явные следы обработки.

Количество обработанных определимых костных остатков составило 1010 фрагментов, из них 482 принадлежат пахотному горизонту и 528 — культурному слою. В кухонных остатках культурного слоя преобладают кости крупного рогатого скота (35.2%), затем кости мелкого рогатого скота (31.2%), лошади (18.6%) и лося (12.7%). Также на поселении были обнаружены кости других животных: клык бурого медведя, 3 фрагмента костей косули, полный череп с челюстями и зубами лисицы, жаберная крышка (*os operculum*) костистой рыбы и трубчатые кости птицы в количестве 6 штук. В одном из сооружений присутствовал почти полный скелет молодой особи овцы.

Основную массу материала составляют костные фрагменты домашних животных (85.0%), диких же значительно меньше (15.0%). К домашним животным мы причислили корову, лошадь, мелкий рогатый скот; к диким — лося, медведя, косулю, лису.

Пахотный горизонт мы детально не рассматривали, так как он представляет собой комплекс смешанных разновозрастных слоев, и, поэтому его стратиграфическое деление и дальнейшая интерпретация бессмысленны. Но некоторые данные по видовому составу были получены. При обработке пахотного горизонта не встречены косуля и рыба, но, помимо указанных для культурного слоя животных, еще присутствуют кости бобра, барсука, собаки и трубчатая кость эмбриона крупного рогатого скота.



В ходе проведенных исследований нами были сделаны следующие выводы:

Большую долю костных фрагментов составляют кухонные остатки.

Основная масса костных фрагментов описанного поселения принадлежит домашним животным (крупный рогатый скот, лошадь, мелкий рогатый скот). Подобная картина наблюдается и на взятых для сравнения поселениях близкого пространственного и временного положения Ново-Шадрино-2 и Ново-Шадрино-7.

Такое соотношение диких и домашних животных позволяет предположить, что хозяйство человека с поселения Щетково-2 было скотоводческого типа, но охота также играла существенную роль.

Особенностью этого археологического памятника является большое количество костных остатков мелкого рогатого скота и преобладание их над остатками лошади, что нетипично для памятников бархатовской культуры.

НАКОПЛЕНИЕ СЕРЫ ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИМИ ГРИБАМИ ОРЕНБУРГСКОЙ ОБЛАСТИ

Н.В. Колонтаева

Оренбургский государственный педагогический университет

Основным видом антропогенного воздействия на территории Оренбургской области является газодобыча. Крупнейшим предприятием по очистке и переработки природного газа является Оренбургский газоперерабатывающий завод, находящийся в окрестностях города Оренбурга.

Оренбургский газ отличается повышенным содержанием сероводорода — 1,7%, в связи с чем одним из важнейших компонентов, которые могут быть выброшены в окружающую среду, являются серосодержащие соединения. В структуре выбросов г. Оренбурга газообразные и жидкие вещества составляют 98,75%, из которых сернистого ангидрида — 39,9%.

Реакция ксилотрофных базидиомицетов на действие сернистого ангидрида неоднозначна. У разных видов грибов пределы токсических и ингибирующих концентраций различны (Гордиенко, Горленко, 1987). По данным Г.М. Негруцкой и Л.В. Петрыкиной (1986), сернистый газ вызывал полное прекращение роста при концентрации 143 мг/м³ у некоторых видов дереворазрушающих грибов. Наиболее чувствительны грибы к действию поллютанта во время образования и прорастания спор, инфицирования растений; мицелий грибов наиболее чувствителен в фазу интенсивного роста (Гордиенко, Горленко, 1987).



Мы предполагали, что дереворазрушающие грибы способны поглощать часть промышленных поллютантов и накапливать их в своих плодовых телах.

С целью изучения влияния выбросов Оренбургского газоперерабатывающего завода на ксилотрофные грибы прилегающих территорий нами были взяты образцы плодовых тел: опытные — в окрестностях ОГПЗ в трёх точках, контрольные — из разных районов Оренбургской области (Бузулукского, Тюльганского), достаточно удалённых от места загрязнения.

Содержание общей серы в плодовых телах грибов определялось по методу, описанному Ю.И.Масловым (1987), модифицированному под использование спектрофотометра Dombiplate.

Анализ содержания серы в плодовых телах трутовых грибов показал, что по сравнению с образцами базидиом из районов, условно принятых нами за контроль, образцы из окрестностей ОГПЗ содержали гораздо больше серы. Среднее содержание серы в опытных образцах — 0,081 мг/г; а в контрольных образцах — 0,022 мг/г. Таким образом, содержание общей серы в плодовых телах в зоне исследования превышало таковое в контроле в среднем в 4,1 раза (медиана — 4,0).

Однако, следует предполагать, что разные виды ксилотрофных грибов имеют изначально разное содержание серы, и поэтому в качестве доказательства накопления серы грибами следует анализировать данные по одним и тем же видам.

Максимальное расхождение по содержанию серы в плодовых телах было у *Irpex lacteus* (в 6,5 раз) и *Phellinus igniarius* (в 5,1 раза). Наибольшее количество серы накапливают такие виды, как *Irpex lacteus*, *Phellinus igniarius* и *Fomes fomentarius*.

Настоящая работа требует продолжения с учетом содержания серы еще в одном источнике, из которого дереворазрушающие грибы могут ее получать, — в субстрате.

ЛИТЕРАТУРА

- Гордиенко В.П., Горленко М.В. Антропогенное воздействие на развитие болезней леса // Микология и фитопатология. 1987. Т. 21, вып. 4. С. 377–387.
- Маслов Ю.И. Методы биохимического анализа растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. 146 с.
- Негруцкая Г.М., Петрыкина Л.В. Токсичность кислых газов и тяжелых металлов для некоторых дереворазрушающих грибов // Пути ускорения научно-технического прогресса в лесном хозяйстве. Каунас, 1986. С. 220–221.

ИЗМЕНЕНИЕ СООТНОШЕНИЯ ЦЕНОТИЧЕСКИХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП РАСТЕНИЙ В ХОДЕ САМОЗАРАСТАНИЯ ОТВАЛОВ САРБАЙСКОГО РУДНИКА

Д.Т.Конысбаева

Костанайский университет

Объектом наших исследований явились отвалы Сарбайского железорудного карьера, расположенного в степной зоне Северного Казахстана. Изучалось формирование фитоценозов на наиболее старых отработанных отвалах: Лиманном (30 лет) и Юго-Восточном (27 лет). Исследования проводились с 1996 по 2000 гг.

Климат исследуемого района резко континентальный, сухой. Высокие летние температуры сильно иссушают поверхность почвы и способствуют ветровой эрозии.

Формирование растительности на отвалах лимитируется рядом факторов: сухостью субстрата, действием ветра, химическим составом горных пород и др. На отвалах можно выделить два типа субстратов: неблагоприятные для произрастания растений (смесь чеганской глины с опокой) и благоприятные (четвертичные супеси и суглинки). Характер сукцессий на этих субстратах неодинаков.

Неблагоприятный субстрат. На I стадии сукцессий преобладают сорные растения (*Rumex crispus*, *Berteroa incana*, *Descurainia sophia*, *Lepidium ruderalis* и др.). Кроме того, отмечено единичное присутствие некоторых степных, лугово-степных и степно-пустынных видов. На II и III стадиях происходит усиление позиции степных растений, появление ряда степно-луговых и луговых, а также лугово-степных (*Filipendula vulgaris*, *Astragalus danicus*, *Medicago falcata* и др.), но заметно понижается доля сорных видов (табл. 1).

Таблица 1. Соотношение ценоотических групп растений по стадиям сукцессий на неблагоприятном субстрате

Ценоотические группы	Стадии сукцессий		
	I	II	III
Степная	4	5	6
Степно-луговая	—	1	2
Луговая	—	1	7
Лугово-степная	1	2	5
Степно-пустынная	1	1	1
Пустынно-степная	1	—	—
Сорная	10	7	5
Всего	17	17	26



Благоприятный субстрат. Здесь выделяется 4 стадии сукцессий. Уже с первых лет отсыпки зарастание происходит интенсивно. По мере сукцессий отмечается увеличение доли степных зональных видов, в составе фитоценозов много луговых и лугово-степных растений (*Astragalus rupifragus*, *Lathyrus pratensis*, *Medicago falcata*, *Melilotus albus*, *Onobrychis arenaria*, *Chamaerion angustifolium* и др.). В понижениях активно разрастается *Phragmites australis*. Доля сорных видов заметно уменьшается (табл. 2).

Таблица 2. Соотношение ценоотических групп растений по стадиям сукцессий на благоприятном субстрате

Ценоотические группы	Стадии сукцессий			
	I	II	III	IV
Степная	5	5	10	13
Степно-луговая	1	5	4	4
Луговая	1	3	11	14
Лугово-степная	1	10	11	11
Степно-пустынная	1	8	2	3
Пустынно-степная	—	1	1	1
Лесная	—	2	3	3
Лугово-лесная	—	1	1	2
Лесо-луговая	—	1	1	2
Болотная	—	1	2	2
Сорная	8	6	6	4
Всего	17	40	52	59

Соотношение экологических групп растений (табл. 3 и 4) при самозарастании отвалов существенно изменяется. Как на неблагоприятных, так и на благоприятных субстратах в ходе сукцессий возрастает доля ксерофитов, мезофитов и ксеромезофитов. Галофиты, присутствующие на ранних стадиях сукцессий, на более продвинутых стадиях выпадают. Псаммофиты отмечены только на неблагоприятном субстрате.

Таблица 3. Соотношение экологических групп растений по стадиям сукцессий на неблагоприятном субстрате

Экологические группы	Стадии сукцессий		
	I	II	III
Ксерофиты	4	4	13
Ксеромезофиты	2	3	3
Мезоксерофиты	2	2	5
Мезофиты	2	4	6
Галофиты	5	3	—
Псаммофиты	2	1	1
Всего	17	17	28



Таблица 4. Соотношение экологических групп растений по стадиям сукцессий на благоприятном субстрате

Экологические группы	Стадии сукцессий			
	I	II	III	IV
Ксерофиты	9	11	15	17
Ксеромезофиты	3	3	4	6
Мезоксерофиты	5	6	7	10
Мезофиты	2	3	7	7
Гигромезофиты	-	-	1	1
Галофиты	2	3	-	-
Всего	21	26	34	41

В заключение следует отметить, что на 27–30 годы зарастания на отвалах формируется растительность, близкая по соотношению ценологических и экологических групп к зональному типу растительных сообществ, характерному для этой территории.

ПОЧВЫ АРХЕОЛОГИЧЕСКИХ ПАМЯТНИКОВ КАК АНТРОПОГЕННО-ПРИРОДНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ (НА ПРИМЕРЕ ПАМЯТНИКОВ ТАЕЖНО-ЛЕСНОЙ ЗОНЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ)

И.Н.Коркина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Рефлекторные свойства почв обеспечивают отражение среды, в которой почва образовалась, жила и живет. При этом в почвах находят свое отражение как природные, так и антропогенные факторы ее формирования.

В любые исторические эпохи поселение людей на определенной территории и их хозяйственная деятельность сопровождались значительным изменением почв и почвенного покрова. Поэтому почвы районов древних поселений можно рассматривать как в той или иной степени антропогенно измененные. Все, что связано с древними эпохами человеческого общества, всегда являлось предметом изучения истории и археологии. Для характеристики почв древних антропогенных ландшафтов археологи используют понятие «культурного слоя» (КС), уделяя главное внимание изучению материальных остатков человеческой деятельности (предметы, отпечатки, изменение цвета и структуры вмещающей породы и пр.), то есть так называемому антропогенному компоненту культурного слоя. С другой стороны, основу любого КС составляет



почвенно-литологический компонент, образованный из почвенного горизонта или литологического слоя, на месте которого сформировался культурный слой. Действительно, культурный слой — уникальный объект, его двойственная природа обуславливает сложности в его изучении и создании единой теории формирования (Сычева, 1994).

Интерес естествоиспытателей к археологическим объектам возрастает. Почвы археологических ландшафтов содержат информацию о палеоэкологических условиях геосистем поселений, о взаимодействии природы и человека. Рассмотрение разновозрастных КС дает возможность проследить жизнь общества и природные процессы в их динамике, изменение КС под влиянием зонально-климатических условий, оценить время восстановления почвами своих прежних свойств и функций, преобразованных деятельностью человека, то есть оценить регенеративные свойства природных систем и их компонентов, в частности почв.

Целью нашей работы являлось: 1) рассмотреть морфологические и физико-химические параметры почв археологических памятников, расположенных на территории средней тайги Западной Сибири; 2) проследить влияние антропогенного фактора на почвообразование; 3) рассмотреть изменение КС во времени под влиянием зональных условий почвообразования.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследуемые археологические памятники приурочены к высоким берегам или надпойменным террасам рек среднетаежной подзоны Западно-Сибирской низменности. Рассмотрены КС в пределах жилищных впадин различного возраста: разрезы (р) 8–00, 9–00 — 2500–летнее жилище (Барсова Гора IV-10, р.Обь, г. Сургут), р 15–00, 16–00, 17–00, 18–00, 19–00 — средневековое жилище №2 (Барсова Гора) возрастом в пределах 400–600 лет; почвы погребений (р11–98, 12–98, 13–98, 14–98) и могильных выкидов (р2–98) Ендырского могильника I, 400 лет (р.Ендырь, правый приток Оби), Ендырского городища 400 лет, мезолитической стоянки Сатыга XVIIa, 9500 лет (Сатыгинский туман, переходная зона между средней и южной тайгой).

Морфологические описания и определение химического состава проводилось по общепринятым методикам.

УСЛОВИЯ ПОЧВООБРАЗОВАНИЯ И ФОНОВЫЕ ПОЧВЫ

Почвообразование протекает в климатических условиях средней тайги на легких по механическому составу горных породах (пески, супеси) в условиях хорошего дренажа при промывном типе водного режима. Господствующим типом растительности являются сосновые бруснично-мохово-лишайниковые леса. На некоторых участках в древесном ярусе преобладает ель.



На фоновых участках, не затронутых деятельностью человека, сформированы подзолистые почвы, отчетливо дифференцированные на морфологические горизонты. Выделяются лесная подстилка мощностью 5–6 см, разделяемая на отдельные слои в зависимости от степени разложения органического материала, элювиальный (подзолистый) горизонт А2 (белесый, рыхлый, бесструктурный) с наиболее часто встречаемой мощностью 5–6 см, иллювиальный горизонт В1, отличающийся повышенной плотностью и наиболее яркой ржавого цвета окраской, интенсивность которой ослабевает книзу при переходе к горизонтам В2 и В3, наиболее глубокий горизонт ВС светло-желтого цвета, песчаный, бесструктурный.

Подзолистые фоновые почвы (таблица) характеризуются кислой реакцией почвенных растворов ($\text{pH}_{\text{ксл}}$ 2,94–4,11), в минеральных горизонтах — низким содержанием органических веществ (0,09–1,03% $\text{C}_{\text{орг}}$), подвижных форм основных питательных элементов (2,09–9,67 мг $\text{K}_2\text{O}/100\text{г}$ почвы, 0,23–14,41 мг $\text{P}_2\text{O}_5/100\text{г}$), оснований (0–11 мг.экв./100г почвы). Характерно S-образное распределение как подвижных, так и валовых форм элементов (Fe_2O_3 , Al_2O_3 , P_2O_5 , CaO , MgO , MnO) с минимумом в горизонте А2 и повышенным содержанием в горизонте В1, что является характерным признаком типа подзолистых почв.

ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОЧВ ТЕРРИТОРИЙ ДРЕВНИХ ПОСЕЛЕНИЙ

К настоящему времени сложилось представление, что КС необходимо рассматривать как результат производственной деятельности человека и, вместе с тем, как результат процесса преобразования почв вследствие этой деятельности и наложения естественных процессов на КС (Сычева, 1994; Сычева и др., 2000). То есть культурный слой формируется под совместным влиянием антропогенных и природных факторов, придающих ему особые свойства.

Основными чертами, приобретенными вследствие деятельности человека и идентифицирующими КС, являются следующие признаки почв.

1. Особенность почв, которая всегда вызывала интерес у любого постороннего человека, — это археологические находки. С точки зрения почвоведения подобные предметы являются включениями — телами, находящимися в почвенной толще, возникновение которых прямо не связано с почвообразовательным процессом.

2. Деятельность человека приводила к погребению и сохранению древних почв под различными насыпями. Поэтому в пределах памятников распространены сложные профили, состоящие из двух или более слоев разного возраста, с разной степенью сформированности в каждом из них естественных почвенных горизонтов.



Таблица. Физико-химические свойства почв

Горизонт глубина, см	рН		Гидрол. кислотность мг-экв / 100г	P ₂ O ₅ мг/100 г почвы по Кирсанову	K ₂ O	Сорг. %	Fe ₂ O ₃ , % по Тамму	
	H ₂ O	KCl						
Разрез 3-98 фоновая почва (сосново-еловый лес)								
АО1 0-2	4,69	4,23	89,67	17,58	91,5	48,54	0,12	
АО2 2-5	4,72	3,98	101,24	26,36	116	45,64	0,04	
АО3 5-8	4,10	3,25	121,49	14,06	58	40,89	0,09	
A2 8-13	3,79	2,94	12,29	9,84	2,09	1,03	0,19	
B1 13-23	4,47	3,84	11,71	14,41	3,59	0,71	1,24	
B2 23-39	4,48	3,86	11,40	2,81	3,57	0,31	0,66	
B3 39-50	4,59	3,85	12,44	0,53	4,91	0,19	0,27	
B3 50-65	4,63	3,86	12,37	1,23	5,36	0,16	0,33	
B3 65-84	4,63	3,88	8,97	2,11	7,14	0,11	0,18	
BC 84-100	4,82	3,92	3,54	1,76	2,68	0,06	0,17	
Разрез 2-98 могильный выкйд, 400-летняя дневная и погребенная почвы								
A01 0-2	4,75	4,20	78,10	15,82	89,30	49,43	0,11	
A02 2-5	4,84	3,99	107,02	42,18	129,49	45,06	0,17	
A03 5-8	5,08	3,73	115,70	17,58	71,44	42,29	0,29	
A1A2 8-13	3,82	2,94	9,04	12,65	5,81	1,31	0,17	
B1 3-25	4,64	3,96	9,98	12,83	2,68	0,57	0,22	
[A2] 25-31	4,67	3,75	7,38	7,56	3,57	0,34	0,11	
[B1] 31-37	4,88	3,93	8,82	18,98	6,25	0,40	0,68	
[B2] 37-48	4,95	4,02	8,97	27,42	3,57	0,31	0,40	
[B2] 48-63	4,92	3,97	6,22	25,31	3,13	0,19	0,18	
[B3] 63-80	4,91	3,77	8,75	11,60	8,49	0,16	0,26	
[BC] 80-115	4,92	3,95	3,47	2,28	2,46	0,06	0,18	
P-з 14-98 погребение № 23, слой 15-43 см соответствует заполнению могилы								
A02 4-8	5,29	4,13	85,37	42,50	184,50	38,85	0,04	
A03 8-15	4,73	3,59	68,29	31,50	115,50	36,16	0,03	
A1A2 15-20	4,05	2,96	13,73	8,90	13,45	0,97	0,05	
B1 20-25	4,33	3,48	11,74	34,20	9,15	0,60	0,28	
B2 25-43	4,74	3,86	9,60	29,90	7,05	0,49	0,22	
B3 43-53	5,30	4,10	2,85	9,15	3,30	0,10	0,04	
B3 53-68	5,67	4,26	1,62	8,85	2,40	0,08	0,03	
BC 68-85	5,79	4,34	1,42	6,83	1,95	0,07	0,02	

[] – горизонты погребенной почвы.

Нами описано 17 почвенных профилей (помимо указанных в разделе «Объекты...») с хорошо сохранившимися погребенными почвами, соответствующих фоновым почвам указанной территории в различные исторические эпохи (400–5000 лет назад). Свойства одного такого профиля (p2–98) приведены в таблице. Анализ морфологических описаний и химических свойств показал, что



в течение последних 5000 лет зональными почвами указанной территории являлись подзолистые почвы. В их строении выделяются те же горизонты, что и в современных фоновых почвах, с идентичными морфологическими характеристиками. Значения кислотности, содержание элементов, органических веществ в погребенных почвах соответствуют фоновым. Как все подзолистые почвы, погребенные почвы характеризуются элювиально-иллювиальным типом профильного распределения полуторных окислов, оснований.

Подобное соответствие древних почв современным возможно при отсутствии значительных изменений климатических условий на территории современной подзоны средней тайги за указанный промежуток времени. Кроме того, незначительные колебания условий почвообразования могли и не отразиться в свойствах почв вследствие слабой рефлекторной способности песчаных пород (Таргульян, Александровский, 1976).

3. Морфологической особенностью КС является наличие пятен, прослоек разных размеров и разнообразной формы, не характерных для естественных ненарушенных почв и отличающихся от вмещающей толщи по цвету, плотности, структуре. Часто КС отличаются более высокой плотностью и, как следствие этого, усилением гидроморфизма.

Именно морфологические признаки почв используются, как правило, для выделения горизонтальных и вертикальных границ различных объектов и выявления их внутренних особенностей.

4. Почвы археологических памятников характеризуются изменением химического состава, что связано со следующими факторами. Во-первых, на территории поселения людей всегда неизбежно поступление в почву органического материала — пищевых отходов, остатков деревянных сооружений, деревянных и кожаных изделий, экскрементов, недогоревшего топлива и прочее. Рис. 1 иллюстрирует повышенное содержание углерода органических соединений в пределах средневекового жилища №2 (Барсова Гора), где повышенная концентрация углерода совпадает с морфологически выделенными границами жилища. Однако следует заметить, что в целом содержание органического углерода невысокое даже в очень темном, почти черном по цвету слое, соответствующему полу жилища (0,28–1,94%С). Черный цвет данного слоя обусловлен, в первую очередь, присутствием угля, а не гумусовых веществ.

Во-вторых, деятельность человека сопровождается привнесом минеральных веществ — отходов строительства, изготовления орудий труда, золы от очагов, остатки каких-либо предметов и др. Со временем изменяются и используются человеком материалы, в связи с чем состав и общее содержание химических элементов в почвах находятся в определенной зависимости от уровня развития человеческого общества.

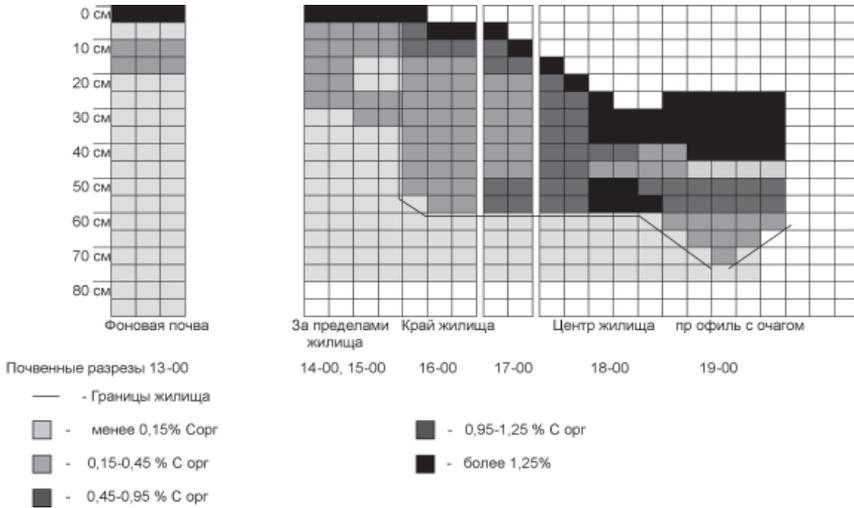


Рис. 1. Содержание органического углерода в почвенных слоях средневекового жилища (400–600 лет) и в фоновой почве.

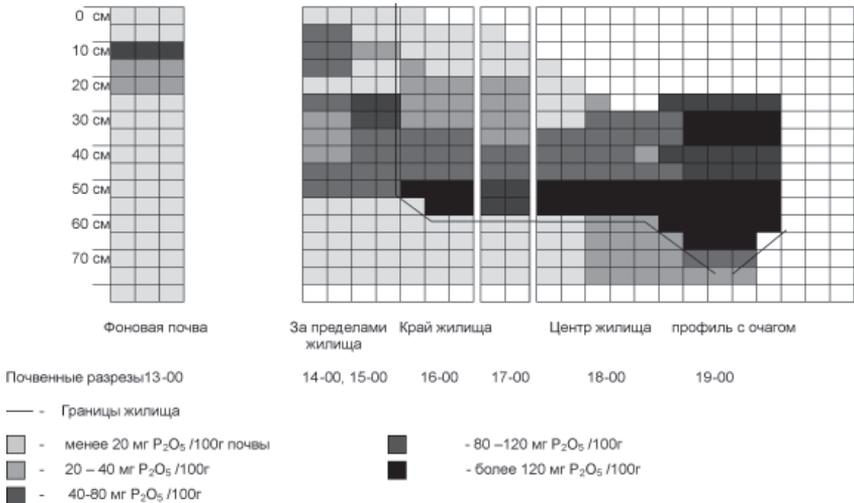


Рис. 2. Содержание подвижных фосфатов в почвенных слоях средневекового жилища (400–600 лет) и в фоновой почве.



После пребывания человека в почвах древних поселений почти всегда остается повышенное содержание фосфатов. На рис. 2 представлен профиль того же жилища, что на рис. 1. Превышение концентрации подвижных фосфатов в отдельных почвенных образцах по сравнению с концентрацией в фоновой почве на той же глубине достигает 10 раз, а для очажного слоя — 55 раз. Повышенное количество фосфора наблюдается не только в пределах, но и рядом с жилищем.

Рассмотрению содержания фосфатов в археологических слоях и использованию их для выявления границ археологических объектов уделяется много внимания (Vakkevig, 1981; Walker, 1992). Обсуждаются также источники и формы фосфатов в почвах, механизмы их закрепления и сохранения.

Как фосфор, так и другие элементы распределены в почвах археологических ландшафтов крайне неравномерно. Наибольшие концентрации приурочены к очагам, мусорным ямам, жилищам. Таким образом, наблюдается значительная вариабельность химического состава почв. В пределах памятника можно найти и относительно «чистые», и наиболее «загрязненные» участки. При этом химический состав оказывает влияние на формирование почв на данных участках.

ИЗМЕНЕНИЕ КУЛЬТУРНЫХ СЛОЕВ ВО ВРЕМЕНИ

Оказываясь на поверхности или погруженными в почвенный профиль или осадочную породу, КС под воздействием природных процессов преобразуется — утрачивает одни признаки и приобретает новые. При изучении почв мы имеем дело с метаморфизированными КС, измененными под влиянием почвообразовательных, мерзлотных процессов, деятельности роющих животных и других факторов.

В природных условиях среднетаежной зоны кислая реакция почвенных растворов благоприятствует растворению оснований, в том числе костей, и переводу минеральных соединений в мобильное состояние. Промывной тип водного режима способствует миграции элементов в более глубокие горизонты или за пределы почвенного профиля. Легкий механический состав пород в периоды отсутствия избыточного увлажнения обуславливает хорошую аэрацию почвенных слоев, создающую окислительные условия. С легким составом почв связаны низкая удельная поверхность и плохая способность удерживать различные вещества на поверхности почвенных частиц. Таким образом, указанные природные условия местности способствуют быстрому разложению различных веществ, оставшихся после пребывания человека, переводу их в мобильное состояние и передвижению более глубокие слои. Эти факторы позволяют предвидеть плохую сохранность археологического материала и быстрое приближе-



ние химического состава почв к составу фоновых почв. Действительно, мы находим этому подтверждение. Так, на могильниках таежной зоны фиксируется плохая сохранность костей. Рассмотрим в качестве примера разрез 14–98, (погребение 23 Ендырского могильника I) (таблица). Почвы заполнения могильной ямы являются кислыми, содержат мало оснований (0,53–7,08 мг-экв/100г почвы), однако, их количество увеличивается книзу до 23,99 мг-экв/100г. Не превышает фоновых значений содержание органических веществ. Наблюдается некоторое повышение концентрации подвижных P_2O_5 до 34,20 мг/100г почвы по сравнению с фоновым значением на той же глубине 14,41 мг/100г.

В данном случае воздействие человека на почвы выражено слабо. Безусловно, характер жизнедеятельности людей, длительность пребывания на определенном месте влияют на количество вносимых в почвы органических и минеральных соединений. Поэтому на одновозрастных памятниках можно проследить влияние антропогенного фактора на почвообразование.

Так, на местах могильных ям (p14–98) и на могильных выкидах (p2–98) наблюдается проявление зонального почвообразовательного процесса: формирование подзолистого горизонта выявляется в виде осветленного слоя (обозначенного A1A2), из которого происходит вымывание Fe_2O_3 с формированием элювиально-иллювиального профиля. В то же время в пределах связываемого с могильником городища подзолообразовательный процесс не проявляется ни по перераспределению элементов по профилю, ни по морфологическим признакам, что связано с менее низкой кислотностью почв, высоким содержанием гумуса, оснований, фосфатов. Не наблюдается формирование подзолистого горизонта в рассмотренной (рис. 1 и 2) средневековой жилищной впадине.

С этой точки зрения интересным является вопрос о том, имеем ли мы право говорить о «переходе пределов устойчивости» и «необратимых изменениях» ландшафта (Арманд, Таргульян, 1974), или же изменение химического состава лишь увеличивает время формирования определенных свойств, и почвы достигнут того же состояния, что и на менее измененных участках, если нарушение не продолжается.

В пределах жилищ более раннего времени (p8–00, 9–00, 2500 лет) наблюдаем отчетливо выраженные элювиальный и иллювиальный горизонты и соответствующий тип профильного распределения элементов. Однако внутри жилища фиксируется повышенное содержание фосфатов по сравнению с фоновым. Концентрация фосфатов достигает 40–90 мг P_2O_5 /100г почвы, тогда как на фоновых участках лишь в одном образце превышает 25 мг/100г почвы. Таким образом, почвенные показатели служат индикатором мест древних поселений. Но, несомненно, концентрация антропогенных веществ уменьшается со временем. Так, КС мезолитической стоянки (9500 лет), представлен-



ный в виде взвешенного слоя каменных находок, не сохранил органики и других соединений, т.е. КС почти не отличается от стерильного почвенного слоя ни по морфологическим, ни по химическим параметрам. Вероятно, для изучения подобных КС требуются более тонкие анализы.

В целом можно говорить о более значительных отличиях почв археологических ландшафтов от ненарушенных фоновых при переходе от более древних к более современным памятникам, что связано как с усилением влияния антропогенного фактора в формировании КС по отношению к природному, так с преобразованием КС под влиянием почвообразовательных процессов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Почвы древних поселений — особые почвы, отличающиеся от фоновых, формирующиеся под совместным влиянием природных и антропогенных факторов.

Почвенные параметры (морфологические признаки, химические показатели) служат индикаторами антропогенных воздействий на почвы.

КС изменяются во времени под воздействием природных факторов, в первую очередь, процессов почвообразования. Признаки КС медленно приближаются к фоновым признакам.

На особенности и скорость процессов восстановления почв влияет степень их антропогенного изменения. По сравнению с другими компонентами экосистем почвы восстанавливают свои свойства и функции с меньшей скоростью. Выполняя функцию памяти, почвы дают возможность изучать прошедшие события в истории природы и общества.

ЛИТЕРАТУРА

- Арманд А.Д., Таргульян В.О. Принцип дополнительности и характерное время в географии // Системные исследования. М., 1974. С. 146–153.
- Сычева С.А. Почвенно-геоморфологические аспекты формирования культурного слоя древних поселений // Почвоведение. 1994. №3. С. 28–33.
- Сычева С.А., Леонова Н.Б., Узянов А.А. Эволюция культурных слоев эпохи голоцена // Известия АН. Сер. геогр. 2000. № 4. С. 29–37.
- Таргульян В.О., Александровский А.Л. Эволюция почв в голоцене (проблемы, факты, гипотезы) // История биогеоценозов СССР в голоцене. М., 1976. С. 57–78.
- Bakkevig S. Results obtained in the field by the use of phosphate spot test in Norway, and the cost and utility compared to other methods // Revue d'Archeometrie. 1981. № 5. P. 81–88.
- Walker R. Phosphate Survey : Methods and Meaning // Geoprospection in the Archaeological Landscape. 1992. P. 61–73.

ФАУНЫ ГРЫЗУНОВ ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ — ГОЛОЦЕНЕ

Е.А.Кузьмина, Н.Г.Смирнов, Т.П.Коурова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

В настоящей работе вводятся в научный оборот палеофаунистические данные по новому для голоцена Южного Зауралья местонахождению — пещера Алексеевская — и оценивается место этих материалов в типологии локальных фаун грызунов региона.

Пещера Алексеевская находится в Кваркенском районе Оренбургской области, на левом берегу р. Малый Уртазым, вблизи устья. Отложения вскрыты шурфом $0,5 \times 0,7$ м, глубиной 0,5 м, горизонтами по 10 см (Смирнов, Кузьмина, 2000). Первые два горизонта содержали темный гумусированный суглинок с небольшим количеством известнякового щебня, два нижних (4 и 5) — желтый суглинок с большим количеством известнякового щебня, третий горизонт попал на неровный, но резкий контакт этих слоев. По коллагену из костей грызунов Л.Д.Сулержицким получены радиоуглеродные даты: горизонт 1 (0–10 см) — 1470 ± 90 лет (ГИН-11330), горизонт 2 (10–20 см) — 2550 ± 100 лет (ГИН-11331), горизонт 3 (20–30 см) — 4990 ± 100 лет (ГИН-11332), горизонт 4 (30–40 см) — 8100 ± 240 лет (ГИН-11333), горизонт 5 (40–50 см) — 8450 ± 200 лет (ГИН-11334). Каждая из этих дат характеризует средний возраст костных остатков из соответствующего горизонта. Датировку костей из третьего горизонта следует признать не соответствующей его возрасту, так как она получена в результате смешения материала из двух сильно разновозрастных слоев.

Осадконакопление в пещере проходило в два относительно коротких временных интервала, разделенных длительным перерывом. Первый этап, за который накопился нижний слой, охватывает промежуток в 700 лет и целиком приходится на бореальный период от 8625 лет до 7925 лет назад. В атлантике и суббореале осадконакопление не происходило, и возобновилось оно в самом конце суббореала около 3000 лет назад. Накопление верхнего слоя продолжалось примерно 2000 лет, в основном в течение субатлантического периода. Закончилось осадконакопление около 900 лет назад. Таким образом, материалы из этого местонахождения характеризуют динамику состава фауны и структуры населения грызунов, с одной стороны, внутри бореала и субатлантика, соответственно по данным из 5–4 и 2–1 горизонтов, с другой стороны, они дают возможность сопоставить данные между этими двумя крупными хроносрезами голоцена.



Современная фауна грызунов района расположения Алексеевской пещеры включает 19 видов (Марвин, 1969) (не отмечено присутствие *Microtus agrestis*). Практически все они обнаружены в отложениях пещеры, за исключением мыши-малютки. Не все виды, найденные в костных остатках, обитают в наше время в данном районе. Прежде всего — это желтая пеструшка. Время вымирания этого вида на изучаемой территории до сих пор известно не было, но, судя по находкам ее остатков во втором горизонте Алексеевской пещеры, это произошло около 2550 лет назад. Приблизительно в это же время с изучаемой территории исчезает малый тушканчик, который в современном состоянии обитает в зоне пустынь и отчасти полупустынь. Ранее ископаемые (древне- и среднеголоценовые) остатки малого тушканчика находили только в пределах западной и центральной частей его современного ареала (Шенборт и др., 1995).

Количественный анализ материалов из отложений в карстовых полостях вели на основе максимального числа одноименных зубов обнаруженных видов, процентное соотношение которых считали пропорциональным относительной численности видов в сообществе. Сравнение комплексов проводили с помощью показателя сходства по Л.А.Животовскому (1979), в основе которого лежит подсчет долей остатков общих для сравниваемых пар комплексов видов. Такие показатели сходства, вычисленные для соседних горизонтов как внутри верхнего, так и нижнего слоя, оказались равны 0,97; для сравнения — пары усредненных данных для горизонтов из разных слоев 0,96. Минимальное сходство (0,93) выявляется при сравнении данных 1 и 5 горизонтов. Эти величины показывают, что таксономический состав фаун и структура населенных грызунов в анализируемых сборах весьма близки, несмотря на существенные различия в возрасте. Они же позволяют количественно оценить скорости преобразования комплексов (в % за тысячу лет) по формуле: $(1-g) \times 100 / t$, где g — показатель сходства, а t — время в тысячах лет. Так, внутри нижнего слоя изменения происходили со скоростью 8,6% за тысячу лет, в верхнем — 2,8% за тысячу лет; расчеты скоростей преобразований между слоями не имеют смысла, так как они разобщены перерывом, для которого отсутствует какая-либо информация о том, как шел процесс преобразования фаун.

При анализе локальных фаун грызунов, вслед за Ю.И.Черновым (1975), учитывали отношение таксона к определенному зональному комплексу, имея в виду, что в разных комплексах один и тот же вид может принадлежать к разным группам.

При зоогеографическом районировании тип фаунистического комплекса определяется преобладанием млекопитающих одной группы, обитающей на плакоре. Группы видов мелких млекопитающих представлены в таблице (зональные степные, интразональные, а зональные луговые, экстразональные лесные, экстразональные пустынные и полупустынные).



Таблица. Состав и соотношение долей остатков грызунов в отложениях пещеры Алексеевская

Виды \ Слой и горизонты	Верхний слой (1)		Нижний слой (2)	
	Гор. 1	Гор. 2	Гор. 4	Гор. 5
<i>Microtus gregalis</i>	42,61	27,32	40,03	28,29
<i>зональные степные</i>				
<i>Lagurus lagurus</i>	11,60	16,33	16,14	21,71
<i>Allocrietulus eversmanni</i>	0,49	0,94	0,89	1,43
<i>Cricetulus sp.</i>	0,12	0,00	0,38	2,29
<i>Ochotona pusilla</i>	0,73	4,08	0,76	2,57
<i>Spermophilus major</i>	0,12	0,16	0,13	0,29
<i>Spermophilus pygmaeus</i>	0,00	0,16	0,13	0,29
<i>Marmota bobac (?)</i>	0,00	0,00	0,13	0,29
<i>Allactaga jaculus</i>	0,24	0,63	1,27	1,43
<i>интразональные</i>				
<i>Arvicola terrestris</i>	8,67	11,15	5,34	5,71
<i>Microtus oeconomus</i>	3,05	1,73	4,83	3,14
<i>сезональные луговые</i>				
<i>Microtus arvalis</i>	13,19	12,24	4,96	8,86
<i>Cricetus cricetus</i>	5,74	8,48	6,99	3,71
<i>экстразональные лесные</i>				
<i>Microtus agrestis</i>	1,47	1,10	0,00	0,29
<i>Apodemus sp.</i>	0,73	0,47	0,51	0,86
<i>Sicista sp.</i>	1,22	2,20	0,51	1,43
<i>Clethrionomys ex.gr.rutilus-glareolus</i>	1,22	0,94	0,76	0,57
<i>экстразональные пустынные и полупустынные</i>				
<i>Allactaga elater (?)</i>	0,00	0,63	0,38	0,86
<i>Eolagurus luteus</i>	0,00	0,31	3,30	5,14
<i>Ellobius talpinus</i>	8,79	11,45	12,58	10,86
Исползовано в анализе	819	637	787	350
Всего:	4 279	2 982	3 414	1 643
То же без учета остатков <i>Microtus gregalis</i>				
<i>зональные степные</i>	23,54	33,77	31,90	42,17
<i>интразональные</i>	19,22	13,47	17,24	12,45
<i>сезональные луговые</i>	33,48	29,14	20,26	17,67
<i>экстразональные лесные</i>	8,21	6,62	3,02	4,42
<i>экстразональные пустынные и полупустынные</i>	15,55	17,0	27,59	23,29

Вид *Microtus gregalis* не был включен ни в одну из групп, так как его зональная приуроченность не была постоянной и сильно различалась по крайней мере у трех подвигов (Головачев, Смирнов, Добышева, см. в настоящем сборнике). Этот вид следует считать полизональным, и в ряде сравнений его исключали из списка, проводя пересчет долей остатков видов без узкочерпной полевки.



Суммарная доля остатков зональных степных и экстразональных пустынных и полупустынных видов во времени снижается, как от горизонта к горизонту внутри каждого из слоев, так и при сравнении средних данных для бореала и субатлантика (рисунок). Оценка скорости этого процесса для динамики внутри нижнего слоя показывает, что при сохранении направления процесса он не мог привести к состоянию, обнаруженному в нижней части верхнего слоя. В промежутке времени между бореалом и субатлантиком должна была произойти смена соотношения зональных группировок, сначала в сторону увеличения, а затем уменьшения доли аридных элементов.

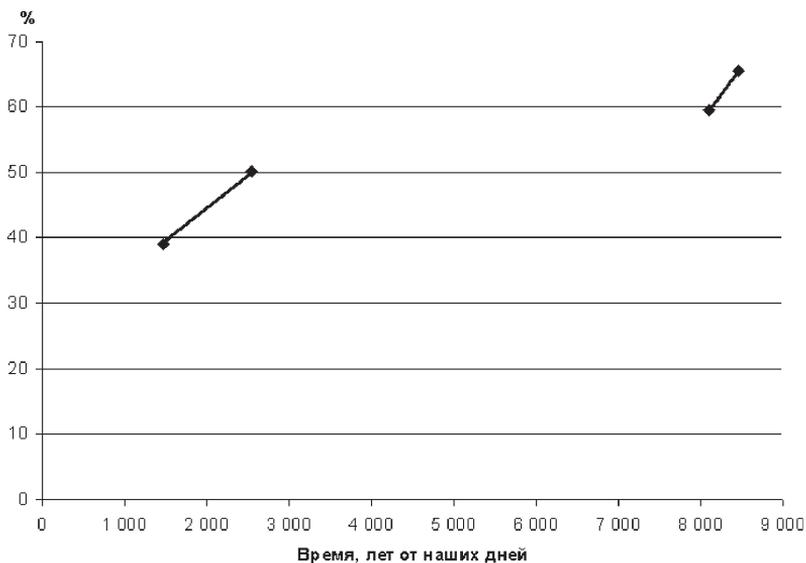


Рисунок. Доли остатков степных, пустынных и полупустынных видов грызунов из пещеры Алексеевская.

Всплески аридности в атлантике и субатлантике неоднократно фиксировались для данной территории на основании исследований пыльцевых данных и других источников палеогеографической информации (Кременецкий и др., 1998), но палеофаунистические материалы из карстовых полостей пока фиксируют только фазы, которые связаны с мезофитизацией биоты и увеличением гумидности климата. Об этом говорит и типология локальных фаун грызунов Южного Зауралья, проведенные на основе применения кластерного анализа с привлечением литературных данных (Малеева, 1982; Смирнов и др.,



1990; Смирнов, 1992). Выделены следующие типы фаун: **1. Гиперборейный (южный)** (Устиново, слой 3); **2. Позднеплейстоценовый степной** (Верхняя Алабуга, доминируют зональные степные элементы); **3. Голоценовый лесостепной** с преобладанием экстразональных лесных и интразональных элементов (Сухарыш, Устиново, слой 1); **4. Голоценовый степной** с преобладанием степных и полупустынных элементов (Каменка — 5–15; Каменка — 15–20); **5. Антропогенно-трансформированный степной** (Верхняя Гусиха) — в составе этой фауны присутствуют синантропные виды грызунов, при этом доминантом является азональный элемент — обыкновенная полевка; **6. Голоценовый степной** с элементами экстразональных пустынных и полупустынных видов (Алексеевская гор. 5 и 4); **7. Голоценовый степной** с азональными луговыми и экстразональными лесными элементами (Алексеевская, гор. 2 и 1).

В голоцене степные и лесостепные локальные фауны обнаружены в пределах современных границ степной зоны и лесостепной подзоны соответственно, но доли ксерофильных элементов для каждого из районов исследования были неизменно выше в более древних, чем в более молодых слоях и в современном состоянии. Эта особенность может быть объяснена сопряженностью процесса накопления зоогенных отложений в карстовых полостях с процессом образования и накопления продуктов мелких фракций химического разрушения известняков в периоды повышения гумидности климата в процессе карстообразования. В периоды аридизации климатической обстановки зоогенные остатки в полостях если и накапливались, то плохо сохранялись, так как не происходило их захоронение в рыхлых отложениях, образование которых приостанавливалось.

На самом высоком уровне кластеризации обособились местонахождения: Верхняя Алабуга (Притобольный район Курганской области) и Устиново, слой 3 (Миасский район Челябинской области), относящиеся к позднему плейстоцену. Для этого же времени из других районов Урала описаны тундроподобные, гиперборейные с подзональными вариантами типы фаун мелких млекопитающих (Смирнов, 1999, 2001; Смирнов, Кузьмина, 2001). В местонахождении Устиново, слой 3, в небольшом количестве присутствуют остатки леммингов, сочетание которых с доминированием степной пеструшки и обилием узкочерепной полевки позволяет отнести фауну из этого слоя к типу гиперборейных, его южному варианту. Фауну позднеплейстоценового местонахождения Верхняя Алабуга, не имеющего точной хронологической привязки, можно отнести к степному типу, т.к. доминирующим видом является степная пеструшка, и остальные виды не противоречат характеристике этой фауны как степной. Оба эти местонахождения находятся севернее современной степной зоны. Таким образом, для плейстоцена Южного Зауралья обнаружено нахождение зонального степного фаунистического комплекса севернее его современного положения.



В пределах современных лесостепей расположены местонахождения с голоценовыми отложениями Сухарыш (Увельский район Челябинской области) и Устиново, слой 1. В фаунах этих местонахождений преобладают лесная группа видов (мышь, мышовка, белка) и интразональная (водяная полевка, полевка-экономка), тогда как доля степных видов невелика. Такое соотношение групп видов характерно и для современных лесостепей Южного Зауралья.

На границе степной зоны и лесостепи находится грот Каменка (Чесменский район Челябинской области), в двух горизонтах которого преобладают остатки слепушонки, а также группы интразональных и зональных степных видов. Это говорит о том, что при формировании фаунистического комплекса в голоцене на границе степи и лесостепи ведущую роль играли ксерофильные элементы.

В северной степи находятся пещера Алексеевская и навес Верхняя Гусиха (Кизильский район Челябинской области). Состав и структура животного населения отражает разные этапы формирования фауны грызунов от бореала до позднего субатлантика. Изученные материалы отражают, во-первых, снижение во времени доли зональных степных, экстразональных пустынных и полупустынных элементов, при увеличении доли экстразональных лесных и аazonальных элементов (пещера Алексеевская). Во-вторых, такой состав сообществ млекопитающих, несомненно, связан с сельскохозяйственным освоением региона.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 99–04–49032, № 01–04–06331.

ЛИТЕРАТУРА

- Животовский Л. А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общей биол. 1979. Т. 40, №4. С.587–602.
- Кременецкий К.В., Бёттгер Т.Б., Климанов В.А., Тарасов А.Г., Юнге Ф. История растительности и климата Бузулукского бора в позднеледниковье и голоцене и ее палеогеографическое значение // Изв. Академии Наук. Сер. геогр. 1998. № 4. С. 60–74.
- Малеева А.Г. Мелкие млекопитающие Верхне-алабугской позднеледниковой фауны, Южное Зауралье // Плиоцен и плейстоцен Урала: Материалы к XI конгрессу INQUA. Ч. 2. Препринт. Свердловск, 1982. С. 9–38.
- Марвин М.Я. Фауна наземных позвоночных животных Урала. Вып.1. Млекопитающие. Свердловск: Уральский рабочий, 1969. 156 с.
- Смирнов Н.Г. Проблемы исторической экологии млекопитающих Северной Евразии // Вековая динамика биогеоценозов: Чтения памяти акад. В.Н. Сукачева. Докл. на X ежегод. чтении. М., 1992. С. 17–35.
- Смирнов Н.Г. Природная зональность Северной Евразии позднего валдая по данным палеотериологии // Экология древних и современных обществ: Тез. докл. Тюмень, 1999. С. 35–38.



- Смирнов Н.Г. Зональное распределение млекопитающих в позднем валдае на Урале // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М., 2001. С. 209–219.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А., Панова Н.К., Коробейников Ю.И., Ольшванг В.Н., Ерохин Н.Г., Быкова Г.В. Историческая экология гор Южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 244 с.
- Смирнов Н.Г., Кузьмина Е.А. Реконструкция среды обитания древнего населения степных районов Урала по микропалеотериологическим данным // XV Уральское археологическое совещание: Тез. докл. междунар. науч. конф. Оренбург, 2001. С. 32–33.
- Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 221 с.
- Шенборт Г.И., Соколов В.Е., Гептнер В.Г., Ковальская Ю.М. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Тушканчикообразные. М.: Наука, 1995. 576 с.

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПЕРЕУВЛАЖНЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ

Н.Б.Куянцева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Переувлажненные местообитания, или «wetlands», представляют переходные пространства в системе «вода — суша». Они характеризуются обильным застойным или слабопроточным увлажнением, процессом торфонакопления. Данные экотоны имеют специфическую структуру, режим функционирования, механизм устойчивости, условия развития, определяют возможность континуальности растительного покрова, служат местом формирования и сохранения биологического разнообразия.

Объектом наших исследований явились прибрежно-сплавинные образования, широко представленные на всех водоемах Ильменского заповедника. В ходе полевых работ было заложено (по градиенту влажности) и описано 20 экологических профилей по стандартным методикам на следующих озерах: «Зеркальное», Б.Таткуль, Б.Миассово, Иньшко, Б.Ишкуль, Аргаяш, М.Миассово (Центральное, Южное, Северное лесничества). Исследуемые водоемы приурочены к южнотаежному низкоргорному (оз. Б.Ишкуль) и южнотаежному предгорному (озера Б. и М.Миассово, Б.Таткуль, Иньшко, Аргаяш) ландшафту. Они характеризуются невысокой минерализацией воды — от 130 до 220 мг/л и имеют слабощелочную реакцию (рН 8.0–8.8). Все озера тектонического происхождения и относятся к проточно-сточным и сточным. Расположены на высотах 270–375 м над ур. м. Средняя температура воды в июне — октябре колеблется от 8 до 25°. Амплитуда уровней достигает 1 м (Сергеева, Шерман, 1978).



Целью работы было определить значимые показатели характеристики сообществ растительности переувлажненных местообитаний и их связь с факторами среды; выявить пространственно-динамический ряд фитоценозов, отражающих механизм сплавинообразования.

В изучаемом экотоне встречено 146 видов высших растений. Они группируются в сообщества, которые образуют следующий ряд заболачивания: болотнищевые, камышовые, рогозовые, тростниковые, манниковые, тростяноквые, вейниковые, осоковые, сабельниковые, белокрыльниковые, щитовниковые, хвощевые, телиптерисовые, пушицевые и ольховники. Для выявления значимых параметров характеристики сообществ и факторов среды при обработке геоботанических описаний использовался статистический анализ (табл. 1).

Таблица 1. Статистические значения характеристик структуры сообществ и среды

Сообщества	Характеристики структуры сообществ и среды														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Болотнищевые	9	12	10.5	10.5	12	2	0.7	0.7	0.7	0.7	0.25	8.5	57	50	50
Камышовые	3	3	3	3	3	1	0.5	1.0	0.7	0.7	0.40	12.0	8	50	90
Рогозовые	5	7	6	6	14	3	0.4	0.8	0.6	0.6	0.45	8.5	33	40	80
Тростниковые	6	29	11.8	12	62	11	0.5	3.0	1.2	1.0	1.33	15.9	304	60	90
Вейниковые	4	23	10.9	9	46	7	0.4	1.2	0.7	0.6	0.40	15.8	192	70	100
Тростяноквые	3	13	8	7	26	5	0.5	1.2	1.0	1.1	0.51	20.0	90	50	90
Манниковые	5	13	7.7	5	16	3	0.7	0.8	0.7	0.7	0.40	24.0	57	45	80
Осоковые	6	23	12.8	13	77	13	0.4	3.0	0.9	0.9	1.95	28.7	281	60	95
Телиптерисовые	5	16	12.3	11	37	6	0.5	2.2	0.8	0.8	0.93	13.8	165	60	90
Щитовниковые	9	9	9	9	9	1	0.8	0.8	0.8	0.8	1.50	30.0	18	90	90
Сабельниковые	6	6	6	6	6	1	0.6	0.8	0.7	0.7	0.50	18.0	14	70	70
Белокрыльниковые	10	24	17	17	31	2	0.4	1.4	0.8	0.8	1.70	30.6	72	60	80
Хвощевые	5	23	14.3	15	34	3	0.2	0.6	0.4	0.4	0.65	23.0	77	30	90
Пушицевые	11	11	11	11	11	2	1.5	2.0	1.8	1.8	1.40	22.0	25	90	90
Ольховники	5	23	20.2	19.5	55	5	0.3	1.8	1.0	1.0	2.30	47.8	217	70	90

Условные обозначения: Количество видов в сообществах (Кол. вид.): 1 — *tip*, 2 — *tax*, 3 — *av*, 4 — *med*, 5 — *sum*; 6 — количество описаний (участков); характеристика глубины (м): 7 — *tip*, 8 — *tax*, 9 — *av*, 10 — *med*; 11 — толщина сплавины (м); 12 — длина зоны (м); 13 — сумма обилий (бал.); характеристики общего проективного покрытия трав (ПП): 14 — *tip*, 15 — *tax*.

Связь между параметрами структуры сообществ и факторов среды оценивалась с помощью коэффициента корреляции (КК), позволяющего выразить количественно силу связи между двумя сопряженными значениями (табл. 2). Результат считался удовлетворительным, если величина КК превышала 0,5.



Сложность изучения корреляционных связей заключается в том, что объекты в различной степени взаимосвязаны и при исследовании методом парной корреляции можно считать доказанной лишь ту связь между двумя объектами, механизм которой биологически понятен (Зайцев, 1990).

Наиболее важной характеристикой разнообразия фитоценозов является общее количество видов (Кол. вид.sum). Оно оказалось тесно связано (КК 0.915) с числом пробных участков, представляющих сообщество. Достаточно сильная корреляция (0.866) обнаруживается между количеством используемого при анализе массива описаний и максимальным количеством видов растений, встречаемых на отдельном участке в каждой группе фитоценозов с одинаковыми доминантами. При увеличении массива обрабатываемых описаний возрастает как общий флористический список сообществ, так и абсолютные максимальные значения встреченных на участках видов растений. Среди анализируемых параметров среды, от количества описаний зависят: максимальная глубина (КК 0.822) и длина зоны (КК 0.938). Относительно независимыми от количества выборки можно считать средние значения количества видов (Кол. вид.av, Кол. вид.med), а также абсолютные минимальные значения встреченных на участках видов (Кол. вид.min). Коэффициенты парной корреляции соответственно: 0.355; 0.283; -0.267. Среди остальных анализируемых характеристик независимыми от объема выборки оказались: Хар.гл.min, Хар.гл.av, Хар.гл.med; толщина сплывины и показатели проективного покрытия трав (ПП max и ПП min); коэффициенты корреляции соответственно: -0.292; 0.164; 0.076; 0.027; 0.029; 0.454. Средние значения характеристик структуры сообществ и факторов среды растительности переувлажненных местообитаний ИГЗ свидетельствуют о более менее объективных данных, полученных при первичной обработке материалов.

Нами не выявлена достоверная связь между показателями проективного покрытия и количеством видов в сообществах. Самый высокий коэффициент корреляции 0.357 в паре: Кол.вид.max — Ппmax. Наличие в фитоценозе высокого проективного покрытия трав позволяет сохранять ему большее количество видов в своем составе. Чем выше Пп, тем выше рубеж предельно малого количества видов. На эту закономерность указывает отрицательное значение коэффициента корреляции в паре Кол.вид.min — ППmax (-0.358).

Толщина сплывины — самый простой и наглядный результат динамики гигрофильной растительности. Он достоверно коррелирует только с показателями количества видов (max и med, соответственно 0.693 и 0.667). С возрастанием мощности субстрата вдоль по профилю увеличивается флористическое разнообразие растительных сообществ, в том числе с достаточно хорошо выраженным древесным ярусом. Появление жизненной формы фанерофитов усложняет структуру гигрофильных фитоценозов.



Таблица 2. Коэффициенты корреляции между статистическими величинами структуры растительных сообществ и параметрами среды

Параметры*	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
ПП max															1.000
ПП min														1.000	0.220
Сум. обил.													1.000	0.428	0.428
Длина зоны												1.000	0.488	0.501	0.103
Толщ. сглав.											1.000	0.262	0.263	0.357	0.324
Хар. гл. med										1.000	0.193	0.050	0.051	0.613	0.182
Хар. гл. av									1.000	0.977	0.169	0.161	0.160	0.637	0.206
Хар. гл. max							1.000	0.576	0.485	0.190	0.805	0.805	0.805	0.291	0.437
Хар. гл. min						1.000	0.071	0.750	0.770	-0.109	-0.370	-0.380	-0.039	-0.130	-0.130
Кол. описан.						1.000	-0.292	0.822	0.164	0.076	0.027	0.938	0.938	0.029	0.454
Кол. вид. sum					1.000	0.915	-0.441	0.759	0.080	-0.005	0.387	0.572	0.962	-0.025	0.481
Кол. вид. av				1.000	0.644	0.355	-0.227	0.390	0.128	0.090	0.693	0.723	0.544	0.140	0.149
Кол. вид. med			1.000	0.978	0.607	0.283	-0.225	0.382	0.128	0.090	0.667	0.745	0.495	0.134	0.114
Кол. вид. max			1.000	0.753	0.799	0.866	-0.401	0.562	0.148	-0.056	0.408	0.507	0.813	-0.057	0.3566
Кол. вид. min	1.000	0.024	0.354	0.308	-0.195	-0.267	0.623	0.074	0.434	0.415	0.171	0.385	-0.234	0.5270	-0.358

Условные обозначения те же, что и в таблице 1.



Длина зоны — параметр, который определяет горизонтальную структуру поясов зарастания водоемов. Он тесно связан с показателями количества видов (sum, med, max и av, соответственно 0.572, 0.747, 0.507 и 0.723). Максимальную площадь занимают евтрофные болота, ближе всего расположенные к коренному берегу. Для них характерны самые высокие показатели видового богатства.

Зарастание озер представляет собой основную форму динамики растительности. Этот процесс отражен в сукцессионных рядах сообществ. Трансформации фитоценозов характеризуют не только необратимые направленные изменения, но и флуктуации, а также их циклические смены. В ситуации с резкими колебаниями уровня воды в засушливые годы мы наблюдаем чередование наземного и водного сукцессионного ряда, которые можно считать демулационными (Папченков, 1999). Сами переходы относятся к разряду экзодинамических катастрофических (внезапных) смен. Именно они, по мнению К.В. Горновского (1961), в большей степени инициируют сплавинообразование.

Представленные в табл. 1 сообщества расположены по уменьшению градиента увлажнения и образуют пространственно-динамический ряд заболачивания. Мы отмечаем увеличение среднего количества видов, толщины сплавины, длины зоны от начальных этапов сукцессии к завершающим.

Полученная информация может быть использована для оценки степени антропогенного воздействия на природные экосистемы и трансформирования гигрофильных сообществ как «нулевая точка» при мониторинговых исследованиях на охраняемых территориях.

ЛИТЕРАТУРА

- 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. VIII).
- Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1990. 260 с.
- Папченков В.Г. Закономерности зарастания водотоков и водоемов Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб, 1999. 30 с.
- Сергеева Л.В., Шерман Э.Э. Гидрохимическая характеристика // Эколого-продукционные особенности озер различных ландшафтов Южного Урала. Л., 1978. С. 5–49.

ОДНА ПОПУЛЯЦИЯ — ДВА РЕЖИМА ДИНАМИКИ?

И.А.Кшнясев

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Анализ закономерностей и познание взаимодействий, определяющих динамику численности организмов — одна из задач современной экологии (Бигон и др., 1989). Для многих видов мелких млекопитающих характерны колебания численности, имеющие характер сезонных или многолетних циклов. Феномен многолетних циклов — одна из нерешенных проблем популяционной экологии. Обзор достижений в этой области приведен, например, Н. Стенсетом (Stenseth, 1999). По мнению названного автора, наиболее успешным на сегодняшний день является описание динамики численности популяций полевков и леммингов с помощью авторегрессионной модели. Подобная модель, с одной стороны, в рамках унифицированного подхода позволяет формально описать как «циклическую», так и «нециклическую» динамику. С другой стороны, указанная модель вследствие линейности не способна генерировать незатухающие колебания численности, наблюдаемые у многих реальных популяций мелких млекопитающих. Для объяснения циклических колебаний постулируется влияние взаимодействий детерминированных внутривидовых эффектов и стохастических внешних воздействий, причем таких, которые бы не являлись аналогом трения в механических системах, а, наоборот, препятствовали бы установлению стационарной численности. Для объяснения «запаздывающей» плотностной зависимости привлекаются представления о взаимодействии грызунов и ресурсов или грызунов и хищников (но не тех и других одновременно).

Цель нашего исследования — анализ динамики популяции европейской рыжей полевки, выявление ее закономерностей и возможных механизмов. Материалы: оценки плотности, репродуктивной и возрастной структуры популяции (табл. 1), полученные стандартным методом ловушко-линий за период 16-летних (1972–87 гг.) стационарных наблюдений (4 раза в год: апрель, июнь, август, октябрь) в подтаежных лесах республики Мари-Эл, 56°30'СШ, 43°30'ВД. Данные анализировали с помощью методов теории общей линейной модели.

Для ряда численности (рис. 1) популяции характерно наличие двух циклических компонент: цирканнульного ритма и многолетнего цикла. В период 1973–1977 гг. имеют место лишь годовые циклы, а многолетние — не выявляются, о чем свидетельствуют вид автокорреляционной функции и спектр этой части ряда (рис. 2 а, б).

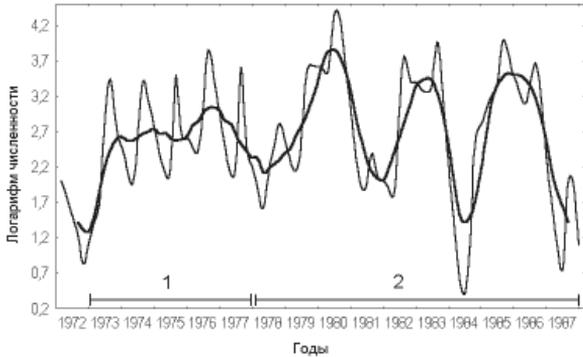


Рис. 1. Оценки относительной численности европейской рыжей полевки и скользящее среднее. Мари-Эл, 1972–1987 гг. (1, 2 — части ряда с различным (?) типом динамики).

И наоборот, в 1978–1987 гг. четко выражены многолетние циклы, а сезонные колебания выражены весьма слабо (рис. 1–2). Две вышеназванные части ряда, вне зависимости от того, анализируем мы исходные или логарифмированные значения численности, имеют сходные средние ($M_{1973-77}=18,35$ особ./100 л-с; $M_{1978-87}=22,28$ особ./100 л-с; $F_{1,58}=0,701$; $p=0,406$ или лог-значения: $M_{1973-77}=2,78$; $M_{1978-87}=2,72$; $F_{1,58}=0,044$; $p=0,835$), но значительно различаются амплитудой колебаний ($S^2_{1973-77}=142,097$; $S^2_{1978-87}=369,076$; $F_{1,58}=4,183$; $p=0,045$; лог-значения: $S^2_{1973-77}=0,40$; $S^2_{1978-87}=1,08$; $F_{1,58}=6,9$; $p=0,011$).

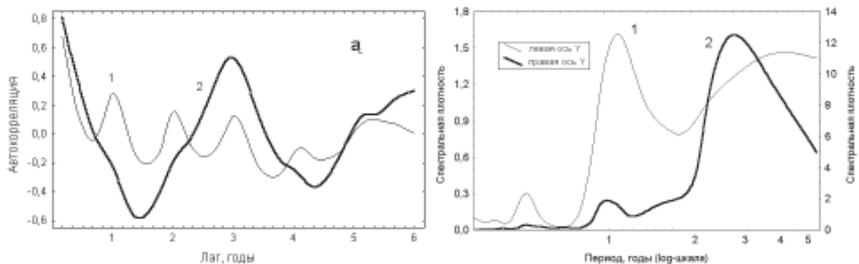


Рис. 2. Оценки автокорреляционной функции (а) и спектра мощности (б) для двух частей ряда относительной численности европейской рыжей полевки, Мари-Эл: (1) — 1973–1978 гг., (2) — 1978–1987 гг.



Интерпретация описанного «факта» достаточно очевидна — популяция после депрессии 1972 г. попадает к 1973 г. в окрестность стационарного состояния и динамика численности может рассматриваться как стационарный сезонный цикл (рис. 1–2). Примерно в 1977 г. стационарное состояние теряет устойчивость и рождается трехлетний цикл. Динамика численности популяции в 1978–1987 гг. может рассматриваться как двухкомпонентное колебание, состоящее из сезонного и 3–х-летнего циклов.

Анализ динамики оценок репродуктивной структуры популяции (доли размножающихся самок и доли неполовозрелых самцов в июне и августе) позволил заключить, что на протяжении и первой части ряда имеют место 3–х-летние циклы!

Для разрешения противоречия в интерпретации результатов были привлечены методы многомерного анализа. Предварительная классификация лет наблюдений выполнена с помощью метода главных компонент, а для оценки качества классификации и сравнения трех фаз популяционного цикла («депрессия», «рост», «пик») использован канонический дискриминантный анализ, который показал, что все годы наблюдений классифицированы по трем фазам цикла в 100% случаев верно, и все фазы популяционного цикла различаются значимо ($p < 0,02$). Первая каноническая переменная (табл. 1) может быть интерпретирована как плотность популяции и связанные с ней «плотностные эффекты» («интенсивность внутривидовой конкуренции», «стресс» и др.); ее динамика (рис. 3 а,б) — последовательность 3–х-летних циклов, в ходе которых закономерно изменяется как плотность, так и структура популяции, причем циклы в динамике значений первой главной компоненты в 1973–1977 гг. просто имеют меньшую амплитуду, чем в 1978–1987 гг. ($S^2_{1973-77} = 0,39$; $S^2_{1978-87} = 1,33$; $F_{1,14} = 6,6$; $p = 0,023$).

Оценка параметров модели роста (табл. 2), учитывающей интенсивность внутривидовой конкуренции (Бигон и др., 1989), показала что: 1) зависимость от плотности имеет тип *сверхкомпенсации* (т.е. при плотностях выше «критической» зависимость от плотности смертность резко возрастает); 2) стационарное состояние исследуемой популяции *неустойчиво* ($f' < -1$), а ее многолетняя динамика — суть *автоколебания* (рис. 3).

Таким образом, для получения более надежных (квадратный корень из числа анализируемых признаков) выводов следует анализировать не только численность, но и признаки, характеризующие структуру популяции, т.к. анализ совокупности демографических признаков основывается на большей исходной информации.

Автор выражает искреннюю признательность д.б.н. Жигальскому О.А. и к.б.н. Корнееву В.А. за переданные в мое распоряжение материалы. Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты № 99–04–49022 и № 01–04–06314).

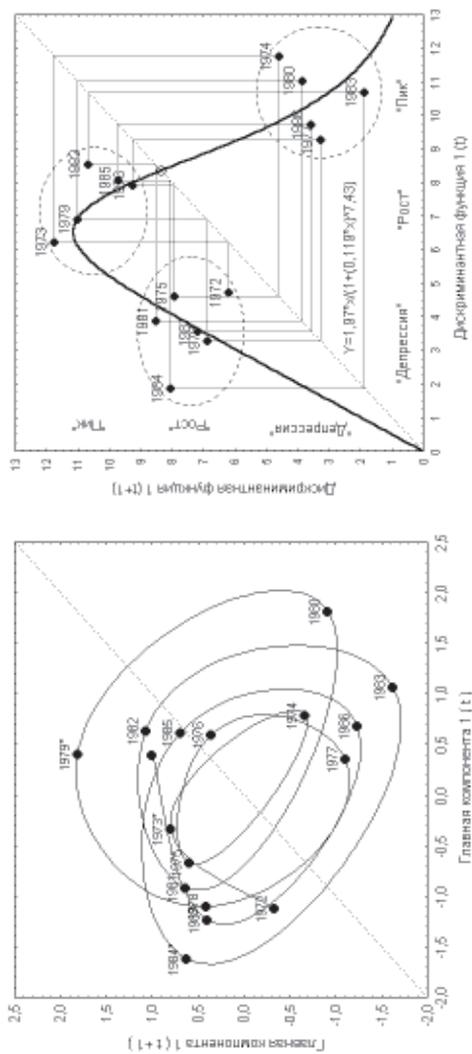


Рис. 3. Трехлетние циклы в динамике состояния популяции европейской рыжеей полевки, Мари-Эл, 1972–1987 гг.: а) классификация лет наблюдений с помощью компонентного анализа; б) модель роста — диаграмма Ламерея.



Таблица 1. Корреляции демографических признаков и канонических переменных

Демографический признак (месяц учета)	Главная компонента 1	Дискриминантная функция 1
Плотность популяции, в апреле	0,83*	0,74*
Плотность популяции, в июне	0,90*	0,80*
% размножающихся ? ? , в июне	-0,80*	-0,91*
% неполовозрелых ? ? , в июне	0,83*	0,78*
% 1-2 мес. животных, в июне	0,61*	0,60*
% 3-6 мес. животных, в июне	0,37	0,29
Плотность популяции, в августе	0,93*	0,81*
% размножающихся ? ? , в августе	-0,78*	-0,74*
% неполовозрелых ? ? в августе	0,90*	0,89*
% 1-2 мес. животных, в августе	0,23	0,29
% 3-6 мес. животных, в августе	-0,22	-0,27
Плотность популяции в октябре	0,80*	0,61*
% размножающихся ? ? , в октябре	-0,48#	-0,43#
% неполовозрелых ? ? в октябре	0,47#	0,38#
Дисперсия, %	48,7%	42,3%

Примечание: * – $p < 0,05$, # – $0,1 < p < 0,05$.

Таблица 2. Оценки параметров модели роста популяции

$N(t+1) = r * N(t) / \{ 1 + [a * N(t)]^b \}$ R = .7584; R ² = 57.5%; df1:df2=3;12; p < 0,01			
	<i>r</i> - кратность прироста	<i>a</i> - параметр стационарного состояния	<i>b</i> - тип зависимости от плотности
Оценка	1,97	0,119	7,433
Стандарт. ошибка	0,293	0,008	1,815
t (12)	6,72	14,23	4,09
p <	2,1E-05	7,1E-09	0,0011

ЛИТЕРАТУРА

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1–2.

Stenseth N. C. Population cycles in voles and lemmings: density dependence and phase dependence in a stochastic world // Oikos. 1999. V. 87. P. 427–461.

АНАЛИЗ ОСОБЕННОСТЕЙ СТРУКТУРЫ РИСУНКА ПОКРОВОВ У РАЗНЫХ ЦВЕТОВЫХ МОРФ ГОПЛИИ ЗОЛОТИСТОЙ (*HOPLIA AUREOLA* PALL.) В ВОСТОЧНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ

Н.Л.Лобанова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Изучение явления полиморфизма биологических объектов остается одной из важнейших проблем, несмотря на огромный накопленный материал в этой области (Айала, 1984; Тимофеев-Ресовский, Свиричев, 1966; Новоженев, 1980, 1989). При этом структурно-морфологическое направление в анализе внутривидовой изменчивости, обращенное внутрь самого явления и его закономерностей, оказалось менее разработанным, чем эколого-географические и эволюционные приложения полиморфизма.

Существует понимание полиморфизма как универсальной адаптивной стратегии популяций (Новоженев, 1989), что определяет адапционистский аспект изучения этого явления. Наряду с этим так называемый структуралистский подход обращает внимание на поиск внутренних закономерностей изменчивости (Михайлов, 1999). Работами Н. Н. Филиппова (1961), а также А. Г. Креславского (1984) во многом сформулированы правила эволюции рисунка, установлены направления и возможные пути их развития. Обнаружено специфическое присутствие в каждой популяции эпигенетических порогов и наличие единого закона иерархического порядка формирования композиций рисунка (Васильев, 1988). Предложен метод иерархического анализа биоразнообразия на основе изучения реализации изменчивости рисунка покровов жуков в последовательности: род — вид — популяция (Михайлов, 1999). Тем самым сделаны шаги к синтезу эколого-географических и морфологических закономерностей полиморфизма.

Включение новых объектов, характеризующихся широким диапазоном изменчивости, в список модельных видов необходимо для дальнейшего накопления фактического материала в этом направлении. К числу таких объектов с достаточно большим ареалом и относительно высокой численностью относится гоплия золотистая *Hoplia aureola* Pall. (Scarabaeidae, Coleoptera). Это сравнительно малоизученный вид, большая часть данных по изменчивости которого до настоящего времени ограничивается лишь материалами систематиков (Медведев, 1952). В качестве удобного полиморфного объекта для популяционных исследований гоплия золотистая впервые предложена О.В. Корсуном (1994, 1999).



Цель настоящей работы — изучить общие закономерности изменчивости рисунка покровов в природных популяциях полиморфного вида — гоплии золотистой — в Восточном Забайкалье. В этой связи предстояло решить следующие задачи: изучить порядок формирования структуры рисунка надкрылий на основе композиционного подхода; оценить взаимосвязь сложности рисунка переднеспинки и надкрылий и окраски покровов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили собственные сборы гоплии золотистой в Восточном Забайкалье, а также коллекции жуков из этого же региона, любезно предоставленные О.В.Корсуном. Всего проанализировано 7 выборок, взятых в различных географических точках Читинской области в летние месяцы с 1993 по 1999 г. Общий объем изученного материала составил 1060 экз. Окраску покровов и структуру рисунка анализировали отдельно для переднеспинки и надкрылий при увеличении 2 x 8 под микроскопом МБС-10.

Тело жуков имеет продолговато-овальную форму, достигает в длину 7–8 мм (рис. 1 б). Переднеспинка и надкрылья покрыты светлыми чешуйками разной формы и цвета, образующими основной фон, и темными (бурыми и черными) чешуйками, формирующими рисунок из коричневых или черных овальных пятен.

В основу структурного анализа элементов рисунка положена принципиальная схема, разработанная О.В.Корсуном (1999), которая была дополнена автором (были описаны 3 новых элемента рисунка надкрылий). Обобщенная схема представлена на рисунке 1 а, в.

Вслед за Н.Н. Филипповым (1961) в данной работе принято считать признаками темные пятна и перемычки надкрылий и переднеспинки (Корсун, 1994), а фенами — состояния признаков, то есть их наличие или отсутствие (Васильев, 1988).

В этой связи выделенные Медведевым (1952) абerrации рисунка надкрылий следует рассматривать как композиции фенов, т.е. дискретности 2–го порядка. Нами учтены и фены с ослабленным (разреженным) проявлением пятен (R-фены от англ. «rage»), которые представляют собой еще одно состояние признака (рис. 1а) и указывают на пороговую природу изменчивости элементов рисунка (Васильев, 1988). Была проведена дальнейшая редукция рисунка переднеспинки до уровня отдельных фенов (N-фенов пятен и перемычек от англ. «notal») (рис. 1а). Основываясь на рекомендациях Б.Л.Астаурова (1974), при анализе элементов рисунка единицей для расчетов служила половина особи. Для характеристики структурной сложности введен показатель ПСР — сумма проявившихся на переднеспинке (ПСР1) и надкрыльях (ПСР2) элементов рисунка. Вслед за О.В.Корсуном (1994) выделены 5 цветовых морф («цветоморф») окраски переднеспинки и надкрылий.

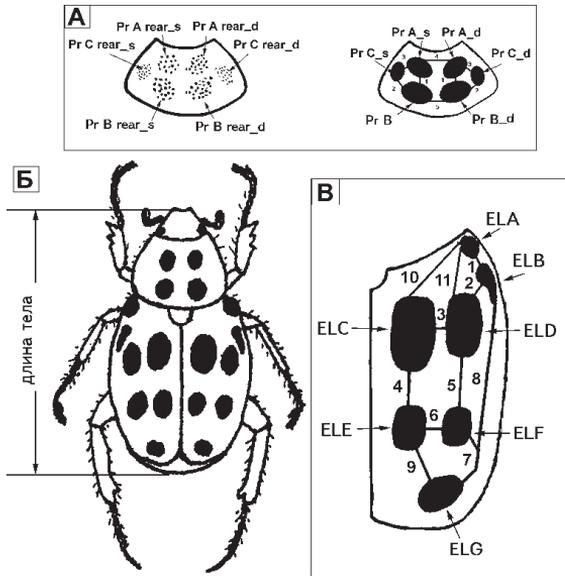


Рис. 1. Схема расположения различных элементов рисунка на переднеспинке (А) и надкрыльях (Б, В).

А. Слева группа R-фенов, а справа — N-фенов (пояснения в тексте). Символы *_s* и *_d* указывают левый и правый антимеры. Pr A, Pr B, Pr C — пятна переднеспинки (Pr — от «pronotum») указаны стрелками. Перемычки обозначены номерами (в тексте приводятся в сочетании с Pr, например, Pr 1 — первая перемычка переднеспинки).

Б. Общая схема рисунка покровов гонимии и схема промера общей длины тела.

В. Элементы надкрылий гонимии: буквами помечены пятна, а цифрами перемычки аналогично тому, как это сделано для переднеспинки. Номера перемычек в тексте обозначены в сочетании с EL (L — от «elitrae», например, EL 1 — первая перемычка надкрылья).

Статистическая обработка включала применение регрессионного, корреляционного и дисперсионного анализа, а также методов непараметрической статистики (тест Краскела-Уоллиса, ранговый корреляционный анализ Спирмена).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Пути формирования структуры рисунка надкрылий

Известно, что развитие рисунка у каждого вида подчинено специфическим закономерностям (Филиппов, 1961). Существует линейный порядок проявления определенных элементов и включения их в структуру рисунка. Местоположение



каждого элемента рисунка по отношению к другим строго определено и не случайно. Сочетание элементов в композиции осуществляется в соответствии с законами комбинаторики на основе вероятностей проявления исходных элементов (Васильев, 1988). Формирование элементов рисунка у жуков идет по пороговому принципу: появление конкретного пятна или перемычки возможно лишь при достижении некоторого критического (порогового) состояния (Васильев, 1988, 1996). В отличие от многих других видов жесткокрылых, рисунок гоплии золотистой определяется не степенью выраженности пигмента, а сформирован чешуйками темного цвета (Корсун, 1994). Поэтому на первом этапе выяснения структуры и закономерностей развития рисунка при проведении композиционного анализа (Васильев, 1988) нами использованы не индексы пигментации, а показатели сложности рисунка ПСР1 и ПСР2, выраженные через число элементов, проявившихся в его структуре.

Поскольку многие пятна являются фиксированной частью рисунка надкрылий (в наших сборах встречены лишь единичные случаи не проявления пятна ELB), изучение проводили по перемычкам между пятнами — варьирующим компонентам рисунка. Регрессионный анализ средних значений ПСР для отдельных элементов рисунка и их абсолютных частот встречаемости выявил четкую обратную связь между этими переменными (рис. 2).

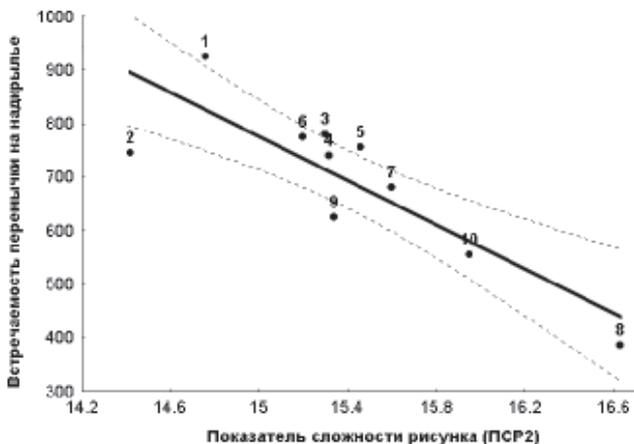


Рис. 2. Регрессионный анализ средних значений ПСР 2 для надкрылий, маркированных наличием отдельных элементов рисунка, и частот их встречаемости.



Наиболее часто встречающиеся перемычки имеют наименьшую среднюю сложность, а наиболее редкие элементы — наибольшую. В соответствии с предложенной А.Г. Васильевым (1988) моделью формирования рисунка, это указывает на существование иерархической последовательности формирования структуры рисунка и пороговую природу появления перемычек.

«Наползание» рисунка осуществляется от плечевого угла надкрылья (перемычка 1 встречается у абсолютного большинства особей еще при очень невысокой сложности общей композиции) через центральные пятна к вершине надкрылья, где перемычка 7 образуется только после проявления этой основной группы элементов. Очевидно, что существуют некие дополнительные пути развития рисунка, маркируемые появлением перемычки 8 и в меньшей степени — 10. По терминологии Н.Н. Филиппова (1961), эти участки надкрылий можно считать стабильными зонами, а центральную группу пятен и перемычек — наиболее лабильной их частью. Таким образом, отмеченный О.В. Корсуном (1994) порядок ослабления светлого чешуйчатого покрова при постепенном слиянии пятен у гоплии золотистой получил свое статистическое подтверждение и дополнение.

Ранговый корреляционный анализ Спирмена не выявил значимых связей между длиной тела жуков и показателями ПСР1, ПСР2 и встречаемостью всех отдельно взятых элементов рисунка как переднеспинки, так и надкрылий. Хорошо известно, что условия роста и питания личинок во многом определяют размеры имаго. Поэтому отсутствие корреляционных связей фенотипа с размерами жуков косвенно свидетельствует о влиянии на формирование структуры рисунка в первую очередь внутренних причин развития.

Установлено, что рисунок переднеспинки и надкрылий гоплии функционально един, но изменяется по разным законам. Однозначного соответствия между конкретными состояниями признаков — фенами — и их композициями для переднеспинки и надкрылий не отмечено, однако сопряженность в проявлении отдельных элементов существует и носит достаточно сложный характер.

Изучение взаимосвязи общей сложности рисунка и окраски покровов

Для гоплии золотистой выделено пять цветовых морф: желтая; зеленая; голубая; серая; коричневая (Корсун, 1994). В связи с тем, что среди проанализированных нами особей не были встречены особи, принадлежащие к крайне редкой пятой морфе, в дальнейшем использовали первые четыре. Анализ проводили отдельно по признаку общего (доминирующего) фона переднеспинки и надкрылий.

Нами была предпринята попытка сопоставить общую сложность рисунка у представителей разных цветоморф (таблица). Отметим, что для исследованных выборок минимально возможное значение ПСР1 равно 4, ПСР2 — 12.



Максимальные значения этих показателей составляют соответственно 13 и 34. Непараметрический аналог однофакторного дисперсионного анализа — тест Краскела-Уоллиса выявил статистически значимые межгрупповые различия при сравнении жуков разных цветоморф по показателю ПСР1 для переднеспинки ($N = 41,09$; $p < 0,001$) и показателю ПСР2 для надкрылий ($N = 34,60$; $p < 0,001$).

Таблица. Показатели сложности рисунка переднеспинки (ПСР1) и надкрылий (ПСР2) у разных цветоморф гоплии золотистой

Морфы	ПСР1	ПСР2
Желтая	$10,98 \pm 0,18$	$28,08 \pm 0,28$
Зеленая	$10,55 \pm 0,13$	$28,49 \pm 0,26$
Голубая	$11,47 \pm 0,25$	$32,93 \pm 0,63$
Серая	$11,94 \pm 0,15$	$30,16 \pm 0,33$

Установлено, что более простой рисунок переднеспинки имеют представители «зеленой» группы; «желтая» морфа обнаруживает наименьшую сложность рисунка надкрылий. В свою очередь жуки серой окраски характеризуются высокой сложностью рисунка переднеспинки, а жуки голубой — рисунка надкрылий. Несмотря на некоторый разброс результатов, возможен вариант объединения морф в две группы по признаку сложности композиции рисунка: желтые-зеленые и серые-голубые, каждая из которых внутри своей группы ведет себя сходным образом, проявляя в первом случае меньшую, а во втором большую сложность.

Изучение полиморфизма открывает возможности анализа биоразнообразия на популяционном уровне. На уровне популяций элементом биоразнообразия являются биотипы — сходные фенотипы, отражающие альтернативные пути развития в популяциях и различающихся по своей экологической роли (Васильев, 1996). Сравнение однородных в фенетическом отношении внутрипопуляционных групп (в данном случае — цветоморфы) позволяет приблизиться к выявлению в популяциях гоплии золотистой таких биотипов, а впоследствии, возможно, и к пониманию их популяционно-экологической роли.

ВЫВОДЫ

Установлен иерархический порядок формирования структуры рисунка переднеспинки и надкрылий гоплии золотистой в популяциях Восточного Забайкалья, который косвенно свидетельствует о пороговой природе изменчивости элементов структуры рисунка.

Выявлена связь между окраской покровов и общей композиционной сложностью рисунка: разным морфам свойственен свой уровень сложности



рисунка переднеспинки и надкрылий. Обнаружены группы морф со сходным характером этой взаимосвязи на переднеспинке и надкрыльях: желтые+зеленые и серые+голубые

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 00–04–48440 и 01–04–49571.

ЛИТЕРАТУРА

- Айала Ф. Дж. Введение в популяционную и эволюционную генетику. М.: Мир, 1984. 230 с.
- Астауров Б. Л. Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. 359 с.
- Васильев А. Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М., 1988. С. 158–169.
- Васильев А. Г. Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 40 с.
- Захаров В. М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 216 с.
- Корсун О. В. Изменчивость и популяционная структура *Hoplia aureola* Pall. (Coleoptera, Scarabaeidae) // Экология. 1994. № 5. С. 372–379.
- Корсун О. В. Эколого-географические особенности полиморфной структуры популяций (на примере жесткокрылых): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1999. 25 с.
- Креславский А. Г. Экологическая структура популяций и организация изменчивости // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 5. С. 50–63.
- Медведев С. И. Фауна СССР // Жесткокрылые, пластинчатоусые. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 10, вып. 2. Ч. 2. 276 с.
- Михайлов Ю. И. Иерархический анализ морфологических и эколого-географических аспектов биоразнообразия (на примере Chrysomelidae, Coleoptera): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1999. 20 с.
- Новоженков Ю. И. Полиморфизм и непрерывная изменчивость в популяциях насекомых // Журн. общей биол. 1980. Т. 41, № 5. С. 668–679.
- Новоженков Ю. И. Полиморфизм и микроэволюция // Онтогенез. Эволюция. Биосфера. М., 1989. С. 144–156.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Свиричев Ю. М. Об адапционном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* // Проблемы кибернетики. М., 1966. С. 137–146.
- Филиппов Н. Н. Закономерности аберративной изменчивости рисунка надкрылий жесткокрылых // Зоол. ж. 1961. Т. 40, вып. 3. С. 372–385.

ВЛИЯНИЕ КОРНЕВОЙ КОНКУРЕНЦИИ ДРЕВОСТОЯ НА ФАКТОРЫ МИКРОБИОТОПА И РОСТ ПОДРОСТА ЕЛИ

Е.И.Локосова

Ботанический сад УрО РАН, г.Екатеринбург

В большинстве работ изучение структуры ценопопуляций и биогеоценозов осуществляется через исследование отдельных компонентов этих систем. В нашей работе используется принцип микроэкосистемного анализа, разработанный Н.С.Санниковой (1992) на примере сосновых лесов, позволяющий изучать сопряженные хорологические изменения компонентов лесных ценоэкосистем. На каждой пробной площади изучение этих компонентов происходит в пределах 80–100 круговых учетных площадок — «микроэкосистем». Стандартный размер площади микроэкосистем определяется максимальным радиусом главных латеральных корней деревьев ели. В рамках микроэкосистем ельников и сосняков все ее компоненты связаны наиболее тесно и детерминированы, главным образом, индексом корневой конкуренции древостоя (Санникова, Локосова, 1997). Индекс корневой конкуренции отдельного дерева (ККД) определяется как $Z\sqrt{D}$, где Z_v — среднегодовой прирост дерева за последние три года (m^3), а D — расстояние от центра площадки до дерева (м). Индекс корневой конкуренции древостоя (ΣККД) равен сумме индивидуальных индексов ККД.

Объектами изучения были выбраны преобладающие типы еловых лесов Среднего Зауралья (подзон южной тайги и предлесостепных сосново-березовых лесов).

ПОЛЕ КОРНЕВОЙ КОНКУРЕНЦИИ ОДИНОЧНОГО ДЕРЕВА ЕЛИ СИБИРСКОЙ

Для изучения поля корневой конкуренции дерева было выбрано отдельное дерево ели (*Picea obovata* Ledeb.) в ельнике чернично-зеленомошном подзоны южной тайги Зауралья. Диаметр ствола на высоте 1,3 м — 38 см, диаметр кроны — 4 м, возраст 110 лет. Согласно литературным данным, в верхнем 10-см-вом слое почвы содержится 90% общей массы корней (Рахтеенко, 1963). Поэтому для изучения корненасыщенности почвы на приствольных кругах деревьев цилиндром (объем — 1 dm^3 , высота — 10 см) взяты высечки подстилки и верхнего слоя почвы — всего 66 образцов — с интервалом 0,5 м, начиная от ствола дерева до 4,5 м, а далее — с интервалом 1 м — до 11,5 м. Из образцов отобраны тонкие корни с диаметром менее 1 мм и определена их воздушно-сухая масса.

Распределение тонких корней одиночного дерева ели в радиусе распространения его главных латеральных корней представлено на рисунке.

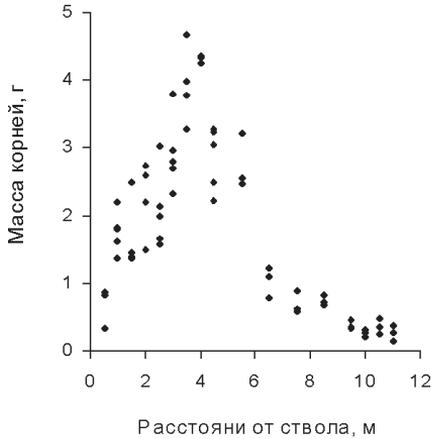


Рисунок. Распределение тонких корней одиночного дерева ели сибирской.

В подкроновом пространстве дерева на расстоянии до 2 м от ствола содержание тонких корней в почве минимально. Далее концентрация корневых окончаний резко возрастает, достигая максимума на расстоянии от 3 до 4,5 м. По мере удаления от ствола масса тонких корней постепенно убывает. На расстоянии 11,5 м от ствола ни в одном из образцов не было найдено тонких корней.

На участке до 3,5 м от ствола латеральное распределение тонких корней дерева ели аппроксимируется прямой связью $P_k = 0,76 \cdot d + 0,51$, где P_k — воздушно-сухая фитомасса тонких корней ($\text{г}/\text{дм}^3$), d — расстояние от ствола (м). Далее насыщенность корнеобитаемого пространства тонкими корнями может быть аппроксимирована экспоненциальным уравнением $P_k = 3,33 \cdot e^{-0,39 \cdot d}$. Высокую тесноту связи отражает коэффициент корреляции $r = -0,78$.

На основании анализа латерального распределения тонких корней в корнеобитаемом пространстве одиночных деревьев (Локосова, 1999) ели сибирской можно выделить три зоны:

1. Зона с наименьшим содержанием тонких корней — от ствола до 2–3,5 м. Она характеризуется максимально толстым слоем грубогумусной подстилки и почти полным отсутствием моховой и травяно-кустарничковой растительности.
2. Зона максимальной корненасыщенности приурочена к проекции периферической части кроны — от 2–3,5 м до 5–6 м; мощность подстилки уменьшается, а проективное покрытие трав и кустарничков возрастает.
3. Зона постепенного уменьшения корненасыщенности — от 5–6 м до конца главных латеральных корней.



ВЛИЯНИЕ ДРЕВОСТОЯ НА ФАКТОРЫ МИКРОБИОТОПА

На основе микроэкосистемного анализа показано влияние хорологических изменений структуры древостоя на факторы микробиотопов — ФАР и влажность почвы. В ельниках чернично-зеленомошных коэффициенты корреляции влажности почвы на глубине 20 см с полнотой и плотностью древостоя составляют соответственно -0,36 и -0,48, а корреляция влажности почвы с индексом Σ ККД достигает -0,53. Таким образом, выявляется средняя степень связи увлажнения поверхностного слоя почвы со структурой древостоя-эдификатора в еловых лесах, обусловленная влиянием корневой конкуренции деревьев. Зависимость уровня увлажнения почвы от абсолютной полноты древостоев в ельнике чернично-зеленомошном аппроксимируется уравнением $y=55,5 \cdot x^{**}-0,25$, где x — сумма площадей поперечных сечений стволов деревьев на высоте груди (m^2).

ВЛИЯНИЕ ДРЕВОСТОЯ НА ПОДРОСТ

В экосистемах ельников численность подроста слабо связана с толщиной подстилки (r от -0,16 до -0,30), что, по-видимому, объясняется значительным периодом времени (20–30 лет) после появления всходов. Достаточно тесная корреляция численности наблюдается с индексом Σ ККД и продуктивностью древостоя — его средним текущим приростом стволов по объему (r , соответственно, -0,32 и -0,69). Коэффициенты корреляции свидетельствуют, что один из ведущих параметров состояния подроста ели сибирской в ельниках-зеленомошниках — прирост стволиков по объему — наиболее тесно и достоверно связан с индексом ККД. Максимальная теснота связи (-0,54) этих параметров, аппроксимируемая уравнением $y = 96,6 \cdot x^{**}-0,60$, отмечена в типе леса «ельник кислично-зеленомошный». Аналогичная гиперболическая форма связи с Σ ККД ($r = -0,46$) показана и для роста подроста ели в высоту (табл.). Примерно такая же теснота связи наблюдается и в эдафически более влажном ельнике чернично-зеленомошном (r , соответственно, -0,55 и -0,57).

Таблица. Зависимость роста подроста ели от корневой конкуренции древостоя

Тип леса	$Y = Zvs, X = \Sigma$ ККД	$Y = Zhs, X = \Sigma$ ККД
Ельник чернично-зеленомошный	$Y=578,6 \cdot X^{**}-0,64$	$Y=34,9 \cdot X^{**}-0,69$
Ельник чернично-зеленомошный	$Y=44,9 \cdot X^{**}-0,43$	$Y=25,8 \cdot X^{**}-0,66$
Ельник кислично-зеленомошный	$Y=40,1 \cdot X^{**}-0,41$	$Y=38,3 \cdot X^{**}-0,43$
Ельник кислично-зеленомошный	$Y=96,6 \cdot X^{**}-0,60$	$Y=5,3 \cdot X^{**}-0,25$

Условные обозначения: Zvs — средний годовой прирост стволиков подроста по объему за последние 3 года (cm^3), Zhs — средний годовой прирост стволиков подроста по высоте за последние 3 года (m).



Однако зависимость роста подроста ели по объему и высоте стволиков от Σ ККД в сосняке чернично-зеленомошном существенно меньше ($r = -0,42; -0,40$), что может быть связано с размещением корней подроста ели и деревьев сосны в различных стратиграфических нишах: у первого — преимущественно в подстилке, а у вторых — в верхнем минеральном горизонте почвы. В ельнике кислично-зеленомошном несколько менее тесная связь, чем с Σ ККД ($-0,58$), роста подроста установлена с полнотой (r — от $-0,45$ до $-0,51$) и продуктивностью древостоя (r — от $-0,39$ до $-0,52$). В ельнике чернично-зеленомошном эти связи с полнотой древостоя, напротив, выше, чем с Σ ККД.

Корреляция роста подроста ели с ФАР под пологом древостоя в ельниках-зеленомошниках (r — от $0,42$ до $0,52$), где последняя является лимитирующим фактором (относительная освещенность — 12%), лишь немного выше, чем под пологом соснового древостоя ($0,42$), но значительно ниже, чем в сомкнутом сосняке бруснично-черничном ($0,60$).

Как и в сосновых лесах (Санникова, 1992), влияние травянисто-кустарничкового яруса на рост подроста в еловых ценоэкосистемах проявляется слабо. Лишь в ельниках чернично-зеленомошных, где проективное покрытие трав достигает 50–60%, отмечается его отрицательная связь с приростом подроста (r — от $-0,32$ до $-0,61$).

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 01–04–06258.

ЛИТЕРАТУРА

- Локосова Е.И. Особенности латерального распределения сосущих корней одиночного дерева ели сибирской // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии: Материалы конф. молодых ученых-экологов Урал. региона (2–3 апр. 1999 г.). Екатеринбург, 1999. С. 113–115.
- Санникова Н.С. Микроэкосистемный анализ ценопопуляций древесных растений. Екатеринбург: Наука, 1992. 53 с.
- Санникова Н.С., Локосова Е.И. Микроэкосистемный анализ структуры и функций сосновых и еловых лесов Западной Сибири // Леса и лесное хозяйство Западной Сибири. Тюмень: Изд-во Тюменского ун-та, 1998. Вып. 6. С. 45–61.
- Рахтеенко И.Н. Рост и взаимодействие корневых систем древесных растений. Минск: Изд-во АН БССР, 1963. 161 с.

КРАНИОМЕТРИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ ЗАКАЗНИКА «ПРЕДУРАЛЬЕ»

В.А.Лучникова

Пермский госуниверситет

Материал для данного сообщения был собран в 2000 году на территории заказника «Предуралье» Пермской области. Сборы проводились с июня по сентябрь ловушками Геро. Давилки выставляли в линии по 50 штук на четверо суток. Обыкновенная полевка (*Microtus arvalis*) отлавливалась в наиболее характерных для нее биотопах: пойменный луг р.Сылва и суходольные луга правого и левого берега.

Сборы обыкновенной полевки включали по 50% самок и самцов, среди которых было 41% неполовозрелых сеголетков, 35% половозрелых сеголетков и 24% перезимовавших зверьков.

У зверьков в выборке (100 особей) были измерены 24 промера черепа: носовая, межглазничная, скуловая и лямбдоидальная ширина, кондиллобазальная длина, длины M^3 , M_1 , M_2 , длина и ширина резцового отверстия, альвеолярная и коронарная длины, высота черепа и др. Кроме того, высчитаны 9 индексов: по отношению к кондиллобазальной длине носовая, межглазничная, скуловая, лямбдоидальная ширина, высота черепа и др.

Основная выборка была разбита на 2 группы по полу, а затем по возрастным группам, которые сравнивались между собой по краниометрическим признакам. В каждой группе для всех признаков и индексов были высчитаны: среднее арифметическое (M), среднее квадратичное отклонение (s), \min и \max , ошибка репрезентативности (m) и коэффициент вариации (CV). При сравнении соответствующих групп для каждого признака вычислялся коэффициент достоверности по Стьюденту при $p=0,01$.

Сравнение самок и самцов показало, что самки обыкновенной полевки заказника «Предуралье» не отличаются от самцов ни по одному из краниометрических признаков. Нет различий и по значениям индексов.

Сравнение неполовозрелых зверьков с половозрелыми сеголетками показывает, что во время созревания зверьков происходит увеличение кондиллобазальной длины черепа, скуловой ширины, длины резцового отверстия, расстояния между M^3 правой и левой сторон и высоты резцового отдела нижней челюсти. Рост продолжается и после созревания зверьков. При сравнении половозрелых сеголетков с перезимовавшими зверьками было выявлено, что на этом этапе жизни у полевок в черепе продолжают увеличиваться кондиллобазальная длина, скуловая ширина, длина резцового отверстия, высота резцо-



вого отдела нижней челюсти, расстояние между M^3 правой и левой сторон. Кроме того, увеличиваются альвеолярные и коронарные длины, длина M^3 и M_1 , а также количество шовных выростов между лобной костью и скуловой дугой (возможно, это следствие принадлежности зверьков к разным сезонным генерациям). В связи с ростом черепа увеличивается расстояние от заднего края резцового отверстия до конца зубного ряда.

Таким образом, можно выделить признаки, которые увеличиваются в течение всей жизни зверька: кондиллобазальная длина, скуловая ширина, длина резцового отверстия, расстояние между M^3 правой и левой сторон, высота резцового отдела нижней челюсти. В то же время есть признаки, которые остаются неизменными всю жизнь полевки: носовая, межглазничная и лямбдоидальная ширина, длина овального отверстия, расстояние между M^1 правой и левой сторон.

Соотношения между величинами черепа также подвергаются изменению. При этом, в связи с увеличением кондиллобазальной длины, они уменьшают свое значение (межглазничная, лямбдоидальная и скуловая ширина к кондиллобазальной длине), также уменьшается значение индекса «лямбдоидальная ширина / скуловая ширина» с расширением скуловых дуг.

В целом наблюдается картина изменения формы черепа при взрослении зверька с короткой, относительно широкой и выпуклой в затылочной части на длинную, относительно более узкую и плоскую с расширенными скуловыми дугами.

ОЦЕНИВАНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ И ПОДВИЖНОСТИ ОСОБЕЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ МЕТОДОМ МНОГОСУТОЧНОГО ОТЛОВА

К.В.Маклаков, А.А.Соколов, Ф.В.Кряжимский

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Определение абсолютной численности животных является одной из ключевых задач прикладной и фундаментальной экологии животных. В частности, один из основателей уральской школы экологов В.С.Смирнов уделял этому вопросу большое внимание (Смирнов, 1964). Методы многосуточного отлова основаны на постепенном изъятии или мечении животных в популяции, и по динамике сокращения попадания в отлов новых особей определяется их исходная численность. Тем не менее, после всплеска внимания к этой проблеме в 60–70-е годы XX в. в связи с Международной Биологической программой в настоящее время работ, посвящённых этой теме, незаслуженно мало. Исключение составляет серия работ О.А.Лукьянова (1988, 1989), в которой он



предложил оригинальный метод определения не только численности (плотности), но и подвижности популяций мелких млекопитающих.

Родословную методов многосуточного отлова применительно к мелким млекопитающим можно начинать с известной модели Лесли (Leslie, Davis, 1939) по безвозвратному улову, первоначально предназначенной для оценивания численности промысловых животных по динамике сокращения улова в результате ряда «промысловых усилий». **Одномерная регрессионная модель** Лесли предполагает нахождение всего двух параметров уравнения $PC_t = p_0 N_0 - p_0 K_{t-1}$ (где PC_t — потенциальный улов в день t , N_0 — начальная численность животных, p_0 — вероятность поимки при конкуренции животных за орудия лова, K_{t-1} — суммарный улов за предыдущие $t-1$ суток; потенциальный улов Лесли предложил вычислять по формуле $PC_t = n(\ln(n-C) - \ln(n-C - F_t - k))$, где C_t — реальный улов в день t , F_t — суточный улов животных других видов, а k_t — количество неудачных срабатываний ловушек (проловов)), но накладывает целый ряд ограничений, которые в формулировке Морана (Moran, 1951) выглядят так:

Вероятность поимки всё время постоянна для всех животных.

Плотность популяции не настолько велика, чтобы отлов одного животного оказывал влияние на вероятность отлова другого.

За время проведения эксперимента не происходит рождений, гибели, иммиграции или эмиграции животных.

Как справедливо отозвался об этом Г.Коли (1979), мало кто из биологов сможет признать хоть одно из этих допущений, близким к реальности. Если говорить применительно к мелким грызунам, то, во-первых, суточную вероятность их поимки существенно снижает плохая погода и соответственно повышает предыдущий недолов из-за погодных условий. Во-вторых, вероятность попадания животного в ловушку тем выше, чем выше иерархический статус особи. В-третьих, как раз у грызунов плотность в агрегациях или в пик численности такова, что исследователи сталкиваются с занижающей оценки численности конкуренцией животных за орудия лова. То есть при сокращающемся численность безвозвратном изъятии вероятность поимки возрастает. Наконец, в-четвёртых, в представлении С.С.Шварца (Шварц, 1980) природная популяция представляет собой открытую динамическую систему, в которой происходят и рождения, и гибель, и иммиграция, и эмиграция животных, особенно у грызунов за время многосуточного отлова.

Тем не менее, несмотря на целый ряд трудно преодолимых ограничений модель Лесли подкупает своей простотой и надёжностью в оценках численности, пусть и не точных и не учитывающих миграционную активность в популяциях. Поэтому долгое время одномерная регрессионная модель безвозвратного изъятия шла по пути ещё большего упрощения. Уравнение Д.Хайне является частным случаем уравнения Лесли и предполагает отсутствие конкуренции



животных за ловушки: $C_t = pN_0 - pK_{t-1}$ (где C_t — реальный улов в день t , p — вероятность поимки при отсутствии конкуренции животных за орудия лова) (Науне, 1949). Циппин (Zippin, 1956), Зебер и Ле Крен (Seber, Le Cren, 1967) сделали допущение, что, произведя только два отлова C_1 и C_2 с одним и тем же промысловым усилием, численность популяции до первого отлова оценивается выражением $N_0 = C_1^2 / (C_1 - C_2)$, а эффективность лова определяется по формуле $p = (C_1 - C_2) / C_1$. Если предположить, что определённая оценка эффективности лова справедлива и для некоторой другой популяции, то её численность можно оценить и по данным одного улова $N_0 = C_1 / p$ (Seber, Le Cren, 1967).

Для описания популяции как открытой динамической системы, а не ограниченного «исчерпаемого пула» животных, требовалось введение дополнительных показателей. Следует отметить, что широкое применение более точных методов расчёта (например, двумерной линейной регрессии), сложных для ручного пересчёта, было затруднено до распространения вычислительной техники.

Методы мечения и повторного отлова (возвратные) отчасти преодолевали некоторые из вышеперечисленных ограничений. Так, оценка Петерсона численности популяции по доле меченых в повторном отлове $N = Mn/m$ (где N — численность, M — количество помеченных в первый отлов, n — количество пойманных во втором отлове, m — количество меченых во втором отлове) допускает наличие смертности и эмиграции при равной их вероятности, как для меченых, так и для немеченых (Petersen, 1896). Более точный метод Шумахера, основанный на многосуточном отлове и мечении животных и вычисляющий численность по оценке роста доли меченых в последовательных отловах

$$N = \frac{\sum K_{i-1}^2 n_i}{\sum K_{i-1} m_i} \quad (\text{где } K_{i-1} \text{ — количество помеченных за предыдущие } i-1 \text{ дней,}$$

n_i и m_i — количество пойманных и количество помеченных среди пойманных в день i , соответственно), опять же применим только к закрытым популяциям (Schumacher, Eschmeyer, 1943). Метод троекратных отловов Бейли при двукратном мечении кроме численности позволяет оценить ещё и рост за счёт рождаемости, и иммиграции, и убыль популяции за счёт смертности, и эмиграции за время между отловами (Bailey, 1951, 1952). Стохастический метод Джолли-Зебера также позволяет кроме значения численности в каждый отлов получать оценку роста и убыли популяции между отловами (Jolly, 1965; Seber, 1965).

Однако, для широко распространённых методов безвозвратного изъятия, не применяющих мечение, требовалось построение моделей отлова, исходя из пространственной структуры изучаемых видов, в частности грызунов.

Чтобы учесть миграционную активность животных, доктором О.А. Лукьяновым была предложена двумерная регрессионная модель, предполагающая



наличие постоянного потока мигрантов M , ежедневно проходящих через участок облова. Было предложено уравнение, сначала не учитывающее конкуренции животных за ловушки $C_i = p(N_0 + M) - pK_{t-1} + p^2M(t-1)$ (Лукьянов, 1988), а

потом и учитывающее $PC_i = p_0(N_0 + M) - p_0K_{t-1} + p_0^2MU_{t-1}$ (где $U_{t-1} = \sum_{i=1}^{t-1} \frac{C_i}{PC_i}$)

(Лукьянов, 1989). В этой модели животные чётко разделяются на оседлых (N_0) и мигрирующих (M). Судя по коэффициенту детерминации (R^2) и анализу дисперсий, предложенная модель лучше описывает числовые ряды многосуточных отловов грызунов в давилки, чем модель Лесли. Кроме того, она даёт интерпретацию выходу на плато к концу отлова убывающего экспоненциального числового ряда суточных отловов C_i как отлова преимущественно мигрантов, ежесуточно проходящих через участок облова (рис. 1).

Такая трактовка была подвергнута критике как неучитывающая разную вероятность отлова животных из разных функциональных групп и потому постоянно меняющееся их соотношение в суточных выловах по мере многодневного отлова (Смирнов, 1998). Например, экспоненциальный ряд вылова «оседлых» взрослых особей кончается быстро, а молодых — продолжается сравнительно долго. Кроме того, разная вероятность отлова могла возникать и из-за краевого эффекта, расселения потомков и самих резидентных животных. При таком подходе количество настоящих мигрантов оказывается сильно завышенным.

Компромиссным вариантом можно было бы считать аналогичные модели для открытых популяций, не разделяющие животных чётко на «оседлых» и «мигрантов», а учитывающие подвижность популяции в виде иммиграции (подселения) и эмиграции (выселения) из участков облова, при этом избегая усложняющих разновеероятностных показателей поимки.

Чтобы учесть фактор расселения или переселения резидентов, доктором Лукьяновым выдвигалась также регрессионная модель экспоненциально убывающего вылова: $C_i = gN_0(g+m)^{-i} [m + g(g+m)^{-i} (1 - e^{-g}) e^{-(g+m)(i-1)}]$, оценивающая показатели мобильности m , уловистости g и начальной численности N_0 популяции, исходя из предположений, что $dC/dt = gN$ и $dN/dt = -(g+m)N + mN_0$ (Лукуанов, 1994). Здесь показатели мобильности и уловистости могут быть преобразованы в вероятности переселения $v = 1 - e^{-m}$ и поимки $p = 1 - e^{-g}$. Предложенная экспоненциальная модель вылова из подвижной популяции на 80–95% описывает дисперсию реального вылова для видов родов *Clethrionomys*, *Microtus*, *Arvicola*, *Apodemus*, *Meriones* и *Citellus* (Лукуанов, 1994).

Была также представлена аналогичная модель, учитывающая смертность и эмиграцию из популяции донорного типа: $N_i = N_0[(1-p)e^{gt} + pe^{mt}]$, где p — процент эмигрантов, N_i — численность животных, присутствующих в популяции во вре-



мя t . При этом показатели смертности g и эмиграции m подчиняются линейной зависимости от времени нахождения в популяции t : $g=g_0+at$ и $m=m_0+bt$ (Lukyanov et al., 1994). И эта модель показала хорошее соответствие полевым данным на примере регулярного отлова (через каждые 15 дней) меченых особей из популяции домовых мышей, живущих в условиях оптимума (Lukyanov et al., 1994).

Безусловно, убывание многосуточного отлова подчиняется фундаментальному закону экспоненциальной зависимости. Но нахождение и интерпретация экспоненциальных коэффициентов — более сложная задача, чем линейных коэффициентов, хотя большей точности в описании эмпирических данных не достигается ($R^2=80-95\%$). Поэтому, экспоненциальные регрессионные модели довольно сложны для практического применения. Мы хотели бы вернуться к рассмотрению линейных регрессионных моделей, которые так же хорошо описывают имеющиеся полевые данные, но иначе трактовать получаемые регрессионные параметры, исходя из несколько других представлений о пространственной структуре популяций мелких грызунов, учитывающих общую подвижность населения животных, а не только мигрантов, как это делает **миграционная модель**.

При возвратном изъятии, например, при отлове животных в живоловки, вероятность поимки не меняется на протяжении отлова и территориальная структура популяции не нарушается. Допуская подвижность грызунов, в результате которой популяция ежедневно обновляется на какой-то процент особей, можно предложить **подвижную модель**, которая заключается в следующем.

Если учесть тот факт, что население участка подвержено некоторой миграционной активности, то при постоянстве общей численности, то есть безвозвратном изъятии, часть особей за сутки оставляет участок, а часть приходит на их место, таким образом, какой-то процент населения ежесуточно обновляется. Тогда:

$$C_t = pN_{t-1} = p(N_0 - K_{t-1} + \mu N_0(t-1)) \quad (1),$$

где μ — коэффициент миграционной активности, или буквально процент обновления популяции за сутки, а $\mu N_0(t-1)$ — количество новых особей, появившихся на участке отлова за $t-1$ суток.

Представив $A=pN_0$ и $B=\mu pN_0$, находим регрессионные коэффициенты уравнения:

$$C_t = A - pK_{t-1} + B(t-1) \quad (2).$$

Неизвестные величины находятся как $N_0=A/p$ и $\mu=B/A$.

Предложенное выражение полностью соответствует двумерному регрессионному уравнению для миграционной модели при отсутствии конкуренции животных за орудия лова, но искомым параметрам N_0 и μ соответствуют другие выражения, нежели N_0 и M в миграционной модели. При наличии конкуренции животных за орудия лова, например, в пик численности, более корректным будет подставлять вместо значения реального улова C_t потенциальный улов PC_t .



В свою очередь безвозвратное изъятие снижает плотность населения грызунов, что должно вызывать переселение животных на освобождающиеся участки. Поэтому, в качестве другой **плотностно-зависимой модели** иммиграции можно привести следующие рассуждения. Пусть поток иммигрантов пропорционален «свободным местам»:

$$m_t = \mu (N_0 - N_t) \quad (1),$$

где m_t — скорость иммиграции в день t , N_t — численность на участке облова в день t , которая равна :

$$N_t = N_0 - K_{t-1} + M_{t-1} \quad (2),$$

где M_{t-1} — общее количество иммигрировавших в зону облова за предыдущие $t-1$ суток (вместе с выловленными). Накопленный улов K_{t-1} равен:

$$K_{t-1} = \sum_{i=1}^{t-1} C_i \quad (3).$$

Каждый же реальный суточный улов, в свою очередь, равен:

$$C_i = p N_i \quad (4),$$

где p — вероятность поимки, а N_i — количество присутствующих на участке облова особей (как резидентов, так и иммигрантов).

Очевидно что

$$M_{t-1} = \sum_{i=1}^{t-1} m_i \quad (5),$$

что с учётом выражения (1) даёт $M_{t-1} = \mu(N_0(t-1) - \sum_{i=1}^{t-1} N_i)$ (6).

С учётом выражений (3) и (4) $\sum_{i=1}^{t-1} N_i = \frac{K_{t-1}}{p}$ (7).

Теперь с учётом выражений (2), (4) и (7) можно выписать уравнение для суточного улова:

$$C_t = pN_0 - (\mu+p)K_{t-1} + \mu pN_0(t-1) \quad (8).$$

Представив $pN_0 = A$, $\mu+p = D$, $\mu pN_0 = B$ и решая регрессионное уравнение

$$C_t = A - DK_{t-1} + B(t-1) \quad (9),$$

можно найти величину интенсивности потока иммигрантов, как $\mu=D/A$, величину вероятности поимки как $p=D-B/A$ и величину начальной численности $N_0=A^2/(AD-B)$.

Вообще говоря, модель (8) описывает ситуацию плотностно-зависимой миграции. Если в базовое уравнение (1) вместо начальной численности подставить некоторую численность, эквивалентную «ёмкости среды» N_K :



$$m_t = \mu (N_K - N_t) \tag{10}$$

то возникает ситуация, когда параметры модели невозможно определить по коэффициентам двумерного регрессионного уравнения, так необходимо найти четыре неизвестных по трём уравнениям (требуется третий регрессор). Если $N_K > N_0$, то поток мигрантов имеет положительное значение (иммиграция), а если $N_K < N_0$, то должен наблюдаться отток населения (эмиграция). При длительных отловах эти же условия могут определять преобладание рождаемости или смертности соответственно.

Если попытаться учесть в плотностно-зависимой модели конкуренцию за орудия лова, то выражение (4) следует представить, как:

$$PC_t = p_0 N_t \tag{11}$$

а выражение (7) — как:

$$\sum_{i=1}^{t-1} N_i = \frac{\sum_{i=1}^{t-1} PC_i}{p_0} \tag{12}$$

тогда уравнение (8) принимает вид

$$PC_t = p_0 N_0 - p_0 K_{t-1} + \mu p_0 N_0(t-1) - \mu U_{t-1} \tag{13}$$

где $U_{t-1} = \sum_{i=1}^{t-1} PC_i$.

Очевидно, что в данном уравнении появляется третий регрессор, что позволяет вычислять четвёртый неизвестный параметр, которым является ёмкость среды. Подставляя величину N_K вместо величины N_0 в выражение (1), конечное регрессионное уравнение потенциального суточного улова принимает вид:

$$PC_t = p_0 N_0 - p_0 K_{t-1} + \mu p_0 N_K(t-1) - \mu U_{t-1} \tag{14}$$

Представив в линейном регрессионном уравнении $p_0 N_0 = A$ и $\mu p_0 N_K = B$ и посчитав регрессию, можно найти значения $N_0 = A/p_0$ и $N_K = B/(\mu p_0)$.

Обращает на себя внимание то, что в двумерных моделях без конкуренции животных за ловушки используются одни и те же переменные, и регрессионные уравнения оказываются одним и тем же при разной трактовке регрессионных параметров.

Схемы обсуждаемых моделей представлены на рисунке 2.

Мы взяли результаты отловов, приводимых и цитируемых в работах О.А.Лукиянова, и свои собственные для проведения расчётов популяционных параметров по разным моделям. Результаты расчётов представлены в таблице (в том числе и заведомо ошибочные результаты, выделенные курсивом).



Таблица. Результаты обчёта различных примеров отловов по уравнениям разных моделей пространственной структуры

Отловы	Модели	Хайне		Лесли		мипиданонная		подвижная		шотландско-зависимая	
		без конк-ции	с конк-цией	без конк-ции	с конк-цией						
1. Рыбья популяция Средний Урал, август 1983 г. 6 дней, дельтакти Ф.В.Кривельский и др.	N ₀	187,4±19,3	183,4±23,3	144,8±21,0	135,9±18,5	156,4±19,8	144,8±18,0	168,8±24,8	0,4±0,2	-2,8,3±6,9	-4,61±0,94
	M	0,57±0,05	0,70±0,07	0,96	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	1,0
	R	0,97	1,01,4	123,9	117,3	123,9	117,3	123,9	681,5		
	N ₀	104,3±12,6	101,3±14,3	66,0±5,2	63,7±5,2	73,6±5,0	68,7±5,0	82,1±6,7	-0,7±0,6		
	M	0,32±0,03	0,40±0,05	0,61±0,03	0,51±0,03	0,66±0,04	0,51±0,03	0,67±0,04	0,46±0,03	-1,17±0,72	
	R	0,92	0,90	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	318,1
3. Популяция Мидлендерфа Южный Ямал, июль 2000 г. 7 дней, дельтакти А.А.Сokolov	N ₀	22,2±2,4	22,1±2,4	26,5±11,3	25,7±10,6	24,8±10,0	24,3±9,6	23,2±9,8	-0,00±0,04		
	M	0,28±0,03	0,29±0,03	0,25±0,10	0,27±0,10	0,25±0,10	0,26±0,10	0,27±0,11	-0,02±0,05	-4,6±15,19	
	R	0,96	0,96	0,96	0,96	0,96	0,96	0,96	0,96	0,96	25,4
	N ₀	118,3	120,3	48,7	49,3	48,7	49,3	48,7	49,3	48,7	48,7
	M	179,8±56,1	173,2±54,7	54,7±7,7	55,7±7,2	67,1±7,3	65,3±6,7	82,3±12,4	-21,3±22,3		
	R	0,15±0,04	0,18±0,05	0,63±0,06	0,72±0,06	0,63±0,06	0,73±0,06	0,51±0,06	-2,37±2,42		
5. Популяция эконома Лоповы, 1958 г. 5 дней, дельтакти Т.Букачник и З.Бузек	N ₀	442,8±255,5	390,4±703,8	346,2	1±283,2	259,3	1±330,5	377,3	2±25,3	251,9	6±334,7
	M	311,1±122,5	262,7±88,2	0,05±0,02	0,05±0,02	0,05±0,05	0,05±0,05	0,05±0,02	0,97±0,16		
	R	0,49±0,02	1,2±0,20	0,58±0,04	1,85±0,18	0,58±0,04	2,10±0,25	0,54±0,04	-0,49±0,44		
	N ₀	441,5	42,0	682,5	115,2	682,5	106,6	682,5	1311,8		
	M	142,3±130,5	130,2±173,3	98,3	7±154,7	85,8	8±16,8	90,3	2±33,9	127,8	0±200,2
	R	0,44±0,03	0,75±0,08	0,58±0,07	1,06±0,03	0,58±0,07	1,14±0,04	0,51±0,07	0,81±0,55		
6. Мышевидные грызуны Лоповы, 1967 г. 5 дней, дельтакти В.Опак	N ₀	169,6	84,9	186,7	1637,5	186,7	1568,2	186,7	1568,2	186,7	710,7

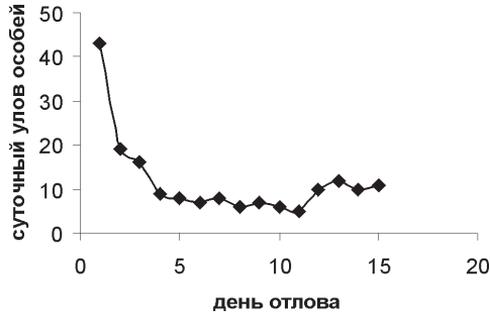


Рис. 1. 15-дневный отлов линейей в 100 давилок рыжих полевок на Среднем Урале (по данным О.А.Лукьянова; Пример 4 в таблице) .

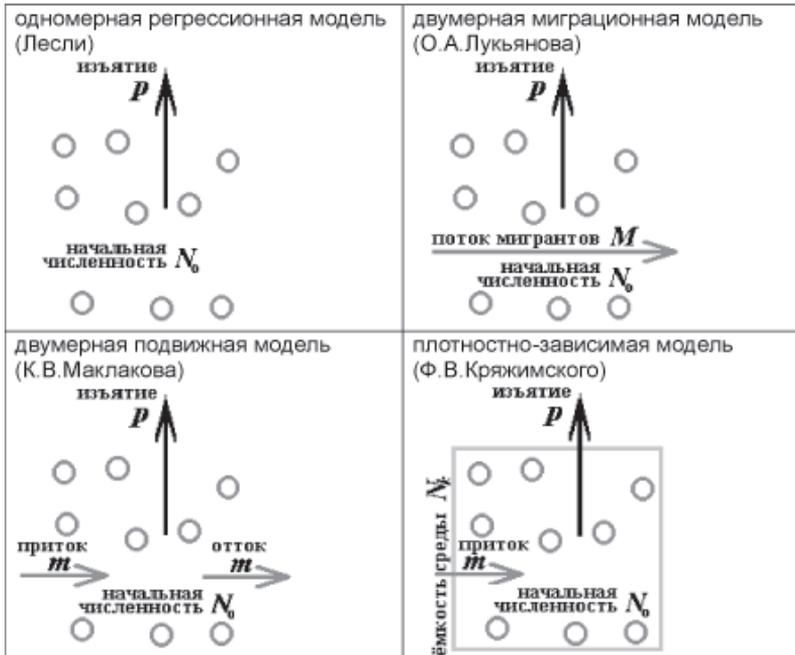


Рис. 2. Схемы разных моделей пространственной структуры.



ВЫВОДЫ

Очевидно, что многомерная регрессия лучше описывает числовые ряды многодневных отловов, что выражается в более высоких коэффициентах корреляции и значениях критерия Фишера. С другой стороны, примеры разных двумерных моделей без конкуренции животных за ловушки показывают, что трактовать одни и те же получаемые коэффициенты регрессии можно по-разному, в зависимости от заложенных в модели представлений. Так, угол наклона линии регрессии суточного отлова относительно оси накопленного улова во всех моделях трактуется как суточная вероятность улова p , а в плотностно-зависимой модели — как вероятность улова плюс плотностно-зависимый поток иммигрантов $p+m$. Свободный член трактуется как начальная численность животных, обитающих на площадке отлова, помноженная на вероятность их поимки pN_0 , кроме миграционной модели, в которой свободный член равняется вероятной поимке доли начальной численности оседлых особей плюс суточной доли мигрантов $p(N_0+M)$. Наконец, регрессионный параметр времени трактуется как определяемый начальной численностью, вероятностью поимки и потоком подвижных вселяющихся особей μpN_0 , в то время как миграционная модель предполагает поток мигрантов, помноженный на квадрат вероятности p^2M .

Варианты моделей с конкуренцией животных за орудия лова теоретически более оправданы, но требуют более тщательного сбора материала, с учётом вылова других видов и неудачных срабатываний ловушек (проловов). Поэтому, некорректное использование этих методов вызывает большие ошибки в расчётах (Пример 2).

Недостаточная выборка данных по объёму отлова или его длительности может вызывать статистические ошибки в расчётах, приводящие к появлению отрицательных значений миграционного показателя или вероятности улова, превышающие единицу. Поэтому, для применения методов многомерной регрессии необходимы по возможности большие выборки по численности выловленных грызунов и длительности отлова.

Модели, учитывающие подвижность населения грызунов, в сравнении с одномерной моделью Лесли, снижают начальную численность за счёт появления категории подвижных особей. **Наиболее близкие значения к простой одномерной модели даёт плотностно-зависимая модель.**

При введении в плотностно-зависимую модель дополнительного члена — третьего регрессора (например, потенциального суточного улова в варианте с конкуренцией животных за ловушки) появляется возможность вычислить ёмкость среды. То, что правдоподобные результаты в вычислении ёмкости среды дал только один отлов (Пример 6), в котором учитывались все мышевидные грызуны, вероятно, говорит о том, что на изменение плотности населения грызунов реагируют не отдельные изучаемые виды, а потенциальные



иммигранты сразу всех видов, то есть в расселении грызунов участвует явление межвидового взаимодействия.

ЛИТЕРАТУРА

- Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
- Лукьянов О.А. Оценка демографических параметров популяций мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. 1988. №1. С. 47–55.
- Лукьянов О.А. Оценивание численности оседлых и потока транзитных особей в популяциях мелких млекопитающих методом многосуточного безвозвратного изъятия водноместные ловушки // Экология. 1989. №2. С. 32–41.
- Смирнов В.С. Методы учёта численности млекопитающих // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. Свердловск, 1964. Вып. 39. 87 с.
- Смирнов В.С. Ошибка в определении числа мигрантов при отлове мелких млекопитающих линиями давилок // Журн. общей биол. 1998. Т. 59, №4. С. 438–447.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Bailey N.T.J. On estimating the size of mobile populations from recapture data // *Biometrika*. 1951. №38. P. 293–306.
- Bailey N.T.J. Improvements in the interpretation of recapture data // *J. Animal Ecology*. 1952. № 21. P. 120–127.
- Hayne D.N. Two methods for estimating populations from trapping records // *J. Mammal*. 1949. V. 30, №2. P. 399–411.
- Jolly G.M. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration — stochastic model // *Biometrika*. 1965. №52. P. 225–247.
- Leslie P.H., Davis D.H.S. An attempt to determine the absolute number of rats in a given area // *J. Animal Ecology*. 1939. №8. P. 94–113.
- Lukyanov O.A. Analysis of dispersal in small mammal populations // *Polish Ecological Studies*. 1994. V. 20, №3–4. P. 237–242.
- Lukyanov O., Walkowa W., Adamczyk K. Analysis of mortality and emigration in a house mouse population // *Polish Ecological Studies*. 1994. V. 20, №3–4. P. 243–247.
- Moran P.A.P. A mathematical theory of animal trapping // *Biometrika*. 1951. №38. P. 307–311.
- Petersen C.G.J. The yearly immigration of young plaice into Limfjord from German sea etc. // *Rept. Danish Biol. Stn*. 1996. №6. P. 1–48.
- Schumacher F.X., Eschmeyer R.W. The estimation of fish populations in lakes and ponds // *J. Tenn. Acad. Sci*. 1943. №18. P. 228–249.
- Seber G.A.F. A note on the multiple recapture census // *Biometrika*. 1965. №52. P. 249–259.
- Seber G.A.F., Le Cren E.D. Estimating population parameters from catches large relative to the population // *J. Animal Ecol*. 1967. №36. P. 631–643.
- Zippin C. An evaluation of the removal method of estimating animal populations // *Biometrics*. 1956. №12. P. 163–189.

ОСТАТКИ КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ИЗ ОТЛОЖЕНИЙ ЛОБВИНСКОЙ ПЕЩЕРЫ

М.В.Мамяченкова

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Лобвинская пещера расположена в Новолялинском районе Свердловской области на левом берегу р. Лобва на высоте 18,5 м от уровня воды; в 2–2,5 км ниже в Лобву впадает р. Шайтанка.

В таблице представлен весь материал 1988 года и материал квадрата А2 раскопа 1995 года. Грунт извлекался по литологическим слоям, промывался на ситах с диаметром ячеек 1 мм, кости из концентрата выбирались в лабораторных условиях. Кроме млекопитающих во всех слоях отложений (кроме слоя б, 1988 г.) также обнаружены остатки птиц.

Таблица. Видовой состав костных остатков

Вид	Слой			
	1	2	3	4
<i>Desmana moschata</i>	4	-	-	-
<i>Sciurus vulgaris</i>	286	15	-	-
<i>Marmota sp.</i>	-	2	1	-
<i>Lepus tanaiticus</i>	35	213	210	28
<i>Ochotona sp.</i>	16	639	1221	46
<i>Spermophilus sp.</i>	4	209	10	1+1скелет
<i>Vulpes vulpes</i>	4	1	3	1
<i>Canis lupus</i>	-	-	-	1
<i>Ursus sp.</i>	-	-	-	1
<i>Martes sp.</i>	-	-	1	-
<i>Mustela erminea</i>	7	7	14	2
<i>Mustela nivalis</i>	6	21	39	1
<i>Alopex lagopus</i>	-	-	9	3
<i>Rangifer tarandus</i>	-	-	5	1
<i>Alces alces</i>	-	1	-	-
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	-	-	2	-
<i>Equus sp.</i>	-	-	-	1
Chiroptera	+	+	+	+
Mammalia indet. крупные	20	200	677	104
Mammalia indet. средние	56	173	337	71
Mammalia indet. мелкие	2430	5600	9600	1270
Aves	960	5500	5250	790
Amphibia	+	+	+	+
Pisces	+	+	+	+



На основании анализа костного материала можно сделать следующие выводы. Факторами накопления костных остатков являлись четвероногие и пернатые хищники. Некоторые остатки попали в отложения в результате естественной гибели животных (скелет суслика из слоя 4 раскопа 1995 г., кости летучих мышей). Очевидно, в течение какого-то времени пещера служила местом зимовки медведя. Выделено несколько фаунистических комплексов: позднплейстоценовый; комплекс рубежа плейстоцена и голоцена; раннеголоценовый; позднеголоценовый. Вследствие географического положения Лобвинской пещеры на границе Среднего и Северного Урала, фауна из ее отложений имеет ряд особенностей, отличающих ее от пещер Северного Урала (появление *Tamias sibiricus* в раннеголоценовых отложениях, присутствие остатков *Desmana moschata* и *Erinaceus europeus*).

Работа выполнена в рамках ФЦНТП «Интеграция».

ВЛИЯНИЕ РАСПРЕСНЕНИЯ И ЭВТРОФИРОВАНИЯ НА СОСТОЯНИЕ ЗООПЛАНКТОНА И ЗООБЕНТОСА МЕЗОГАЛИННОГО ОЗЕРА СИНЕГЛАЗОВО

Е.В.Марушкина

Челябинский госуниверситет

Озеро Синеглазово расположено в южной части города Челябинска. Оно активно используется в рекреационных и рыбохозяйственных целях. Постоянный сброс промышленных и бытовых сточных вод в течение 40 лет вызывает постепенное изменение морфометрических и гидрохимических показателей озера. Так, по сравнению с 1987 г., его площадь возросла с 9,9 до 12,2 км², а средняя глубина увеличилась с 2,5 до 3,5 м. Одновременно произошло снижение общей минерализации воды с 5 до 2,7 г/л, при этом изменилось и соотношение между основными ионами. Это сказалось на биоте водоема, в частности на ее динамичной части — зоопланктоне — и консервативной — макрозообентосе. Наблюдения за составом и динамикой зоопланктона и зообентоса проводились в 1987–1988 гг. В.В.Речкаловым, аналогичные исследования осуществлены нами в 1999–2000 гг.

Установлено, что за истекшие 12 лет видовой состав бентоса изменился значительно, чем видовой состав зоопланктона. Так в макрозообентосе исчезло 12 видов, появилось 8 новых, по-прежнему отмечаются 6 видов. Полностью сменилась доминирующая группировка: *Chironomus salinarius* и *Chironomus anthracinus* заместились на *Chironomus* гр.



plumosus и *Chironomus cingulatus*. В зоопланктоне исчезло 2, появилось 12 и по-прежнему отмечается 12 видов. Однако и здесь изменения коснулись доминирующей группы: *Arctodiaptomus salinus* заместился на *Arctodiaptomus acutillobatus*.

Смена видового состава повлекла за собой трансформацию динамики обоих сообществ. В 80–е годы динамика биомассы зоопланктона имела один максимум, приходящийся на середину июля. Снижение численности зоопланктона совпадало с пиком развития бентоса (главным образом *Chironomus salinarius*) в конце июля — начале августа. В 1999–2000 гг. в развитии зоопланктона отмечается два пика (в мае — начале июня и в августе), что характерно для эвтрофных водоемов. Динамика бентоса также имеет два хорошо выраженных пика. Первый по срокам совпадает с аналогичным пиком у зоопланктона и может быть связан с развитием *Chironomus* гр. *plumosus* на аллохтонной органике. Второй пик наступает в момент депрессии зоопланктона вскоре после первого пика и характеризуется активным развитием *Chironomus cingulatus*. К концу лета также наблюдается некоторый рост биомассы за счет *Chironomus cingulatus*.

Средняя биомасса зоопланктона за последние 10 лет не изменилась и составляет 3–4,5 г/м³. Незначительно возросла биомасса бентоса с 13 до 16 г/м². По всей видимости, поток органического вещества через сообщества существенно изменился. Так, доля хищного зоопланктона в общей биомассе возросла с 4 до 12%, что свидетельствует об уменьшении потока энергии через данный компонент биоценоза. В зообентосе, напротив, доля хищников упала с 20 до 2%. Это может быть связано со значительным накоплением органики в донных отложениях.

За прошедшие 12 лет рассчитанные энергетические характеристики указанных сообществ озера Синеглазово несколько изменилась. Энергия, ассимилированная на первом уровне зоопланктона, увеличилась с 15 до 20 кДж/м²*сут. При этом энергия, потребленная хищным зоопланктоном, возросла с 0,4–0,5 до 0,7–2,0 кДж/м²*сут. Продукция зоопланктона осталась на том же уровне (2–3 кДж/м²*сут). Таким образом, выходные характеристики системы зоопланктона остались теми же. Энергия, ассимилированная мирным бентосом, также увеличилась (с 4 до 12 кДж/м²*сут), отмечено увеличение и продукции бентоса с 0,6 до 3 кДж/м²*сут, что связано с уменьшением потребления хищниками с 0,4 до 0,25 кДж/м²*сут.

Проведенные исследования показали, что распреснение в большей степени повлияло на структуру сообщества зоопланктона, а эвтрофирование — на состав и функционирование зообентоса.

МНОГОМЕРНЫЙ КРАНИОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПАМИРСКИХ И АРЧЕВЫХ ПОЛЕВОК И ИХ ГИБРИДОВ

Н.А.Минина*, И.А.Васильева**

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

Группа памирских и арчевых полевок (*Microtus juldaschi-carruthersi*), по мнению многих авторов, находится в процессе активного формообразования, не прекращаются и разногласия относительно таксономического статуса этих форм (Большаков и др., 1982; Гилева и др., 1982; Громов, Ербаева, 1995; Павлинов и др., 1995). Целью настоящей работы была попытка проанализировать взаимоотношения между этими формами на морфологическом материале, сопоставив результаты проведенных нами дополнительных исследований с имеющимися литературными данными. В представленной работе сравнивали особенности строения черепа памирских и арчевых полевок из разных точек ареала с применением методов многомерного статистического анализа. Были поставлены следующие задачи: оценить влияние виварного содержания животных на формирование их черепа путем сравнения с животными, взятыми из природы; сравнить размеры и пропорции черепа у одновозрастных животных разных форм памирских и арчевых полевок; рассмотреть онтогенетические траектории развития черепа у сравниваемых форм полевок; выявить особенности строения черепа гибридных животных в сравнении с родительскими формами.

Изучены серии черепов памирских и арчевых полевок из коллекций зоологического музея ИЭРиЖ УрО РАН. Материал представлен 5 выборками из виварных колоний, полученных от животных-основателей из 5 географических точек: памирская полевка с Восточного Памира из окрестностей пос. Чечекты (Ч) и с побережья оз. Каракуль (К); арчевая полевка с Гиссарского хребта (Г), с Туркестанского хребта (Т) и из заповедника «Аксу-Джабаглы» с Таласского Алатау (А). Кроме того, изучена также выборка из природной популяции заповедника «Аксу-Джабаглы» (А_{пр}) и гибриды различных вариантов скрещивания (10 выборок). Мы выражаем благодарность всем сотрудникам ИЭРиЖ УрО РАН, принимавшим участие в отловах, разведении и скрещивании животных. Всего изучено 1320 черепов полевок, в их числе 1005 экз. исходных форм и 315 — гибридов. Выполнено семь основных черепных промеров: кондиллобазальная длина, длина диастемы, длина верхнего зубного ряда, скуловая ширина, ширина межглазничного промежутка, заглазничная ширина, высота черепа. Данные обработаны с применением факторного, дискриминантного и кластерного анализа. Поскольку, предварительный анализ не выявил существенных различий, связанных с полом, самцов и самок рассматривали в единой совокупности.



Включение выборки из природной популяции заповедника «Аксу-Джабаглы» в процедуру многомерного сравнения краниометрических признаков зверьков из виварных колоний одновременно позволило оценить влияние виварного содержания животных на формирование их черепа. При этом в виварных выборках были выбраны животные первой возрастной группы (2,8–5 мес.), в природной — сеголетки ранних пометов, отловленные в июле-августе. При дискриминантном анализе размеров и формы черепа зверьков этой возрастной группы выявлены достоверные различия по первым четырем осям. На рисунке 1 представлены координаты центроидов 6 выборок в пространстве первых двух канонических осей, включающих в сумме 90,8% общей изменчивости. Наибольший вклад в различия по первой оси (79,5% объясненной дисперсии) вносит высота черепа, а также длина верхнего зубного ряда и заглазничная ширина. Вдоль этой оси наблюдается максимальный размах различий между таласской (А) и каракульской формами (К). Остальные выборки распределены между ними. По второй оси (11,4% объясненной дисперсии) наибольший вклад в различия вносят скуловая ширина, длина диастемы и ширина межглазничного промежутка. Вдоль этой оси проявляется своеобразие туркестанской формы (Т). Обращает на себя внимание значительное сходство виварной выборки таласской формы (А) с исходной природной популяцией ($A_{\text{пр}}$). В целом, для таласской формы арчевых полевок характерен инфантильный череп малого размера, с широким межглазничным промежутком и относительно нешироко расставленными скуловыми дугами. Напротив, каракульская форма памирских полевок характеризуется самым крупным, морфологически «зрелым» черепом, как и арчевая полевка с Туркестанского хребта, которая ближе к памирским полевок, чем к арчевым. Выборки из мест описания видов (Ч и Г) занимают промежуточное положение, причем различия между ними относительно невелики.

При сравнении онтогенетических траекторий развития черепа памирских и арчевых полевок (под которыми в нашем случае понимается изменение положения центроидов выборок разновозрастных животных в факторном пространстве) представители каждой из пяти форм были дифференцированы по возрасту на четыре группы: первые три — полевки в возрасте 3, 4 и 5 месяцев соответственно, к четвертой группе отнесены животные от 6 до 12 месяцев. Установлено, что ход онтогенеза черепа памирских и арчевых полевок из разных точек ареала неодинаков (рис. 2). У таласской и гиссарской форм полевок к возрасту 4-х месяцев происходит увеличение черепа в целом, его «разворачивание» в морфогенетическом пространстве, после чего он растет уже не в длину, а лишь расширяется и уплощается. Следовательно, наиболее активное формирование черепа у таласской и гиссарской форм полевок происходит в первые месяцы. У остальных форм и после достижения 5-месячного возраста череп продолжает расти и изменяться. Как известно, пропорции

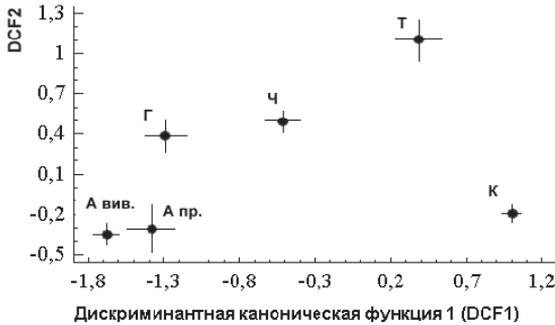


Рис. 1. Размещение центроидов выборок географических форм полевок в плоскости первой и второй дискриминантных функций.

череп изменяются в процессе онтогенеза в силу различных констант роста составляющих его компонент. По-видимому, у сравниваемых форм полевок в разные периоды активные ростовые процессы происходят в различных структурах, и этим объясняется «ломаный» характер онтогенетических траекторий. В целом, по типу формирования пропорций черепа арчевые полевки из заповедника «Аксу-Джабаглы» и с Гиссарского хребта сходны между собой. Напротив, арчевые полевки с Туркестанского хребта оказались ближе к памирским полевкам не только по размерам и пропорциям черепа, но и по онтогенетическим траекториям его формирования. Полученные результаты хорошо согласуются с данными, полученными Н.Ф. Черноусовой (1984).

При изучении размеров и пропорций черепа гибридов в различных вариантах скрещивания нами установлена повышенная изменчивость краниометрических характеристик и существенные различия между реципрокными вариантами. Для оценки этих изменений были вычислены «коэффициенты Пенроуза» (Sneath, Sokal, 1973), позволяющие дифференцировать изменения размеров и формы черепа, которые были обработаны методом кластерного анализа (UPGMA).

В первом варианте скрещивания («Ч х Г») по размерам черепа гибриды F_1 обоих реципрокных вариантов проявляют очевидную тенденцию к гетерозису, в то время как гибриды F_2 приближаются по размерам черепа к исходным формам. По форме черепа, его пропорциям, гибриды первого поколения ближе к арчевым полевкам. При последующем синхронном попарном скрещивании трех форм: таласской, туркестанской и каракульской — большинство гибридов по размерам черепа группируются с памирскими полевками, для которых характерны наибольшие размеры черепа из всех исходных форм. По форме черепа гибриды занимают скорее промежуточное положение между исход-



формы (мелкие размеры тела и черепа, преобладание акроцентрических хромосом в кариотипе, наследование особенностей формы черепа и рисунка жевательной поверхности коренных зубов у гибридов).

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01–04–49571.

ЛИТЕРАТУРА

- Большаков В.Н., Покровский А.В., Кузнецова И.А., Васильева И.А., Коурова Т.П. Гибридизация и морфологическая характеристика форм в группе памирской (*Microtus juldaschi*) и арчевой (*M.carruthersi*) полевков // Зоол. ж. 1982. Т. 41, вып. 11. С. 1726–1734.
- Гилева Э.А., Большаков В.Н., Черноусова Н.Ф., Мамина В.П. Цитогенетическая дифференциация форм в группе памирской (*Microtus juldaschi*) и арчевой (*M.carruthersi*) полевков и данные об их репродуктивной изоляции // Зоол. ж. 1982. Т. 41, вып. 6. С. 912–922.
- Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб, 1995. 522 с.
- Павлинов И.Я., Яхонтов Е.Л., Агаджанян А.К. Млекопитающие Евразии. I. Rodentia: систематико-географический справочник. М.: Изд-во МГУ, 1995. 240 с.
- Черноусова Н.Ф. Анализ морфологических признаков и особенностей роста трех форм полевков группы *Microtus juldaschi* – *carruthersi* // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. С. 124–141.
- Sneath P.H.A., Sokal R.R. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. San Francisco: W. H. Freeman and Company, 1973. 573 p.

ХРОМ, НИКЕЛЬ, КОБАЛЬТ В СИСТЕМЕ ПОЧВА– РАСТЕНИЕ–ЖИВОТНОЕ В РАЙОНЕ ЕСТЕСТВЕННОЙ ГЕОХИМИЧЕСКОЙ АНОМАЛИИ

Е.В.Михеева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Почва играет особую роль в снабжении биофильными элементами первичных продуцентов и, как следствие, последующих звеньев пищевых цепей (Виноградов, 1932; Вернадский, 1980). Неоднородность химического состава и других свойств почв разных регионов обуславливает неодинаковое поступление разнообразных химических элементов в пищевые цепи (Ковальский, 1974).

Особенностью почв естественных геохимических аномалий, сформированных на ультраосновных горных породах, является высокое содержание никеля, кобальта, хрома и некоторых других химических элементов.



Цель настоящей работы — оценка содержания никеля, кобальта и хрома в системе почва — растение — животное в районе естественной геохимической аномалии.

Район исследования расположен в окрестностях посёлка Уралец Пригородного района Свердловской области в зоне залегания ультраосновных горных пород (серпентинитов, дунитов, пироксенитов).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор полевого материала проводился с июня по сентябрь 2000 года.

Валовое содержание тяжёлых металлов в гумусовом горизонте почвы, надземных частях вейника тростниковидного (*Calamagrostis arundinacea* Roth), содержанием желудков рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus* Schreber), печени рыжей полёвки и обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) определяли методом атомно-абсорбционной спектрометрии. Кроме того, образцы почвы анализировали спектральным полуколичественным методом.

Всего проанализировано 92 образца, из них почвы — 18, растений — 9, содержимого желудков — 21, печени рыжей полёвки — 28, печени обыкновенной бурозубки — 16.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В почве исследуемого района зафиксированы аномально высокие концентрации никеля, кобальта и хрома. Валовое содержание никеля в почве превышает фоновое значение в 3–33, кобальта — в 3–15, хрома — в 3.5–100 раз.

Диапазон содержания тяжёлых металлов в надземных частях вейника тростниковидного составил для никеля 2.37–9.3, для хрома — 0.92–1.71 мкг/г воздушно-сухого веса, что превышает норму (Ильин, 1991). Содержание кобальта в тканях исследуемого растения в большинстве случаев укладывается в пределы нормы и составляет 0,01–0.42 мкг/г воздушно-сухого веса.

В содержимом желудков рыжей полёвки концентрация никеля составляет 2.6–20.96, кобальта 0–2.13, хрома 0,94–14.88 мкг/г воздушно-сухого веса.

В печени рыжей полёвки концентрация никеля составляет 0–5.91, кобальта 0–2.55, хрома 0.3–4.1, в печени обыкновенной бурозубки концентрация никеля составляет 0.69–9.71, кобальта 0.07–2, хрома 0.72–13.46 мкг/г воздушно-сухого веса.

Установлено достоверное превышение уровня накопления тяжёлых металлов в печени обыкновенной бурозубки по сравнению с рыжей полёвкой.

ЛИТЕРАТУРА

Вернадский В.И. Проблемы биогеохимии // Тр. биогеохимической лаборатории. 1980. Т. XVI. С. 10–49.



- Виноградов А.П. Геохимия живого вещества. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. 67 с.
- Ильин В.Б. Тяжёлые металлы в системе почва-растение. Новосибирск: Наука, 1991. 150 с.
- Ковальский В.В. Геохимическая экология. М.: Наука, 1974. 289 с.

КОМПЛЕКСНАЯ ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ДРЕВОСТОЕВ КЕДРА СИБИРСКОГО В РАЙОНЕ ИНТЕНСИВНОЙ НЕФТЕДОБЫЧИ

А.Е.Морозов

Уральская государственная лесотехническая академия, г.Екатеринбург

Нефтегазодобыча (НГД) оказывает значительное влияние на состояние окружающей среды. На долю нефтяной промышленности в Тюменской области приходится около 60% всех разведанных запасов нефти в стране, большая часть которых сконцентрирована в Ханты-Мансийском автономном округе. Огромный ущерб наносится лесам Гослесфонда, поскольку подавляющая часть месторождений нефти расположена на его землях.

Восстановление нарушенных земель длится десятки лет и требует значительных затрат. Эффективность рекультивационных мероприятий во многом зависит от глубины трансформации лесных насаждений, определить которую невозможно без всесторонних исследований механизма воздействия НГД на леса.

Исследования проводились в Нефтеюганском лесхозе. В настоящее время на его территории насчитывается 24 нефтяных месторождения, на долю которых приходится около 35% площади лесного фонда (347290 га). Кедр сибирский является наиболее ценной лесообразующей породой, произрастающей на территории района исследований. Кедровники занимают большую часть лесопокрытой площади района. Самыми распространенными типами кедровых лесов являются кедровники сфагновой и зеленомошной групп. Вместе с тем именно кедровники наиболее подвержены отрицательному воздействию НГД, так как большинство промысловых объектов расположены среди кедровых выделов.

В основу исследований положен метод пробных площадей. Пробные площади закладывались как постоянные, так и временные в наиболее распространенных типах кедровых лесов. Работы проводились на Тепловском, Маumontовском, Кудринском и Южно-Балыкском месторождениях.

Как показали результаты исследований (Морозов, 1999), основными видами воздействия НГД на леса в районе исследований являются: факелы для сжигания попутного нефтяного газа; нефтяное, нефтесолевое и солевое загрязнение почв; нарушение гидрологического режима территории при строитель-



стве линейных сооружений; загрязнение атмосферы выбросами различных технологических агрегатов; высокая горимость лесов и многие другие.

Характер воздействия НГД на леса обуславливает ухудшение состояния насаждений не только вблизи промышленных объектов, но и в фоновых условиях. На территории обследованных нефтяных месторождений практически отсутствуют здоровые древостои кедра. Состояние древостоев, произрастающих в фоновых условиях, оценивается как ослабленное.

Один из отрицательных факторов НГД - эксплуатация факельных установок. Влияние факелов на кедровые леса прослеживается в снижении общих таксационных показателей древостоев, уменьшении продуктивности на один класс бонитета, ухудшении общего санитарного состояния, снижении радиального прироста, прироста по высоте и объему ствола. Факелы влияют на химический состав хвои, лесной подстилки и почвы. Степень воздействия факелов на окружающую растительность зависит от объема сжигаемого газа, высоты трубы, срока эксплуатации и периодичности работы установки. Наибольшую опасность для растительности представляют мощные факелы с большими объемами сжигаемого газа. Радиус прямого влияния факелов на комплексное состояние древостоев составляет 500 м. Снижение высоты трубы факела усугубляет обстановку. Близкое расположение пламени к поверхности почвы резко увеличивает пожарную опасность. Кроме того, высокая опасность для окружающей среды часто обуславливается неисправным техническим состоянием факельных установок. Так, на территории НГДУ «Мамонтовнефть» порядка 90% всех факелов находится в неисправном состоянии.

Из всех видов почвенного загрязнения, сопутствующих НГД, наиболее опасными для кедровых насаждений являются нефтяное (загрязнение чистой товарной нефтью без примеси воды и солей; возникает при авариях на магистральных нефтепроводах), нефтесолевое (загрязнение водонефтяной эмульсией; возникает при авариях на добывающих скважинах и нефтесборных коллекторах) и солевое загрязнения почвы (загрязнение сильноминерализованными подземными водами апт-альб-сеноманского водоносного горизонта). При слабом нефтесолевом загрязнении (концентрация нефти в лесной подстилке - 8% по массе) видимого изменения основных таксационных показателей древостоев не наблюдается. Сильное нефтесолевое и нефтяное загрязнение (концентрация нефти в подстилке - 100%) приводит к гибели древостоев в течение одного года с момента аварии. При сильном солевом загрязнении (содержание плотного остатка солей в почве - 1,8% по массе) полная гибель кедровых насаждений наблюдается в течение двух месяцев с момента загрязнения. Слабое нефтесолевое загрязнение вызывает снижение прироста деревьев по диаметру, высоте и объему, сокращение продолжительности жизни хвои, уменьшение площади поверхности хвои, увеличение охвоенности побегов и увеличение доли поврежденной хвои.



Значительные площади нарушений при НГД связаны с затоплением и подтоплением территории. Затопление, вызываемое нарушением гидрологического режима территории в результате строительства линейных сооружений (трубопроводов, автодорог и т. п.), приводит к усыханию и гибели древостоев и смене лесорастительных условий на менее продуктивные. Сильное подтопление (подъем уровня грунтовых вод до 60 см и выше) вызывает также постепенное усыхание древостоев. Подъем уровня грунтовых вод приводит также к усилению ветровальности древостоев.

Строительство автодорог на нефтепромыслах сопровождается целым рядом нарушений. Как показали исследования, в 30-метровых полосах вдоль имеющихся на Тепловском месторождении автодорог захламленность неиспользуемой при строительстве дорожного полотна древесной в 2–2,5 раза превышает фоновую. Данное обстоятельство значительно усиливает пожарную опасность в придорожных лесных полосах и вероятность возникновения очагов насекомых-вредителей.

Среди различных видов отрицательного влияния НГД на леса следует также отметить загрязнение атмосферы. Как показали расчеты, основная масса выбросов в атмосферу приходится на предельные углеводороды. Их концентрация вблизи объектов первичной переработки нефти в 70 раз превышает максимально-разовую предельно-допустимую концентрацию (ПДК_{м.р.}). Фоновое содержание углеводородов в воздухе на территории нефтяных месторождений в 3 раза выше ПДК_{м.р.}. Основная масса углеводородов поступает в атмосферу за счет испарения с поверхности нефтешламовых амбаров и нефтяных разливов. Характер рассеивания атмосферных поллютантов свидетельствует о том, что загрязнение не только охватывает определенные локальные участки месторождений, а распространяется на значительно большие площади, превратившись в фоновое для района исследований.

Полученные данные свидетельствуют, что из всех обследованных древесных пород наиболее устойчивыми к различным факторам НГД являются береза и осина, наименее устойчивы - хвойные. Причем последние по снижению устойчивости можно расположить в следующий ряд: сосна, кедр, ель, пихта.

Сравнив различные методики общей оценки санитарного состояния древостоев, мы пришли к выводу, что в условиях НГД для комплексной оценки состояния лесных насаждений целесообразно применять методику оценки общего санитарного состояния древостоев на основе модифицированной шкалы Санитарных правил в лесах РФ (1992). На ранних стадиях поражения состояние древостоев дополнительно может быть оценено по величине радиального прироста, морфологическим параметрам хвои деревьев кедр, химическому составу хвои, лесной подстилки и почвы, развитию эпифитной лишайной флоры.



Полученные данные могут быть использованы при составлении методики оценки ущерба, наносимого лесному хозяйству при эксплуатации нефтяных месторождений, и разработке системы мероприятий, направленной на его минимизацию.

ЛИТЕРАТУРА

Морозов А.Е. Состояние кедровых лесов в условиях воздействия нефтегазодобычи в Ханты-Мансийском автономном округе: Дис. ... канд. с.-х. наук. Екатеринбург, 1999. 379 с.

Санитарные правила в лесах Российской Федерации. М: Экология, 1992. 17 с.

ЧИСЛЕННОСТЬ ПЕРНАТЫХ ХИЩНИКОВ НА СЫЛВЕНСКОМ СТАЦИОНАРЕ В 1995–2000 ГГ.

А.Э.Мусихин

Пермский госуниверситет

В Пермской области более 20 лет проводятся учеты пернатых хищников на Сылвенском стационаре, который создан на базе заказника «Предуралье», находится в 15 км восточнее Кунгура и занимает площадь 100 км². Наши исследования проведены в период 1995–2000 гг. За это время зарегистрировано 11 видов соколообразных и 7 совообразных. Степной лунь и сплюшка появились в последние 7 лет. Самыми многочисленными видами соколообразных является канюк (средняя плотность 9,3 пар/100 км², доля в населении 20,4%), полевой лунь (7,7 пар/100 км², 16,8%) и коршун (5 пар/100 км², 10,9%). Из совообразных — ушастая сова (3,2 пар/100 км², 6,9%) и мохноногий сыч (2,7 пар/100 км², 5,8%). Прослеживается тенденция общего увеличения численности пернатых хищников. В период исследования, по сравнению с периодом 1976–88 гг. (Шепель, 1992), было отмечено увеличение численности коршуна, полевого луны, перепелятника, канюка и мохноногого сыча. Отмечено уменьшение численности пустельги. Численность остальных видов существенно не изменилась. Численность миофагов и осоеда была подвержена резким колебаниям, а численность орнитофагов и коршуна оставалась относительно стабильной. Не обнаружено прямой зависимости между численностью мышевидных грызунов и численностью миофагов. Увеличение численности в 1995–2000 гг. по сравнению с предыдущим периодом исследований наблюдалось у наиболее пластичных и терпимых к человеку видов. Благодаря природоохранным мерам на стационаре регулярно гнездится сапсан, численность которого составляет (2,4 пары/100 км²).

СОСТОЯНИЕ ИММУННОЙ СИСТЕМЫ ЛЕСНЫХ МЫШЕЙ, ОБИТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ РАДИОНУКЛИДНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

И.А.Пашнина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Иммунная система участвует в поддержании гомеостаза организма и является одной из наиболее чувствительных к воздействию радиоактивного загрязнения среды (Захаров и др., 2000). Целью настоящей работы является изучение показателей иммунной системы лесных мышей, обитающих в эпицентре Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа).

Были исследованы три выборки лесных мышей *Apodemus (Sylvaemus) uralensis* Pall.:

1) из головной части ВУРСа с уровнем радиоактивного загрязнения по ^{90}Sr 500–800 Ки/км² (44 животных);

2) из района с уровнем радиоактивного загрязнения 0,2 Ки/км² — контрольный участок 1 (12 животных);

3) из Ильменского государственного заповедника с фоновым для Уральского региона уровнем загрязнения по ^{90}Sr 0,04 Ки/км² (Ааркрог, 1998) — контрольный участок 2 (9 животных).

Животных отлавливали в августе — сентябре 2000г. Исследования проводили на неполовозрелых сеголетках. У мышей определяли: количество В-лимфоцитов, Е-РОК общих (Т-лимфоцитов), Е-РОК ранних (Т-хелперов), Е-РОК восстановленных (Т-супрессоров), показатели фагоцитарной системы, уровень комплемента, циркулирующих иммунных комплексов (ЦИК) и криоглобулинов сыворотки крови.

Дискриминантный анализ данных показал (рис. 1), что по комплексу иммунологических показателей животные из импактной зоны достоверно отличаются от мышей из контрольных выборок ($p < 0.01$). Между животными с разных контрольных участков различий не обнаружено, сравнение по t-критерию Стьюдента также не выявило достоверных различий. Это позволило объединить животных, отловленных на двух контрольных участках, в одну группу. Отсутствие различий между мышами из контрольных выборок свидетельствует, что низкий уровень радиоактивного загрязнения (0,2 Ки/км²) не оказывает влияния на иммунную систему мелких грызунов.

Исследование клеточного звена иммунитета не обнаружило существенного изменения содержания лимфоцитов и Т-лимфоцитов в периферической крови у животных с импактной территории по сравнению с объединенным

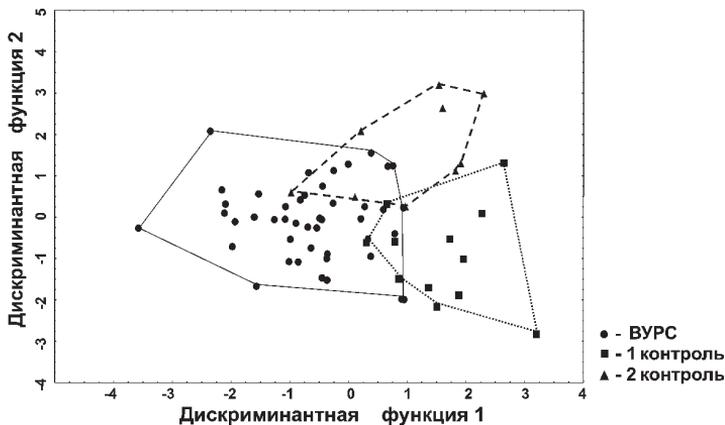


Рис. 1. Сравнение лесных мышей с разных участков отлова по комплексу иммунологических показателей.

контролем (рис. 2). Число В-лимфоцитов у мышей из эпицентра ВУРСа несколько увеличено, при этом в формуле крови этих животных достоверно повышено содержание плазматических клеток (рис. 2), что свидетельствует о стимуляции гуморального иммунитета. Показано достоверное снижение относительного содержания Т-хелперов и, за счет этого, снижение регуляторного индекса (отношения Т-хелперов к Т-супрессорам) (рис. 2). Уменьшение этого показателя является характерным для действия радионуклидного загрязнения среды и может привести к нарушению противоиного иммунитета (Захаров и др., 2000). При исследовании поглотительной способности нейтрофилов крови выявлено, что показатели спонтанного фагоцитоза у животных из импактной зоны находятся на том же уровне, что и у контрольных (рис. 2). Однако, индекс стимуляции фагоцитарного числа оказался достоверно ниже в импактной зоне (рис. 2), что свидетельствует об истощении резерва фагоцитарной активности нейтрофилов, которое, в свою очередь, может привести к снижению антибактериальной защиты. Уровень миелопероксидазы в единице объема крови у животных из импактной зоны также достоверно ниже, хотя удельное содержание этого фермента в гранулоцитах снижено незначительно (рис. 2). Миелопероксидаза — фермент гранулоцитов, в том числе нейтрофилов, отвечающий за переваривание фагоцитированных микроорганизмов. С уменьшением ее активности обычно связывают снижение эффективности фагоцитоза и развитие хронических инфекций.

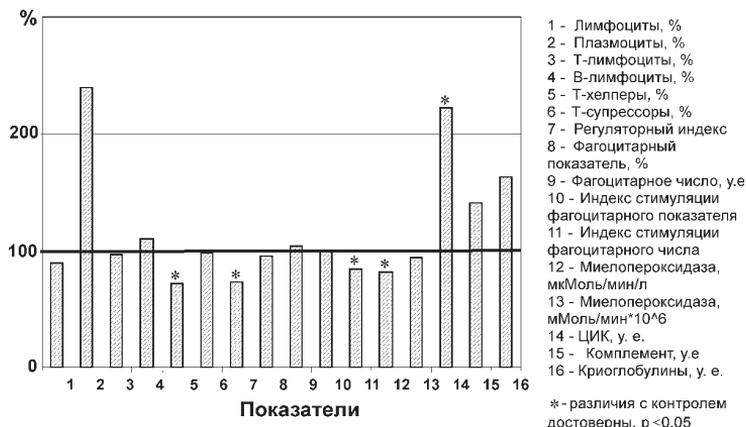


Рис. 2. Иммунологические показатели животных из импактной зоны (% от контроля).

Выявлено достоверное возрастание уровня циркулирующих иммунных комплексов у животных из импактной зоны (рис. 2), что свидетельствует об увеличении антигенной нагрузки на организм этих животных.

Обнаружена тенденция к увеличению уровня комплемента у мышей из эпицентра ВУРСа (рис. 2). Система комплемента выполняет в организме многочисленные функции: лизис клеток–мишеней, регуляция фагоцитоза, сосудистых реакций и т. д.

Определение уровня криоглобулинов в сыворотке крови показало, что эти белки встречаются у исследуемых животных только в следовых количествах. Среднее содержание криоглобулинов у животных из эпицентра ВУРСа увеличено в 1,6 раза, однако различия между выборками недостоверны. Возрастание этого показателя наблюдается при некоторых лимфопролиферативных заболеваниях, транзиторное увеличение уровня криоглобулинов может происходить при различных иммунопатологических состояниях.

Для определения степени иммунологической недостаточности у исследуемых животных был вычислен интегральный показатель — степень иммунодефицита (СИД) (Земсков, 1986). Считается, что отклонение от нормы в пределах 33% не является показателем значительных нарушений здоровья. Отклонение в пределах 34–66% считается существенным, отклонение свыше 67% свидетельствует о серьезном дисбалансе в иммунной системе. Показано, что среднее значение СИД у животных из эпицентра ВУРСа превышает 34%

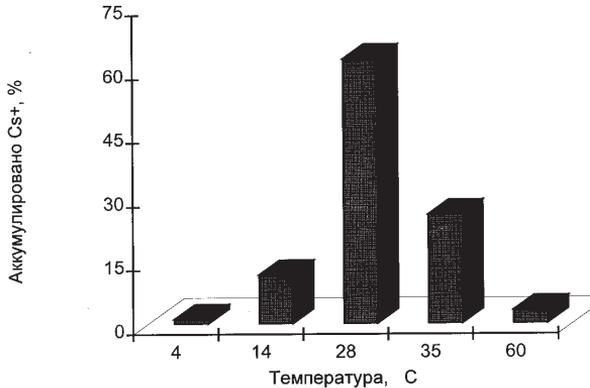


Рис. 3. Степень иммунодефицита лесных мышей с различных участков отлова.

и достоверно увеличено по сравнению с этим показателем в обоих контролях (рис. 3). СИД контрольных выборок не различаются и находятся в пределах первого класса отклонений (рис. 3). Четвертая часть животных из импактной зоны имеют значительные нарушения в иммунной системе (СИД свыше 67%), 39% животных имеют вторую степень СИД, 36% животных — первую степень СИД. Показатели 90% контрольных животных укладываются в пределы минимальной степени СИД, 10% мышей имеют средние отклонения. Столь значительная степень иммунодефицита у животных из импактной зоны позволяет прогнозировать, что реакция иммунной системы на внешнее воздействие будет неадекватной.

Таким образом, показано, что лесные мыши, обитающие в эпицентре ВУРСа, отличаются от контрольных животных по комплексу иммунологических показателей. Изменения затрагивают клеточный и гуморальный иммунитет, фагоцитарную систему, уровень циркулирующих иммунных комплексов. Состояние каждого животного было оценено индивидуально. Интегральный показатель степени иммунодефицита у большинства грызунов из импактной зоны характеризуется средними или высокими величинами, что указывает на серьезный дисбаланс в иммунной системе этих животных. Отсутствие различий между животными с разных контрольных участков свидетельствует, что низкий уровень радиоактивного загрязнения ($0,2 \text{ Ки/км}^2$) на первом контрольном участке не оказывает заметного влияния на иммунную систему лесных мышей.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 01–05–96445 и 00–05–65066.



ЛИТЕРАТУРА

- Ааркрод А., Дальгардт Х., Нильсен С.П. и др. Радионуклиды в зонах воздействия двух ядерных инцидентов: Кыштым, 1957; оз. Карачай, 1967 // Проблемы радиэкологии и пограничных дисциплин. Заречный, 1998. С. 5–49.
- 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.

**ПОИСК АКТИВНЫХ БАКТЕРИАЛЬНЫХ ШТАММОВ,
АККУМУЛИРУЮЩИХ ИОНЫ ЦЕЗИЯ****Т.А.Пешкур***Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, г.Пермь*

Проблема извлечения и концентрирования радионуклидов обусловлена постоянными выбросами отходов ядерной промышленности в окружающую среду. Повышение интереса к радиоактивному цезию (Cs^{137}) наблюдается после аварии на Чернобыльской АЭС. Ввиду высокой биологической доступности и периода полураспада, составляющего 30 лет, Cs^{137} представляет серьезную экологическую угрозу. Альтернативу традиционным методам мониторинга и обеззараживания Cs^{137} в сточных водах ядерных предприятий и водных средах составляет биоаккумуляция его микроорганизмами.

До настоящего времени поглощение цезия изучалось в основном на эукариях — водорослях (Harvey, 1967), дрожжах (Borst-Pauwels, 1981), грибах (Haselwandter, Berreck, 1988). Сведения об аккумуляции цезия бактериями немногочисленны и фрагментарны (Plato, Denovan, 1974; Avery et al., 1991). Исследования в этом направлении проводились преимущественно на цианобактериях (Avery et al., 1992). Лишь единичные работы выполнены с использованием бактерий рода *Rhodococcus* (Tomioka et al., 1992, 1994).

Родококки, обладающие большим функциональным разнообразием и целым комплексом стратегических приемов выживания, сегодня приобретают все большую экологическую значимость. Они широко распространены в природе, нередко при этом занимая доминирующее положение в экстремальных местообитаниях (Ившина и др., 1987, 1995). В настоящее время родококки — одна из наиболее разрабатываемых в прокариотологии биотехнологически перспективных групп микроорганизмов.

Цель настоящей работы — оценка возможности использования бактерий рода *Rhodococcus* и близкородственных организмов для биоаккумуляции цезия, поиск наиболее активных штаммов, аккумулирующих ионы Cs^+ .



МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования служили 47 штаммов (табл. 1), хранящихся в Региональной профилированной коллекции алканотрофных микроорганизмов ИЭГМ (Каталог штаммов..., 1994; <http://www.ecology.psu.ru/iegmcol>) и принадлежащие к 7 видам рода *Rhodococcus*, как то: *R. coprophilus* (1), *R. erythropolis* (9), *R. fascians* (5), *R. «longus»* (5) *R. opacus* (5), *R. rhodochrous* (4), *R. ruber* (14); двум видам рода *Gordonia* (former *Rhodococcus*), как то: *G. rubroperfrincta* (1), *G. terrae* (1) и *Dietzia* (former *Rhodococcus*) *maris* (1).

Бактериальные клетки выращивали на среде, содержащей (в г/л): $MgSO_4 \times 7H_2O$ — 0,2; Na_2HPO_4 — 0,1; $FeSO_4 \times 7H_2O$ — 0,01; $CaCl_2 \times 2H_2O$ — 0,01; тиамин — 0,002; раствор микроэлементов — 1,0 мл/л. Культивирование проводили в колбах Эрленмейера объемом 250 мл при температуре 28°С на орбитальных шейкерах при 130 об/мин. В качестве источника углерода и энергии использовали *n*-гексадекан — 1,0 об.%. Посевным материалом служили культуры родококков, диетция и гордония, выращенные на базовой минеральной среде с добавлением ацетата аммония и 1мМ калия. Клетки в экспоненциальной стадии роста отделяли от культуральной жидкости центрифугированием, трижды промывали физиологическим раствором. Клеточную суспензию вносили из расчета 1 об. % в среду культивирования, содержащую ионы K^+ и Cs^+ в концентрациях 0,01; 0,1 или 1,0 и 0,01; 0,2; 0,5; 1,0 или 5,0 мМ, соответственно. Растворы солей хлорида калия и цезия готовили на дионизированной воде. Минимальные ингибирующие концентрации ионов цезия определяли методом серийных разведений. Зависимость элиминирующей способности родококков от температуры фиксировали при 4, 14, 25, 35, 60°С. При исследовании влияния pH на процесс биоаккумуляции цезия применяли буферные растворы, как то: (1) 20 мМ янтарная кислота — NaOH (pH 5,0); (2) 20 мМ Na-фосфатный, (pH 6,0; 7,0; 8,0); (3) 20 мМ боратный, pH (9,0; 10,0). Пробы отбирали через 6-12 ч в течение 72 ч инкубирования. В опытах по изучению механизма поглощения цезия бактериальными клетками использовали валиномицин в качестве ионофора в концентрации 16×10^{-6} М, а также живые и мертвые клетки родококков. Родококки инактивировали автоклавированием их при 0,5 атм в течение 20 мин. Учет биоаккумуляированного цезия проводили с помощью атомно-абсорбционного спектрофотометра типа ААС 30 по степени исчезновения цезия из культуральной жидкости и накоплению его в клеточной биомассе. Эксперименты проводили в дву- или трехкратной повторностях. Статистическую обработку полученных данных осуществляли, вычисляя стандартную ошибку и доверительный интервал. Достоверность различий между средними величинами оценивали согласно *t*-критерию Стьюдента. Результаты анализировали с помощью пакета программ Excel 2000 и Statistica for Windows.



Таблица 1. Исследуемые коллекционные штаммы и источники их выделения

Номер штамма	Источник выделения и география проб
<i>Gordonia rubropertincta</i> ИЭГМ 133	Почва, Ивано-Франковская обл. (нефтяное месторождение), Украина
<i>Gordonia terrae</i> ИЭГМ 164	Почва, Якутия, Россия
<i>Dietzia maris</i> ИЭГМ 168	Вода, загрязненная нефтью, Камское водохранилище, Пермская обл., Россия
<i>Rhodococcus coprophilus</i> ИЭГМ 600 ^T	Донные отложения, Великобритания
<i>Rhodococcus erythropolis</i> ИЭГМ 200, ИЭГМ 201, ИЭГМ 502 ИЭГМ 20, ИЭГМ 253 ИЭГМ 270, ИЭГМ 687, ИЭГМ 690 ИЭГМ 198	Вода, р-н нефтепромыслов, Пермская обл., Россия Почва, р-н нефтепромысла, Украина; Почва, р-н нефтепромысла, Пермская обл., Россия Почва, Великобритания Донные отложения, р. Пим, Тюменская область, Россия
<i>Rhodococcus fascians</i> ИЭГМ 35, ИЭГМ 173 ИЭГМ 43 ^T ИЭГМ 288 ИЭГМ 170	Вода, Камское водохранилище, Пермская обл., Россия Почва, нефтегазовое месторождение, Полтавская обл., Украина Гажа, Пермская область, Россия Снег, р-н нефтепромысла, Пермская обл., Россия
<i>Rhodococcus "longus"</i> ИЭГМ 31, ИЭГМ 32, ИЭГМ 33 ИЭГМ 68, ИЭГМ 69	Почва, нефтяное месторождение, Украина Почва, нефтяное месторождение, Пермская обл., Россия
<i>Rhodococcus opacus</i> ИЭГМ 56 ^T , ИЭГМ 57, ИЭГМ 60 ИЭГМ 249 ИЭГМ 716 ^T	Почва, загрязненная нефтью, Украина Почва, производство полиэфирного волокна лавсана, Беларусь Великобритания
<i>Rhodococcus rhodochrous</i> ИЭГМ 646, ИЭГМ 647 ИЭГМ 63 ИЭГМ 653	Вода, р-н нефтяного месторождения, Пермская область, Россия Украина Великобритания
<i>Rhodococcus ruber</i> ИЭГМ 73, ИЭГМ 333 ИЭГМ 85, ИЭГМ 86 ИЭГМ 220 ИЭГМ 223, ИЭГМ 326 ИЭГМ 241 ИЭГМ 78, ИЭГМ 79, ИЭГМ 81, ИЭГМ 243, ИЭГМ 468 ИЭГМ 72	Грунтовая вода, р-н нефтяного месторождения, Пермская обл., Россия Вода, п-в Таймыр, Россия Вода, р. Печора, Россия Почва, р-н нефтегазового месторождения, Пермская обл., Россия Меловое отложение, Гомельская обл., Беларусь Песчаная порода, Гомельская обл., Беларусь Керн, Беларусь
<i>Rhodococcus sp.</i> ИЭГМ 218	Почва, р-н нефтяного месторождения, Украина



РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Как видно из табл. 2, все изучаемые штаммы в разной степени обладают способностью к поглощению цезия. Большинство из исследуемых культур извлекает от 20 до 50% ионов Cs^+ . Следует отметить, что наибольшей активностью по отношению к цезию обладают представители рода *Rhodococcus*. Так, штаммы *R. fascians* и *R. «longus»* аккумулируют до 76, а пигментированные культуры, относящиеся к *R. ruber* и *R. rhodochrous*, — до 97% ионов Cs^+ .

Таблица 2. Поглощение ионов цезия бактериальными клетками

Род, вид	Количество штаммов	Поглощение Cs^+ , %
<i>G. rubropertinctus</i>	1	23,04 ± 3,10
<i>G. terrae</i>	1	29,02 ± 5,15
<i>D. maris</i>	1	21,77 ± 3,17
<i>R. coprophilus</i>	1	40,48 ± 3,73
<i>R. erythropolis</i>	9	44,16 ± 1,25
<i>R. fascians</i>	5	67,67 ± 3,56
<i>R. "longus"</i>	5	76,34 ± 1,25
<i>R. opacus</i>	5	48,95 ± 2,94
<i>R. rhodochrous</i>	4	93,04 ± 4,12
<i>R. ruber</i>	14	97,02 ± 1,17
<i>Rhodococcus sp.</i>	1	39,77 ± 1,12

По нашим данным, скорость поглощения цезия положительно коррелирует со скоростью роста бактериальных культур. Исчезновение цезия из среды идет наиболее интенсивно в экспоненциальную стадию развития (рис. 1). При переходе клеток в стационарную фазу роста наблюдается практически полный выход цезия из клетки.

В сравнительных экспериментах с интактными (живыми) и инактивированными (мертвыми) клетками установлено, что процесс поглощения цезия энергозависим. Как видно из рис. 2, в случае использования живых клеток *R. ruber* ИЭГМ 326 содержание ионов Cs^+ в среде резко падает в течение первых шести часов роста бактериальных клеток, тогда как при использовании инактивированных клеток концентрация цезия в среде остается практически постоянной в течение всего срока наблюдения.

Необходимо отметить, что в литературе имеются сведения (Avery et al., 1991) о том, что микробные клетки способны поглощать цезий не только активным, но и пассивным путем. Однако, по нашим данным, исследуемыми клетками родококков в процессе сорбции поглощается очень незначительное количество цезия, что подтверждается и в опытах с использованием в качестве ионофора валиномицина (вещества, специфически переносящего через мембраны ионы).

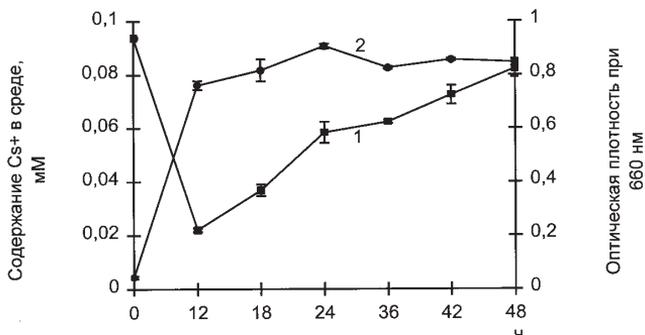


Рис. 1. Динамика роста *R. ruber* ИЭГМ 326 и исчезновения цезия из культуральной среды. 1 — Содержание ионов цезия в среде, мМ; 2 — оптическая плотность при 660 нм.

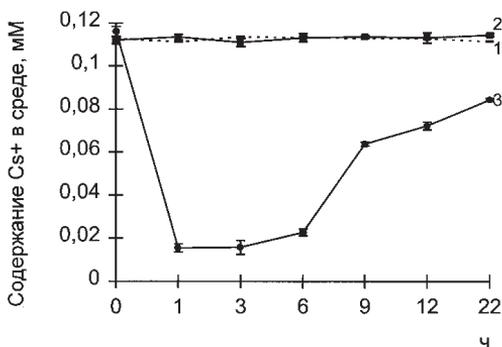


Рис. 2. Поглощение цезия интактными и инактивированными бактериальными клетками *R. ruber* ИЭГМ 326. 1 — Минеральная среда (без внесения бактериальных клеток); 2 — минеральная среда, содержащая инактивированные клетки; 3 — минеральная среда, содержащая интактные клетки.

Установлено, что на биоаккумуляцию цезия заметное влияние оказывают температура, рН, источник углерода, соотношение катионов K^+ и Cs^+ в ростовой среде. На рис. 3. показана зависимость поглощения цезия из среды от температуры. Так, при температуре $28^{\circ}C$ наблюдается 65% извлечение цезия.

По нашим данным, процесс поглощения цезия подавляется высокими концентрациями калия в среде, тогда как максимальное извлечение цезия наблюдается при эквивалентном (0,2 мМ) содержании обоих моновалентных катионов в культуральной среде. Это дает основание предполагать, что по-

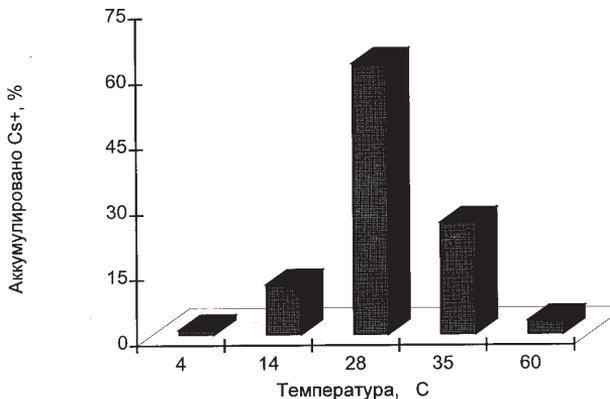


Рис. 3. Влияние температуры на процесс аккумуляции ионов Cs^+ бактериальными клетками *R. ruber* ИЭГМ 326.

ступление цезия в клетки исследуемых бактерий идет через системы транспорта калия, к которым цезий имеет равное или даже большее сродство (Avery, 1995). По-видимому, в этом проявляется некая уникальность свойств цезия, способного накапливаться внутриклеточно через энергозависимый транспорт в обмен на моновалентный катион калия (рис. 4).

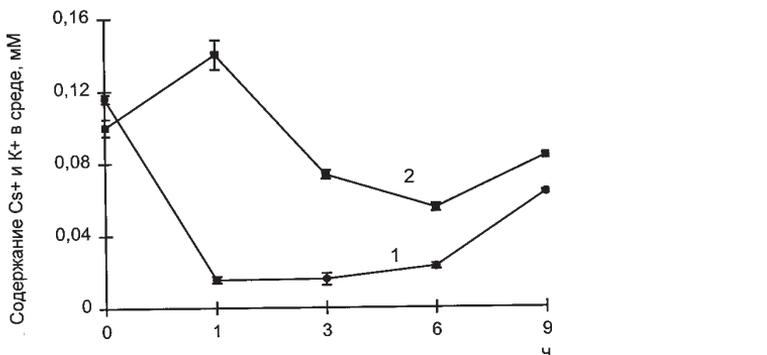


Рис. 4. Поглощение ионов цезия и выход катионов калия из бактериальных клеток *R. ruber* ИЭГМ 326. 1 — Концентрация ионов Cs^+ в среде; 2 — концентрация ионов K^+ в среде.

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено, что представители бактерий рода *Rhodococcus* более активно аккумулируют цезий, по



сравнению с таковыми рода *Gordonia* и *Dietzia*. При этом максимальная величина извлечения ионов Cs^+ из среды составляет 97%. Процесс поглощения цезия энергозависим. Биоаккумуляция подавляется высокими концентрациями калия — свыше 1 мМ; при эквивалентном содержании ионов цезия в среде, равном 0,2 мМ, наблюдается максимальное извлечение ионов Cs^+ . Оптимальным условием, при котором происходит интенсивное извлечение цезия из среды, является выращивание бактериальных клеток при температуре 28°С. По нашим данным, наиболее активными биоаккумуляторами цезия являются коллекционные штаммы *R. erythropolis* ИЭГМ 270, *R. fascians* ИЭГМ 173, *R. «longus»* ИЭГМ 31, ИЭГМ 69, *R. rhodochrous* ИЭГМ 653, ИЭГМ 63 и *R. ruber* ИЭГМ 86, ИЭГМ 241, ИЭГМ 333, ИЭГМ 326, ИЭГМ 468, которые могут быть востребованы, например, при разработке микробиологических способов очистки промышленных вод на атомных станциях от радионуклидов и нефтепродуктов.

ЛИТЕРАТУРА

- Ившина И.Б., Бердичевская М.В., Зверева Л.В., Рыбалка Л.В., Еловицова Е.А. Фенотипическая характеристика алканотрофных родококков из различных экосистем // Микробиология. 1995. Т. 64, N 4. С. 507–513.
- Ившина И.Б., Пшеничников Р.А., Оборин А.А. Пропаноксилирующие родококки. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. 125 с.
- Каталог штаммов Региональной профилированной коллекции алканотрофных микроорганизмов / Под ред. И.Б. Ившиной. М.: Наука, 1994. 166 с.
- Avery S.V. Caesium accumulation by microorganisms: uptake mechanisms, cation competition, compartmentalization and toxicity // J. Ind. Microbiol. 1995. V. 14. P. 76–84.
- Avery S.V., Codd G.A., Gadd G.M. Caesium accumulation and interactions with other monovalent cations in the cyanobacterium *Synechocystis* PCC 6803 // J. Gen. Microbiol. 1991. V. 137. P. 405–413.
- Avery S.V., Codd G.A., Gadd G.M. Replacement of cellular potassium by caesium in *Chlorella emersonii*: differential sensitivity of photoautotrophic and chemoheterotrophic growth // J. Gen. Microbiol. 1992. V. 138. P. 69–76.
- Borst-Pauwels G.W.F.H. Ion transport in yeast // Bioch. Bioph. Acta. 1981. V. 650. P. 88–127.
- Harvey R.S. Concentration of Cs^{137} , Zn^{65} , Sc^{85} by fresh-water algae // Biotechnol. Bioeng. 1967. V. 9. P. 449–456.
- Haselwandter K., Berreck M. Fungi as bioindicators of radiocaesium contamination: pre- and post-Chernobyl activities // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1988. V. 90. P. 171–174.
- Plato P., Denovan J.T. The influence of potassium on the removal of ^{137}Cs by *Chlorella* // Radiat. Bot. 1974. V. 14. P. 37–41.
- Tomioka N., Uchiyama H., Yagi O. Isolation and characterization of cesium-accumulating bacteria // Appl. Environ. Microbiol. 1992. V. 58. P. 237–245.
- Tomioka N., Uchiyama H., Yagi O. Caesium accumulation and growth characteristics of *Rhodococcus erythropolis* CS 98 and *Rhodococcus* sp. Strain CS 402 // Appl. Environ. Microbiol. 1994. V. 60. P. 2227–2231.

ПОЗДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЕ КРУПНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ГРОТ РАСИК, КАМСКОЕ ПРИУРАЛЬЕ

И.Н.Подопригора

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Раскопки костеносных отложений грота Расик проводились в течение ряда лет, начиная с 1966 года. В результате были получены и опубликованы данные по фауне позднеплейстоценовых млекопитающих из данного местонахождения. В 1999 году в целях уточнения стратиграфии отложений и получения новых данных в гроте был заложен шурф, площадью 1x1 м на глубину 3 м. Всего было вскрыто 33 условных горизонта мощностью по 10 см и выявлено 12 литологических слоев. Общее количество определенных костных остатков составило 58 тысяч. Определены остатки моллюсков, рыб, амфибий, рептилий, птиц и восьми отрядов млекопитающих.

Полученные материалы, данные о стратиграфии и абсолютном возрасте вмещающих пород позволили проследить этапы развития фауны крупных млекопитающих Камского Приуралья в позднем плейстоцене.

Показано существование четырех фаунистических комплексов, сформировавшихся в разные периоды плейстоцена и голоцена: фаунистический комплекс слоев 12–11 — в раннем валдае, слоя 10 — в позднеледниковье, слоев 8 и 7 — на рубеже плейстоцена и голоцена, слоя 5 — в раннем голоцене.

Специфику комплекса из слоев 12–11 (гор. 32–30) определяет наличие остатков благородного оленя (гор. 30) и высокая доля пищи. Присутствуют типичные позднеплейстоценовые виды: шерстистый носорог, пещерный лев, пещерный медведь. Наличие костных остатков благородного оленя в горизонте 30 может указывать на относительно мягкие климатические условия в период формирования данных отложений. Фауна переходного слоя 11–10 (гор. 29) также отнесена к данному комплексу на основании высокой доли остатков пищи. Радиоуглеродная дата для горизонтов 30 и 32 составила более 38400 лет (ГИН–10566).

В фаунистическом комплексе, выделенном по материалам слоя 10 (гор. 28–21), прослеживается последовательное уменьшение доли остатков северного оленя и увеличение доли пищи внутри слоя. Характерна высокая доля остатков донского зайца, песка, горностая и ласки. Немногочисленны, но постоянно присутствуют остатки копытных: лошади, сайги, шерстистого носорога. Обнаружен грудной позвонок мамонта. Абсолютный возраст костных



остатков из горизонта 21 составил 12680 ± 180 лет, горизонтов 24 и 27 — 13250 ± 180 и 13330 ± 120 соответственно (ГИН–10568, ГИН–10567). Радиоуглеродные даты верхнего и нижнего условных горизонтов в пределах 10–го литологического слоя позволяют оценить колебания относительного количества остатков наиболее массовых видов за период протяженностью менее 1000 лет. Так, доля северного оленя меняется от 7% до 33%, пищухи — от 3% до 40%, песка — от 2% до 9%, донского зайца — от 35% до 57%.

Слой 9 (гор. 20–19) фиксирует смену факторов формирования тафоценоза. Начиная с 19 горизонта, накопление костных остатков происходило в результате жизнедеятельности крупных пернатых хищников, т.к. резко увеличивается доля птицы. Также в 9 слое исчезают типичные плейстоценовые виды. Наиболее стабильным компонентом плейстоценовых комплексов является высокая доля донского зайца, песка и мелких кунных.

В основе выделения комплексов слоя 8 (гор. 17–18) и слоя 7 (гор. 16) — динамика остатков пищухи. При наличии полутора тысяч костных остатков, в слое 8 пищуха практически отсутствует, в слое 7 ее доля составила около 20%. Вероятно, формирование данных комплексов происходило в разные периоды по следедниковья.

Остатки пищухи присутствуют вплоть до верхних голоценовых горизонтов. Фаунистический комплекс слоя 5 (гор. 10–13) характеризует голоценовый этап развития фауны. Присутствуют белка и рукокрылые.

Изменения фауны крупных млекопитающих связаны с динамикой долей отдельных видов животных, исчезновением видов мамонтового фаунистического комплекса на рубеже плейстоцена и голоцена и сменой видов открытых пространств лесными видами в голоцене.

МИКРОСУКЦЕССИОННАЯ ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ВЫХОДАХ ИЗВЕСТНЯКА И ДУНИТА РЕКИ ИСЕТЬ

Е.А.Порывкина

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Сегодня с постоянно возрастающим воздействием человека на природные экосистемы становится все более актуальным изучение динамики сообществ, характеризующихся уникальным видовым составом и включающих редкие и охраняемые виды. Выявление естественной динамики таких сообществ позволит в дальнейшем оценивать воздействие антропогенных факторов.



Работа проводилась на береговых каменистых склонах южной и юго-западной экспозиции в нижнем течении р. Исеть (на известняках вблизи с. Кодинка Каменского р-на и дунитах близ пос. Двуреченск Сысертского р-на. Физико-химические условия склонов характеризуются крайней ксерофитностью (повышенная инсоляция, сток влаги по склону, повышенные температуры поверхности почвы и др.). Здесь развиваются петрофитно-степные сообщества с комплексом степных и лугово-степных видов.

В связи с длительностью сукцессионных процессов на каменистых субстратах был выбран метод построения пространственно-временных рядов. Визуально, исследуемые склоны были разделены на 3 типа экотопов: отвесные скалы, крутые щебнистые осыпи и пологие щебнистые осыпи с развитым почвенным покровом. Проведены стандартные геоботанические описания, также отмечались высота и крутизна склона, характер материнской горной породы, степень развитости и щебнистости почв. Описания обработаны с использованием коэффициента сходства Чекановского-Сьеренсена, эвклидова расстояния, сопряженности видов и дендрограмм сходства (Василевич, 1969).

По результатам эколого-фитоценологического анализа сообществ сделана попытка выстроить динамические ряды, отражающие, на наш взгляд, один из вариантов первичных микросукцессий на каменистых субстратах реки Исеть.

Для выделения динамических рядов исследовался характер экотопа (развитость и степень щебнистости почвенного слоя, крутизна) и особенности растительного покрова (общее проективное покрытие растительности, соотношение доминантов и жизненных форм, видовое разнообразие и количество видов на единицу площади). Этапы зарастания известняков и дунитов имеют общие закономерности: в каждом типе экотопа с увеличением выветрелости каменистого субстрата, формированием почвенного слоя и выравниванием водного режима увеличивается проективное покрытие растительного покрова и видовое разнообразие на единицу площади, что совпадает с существующими литературными данными (Горчаковский, 1966; Матяшенко, 1970). Каждая стадия сукцессии характеризуется определенным набором эколого-морфологических, ценологических и биоморфологических групп видов. Различия в ходе динамических процессов на разных горных породах на аналогичных стадиях развития проявлялись в особенностях видового состава, смене доминантов, проективного покрытия видов, видовой насыщенности.

Л.Ю.Прудникова

Ботанический сад УрО РАН, г.Екатеринбург

МОХООБРАЗНЫЕ В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО МЕГАПОЛИСА

Специфика бриофлоры крупного промышленного города определяется следующими особенностями городской среды:

Мегаполис отличается значительными изменениями ряда климатических показателей по сравнению с окрестностями. Для города характерна существенная «аридизация» климата, существенно изменены физико-химические характеристики атмосферы и почв.

В городе совершенно иная субстратная среда: практически отсутствуют ненарушенные почвы; в жилых кварталах почва большей частью скрыта под строениями, дорогами или занята культурфитоценозами. В изобилии представлены каменистоподобные субстраты — бетон, кирпич и другие стройматериалы.

Поверхности, пригодные для заселения мхами, постоянно подвергаются различным механическим воздействиям (вытаптывание, укладка асфальта, ремонт и покраска зданий и сооружений, побелка оснований стволов и т.п.).

Успешность существования мохообразных в городской среде зависит от следующих факторов:

1. Размер растения и форма роста. Несомненное преимущество в городе получают небольшие виды, представленные подушками — *cu*, дерновинками — *t*, нитевидными формами — *Tt* и гладкими ковриками — *Ms* (формы роста — по Гимингаму). Именно такие формы роста обеспечивают наибольшую устойчивость к вытаптыванию и позволяют заселять микроскопические скопления мелкозема в трещинах асфальта, стыках бетонных панелей и кирпичных кладках.

2. Отношение к субстрату и влажности. Городские виды имеют, как правило, широкую экологическую амплитуду и способны заселять различные типы субстратов, включая искусственные, при разных режимах увлажнения. Виды с узкой субстратной экологией — эпилиты, эпиксилы — обычно либо совсем не встречаются, либо представлены в очень небольших количествах. Некоторые виды в условиях техногенного загрязнения меняют субстрат. Что касается влажности, то в наилучших условиях оказываются мхи ксерофильной ориентации.

3. Жизненная стратегия. Очевидно, что виды-«постояльцы» в стрессовой городской среде не будут иметь преимущества; напротив, «колонисты» и «челноки» со своей эксплерентной стратегией окажутся в наиболее выгодных условиях.



БРИОФЛОРА ЕКАТЕРИНБУРГА

Всего на территории Екатеринбурга (с учетом видов, собранных и определенных Троценко, Гольдберг и Сторожевой) обнаружено 112 видов листоватых мхов, принадлежащих к 63 родам и 27 семействам. Ведущие семейства — *Amblystegiaceae* (14 видов), *Brachytheciaceae*, *Bryaceae* (по 12 видов), *Dicranaceae* (11), *Hypnaceae* (7 видов), *Polytrichaceae*, *Hylocomiaceae*, *Mniaceae* (по 6 видов).

Территория города неоднородна; в зависимости от степени антропогенной трансформации ее можно подразделить на три зоны:

Отдаленные малопосещаемые участки лесопарков, включая болота, поймы рек и ручьев. Степень их антропогенной трансформации очень мала; локальная бриофлора на таких территориях мало изменена по сравнению с исходными ценозами и насчитывает 50–90 видов.

Парки, дендрарии, ближайшие к городу участки лесопарков с умеренной антропогенной нагрузкой. Их бриофлора представляет «урезанный» вариант бриофлоры исходного фитоценоза, причем сокращение числа видов происходит в основном за счет крупных влаголюбивых напочвенных мхов и ряда наиболее уязвимых эпифитов. В местах с наибольшей антропогенной нагрузкой добавляется несколько полусорных напочвенных видов, а некоторые эвритопные виды исходной флоры заселяют искусственные субстраты — бетон и т.п. Локальные бриофлоры насчитывает 30–40 видов.

Собственно городская среда — жилые кварталы, улицы, площади. Характеризуется высокой степенью атмосферного и почвенного загрязнения, почти полным отсутствием естественных субстратов и крайне высокой антропогенной нагрузкой. В таких условиях бриофлора характеризуется крайним сокращением видового разнообразия. Господствует ядро антропотолерантных видов (5–20); на сохранившихся участках почвы, особенно в низинах, сохраняется ряд наиболее устойчивых напочвенных мхов. Эпифитный компонент представлен единственным доминантом с небольшой примесью еще 2–3-х видов.

ЯДРО «ГОРОДСКИХ» ВИДОВ

Ряд видов, наиболее типичных для города, испанские бриологи называют «*briofitos urbanos*» — «городские» мхи. Их основные черты — высокая способность к вегетативному размножению, устойчивость к вытаптыванию, засолению и загрязнению SO_2 , подушковидные формы роста. Это в основном наземные светлюбивые виды ксерофильной ориентации, базо- и нитрофилы, по стратегии — колонисты. Некоторые зарубежные исследователи указывают еще одно приспособление биохимического характера — наличие защитных флавоноидов.



Примечательно, что из 10 видов «городских» листостебельных мхов, отмеченных для Испании, 5 типичны для Москвы и Екатеринбурга, 4 — для городов Среднерусской возвышенности; еще три-четыре вида этого списка встречаются в тех же городах в меньших количествах на каменистых субстратах. Это позволяет говорить об унификации городских бриофлор как о явлении интразонального характера.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ МОХООБРАЗНЫХ

Мхи каменистых субстратов. На гранитах в черте Екатеринбурга (Шарташские каменные палатки) количество видов невелико — около 30, еще меньше на основных и ультраосновных породах (около 15). Мхи растут в основном в немногочисленных трещинах или на стыках глыб; их видовой состав различен на гранитах и основных породах.

Эпифиты. В сравнении с другими типами местообитаний поверхность стволов отличается пониженным увлажнением (особенно в пределах города); кроме того, именно эпифиты являются наиболее зависимыми от атмосферных показателей — как климатических, так и физико-химических (запыленности, загрязненности и т.п.).

Наибольшее проективное покрытие и видовое разнообразие мхов наблюдается на старых деревьях с грубой, потрескавшейся корой, особенно на искривленных участках ствола, где дольше всего задерживается атмосферная влага. На молодых прямостоящих деревьях со сравнительно гладкой корой мхи селятся только в нижней части ствола. В связи с этим можно предполагать, что почти полное отсутствие в черте Екатеринбурга старых древесных насаждений в значительной мере определяет бедность эпифитной бриофлоры.

Напочвенные (эпигейные) мхи. Группа видов, произрастающих на почве, — самая обширная; включает в себя как строго эпигейные мхи, так и виды более широкой субстратной экологии, заселяющие основания стволов, искусственные материалы. Напочвенные виды — группа мхов, в наибольшей степени подверженная вытаптыванию; изменения в структуре и видовом составе мохового напочвенного покрова отчетливо коррелируют со степенью антропогенной нагрузки на территорию.

Мхи искусственных субстратов. Городская среда отличается избытком искусственных материалов, которые можно подразделить на две группы.

Строительные материалы: кирпич, цемент, бетон, асфальт и т.п. При разных условиях освещенности, увлажнения и антропогенной нагрузки заселяются различными видами, в основном эвритопами, реже скальными.

Металлы, полимеры, стекловата и т.п. На ржавых металлических конструкциях при достаточном увлажнении часто поселяется *Amblystegium*



serpens; из прочих материалов мхи предпочитают волокнистые и пористые материалы (синтетический текстиль, стекловата), т.е. решающее значение имеет структура субстрата.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Территория г. Екатеринбурга насчитывает 112 видов мохообразных и условно подразделяется на три зоны в зависимости от степени антропогенной трансформации. По мере увеличения антропогенной нагрузки обилие и видовое разнообразие мохообразных закономерно снижаются.

Для напочвенных видов основными факторами, лимитирующими произрастание в городской черте, являются низкая влажность и выгпатывание, для эпифитов — низкая влажность, атмосферное загрязнение и отсутствие старых древесных насаждений.

В жилой части города бриофлора представлена ядром антропотолерантных мхов (10–12 видов), представленных в основном эксплерентами, устойчивыми к различным видам антропогенного воздействия и заселяющими разные типы субстрата.

ВЫБОР ИНДЕКСА АЛЬФА-РАЗНООБРАЗИЯ ЗООПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ДЛЯ ОЦЕНКИ ТРОФИЧЕСКОГО СТАТУСА ВОДОЁМА НА ПРИМЕРЕ НЕКОТОРЫХ ОЗЁР ЧЕБАРКУЛЬСКОЙ ГРУППЫ

К.С.Пузнецките

Челябинский госуниверситет

Целью работы являлся выбор индексов альфа-разнообразия зоопланктонных сообществ, оптимально отражающих трофический статус пресных водоёмов на примере озёр Б.Кисегач, Бараус, М.Теренкуль и Табанкуль. При этом мы исходили из условия, что озеро Б.Кисегач известно как олиготрофное, М.Теренкуль — эвтрофное, Табанкуль — гиперэвтрофное, а озеро Бараус — мезотрофное.

Были использованы пробы зоопланктона за периоды вегетации 1995–1996 годов.

При анализе литературы нами было выбрано 7 индексов альфа-разнообразия: индекс межвидовых встреч (PIE), индекс Магерлефа (Mg), индекс Менхиника (Mn), индекс выровненности Пиелу (E), индексы разнообразия Шеннона (Hп и Hб), индекс полидоминантности Симпсона (1/C).



Были рассчитаны значения этих индексов для озер Б.Кисегач, Бараус, М.Теренкуль, Табанкуль и проведён анализ сезонных и межгодовых колебаний их значений.

Для индексов Mg и Mn не было отмечено четкой закономерности зависимости значений от трофического статуса водоема.

Диапазон изменений значений индекса PIE оказался слишком узок, чтобы наглядно отразить качественные различия между озерами разного трофического статуса.

В результате проведенной работы можно сказать, что наиболее оптимальными индексами альфа-разнообразия зоопланктонных сообществ для оценки трофического статуса водоемов являются индексы разнообразия Шеннона, при их сопряженном использовании, или отдельно индекс Шеннона по численности (H_n), индекс выровненности Пиелу (E) и индекс полидоминантности Симпсона ($1/C$).

Выяснилось, что все индексы имеют значительные сезонные и межгодовые колебания значений, особенно индекс Симпсона. В связи с этим более целесообразно использовать средние значения индексов, полученные за весь сезон вегетации, а не для отдельных выборок.

ДИНАМИКА ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ НЕСТАБИЛЬНОСТИ У РЫЖЕЙ ПОЛЁВКИ ИЗ РАЗНЫХ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫХ ГРУППИРОВОК

С.Б.Ракитин

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Биологические факторы мутагенеза, как известно, могут оказывать существенное влияние на динамику хромосомной нестабильности. Изучению цитогенетических последствий их воздействия на организмы посвящены многие экспериментальные работы. Однако особенности их влияния на организмы в естественных условиях на популяционном уровне изучены крайне слабо. В последнее время стали появляться работы, свидетельствующие о том, что у диких грызунов популяционная динамика и связанные с ней стрессорирующие нагрузки могут оказывать определенное влияние на цитогенетические параметры (Dmitriev et al., 1997).

В данной работе предпринята попытка изучения влияния ряда популяционно-демографических факторов на цитогенетическую нестабильность.



МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Была исследована природная популяция рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) из окрестностей д. Шигаево Шалинского района, Свердловской области, где отмечены фоновые уровни загрязнения мутагенами антропогенной природы. Изученная популяция, по данным Н.Л.Добринского, уже 7-й год подряд держится на пике численности (порядка 120–200 особей/га) и при этом не происходит подавления размножения сеголеток. Сбор материала проведен в весенний, летний и осенний сезоны 1999 и 2000 гг. Препараты метафазных хромосом приготовлены стандартным способом из клеток костного мозга (Макгрегор, Варли, 1986). От каждой особи проанализировано от 25 до 100 метафазных клеток. В общей сложности исследовано 8475 клеток от 304 животных. У всех животных были определены стандартные экстернальные промеры, масса тела, надпочечника, семенника и состояние генеративной системы самок. Легкие от 186 рыжих полевков были исследованы на наличие антигена вируса геморрагической лихорадки с почечным синдромом в Московском Институте полиомиелита и вирусных энцефалитов РАМН. Связи между инфицированностью животных и частотой хромосомных мутаций не обнаружено. Возраст был установлен по степени возрастных изменений зубов. По этому показателю животные были разделены на 2 класса : 1– до 130 дней, 2– свыше 250. Состав выборок с учетом пола, репродуктивного статуса и возраста представлен в таблице 1. Как видно из таблицы, весенние выборки обоих лет на 100% состояли из перезимовавших размножающихся животных. Летняя выборка 1999 г. на 85% состояла из неразмножающихся сеголеток, небольшого количества размножающихся сеголеток и размножающихся перезимовавших животных. Осенью выборка была представлена на 95% неразмножающимися сеголетками и на 5% перезимовавшими размножающимися особями. В 2000 году летняя выборка на 65% состояла из размножающихся сеголеток, на 17,5% из размножающихся перезимовавших и на 17,5% из неразмножающихся сеголеток. Полученные выборки были проверены на внутригрупповую однородность методом χ^2 . Все выборки оказались однородными ($\chi^2 = 0,00–19,35$; $df = 1–39$; $P=1,00–0,14$). После того как с помощью метода χ^2 было показано отсутствие межсезонных различий, особи одного пола, возраста и репродуктивного статуса, отловленные в разные сезоны, были объединены по цитогенетическим показателям (1999 год: $\chi^2=0,01–3,55$; $df=1–2$; $P=0,92–0,06$. 2000 год: $\chi^2=0,00–3,93$; $df=1–2$; $P=1,00–0,14$). Эти данные представлены в таблице 2. Поскольку изучаемые выборки разных лет по частоте анеу- и полиплоидии и клеток с абберациями хромосом существенно не отличались ($\chi^2=0,01–1,93$; $P=0,940–0,164$; $df=1$), они были также объединены (см.табл. 3). Данные по частоте пробелов приводятся отдельно по годам, поскольку неразмножающиеся самцы и самки разных лет достоверно различались по этому показателю ($\chi^2=12,65$ и $\chi^2=7,93$; $P= 0,0004$ и $P= 0,0049$).



Таблица 1. Состав выборок рыжей полевки с учетом пола, возраста и репродуктивного статуса особей (Свердловская область, Шалинский р-н, д. Шигаево)

Год отлова	Пол	Сезон отлова	Репродуктивный статус особи	Возраст, дн	Число животных
1999	самцы	весна	размн.	255-330	13
		лето	размн.	280-420	6
			неразмн.	25-110	34
		осень	неразмн.	65-130	16
	самки	весна	размн.	255-310	14
		лето	размн.	60-70	2
				300-400	7
			неразмн.	45-110	37
		осень	размн.	335-365	2
			неразмн.	75-130	13
2000	самцы	весна	размн.	255-330	13
		лето	размн.	35-75	18
				380-440	8
			неразмн.	30-140	10
		осень	размн.	90-120	2
				420	2
	неразмн.		45-130	40	
	самки	весна	размн.	255-310	10
		лето	размн.	70-90	20
				370-400	3
			неразмн.	65	1
		осень	размн.	70-120	6
неразмн.			55-130	27	

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Из таблицы 2 видно, что размножающиеся перезимовавшие животные и размножающиеся сеголетки, как самцы, так и самки в 1999 и в 2000 гг. характеризуются наиболее высоким уровнем хромосомных aberrаций по сравнению с неразмножающимися животными. По пробелам в большинстве случаев наблюдается такая же картина. Более высокая частота анеу- и полиплоидных клеток обнаружена у старых размножающихся животных. При объединении данных по годам сохраняется та же картина: размножающиеся перезимовавшие животные и размножающиеся сеголетки характеризуются более высоким уровнем aberrаций хромосом, а более старые размножающиеся животные имеют повышенный уровень анеу- и полиплоидных клеток (табл. 3).



Таблица 2. Частота хромосомных нарушений и индекс надпочечника у рыжих полевок, различающихся по полу, возрасту и репродуктивному статусу

Пол	Репродуктивный статус особи	Возраст, дн	Число животных	Число клеток	Средняя частота клеток, %			Индекс надпочечника $\times 10^{-3}$
					с aberrациями хромосом	анеу- и полиплоидных	с пробелами	
1999 год								
Самцы	разн.	255-420	19	625	0,96	1,60	3,20	0,252
	неразн.	30-130	50	1250	0,32	0,96	1,30	0,223
Самки	разн.	255-400	23	900	2,11	1,56	2,45	0,444
	неразн.	60-70	2	200	1,50	1,00	1,50	0,349
	неразн.	45-130	50	1250	0,56	0,88	2,00	0,218
	2000 год							
Самцы	разн.	255-440	23	625	1,44	2,40	4,32	0,248
		35-120	20	550	1,45	0,91	2,18	0,232
	неразн.	30-130	50	1250	0,72	0,64	3,44	0,213
Самки	разн.	255-400	13	400	2,50	1,38	3,25	0,491
		70-120	26	650	1,54	0,77	2,62	0,424
	неразн.	55-130	28	775	1,03	1,29	4,13	0,225

Таблица 3. Частота хромосомных нарушений и индекс надпочечника у рыжих полевок, различающихся по полу, возрасту и репродуктивному статусу (1999–2000 год)

Пол	Репродуктивный статус особи	Возраст, дн	Число животных	Число клеток	Средняя частота клеток, %		Индекс надпочечника $\times 10^{-3}$
					с aberrациями хромосом	анеу- и полиплоидных	
Самцы	разн.	255-440	42	1250	1,20	2,00	0,250
		35-120	20	550	1,45	0,91	0,232
	неразн.	30-130	100	2500	0,52	0,80	0,218
Самки	разн.	255-400	36	1300	2,23	1,54	0,459
		60-120	28	850	1,41	0,82	0,419
	неразн.	55-130	78	2025	0,74	1,04	0,220

Структура материала не позволила провести трехфакторный дисперсионный анализ с учетом пола, возраста и репродуктивного статуса особей, поскольку в выборках отсутствовали перезимовавшие неразмножающиеся животные. При проведении двухфакторного дисперсионного анализа (факторы «пол» и «репродуктивный статус» животных) значимым оказалось влияние на частоту хромосомных aberrаций репродуктивного статуса и пола особи



($F=7,99$ и $F=3,71$; $P=0,005$ и $P=0,054$; $df=1/300$). При включении в дисперсионный комплекс «пола» и «возраста животных» значимо влияние обоих факторов ($F=7,34$ и $F=6,48$; $P=0,007$ и $P=0,011$; $df=1/300$), а также их взаимодействие ($F=4,17$; $P=0,042$), свидетельствующее о том, что у самок с возрастом уровень хромосомной нестабильности повышается сильнее, чем у самцов. Значимого влияния пола, возраста и репродуктивного статуса особей на частоту анеу- и полиплоидных клеток с помощью тех же вариантов двухфакторного дисперсионного анализа не обнаружено. Взаимодействие факторов в случае геномных мутаций близко к достоверному («пол-репродуктивный статус»: $F=3,56$; $P=0,060$, $df=1/300$ и «пол-возраст»: $F=3,24$; $P=0,073$; $df=1/300$), что позволяет говорить о тенденции к возрастанию уровня анеу- и полиплоидии у старых размножающихся самцов. Поскольку данные по частоте клеток с пробелами не были объединены, те же варианты дисперсионного анализа были проведены отдельно на выборках каждого года. На выборке 1999 года (факторы «пол» и «возраст животных») значимым на частоту пробелов оказалось влияние возраста полевок ($F=4,29$; $P=0,040$; $df=1/140$). При включении в рассмотрение факторов «пол» и «репродуктивный статус животных» значимых влияний не установлено. На выборке животных 2000 года достоверного влияния изучаемых факторов на частоту пробелов не обнаружено.

Для анализа изменчивости по изучаемым цитогенетическим показателям был проведен факторный анализ, в результате которого выделилось 3 фактора, обуславливающие 64% изменчивости частоты хромосомных нарушений (табл. 4 и рисунок). По 1-му фактору выделяются признаки, связанные с возрастано-физиологическим состоянием животных, по 2-му — с частотой анеу- и полиплоидных клеток, с полом и индексом надпочечника, по 3-му — с частотой пробелов. В таблице 5 приведена корреляционная матрица. Поскольку распределения животных по цитогенетическим параметрам отклоняются от нормального, были рассчитаны коэффициенты корреляции Спирмена. Из таблицы 5 видно, что средняя частота клеток с абберациями хромосом значимо коррелирует с полом ($P=0,022$), возрастом ($P=0,0001$) и участием животных в размножении ($P=0,0001$). Частота анеу- и полиплоидных клеток коррелирует с возрастом ($P=0,011$) и участием в размножении ($P=0,009$), а частота пробелов — с возрастом ($P=0,041$). Индекс надпочечника оказался положительно скоррелирован с частотой хромосомных аббераций ($P=0,005$), с полом ($P=0,0001$) и репродуктивным статусом особей ($P=0,0001$). С помощью двухфакторного дисперсионного анализа на сеголетках (факторы «пол» и «участие в размножении») была показана достоверность влияния на индекс надпочечника, как каждого фактора в отдельности, так и их взаимодействия, которое свидетельствует о том, что относительный вес надпочечника самок сильнее реагирует на участие в размножении ($F=56,13$; $73,74$; $51,83$; $P<0,00001$;



$df=1/222$). Из таблиц 2 и 3 хорошо видно, что относительный вес надпочечника наибольший у размножающихся самок. С помощью метода множественных сравнений Шеффе показана достоверность этих различий, при этом все остальные попарные сравнения оказались недостоверными.

Таблица 4. Результаты факторного анализа частоты хромосомных нарушений у рыжей полевки

Факторные нагрузки	Факторы		
	1	2	3
Пол	-0,3062	0,7208	0,4155
Участие в размножении	-0,8489	-0,1227	-0,2790
Возраст	-0,7587	-0,3500	-0,2734
Частота хромосомных aberrаций	-0,5107	0,0083	0,3579
Частота анеу- и полиплоидных клеток	-0,2185	-0,4784	0,2537
Частота пробелов	-0,1867	-0,3973	0,7024
Индекс надпочечника	-0,7281	0,4443	-0,0719
Собственные числа	2,2636	1,2412	1,0162
Доля объясненной дисперсии, %	32,3374	17,7310	14,5177

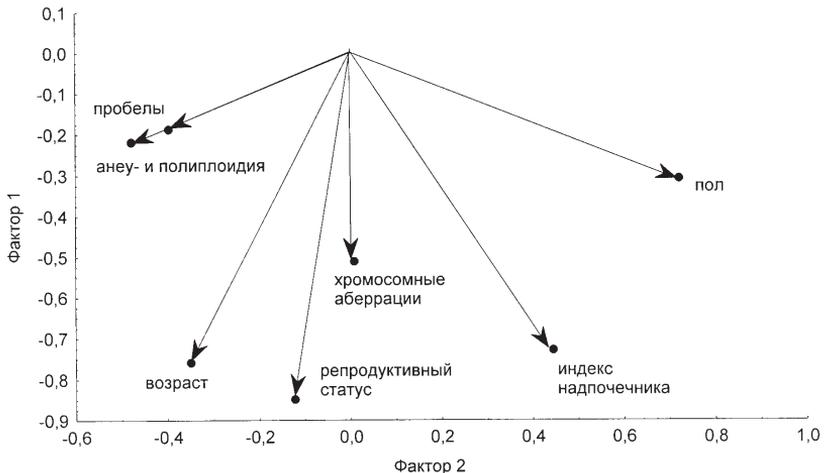


Рисунок. Факторный анализ изменчивости хромосомных нарушений у рыжей полевки.



Таблица 5. Коэффициенты корреляции Спирмена между цитогенетическими параметрами, полом, возрастом и индексом надпочечника у рыжих полевок

	Пол	Возраст	Репродуктивный статус	Средняя частота клеток :			Индекс надпочечника
				с абберациями хромосом	анеу- и полиплоидных	с пробелами	
Пол	1	0,02	0,07	0,13*	0,02	0,03	0,33*
Возраст		1	0,45*	0,22*	0,15*	0,12*	0,24*
Репродуктивный статус			1	0,32*	0,15*	0,06	0,47*
Средняя частота клеток:	с абберациями хромосом			1	0,07	0,14*	0,16*
	анеу- и полиплоидных				1	0,07	0,01
	с пробелами					1	0,01
Индекс надпочечника							1

Школой С.С.Шварца (1968) и другими авторами (Gustafsson et al.,1980) показано, что в течение всего репродуктивного периода размножающиеся самки, по сравнению с неразмножающимися и самцами, характеризуются большим индексом надпочечника. Период размножения также влечет за собой повышение активности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы, что приводит к интенсификации выделения кортикостероидов и увеличению относительного веса надпочечника. В данной работе наблюдается достоверная связь между уровнем хромосомных aberrаций и относительным весом надпочечника. Поэтому нельзя исключать влияние гормонов стресса. С.В. Скоровой с соавт. (1986) установлено, что при стрессе в крови водяной полевки повышается уровень кортикостероидов, и при этом отмечается параллелизм числа клеток с нарушениями хромосом и содержанием кортикостероидов. Автором данной работы совместно с дипломницей биологического факультета Уральского госуниверситета О.В. Кручининой было проведено исследование динамики частоты хромосомных нарушений у восточноевропейской полевки (*Microtus rossiaemeridionalis*) из Ботанического сада УрО РАН, г. Екатеринбург, в котором была показана достоверная связь между уровнем цитогенетической нестабильности и репродуктивным статусом особей (результаты этой работы излагаются в рамках данного сборника). Однако, корреляция между относительным весом надпочечника и частотой хромосомных нарушений в этом исследовании оказалась недостоверной, видимо, из-за ограниченного объема материала. Вполне возможно, что одним из факторов повышения цитогенетической нестабильности у размножающихся животных является возрастание продукции половых гормонов, в первую очередь, женских. Судя по литературу-



ным данным, женские половые гормоны, такие как прогестерон и эстрадиол, обладают существенной мутагенной активностью, вызывая структурные и числовые мутации хромосом (Reimann et al., 1996; Roy et al., 1999). Необходимо принимать во внимание возможное влияние возраста на изучаемые цитогенетические параметры, поскольку из ряда исследований, проведенных в том числе и на грызунах, известно, что нередко с возрастом происходит увеличение частоты хромосомных aberrаций в соматических клетках (Урываева и др., 1999; Tucker, 1999). В большинстве исследований, проведенных на человеке, с возрастом отмечается рост анеуплоидии (Guttenbach et al., 1994). Имеются сходные результаты изучения возрастной динамики уровня анеуплоидии у грызунов (Xiao et al., 1998). Однако, на данном материале трудно определить вклад возраста животных в повышение цитогенетической нестабильности, поскольку у грызунов из природных популяций он высокочкоррелирован с репродуктивным статусом. Судя по литературным данным, повышенный уровень нарушений хромосом обнаруживается у очень старых и новорожденных грызунов. При разбиении неразмножающихся сеголеток 1999 года на когорты связь между временем рождения животных (т.е. возрастом) и частотой нарушений хромосом лишь близка к достоверной ($H=4,96$; $P=0,09$). Влияние половой принадлежности грызунов на показатели цитогенетического повреждения изучалось во многих экспериментальных работах по выявлению генотоксичности различных веществ. В одних случаях более чувствительными оказываются самцы, а в других — самки (Mavournin et al., 1990). Однако в такого рода работах, как правило, не используются беременные самки, в организме которых происходят глубокие гормональные сдвиги.

Следует подчеркнуть, что в изученной популяции рыжей полевки, не подверженной регистрируемому антропогенным воздействиям и характеризующейся сходной демографической ситуацией в течение 2-х лет работы, цитогенетические параметры показали достаточно высокую воспроизводимость в разные годы. Кроме того, представители разных видов полевок обнаруживают сходную реакцию генома на изучаемые популяционно-демографические факторы. Это позволяет предполагать, что наблюдаемое явление носит достаточно общий характер. Учитывая существование параллелизма в реакции половых и соматических клеток на мутагенные факторы, следует ожидать возрастания цитогенетической нестабильности в герминативной ткани, что должно увеличивать генетическое разнообразие потомства. Кроме того, повышение уровня мутагенеза в соматических клетках в период размножения повышает иммунореактивность организма. Влияние популяционно-демографических факторов на динамику цитогенетической нестабильности, продемонстрированное в данной работе, необходимо учитывать при проведении эколого-генетического мониторинга с помощью грызунов.



Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ: № 99-04-48965, № 00-15-97952, № 01-04-96408.

ЛИТЕРАТУРА

- Макгрегор Г., Варли Дж. Методы работы с хромосомами животных. М.: Мир, 1986. 272 с.
- Скорова С.В., Назарова Г.Г., Герлинская Л.А. Влияние стресса на частоту нарушения хромосом у водяной полёвки // Изв. 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 aberrаций в клетках печени ускоренно стареющих мышей линии SAM // Докл. Академии Наук. 1999. Т. 368, № 5. С. 703-705.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Н.Л. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: РИСО УФАН СССР, 1968. 386 с.
- Dmitriev S.G., Zakharov V.M., Sheftel B.I. Cytogenetic homeostasis and population density in red-backed voles *Clethrionomys glareolus* and *C. rutilus* in central Siberia // Acta Theriologica. 1997. Suppl. 4. P. 49-55.
- Gustafsson T.O., Andersson C.B. Adrenal growth during pregnancy in the bank vole *Clethrionomys glareolus*: initiation by mating // Canad. J. Zool. 1980. V. 58. P. 1458-1461.
- Guttenbach M., Gregoire M., Frankowiak S., Schmid M. Aneuploidy and ageing: sex chromosome exclusion into micronuclei // Hum. Genet. 1994. V. 94. P. 295-298.
- Mavournin K.H., Blakey D.H., Cimino M.C., Salamone M.F., Heddle J.A. The in vivo micronucleus assay in mammalian bone marrow and peripheral blood. A report of the U.S. Environmental Protection Agency Gene-Tox Program // Mutation Research. 1990. V. 239. P. 29-80.
- Reimann R., Kalweit S., Lang R. Studies for genotoxic potential of some endogenous sex steroids. 2.Communication: Examination for the induction of cytogenetic damage using the chromosomal aberration assay on human lymphocytes in vitro and the mouse bone marrow micronucleus test in vivo // Environmental and Molecular Mutagenesis. 1996. V. 28. P. 133-144.
- Roy D., Liehr J.G. Estrogen, DNA damage and mutations // Mutat. Res. 1999. V. 424. P. 107-115.
- Tucker J.D., Spruill M.D., Ramsey M.J., Director A.D., Nath J. Frequency of spontaneous chromosome aberrations in mice: effects of age // Mutat. Res. 1999. V.425. P. 135-141.
- Xiao Y., Bates A.D., Boei J.J.W.A., Natarajan A.T. Aging and diethylstilbestrol-induced aneuploidy in male germ cells: a transgenic mouse model // Chromosoma. 1998. V. 107. P. 507-513.

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ НЕСТАБИЛЬНОСТЬ У ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ ПОЛЕВОК В СВЯЗИ С ИХ РЕПРОДУКТИВНЫМ СТАТУСОМ

С.Б.Ракитин*, О.В.Кручинина**

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

**Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Исследована природная популяция восточноевропейской полевки (*Microtus rossiaemeridionalis*) из Ботанического сада УрО РАН г. Екатеринбург, где наблюдаются фоновые уровни загрязнения мутагенами антропогенной природы. Отлов животных был проведен в мае и сентябре 1999 года и в сентябре 2000 года. Препараты метафазных хромосом приготовлены стандартным способом из клеток костного мозга. Анализировали по 50 метафазных клеток от каждой особи. Всего было проанализировано 2250 клеток от 45 животных. У зверьков определяли стандартные экстерналильные промеры, массу тела, надпочечника, семенника и состояние генеративной системы самок. Животные были разделены на выборки в зависимости от сезона отлова, пола и их участия в размножении. Все выборки оказались однородными ($\chi^2=0,00-4,08$; $df=2-7$; $P=1,00-0,29$). Осенние выборки разных лет были объединены по цитогенетическим показателям ($\chi^2=0,15-1,02$; $df=1$; $P=0,70-0,31$). Как видно из таблицы, частота хромосомных aberrаций у размножающихся животных оказалась выше, чем у неразмножающихся. С помощью двухфакторного дисперсионного анализа (факторы: «репродуктивный статус» и «пол») была показана достоверность влияния репродуктивного статуса особей на частоту встречаемости клеток с aberrациями хромосом ($F = 4,734$; $df=1/41$; $P = 0,035$). Взаимодействие факторов «половая принадлежность» и «репродуктивный статус» оказалось недостоверным. С помощью того же варианта дисперсионного анализа достоверного влияния участия животных в размножении на уровень анеу- и полиплоидии не установлено. При включении в дисперсионный комплекс факторов «пол» и «сезон отлова» влияние обоих факторов на изучаемые цитогенетические параметры оказалось статистически незначимым.

Наблюдаемая картина, по всей видимости, связана с влиянием половых гормонов, мутагенная активность которых была неоднократно продемонстрирована как *in vitro*, так и *in vivo* (Liehr, 2000; Metzler et al., 1998). Связь между уровнем хромосомных нарушений и относительным весом надпочечника недостоверна ($R_s=0,05$; $P=0,76$), что пока не позволяет привлекать гормоны стресса для объяснения повышенной частоты хромосом-



ных нарушений у размножающихся животных. Мутагенный эффект стрессов, по общепринятым представлениям связанный с гормональной активностью, был неоднократно показан, в том числе и у грызунов (Дюжикова и др., 1996; Скорова и др., 1986). Недостоверность связи может быть результатом ограниченного размера выборок, поэтому мы не можем полностью исключать влияние гормонов гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы на цитогенетическую нестабильность, наряду с половыми гормонами.

Таблица. Хромосомные нарушения и индекс надпочечника у восточноевропейских полевок, различающихся по полу, сезону отлова и репродуктивному статусу

Пол	Сезон отлова	Репродуктивный статус особи	Число животных	Число клеток	Средняя частота клеток, %		Индекс надпочечника $\times 10^{-3}$
					с абберациями хромосом	анеу- и полиплоидных	
Самцы	весна	размн.	8	400	2,25	0,50	0,199
	осень	размн.	12	600	2,17	1,50	0,251
		неразмн.	4	200	0,50	1,50	0,232
Самки	весна	размн.	4	200	2,00	0,50	0,285
	осень	размн.	8	400	1,75	1,25	0,394
		неразмн.	9	450	1,11	0,20	0,261

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ: № 99-04-48965, № 00-15-97952, № 01-04-96408.

ЛИТЕРАТУРА

- Дюжикова Н.А., Быковская Н.В., Вайдо А.И. и др. Частота хромосомных нарушений, индуцированных однократным стрессорным воздействием у крыс, селективных по возбудимости нервной системы // Генетика. 1996. Т. 32, № 6. С. 851–853.
- Скорова С.В., Назарова Г.Г., Герлинская Л.А. Влияние стресса на частоту нарушения хромосом у водяной полёвки // Изв. СО РАН. 1986. Вып. 3, № 18 (429). С. 91–95.
- Liehr J.G. Is estradiol a genotoxic mutagenic carcinogen? // Endocrine reviews. 2000. V. 21. P. 40–54.
- Metzler M, Kulling S.E., Pfeiffer E., Jacobs E. Genotoxicity of estrogens // Z. Lebensm. Unters. F.A. 1998. Bd. 206. P. 367–373.

ИЗМЕНЕНИЕ РАЦИОНА ПТИЦ–ДУПЛОГНЕЗДНИКОВ В ГРАДИЕНТЕ ТОКСИЧЕСКОЙ НАГРУЗКИ

Л.В.Ракитина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

В настоящей работе представлены результаты исследований по питанию птиц, гнездящихся в искусственных гнездовьях на территориях, подверженных воздействию тяжелых металлов и SO₂ Среднеуральского медеплавильного завода. Исследования проводились в конце мая — начале августа 2000 года.

Цель работы — изучить изменение рациона птенцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) и москочки (*Parus ater*) в градиенте токсической нагрузки.

Пробные площадки с искусственными гнездовьями были расположены в градиенте токсического загрязнения: максимальное (импактная зона) — 1–1,5 км от завода, умеренное (буферная зона) — 4–8 км, и территория с фоновым уровнем загрязнения — 16–20 км.

Под наблюдением находилось 32 гнезда мухоловки-пеструшки и 8 гнезд москочки. Общее количество пищевых комков, добытых в результате наложения шейных лигатур — 486, общее количество кормовых объектов — 1126.

На фоновой территории в составе птенцов мухоловки-пеструшки доля двукрылых (*Diptera*), личинок чешуекрылых (*Lepidoptera*), паукообразных (*Aranei*), равнокрылых (*Homoptera*) составила, соответственно, 27,5, 18,2, 15,0 и 13,0%. С увеличением токсической нагрузки в пищевых рационах птенцов мухоловки-пеструшки наиболее резко увеличивается доля личинок чешуекрылых (38,5%), паукообразных (30,8%), тогда как доля двукрылых (7,7%) падает. Аналогичное уменьшение доли двукрылых в рационе птенцов мухоловки-пеструшки отмечено в окрестностях комбината «Североникель», где была проведена работа по изменению состава корма птенцов в зависимости от промышленного загрязнения.

Изучение состава корма птенцов москочки показало, что на фоновой территории преобладают личинки чешуекрылых (40,1%), паукообразных (40,1%) и двукрылых (9,7%). Представители других отрядов встречаются, по-видимому, случайно. С увеличением токсической нагрузки в рационе птенцов москочки заметно возрастает доля чешуекрылых (56,3%), тогда как доля паукообразных (31,1%) и двукрылых (0,5%) уменьшается.

Выбранные нами для исследования птицы гнездятся в одних местообитаниях, но отличаются особенностями экологии. Сравнивая набор кормов их птенцов, можно заметить, что наряду с некоторыми общими чертами их питания (насекомоядность, поедание паукообразных) (Мальчевский, 1959), вид-



ны и различия. В питании птенцов мухоловки-пеструшки отмечены вислокрылки (*Megaloptera*) и клопы (*Hemiptera*), которые в рационе птенцов москвички не выявлены. Отличия в питании указанных видов обусловлены различиями в кормодобывании. Мухоловка-пеструшка чаще всего схватывает свою жертву на земле, в воздухе, а также в кронах деревьев (Рябицев, 2001; Hartman, 1954), тогда как москвички питаются насекомыми, их личинками, куколками и яйцами, добытыми высоко в кронах деревьев. Основу рациона обоих видов птиц составляют наиболее доступные и массовые насекомые, как правило, мягкие корма, их суммарная доля составляет более 90% от общей биомассы независимо от загрязненности территории.

Таким образом, в градиенте токсической нагрузки отмечается изменение рациона питания птенцов дуплогнезdnиков. Отмеченные сдвиги обусловлены деградацией фитоценоза и связанным с этим изменением населения беспозвоночных.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 99–05–64587).

ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ ЧЕРЕПА ВЗРОСЛЫХ СОБОЛЕЙ

М.Н.Ранюк

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Возрастная изменчивость выражается различиями в изменчивости любой размерности между разными возрастными группами внутри популяции (Яблоков, 1966).

Цель данной работы — исследовать зависимость размеров черепа от возраста соболя у животных возрастных классов от 1 до 18 лет.

В задачи данного исследования входит анализ зависимости значения первой главной компоненты (ГК1, интегрированный показатель размеров черепа соболя) от возраста особи.

Исследованы 668 черепов взрослых соболей из трех районов Приобья (бассейнов рек Вах, Демьянка и Юган), добытых в период с 1968 по 1988 гг. Возраст определен В.Г.Монаховым путем подсчета годовых слоев в цементе клыка по методу Г.А. Клевезаль и С.Е. Клейненберг (1967). С каждого черепа было снято 18 стандартных промеров (с точностью 0,1 мм). Выборки делились по географическому положению (Вах, Демьянка, Юган) и по полу (самцы, самки).

По результатам статистической обработки материала с помощью метода главных компонент (Кендалл, Стюарт, 1976) выяснилось, что 16 признаков



из 18 описываются первой главной компонентой (ГК1). Это позволяет принять значение ГК1, как интегрированный показатель размеров черепа соболя.

При проведении дисперсионного анализа оказалось, что возраст не оказывает значимого влияния ни на одну из исследуемых выборок соболя ($p > 0,05$).

По результатам регрессионного анализа возрастные изменения размеров черепа взрослых соболей статистически не значимы, однако у самцов во всех рассматриваемых географических выборках наблюдается тенденция к увеличению размеров черепа с возрастом. Возможно, это является результатом хронографической изменчивости, заключающейся в длительном увеличении размеров черепа соболя (Монахов, 1988).

В результате проведенного исследования можно сделать следующий вывод: у животных старше 1 года не обнаружено статистически значимой зависимости размеров черепа от возраста, что позволяет использовать краниометрические показатели взрослых соболей в качестве популяционной характеристики и в таксономических исследованиях.

ЛИТЕРАТУРА

- Кендалл М., Стьюарт А. Многомерный статистический анализ и временные ряды. М.: Наука, 1976. 736 с.
- Клевезаль Г.А., Клейнберг С.Е. Определение возраста млекопитающих. М.: Наука, 1967.
- Монахов В.Г. Динамика размерной структуры некоторых популяций соболя в СССР // Анализ размерной и возрастной структуры популяций позвоночных. Свердловск, 1988. С. 94–101.
- Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 364 с.

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ ИМАГИНАЛЬНЫХ ДИСКОВ В ПЕРИОД ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Е.В.Рыбакова

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Как известно, у *Diptera* процессы формирования органов имаго протекают в имагинальных дисках. Именно в этих структурах в ходе эмбрионального и постэмбрионального развития осуществляются процессы детерминации и дифференцировки будущих структур имаго.

Наиболее крупными из имагинальных дисков являются дорзальный-мезоторакальный (крыловой) и глазо-антеннальный диски. Вплоть до стадии метаморфоза в крыловых дисках осуществляются процессы детерминации, а основные процессы дифференцировки протекают на стадии метаморфоза (куколки).



В глазо-антеннальном диске, в отличие от крылового, процессы дифференцировки начинают осуществляться в конце 3-го личиночного возраста, в первую очередь, в виде формирования омматидиевого поля.

В настоящее время все большее признание находит представление о том, что между генотипом и фенотипом существует промежуточная ступень, так называемые морфогенетические поля, в которых генетическая информация многочисленных генов претерпевает взаимодействие, и только результирующая этих взаимодействий реализуется в виде конкретных фенотипов. Имагинальные диски являются удобной моделью для изучения процессов детерминации и дифференцировки, так как они представляют собой четко ограниченные группы клеток, взаимодействия которых приводят к образованию органа имаго, обладают способностью к регуляции, восстанавливая утраченные части.

Используя различные мутации, затрагивающие структуры крыла и глаза, можно проследить их влияние в ходе онтогенеза, в первую очередь, на ранних этапах развития. Тем более, что речь идет о билатерально-симметричных структурах, формирование которых в ходе эмбрионального развития хорошо описано в литературе.

В ходе работы было исследовано 11 мутантных линий *Dr.melanogaster*, 6 гибридных линий, изучено влияние ряда факторов внешней среды (высокой температуры, цитостатиков) на рост и развитие крыловых и глазо-антеннальных имагинальных дисков. Анализ площади крыловых и глазо-антеннальных имагинальных дисков (измерена площадь 10 тысяч дисков) позволил выявить следующие закономерности.

1. Обнаружены четкие половые различия в площади дисков между самками и самцами во всех опытах. Средняя площадь и крыловых, и глазо-антеннальных дисков у самок во всех опытах больше, чем у самцов.

У имаго размеры крыла самок всегда больше, чем у самцов. Исключением является линия *vg*, у которой самцы имеют крылья больших размеров (по площади), чем самки. Но на стадии личинки крыловой диск самки больше крылового диска самца. Содержание белка у личинок женского пола также больше, чем у самцов.

2. Влияние мутаций, морфологический эффект которых проявляется на стадии имаго, прослеживается уже на стадии личинки, особенно в отношении ткани-мишени.

Среднее значение площади крыловых и глазо-антеннальных имагинальных дисков у линии дикого типа больше средних значений площадей дисков мутантных линий. Исключение составляет линия *uctBar+*.

Использование в опытах ряда мутаций позволило проследить влияние этих мутаций на ткань-мишень и на ткань, которую эти мутации непосредственно не затрагивают. Крыловая мутация *vg* наибольшее влияние оказывает на крыловой



диск, как у самцов, так и у самок. Глазная мутация *Var* вызывает уменьшение площади крылового диска, хотя крыловой диск и не является тканью-мишенью для этой мутации. Но известно, что интенсивность процессов метаболизма у мутантов *Var* снижается, в том числе и в имагинальных дисках.

При сочетании мутаций *Var* и *vg* в линии *Varvg* происходит уменьшение площади крылового диска таким образом, что у самцов она занимает промежуточное значение между линиями *Var* и *vg*, а у самок *Varvg* площадь крылового диска равна таковой у самок *vg*.

В остальных мутантных линиях не наблюдается такого сильного влияния сочетания мутаций W^a , *u*, *st* и *Var* на площадь крылового диска, хотя различия с контролем достоверны. Реверсия к дикому типу по мутации *Var* не всегда сопровождается увеличением средней площади крылового диска.

Изучение 6 гибридных линий позволило проследить влияние гомо- и гетерозиготного состояния по мутации *vg* на размер крыловых дисков. Мутация *vg* в гомозиготном состоянии вызывает резкое уменьшение площади крылового диска по сравнению с контролем. Мутация *vg* в гетерозиготном состоянии вызывает уменьшение площади крылового диска, но в меньшей степени. Реверсия мутации *Var* при сохранении гетерозиготности по *vg* приводит к увеличению площади крылового диска. Линия *C-s/Varvg-эпи* (гомозиготное состояние по *vg*⁺) имеет максимальное значение площади крылового диска.

Глазные мутации *Var*, *ВВ* оказывают существенное влияние на среднюю площадь глазных дисков у линии *Var*, ультра-*Var*. Интересно, что мутация *ВВ* не вызывает дальнейшего уменьшения площади глазного диска, хотя на уровне фасет приводит к уменьшению их числа по сравнению с линией *Var*. Это можно объяснить тем, что мутация *ВВ*, вызывая гибель клеток в области формирования фасет глазного диска, не вызывает такой сильной гибели окружающих клеток, благодаря чему средняя площадь глазного диска остается у самцов на уровне линии *Var*, а у самок даже несколько повышается. Действие мутации *Var* «в сочетании» с мутациями *vg* и *ust* приводит к значительно уменьшению площади глазного диска. У ревертантов по мутации *Var* происходит увеличение площади глазного диска, но значения дикого типа не достигаются, за исключением линии *ustVar*⁺.

Мутация *vg* оказывает влияние на глазной диск, вызывая его уменьшение, особенно у самцов. Сочетание мутаций *Var* и *vg* оказывает большее влияние на площадь глазного диска, чем только мутация *Var*.

Сохраняется зависимость площади глазного диска от гомо- и гетерозиготного состояния мутации *vg* и от состояния мутации *Var* (мутация или ревертант).

Факторы внешней среды, вызывающие изменения признака у имаго, проявляют свое влияние и на стадии личинки на уровне зачатков дефинитивных структур.

3. Выращивание личинок дрозофилы при высокой температуре ($t=30^{\circ}\text{C}$) накладывает существенный отпечаток на размеры крыловых и глазо-антен-



нальных дисков у всех линий, изученных при данных условиях. Происходит уменьшение размеров дисков.

У линии vg происходит уменьшение площади крыловых и глазных дисков. Несколько неожиданным является дальнейшее уменьшение площади крыловых дисков у линии vg при высокой температуре, так как у имаго, наоборот, площадь крыла значительно увеличивается и приближается по размерам к крылу дикого типа. Такой результат объясняется тем, что увеличение крыла у vg при высокой температуре происходит не за счет увеличения числа клеток (на уровне диска их число не увеличивается, высокая температура вызывает их гибель), а за счет увеличения размеров клеток, не претерпевших дегенерацию.

4. Химические вещества (ацетамид, колхицин, митомоцин С, 5–бром-урацил), влияние которых на рост имагинальных дисков изучалось на линии Var, оказывают не такое значительное влияние, как высокая температура, хотя и вызывают уменьшение размеров как крыловых, так и глазных дисков.

5–бром-урацил у имаго Var вызывает уменьшение числа фасет до уровня ультра-Var. На уровне имагинальных дисков это вещество сильнее действует на глазные диски, чем на крыловые.

Опыты с ацетамидом показали ареалоспецифическую чувствительность в глазо-антеннальном диске к повреждающим агентам. Число фасет у имаго в линии Var под действием ацетамида увеличивается, а площадь глазного диска уменьшается. То есть гибель клеток-предшественниц фасет не происходит, а окружающие клетки гибнут. Следовательно, лизосомы разных типов клеток (различной детерминации) в пределах диска обладают различной чувствительностью к ацетамиду.

На крыловой диск ацетамид действует сильнее, чем на глазной диск.

5. Коэффициент флуктуирующей асимметрии на уровне имагинальных дисков не достигает больших значений, хотя, конечно, флуктуирующая асимметрия проявляется и на этом уровне. Но ее существование можно объяснить, во-первых, неоднозначностью закладки дисков (2–3 клетки) на разных сторонах тела и, во-вторых, различной гибелью клеток в ходе начальных этапов дифференцировки в областях закладки будущих глаза и крыла.

Полученные данные по коэффициенту флуктуирующей асимметрии на уровне имагинальных дисков позволяют сделать вывод о том, что неоднозначная реализация наследственной информации начинается осуществляться главным образом в ходе процессов дифференцировки в изучаемых структурах. Изучение гибели клеток в крыловых дисках и числа фасеток в глазных дисках, возможно, изменят картину флуктуирующей асимметрии в имагинальных дисках.

Таким образом, имагинальные диски могут быть использованы для изучения путей реализации наследственной информации от генотипа к фенотипу как промежуточная ступень.

ХАРАКТЕРИСТИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ООМЕТРИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ОКОЛОВОДНЫХ И ВОДОПЛАВАЮЩИХ ПТИЦ ОТДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ КАМСКОГО И ВОТКИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ

А.В.Рыбкин

Пермский госуниверситет

Исследования проводились в гнездовые сезоны 1998–2000 гг. на двух стационарах, расположенных на Камском (Обвинский залив) и Воткинском (побережье Осинской лесной дачи) водохранилищах. Всего на стационарах за три года было зарегистрировано 30 видов околоводных и водоплавающих птиц, относящихся к 7 семействам и 5 отрядам. Из них гнездящихся 14 видов, пролетных и кочующих — 16. Наиболее массовыми являются колониальные: сизая и озерная чайки, речная крачка. Для обоих стационаров характерны годовые изменения численности птиц и смена доминирующих видов: на «Обвинском» озерную и сизую чаек замещает речная крачка, на «Осинском» сизую чайку и речную крачку — озерная чайка (табл. 1).

Таблица 1. Численность некоторых видов околоводных птиц стационаров «Обвинский» и «Осинский» в 1998–2000 гг.

Виды	СТАЦИОНАР					
	Обвинский (6 км ²)			Осинский (7 км ²)		
	1998	1999	2000	1998	1999	2000
Сизая чайка	82	39	43	88	96	41
Озерная чайка	96	34	37	36	54	100
Речная крачка	38	55	71	124	134	59

Чайковые гнездятся на сплавинах, в зарослях камыша и рогоза, устраивая гнезда на плавающей древесине (бревна, обломки досок, коряги) и скоплениях растительных остатков, удерживаемых зарослями. Подъем уровня воды в водохранилищах в гнездовой период приводит к разрушению обычных гнездовых станций околоводных птиц, что сказывается на численности, характере территориального распределения и успехе размножения. Оометрические показатели трех видов птиц обоих стационаров стабильны, что свидетельствует о благоприятных условиях гнездования (табл. 2). Достоверно большая длина и меньший диаметр яиц речной крачки по сравнению с литературными данными, возможно, является следствием географической изменчивости.



Таблица 2. Изменчивость показателей яиц некоторых видов птиц стационаров «Обвинский» и «Осинский» в 1998–2000 гг.

Показатели	Стационары									
	Обвинский					Осинский				
	min	max	M±m	n	CV	min	max	M±m	n	CV
Речная крачка										
Длина (мм)	37,6	47,4	41,84±0,18	109	4,57	39,1	44,7	42,07±0,20	51	3,32
Диаметр (мм)	27,1	32,0	30,03±0,09	109	3,13	26,5	31,6	29,95±0,15	51	3,57
Сизая чайка										
Длина (мм)	55,6	63,0	58,35±0,37	18	4,11	52,3	65,1	58,87±0,52	29	4,75
Диаметр (мм)	39,5	43,6	42,19±0,36	18	3,64	39,3	43,9	42,03±0,20	29	2,57
Озерная чайка										
Длина (мм)	48,1	52,2	53,28±0,14	13	0,98	48,3	55,9	51,36±0,39	27	3,96
Диаметр (мм)	33,6	37,1	36,11±0,31	13	3,12	33,3	38,2	35,90±0,28	27	4,04

СТРУКТУРА ЭПИФИТНЫХ ЛИХЕНОСИНУЗИЙ В ЛИСТВЕННИЧНЫХ РЕДКОЛЕСЬЯХ НА ВЕРХНЕЙ И СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ ЛЕСА

Н.Ю.Рябцева

*Экологический научно-исследовательский стационар ИЭРиЖ УрО РАН,
г.Лабитнанги*

Эпифитные лишайники на верхней и северной границе леса рассматриваются как интересный объект исследования и индикатор для контроля глобальных изменений, поскольку вместе с форофитами существуют в экстремальных условиях.

Материал собран на восточном макросклоне Полярного Урала, в Приуральской и Приобской лесотундре в подгольцовых, горных, долинных и лесотундровых лиственничных редколесьях. Выявляли лихенофлору; состав и структуру лихеносинузий на лиственнице сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) исследовали по общепринятым лихенологическим методикам на 32 пробных площадях.

Всего найдено 87 видов лишайников, принадлежащих к 19 семействам и 42 родам. Основу флоры составляют представители семейства *Parmeliaceae* (15 родов, 30 видов — 34%) и *Cladoniaceae* (2 рода, 21 вид — 24%). Флора носит горно-бореальный характер. Экологический анализ выявил преобладание мезофитов (около 67%). Кустистые виды имеют перевес



над остальными, составляя 39%. Общими для подгольцовых, горных, долинных и лесотундровых редколесий оказались 29 видов (33%) лишайников. Различия касаются в основном доли сем. *Parmeliaceae* и сем. *Cladoniaceae* и числа одновидовых семейств.

Лишайники обнаружены на основаниях стволов всех исследованных деревьев во всех группах редколесий. На высоте 1,3 м в долинных редколесьях они зарегистрированы на 85% стволов, в подгольцовых — на 90%, в горных — на 97%, в лесотундровых — на 100% стволов. Наиболее распространенными во всех группах редколесий являются 6 видов лишайников: *Biatora helvola* Hellb., *Melanelia olivacea* (L.) Essl., *Vulpicida pinastris* (Scop.) J.-E. Mattsson & M.J. Lai, *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl., *P. hyperopta* (Ach.) Arnold и *Lecanora hagenii* (Ach.) Ach.

Набор видов на основании стволов во всех группах редколесий более разнообразен, чем на высоте 1,3 м. Здесь обнаружено 90% всех видов, а на высоте 1,3 м — 40%. По числу видов на основании стволов лиственниц во всех группах редколесий преобладают кустистые лишайники (*Cladoniaceae*, *Bryoria* sp. и др.), на высоте 1,3 м — накипные (*Pertusariaceae*, *Lecanoraceae*, *Bacidiaceae* и др.). Число видов лишайников на учетную площадку (4x25 см) во всех исследованных группах редколесий на основании стволов изменяется в пределах 2–17 (в среднем 7 видов), на 1,3 м — в пределах 0–14 (в среднем 4 вида). Число видов эпифитов на пробной площади (50x50 м) максимально (в среднем 32) в горных редколесьях, в лесотундровых оно составляет 26 видов, в подгольцовых — 25, в долинных — 22 вида лишайников.

Общее проективное покрытие лишайников на основании стволов находится в пределах 5–95% (в среднем 34%). В лесотундровых редколесьях оно достигает в среднем $44 \pm 5,6\%$, в подгольцовых — $34 \pm 2,6\%$, в долинных — $30 \pm 4,6\%$, в горных — $26 \pm 3,1\%$. На высоте 1,3 м покрытие изменяется от 0 до 75% (в среднем 19%): в лесотундровых редколесьях доходит до $36 \pm 4,6\%$, в горных — до $18 \pm 2,1\%$, в подгольцовых — до $15 \pm 1,2\%$, в долинных — до $13 \pm 2,0\%$. Наиболее велико покрытие лишайников на стволах лиственниц в лесотундровых редколесьях. Доминируют во всех группах редколесий на основании стволов листоватые и накипные лишайники, на высоте 1,3 м — листоватые. Участие кустистых невелико (не более 3–5%).

Сильнее варьируют по всем группам редколесий встречаемость лишайников-эпифитов на основании стволов лиственниц и их покрытие на высоте 1,3 м.

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ГРАНИЦЕ ПОДТАЕЖНОЙ И ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОН ЗАУРАЛЬЯ В СРЕДНЕМ И ПОЗДНЕМ ГОЛОЦЕНЕ

Н.Е.Рябогина, Т.Г.Семочкина, С.И.Ларин

Институт проблем освоения Севера СО РАН, г.Тюмень

Реконструкция состояния природной среды того или иного региона на определенном отрезке его четвертичной истории и изучение ее динамики производятся с применением целого комплекса разнообразных методов, существенное место среди которых занимают палеоботанические исследования. В ряду последних приоритетным является спорово-пыльцевой анализ с последующей палиноиндикацией состояния окружающей среды, подкрепленной данными радиоуглеродного анализа. В настоящее время в Западной Сибири изучена серия разрезов голоценовых отложений (Изменение климата ..., 1999), однако, исследованиям в южном Зауралье уделялось необоснованно мало внимания. Опорные разрезы в этой зоне расположены на крайнем западе — восточный склон Урала, и востоке — в Барабе. В связи с этим целью работы является введение в научный оборот новых данных изучения торфяных отложений предлесостепного Зауралья и проведение реконструкции этапов развития растительности в суббореальном и субатлантическом периодах голоцена.

Объект исследования — разрез 2/98, заложен в толще верхового торфяника на террасе оз. Андреевского, расположенного на Тоболо-Пышминском междуречье. В настоящее время растительность района представлена островными водораздельными березовыми колками, террасовыми сосново-березовыми лесами и значительными безлесными пространствами, большая часть которых распахана. Исследование поверхностных спорово-пыльцевых спектров выявило, что, в целом, они адекватно отражают состав растительности района, однако соотношение основных групп спектра искажено. Необходимо исходить из того, что содержание пыльцы древесных пород и кустарников завышено вдвое, занижено участие березы в окружающих древостоях, а количество пыльцы трав — меньше, как минимум в 3 раза, по отношению к доле травянистых сообществ в ландшафте.

Верхняя часть разреза представлена сфагновым торфом (8–283 см), ниже отмечен травяно-сфагновый торф (283–336 см), он подстилается отложениями мелкозернистого песка (336–383 см). Отсутствие сапропелей и глинистого горизонта на границе с торфом свидетельствует о заторфовывании сухого донного понижения, а не старичного водоема. Радиоуглеродные датировки (Орлова Л.А., ОИГТМ, Новосибирск), полученные при анализе как торфа и подстилающих отложений, так и погребенной древесины, подтверждают представление о зарождении торфяников на юге Западной Сибири в начале суббореального периода.



РЕЗУЛЬТАТЫ ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА.

71 образца сведены в спорово-пыльцевую диаграмму (рисунок). Доминирующей группой в спорово-пыльцевых спектрах разреза явилась пыльца деревьев и кустарников. В разрезе выделено семь палинозон и соответствующие им фазы развития растительности района.

I зона — выделена в нижней части разреза, соотносится с границей атлантического и суббореального периодов (4 670±45 л.н. (СОАН 4026)). Для нее характерно высокое содержание пыльцы сосны (65%), постоянное присутствие сосны сибирской (до 29%) и ели. Пыльца березы не превышает 25% спектра, отмечена непрерывная кривая ольхи, спорадически встречается вяз, липа и ива. В составе трав велика роль пыльцы злаковых, полыни, осоковых и гидрофитов. Присутствию последних соответствует стадия развития болота — травяно-осоковая.

II зона — сформировалась в начале суббореального периода и охватывает часть горизонта низинного торфа и подошву сфагнового торфа. Это зона сосны и березы, их пыльца составляет приблизительно равные количество (35–40%), почти полностью отсутствует пыльца сосны сибирской и карликовой березки, постоянно присутствует ольха и ель, единично — вяз. Эта часть диаграммы отличается несколько меньшим количеством пыльцы злаковых и полыней. Гипновые мхи достигают 20% в нижней части горизонта и почти полностью выпадают в верхней, уступая место сфагновым мхам.

III зона — выделена в горизонте сфагнового торфа, к ней относятся две радиоуглеродные датировки 4 070±40 л.н. (СОАН 4027) и 3 450±55 л.н. (СОАН 4028), которые позволяют отнести эту часть разреза к середине суббореального периода. Для нее характерно доминирование пыльцы березы (35–39%) и снижение роли сосны в древостое. Примечательно присутствие пыльцы широколиственных пород — вяза, липы, дуба, ольхи. Верхняя часть горизонта выделяется по повышенному содержанию злаковых, полыни и маревых в составе трав, т. е. наиболее характерных палиноиндикаторов степных условий (Хотинский, 1977).

IV зона — выделена в горизонте сфагнового торфа, и обеспечена тремя радиоуглеродными датировками: 3 115±30 (СОАН 4029), 2 955±35 л.н. (СОАН 4030), 2 755±45 л.н. (СОАН 4031). Таким образом, зона сформировалась в конце суббореального — начале субатлантического периода, и выделена по резкому подъему кривой пыльцы сосны (до 75%), при одновременном выпадении из состава древостоя широколиственных, а также снижении количества пыльцы ели и березы. Уменьшается общее количество травянистой пыльцы, в основном за счет злаковых.

V зона — выделена по резкому падению кривой древесной пыльцы, прежде всего — пыльцы сосны; это сосново-березовая зона, с возрастанием роли трав и кустарничков в спектрах, в составе последних выделяются злако-



вые, полыни, гидрофиты, лютиковые и вересковые. Эта зона приходится на начальный этап субатлантического периода (2 270±30 л.н. (СОАН 4032)).

VI зона — характеризуется значительным возрастанием количества пыльцы сосны в спорово-пыльцевых спектрах, на фоне уменьшения пыльцы трав и спор. В составе древостоя возрастает доля ели и сосны сибирской, единично отмечены зерна вяза и липы. Береза составляет около 20–25%, стабильна кривая карликовой березки. К этому интервалу приурочена дата 1 500±25 л.н. (СОАН 4033).

VII зона — характеризуется высоким содержанием спор и древесной пыльцы, представленной как сосной (до 45%), так и березой (до 30%), В нижней части зоны отмечен пик пыльцы вяза (3%), в небольшом количестве присутствует пыльца ольхи. Много вересковых; споровые представлены сфагнумом, доля гипновых мхов не превышает 8%. Эта зона охватывает временной отрезок последнего тысячелетия.

Таким образом, в течение периода формирования болота выделено семь фаз изменения растительности предлесостепного Зауралья. На границе атлантического и суббореального периода (около 4 500 л.н.) выявлена стадия развития сосновых лесов с примесью березы, кедра, ели и широколиственных. Эта фаза соответствует «нижней зоне сосны», выделенной в торфяниках Васюганья, Убинского Ряма в Барабе (Хотинский, 1977) и разреза на оз. Песчаном на Среднем Урале (Панова, Коротовская, 1990). В то же время присутствие злаково-полюнно-разнотравной составляющей травянистой пыльцы свидетельствует о существенной роли лугово-степных сообществ в ландшафте, которые были распространены здесь в финале атлантического периода. В целом, в это время происходит изменение климатических условий в сторону похолодания и увеличения увлажнения, которые привели к избыточному увлажнению почвы, появлению травяно-осоково-гипновой растительности и началу заболачивания. В начале суббореального периода отмечается падение доли сосны в древостое, в это время в окрестностях болота развиваются березово-сосновые леса с елью и ольхой, а в середине периода их сменяют березовые. Сосновые леса имели в это время ограниченное распространение, а большая часть пыльцы *Pinus* — занесенная. Этот период связан с потеплением и возрастанием сухости климата, на фоне которых вновь намечается увеличение площади участков, занятых лугово-степной растительностью. Такая же «верхняя зона березы» в различной степени интенсивности выделена также в Барабе (Орлова, 1990), на Среднем Урале (Хотинский, 1977; Панова, Коротовская, 1990) и в Северном Казахстане (Кременецкий и др., 1994). На юге в этой фазе отмечаются аридные условия, приведшие к усыханию болот. В конце суббореального периода намечается тенденция к похолоданию и улучшению условий увлажнения, что проявилось в развитии сосновых лесов («верхняя зона сосны»). Сходные изменения проявились и в других разрезах Западной Сибири; в целом, переход к субатлантичес-



кому периоду повсеместно, даже в Казахстане, характеризуется увеличением площади сосновых лесов. Климатические условия этого периода не были однородными, и около 2 300 л.н. выделяется фаза кратковременного потепления, в течение которой развивались березово-сосновые леса и возросла доля остепненной растительности. В последующий период (1500 л.н.) сосна вновь начинает преобладать в составе древостоя. Заключительная фаза развития растительности района — «зона сосны и березы» — сопоставима с палинологическими материалами большинства торфяных разрезов с соседних территорий и характеризуется уменьшением континентальности климата.

ЛИТЕРАТУРА

- Изменение климата и ландшафтов за последние 65 миллионов лет. М.: Геос, 1999. 105 с.
- Кременецкий К.В., Тарасов П.Е., Черкинский А.Е. История островных сосновых боров и голоцена // Ботан. ж. 1994. Т. 79, № 3. С. 1–13.
- Орлова Л.А. Голоцен Барабы. Новосибирск, 1990.
- Панова Н.К., Коротовская Т.Г. Палинологические исследования торфяника у оз. Песчаное // Лесоэкологические и палинологические исследования болот на Среднем Урале. Свердловск, 1990. С. 49–55.
- Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М., 1977. 198 с.

ДЕЙСТВИЕ ЭКОТОКСИКАНТОВ НА СИСТЕМУ КРОВИ РЫЖЕЙ ПОЛЁВКИ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS* SCHREBER, 1780) ИЗ ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

О.А.Сатонкина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Глобальное загрязнение внешней среды техногенными токсическими поллютантами оказывает искажающее воздействие на природные формы патологии человека и животных. Постоянное поступление металлов в организм чрезвычайно опасно в связи с такими их биологическими особенностями, как способность к кумуляции, возможность мутагенного, канцерогенного, тератогенного, эмбрио- и гонадотоксического действия. Знание физиологических основ действия токсикантов и компенсаторно-приспособительных возможностей организма в условиях промышленных загрязнений среды обитания важны как для решения задач охраны окружающей среды, так и для срочных мероприятий по диагностике и предупреждению развития патологических процессов в организме.



МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования выполнены на рыжих полевках, доставленных из природных популяций Ильменского заповедника. Животные содержались в стандартных условиях вивария. В опытных группах было по 21 животному, которые получали с питьевой водой в одном случае Cd в дозе 5 мкг/сут, в другом случае — Cd (5 мкг/сут), Zn (400 мкг/сут) и Cu (800 мкг/сут), что соответствует суточному поступлению данных металлов в организм животных, обитающих на территориях с высоким уровнем техногенного загрязнения (Ковальчук, Микшевич, 1988). Спустя 7, 14, и 28 суток животных забивали и отбирали кровь для того, чтобы показать в контролируемых лабораторных условиях закономерности сочетанного влияния токсических эффектов, индуцируемых экотоксикантами (тяжелыми металлами) на функциональную активность системы крови. Анализ крови животных проводили на гематологическом анализаторе Micro SC фирмы Hoffman la Roche. Данные обработаны методами описательной статистики с использованием стандартных прикладных пакетов к электронной таблице MS Excel 2000. Различия между сравниваемыми выборками считали достоверными при $p < 0.1$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Введение Cd сопровождается развитием у экспериментальных животных лейкопении, начиная с 7-х суток введения (48,6% по сравнению с контролем). В последующем, на 14-е сутки развивается лейкоцитоз (171,43%), сменяющийся развитием к 28-м суткам лейкопении (89,52%). Поскольку среднее время циркуляции лейкоцита составляет порядка 30-ти суток, то зарегистрированная под воздействием кадмия лейкопения на 7-е сутки, по-видимому, является следствием выхода значимой части лейкоцитов периферической крови в ткани, т.е. является перераспределительной, равно и как последующее развитие лейкоцитоза. Однако к 28-м суткам происходит истинное снижение количества лейкоцитов в организме животных. Причиной данного процесса скорее всего является подавление под действием Cd лейкопоза. В то же время введение смеси Cd, Zn, Cu сопровождается развитием все возрастающего лейкоцитоза начиная с 7-х суток после начала введения. Однонаправленность процесса однозначно свидетельствует, что смесь металлов стимулирует лейкопоз (рис. 1).

Полученные данные однозначно свидетельствуют в пользу неоднократно обсуждавшегося в литературе положения о том, что изучение влияния отдельных металлов не имеет практической значимости, поскольку в реальной ситуации организм подвергается комплексному воздействию целого ряда веществ, конечный эффект которых не сводится к простой сумме эффектов компонентов смеси (Сатонкина, Тарханова, 2000).

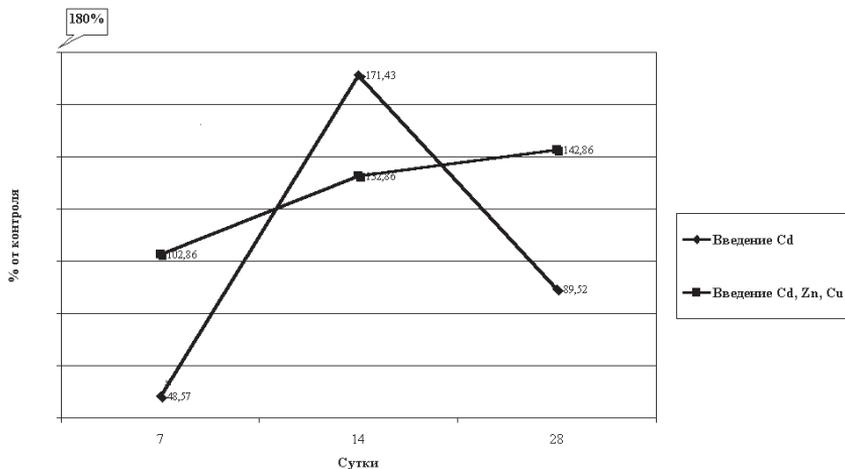


Рис. 1. Динамика содержания лейкоцитов в периферической крови животных под воздействием металлов.

Присутствие Cd в питьевой воде сопровождается развитием анемии. Следует отметить тот факт, что снижение количества эритроцитов происходит опережающими темпами по сравнению со снижением концентрации гемоглобина в крови (на 7-е сутки содержание эритроцитов составило 68,17% от контроля, в то время как гемоглобина только 78,93%, на 14-е сутки — 88,23% и 96,54%, на 28-е сутки — 67,62% и 91,61% соответственно). Это позволяет заключить, что развивающаяся у животных под воздействием кадмия анемия носит характер «ложной гиперхромной анемии», что является патогномичным симптомом гемолитических анемий. Таким образом, причиной наблюдаемой анемии является повышенный гемолиз эритроцитов в периферическом кровеносном русле. В пользу последнего также свидетельствует зарегистрированный сдвиг (рис. 2) кривой Прайса-Джонсона для эритроцитов вправо, что говорит о возрастании среди циркулирующих эритроцитов доли клеток большего, нежели в контроле, размера. Последние, как известно, интенсивно разрушаются в синусах селезенки. Следует отметить, что нами обнаружено у животных, получавших Cd, развитие гиперспленизма и гепатомегалии, что также свидетельствует в пользу развития гемолитической анемии. Вместе с тем нельзя отрицать, что кадмий способен вызывать изменения в эритропоэзе. Однако, учитывая сроки циркуляции эритроцита в периферической крови (120–140 суток), происходящие изменения станут видимыми не ранее, чем через 60 суток, что значительно превышает наш период наблюдения. Введение смеси металлов demonstra-



рует практически идентичную картину изменения красной крови, что и изолированное введение Cd, что явилось неожиданным для нас, поскольку медь, как известно, обладает выраженным эритропоэтическим эффектом и препятствует развитию мембраногенного клеточного отека за счет стабилизации клеточных мембран.

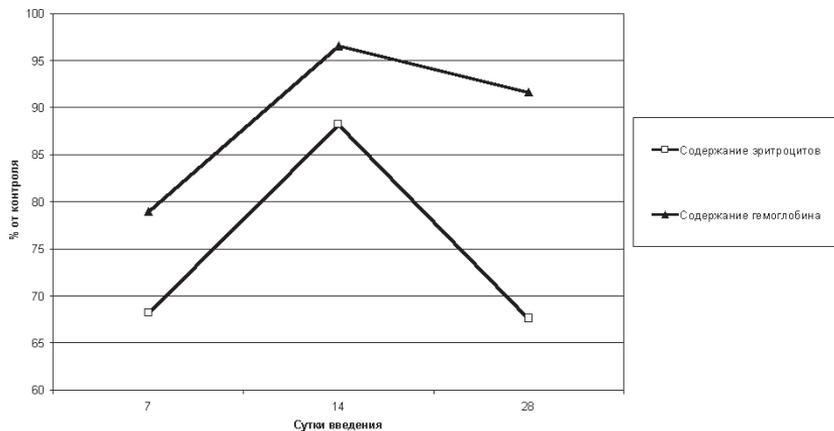


Рис. 2. Динамика содержания эритроцитов и гемоглобина в периферической крови животных под воздействием кадмия (в процентах от контроля).

Добавление в питьевую воду животным как Cd, так и смеси металлов приводит к развитию стойкой тромбоцитопении, начиная с 7-х суток введения. Кроме того, на кривой Прайса-Джонсона для тромбоцитов нами отмечено появление дополнительного пика, характеризующего нарастание среди тромбоцитов клеток необычно малых размеров, что свидетельствует о развитии тромбоцитопатии. И в том и в другом случае к исходу 28-и суток количество тромбоцитов снизилось до 8,46% под влиянием кадмия и 17,79% под влиянием смеси металлов. Следует отметить, что подобные цифры количества тромбоцитов представляют реальную угрозу для жизни животных. Средний срок циркуляции тромбоцита в периферическом кровеносном русле составляет семь суток, лейкоцита — 60–75 суток, а эритроцита — 120–130 суток. Если учесть, что причиной наблюдаемых изменений (развитие тромбоцитопатии и тромбоцитопении) является нарушение кроветворения, то первые изменения заметны именно в отношении тромбоцитов.



Итак, наиболее рано на введение исследуемых металлов реагирует тромбитарный росток крови. Общее количество тромбоцитов снижается, появляются тромбоциты меньших размеров, что практически однозначно свидетельствует о поражении мегакариоцитов и пролонгации данных процессов в костном мозге.

ЛИТЕРАТУРА

- Ковальчук Л.А., Микшевич Н.В. Тяжёлые металлы в системе «почва-растение-животное» в зоне действия медеплавильного предприятия // Тяжелые металлы в окружающей среде и охрана природы. М., 1988. С. 127–132.
- Сатонкина О.А., Тарханова А.Э. Тяжелые металлы в окружающей среде Среднего Урала и их влияние на организм // Биосфера и человечество: Материалы конф. молодых ученых памяти Н.В.Тимофеева-Ресовского (24–28 апр. 2000 г.). Екатеринбург, 2000. С. 235–236.

ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ НЕМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЧЕРЕПА КАК ПОКАЗАТЕЛЬ НЕСТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ ОКРАСОЧНЫХ МОРФ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ (*ELLOBIUS TALPINUS PALL.*)

Н.В.Синева, А.Г.Васильев

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus* Pall.) ведет роющий, подземный образ жизни и является чрезвычайно малоподвижным видом с низкой миграционной активностью. В популяциях слепушонки наблюдается полиморфизм по окраске меха. Поселения слепушонки представлены отдельными изолированными семьями, длительно обитающими на своей территории (с естественной сменой поколений). Все это делает данный объект весьма удобной моделью для популяционно-экологических и популяционно-генетических исследований.

При популяционно-феногенетическом подходе флуктуирующая асимметрия может использоваться как показатель нестабильности развития, так как наблюдаемые при флуктуирующей асимметрии различия в проявлении признака на разных сторонах обычно рассматривают как следствие некоторых нарушений, происходящих в процессе индивидуального развития (Захаров, 1987).

Цель данной работы состояла в изучении изменения уровня флуктуирующей асимметрии неметрических признаков черепа у разных окрасочных



морф слепушонки в разные по условиям обитания годы в географически удаленных популяциях.

Перед нами стояли следующие задачи: сравнить уровень нестабильности развития у зверьков с разной окраской меха из курганской и башкирской популяций по проявлению флуктуирующей асимметрии черепных структур; оценить уровень флуктуирующей асимметрии (FA_{nm}) у животных разных окрасочных морф, взятых в разные годы в курганской популяции; провести дисперсионный анализ по величине показателя нестабильности развития с учетом факторов: «условия года отлова», «принадлежность к морфе» и «возраст животных».

Изучены две географически удаленные популяции: курганская (Куртамышский район Курганской области) и башкирская (Баймакский район Башкортостана), в которых присутствуют все три характерные для слепушонки окрасочные морфы: бурая, черная и переходная. Из курганской популяции взяты выборки за два разных периода отлова, отдаленных во временном отношении (1983 и 1998–1999). Всего изучено 234 черепа, проклассифицированных по 35 фенам билатеральных неметрических пороговых признаков (Васильев и др., 1992). Статистическую обработку материала проводили с помощью пакета прикладных программ Statistica (Version 5.5). Применяли методы двухфакторного и трехфакторного дисперсионного анализа для оценки значимости межгрупповых различий по показателю нестабильности развития фенотипа черепа (FA_{nm}) — доля признаков с асимметричным проявлением фенотипа у особи (Leary et al., 1985). Чем выше уровень FA_{nm} , тем сильнее выражена нестабильность индивидуального развития (Захаров, 1987).

Сравнение показателя нестабильности развития у зверьков всех трех окрасочных морф в курганской и башкирской популяциях показало, что уровень нестабильности развития каждой окрасочной морфы в той и другой популяции в среднем одинаков. Небольшие различия величины этого показателя у бурой, черной и переходной морф в каждой из популяций не достоверны. Таким образом, на первый взгляд различия по уровню дестабилизации развития у зверьков разных окрасочных морф в географически удаленных популяциях не обнаруживаются.

Интересно было посмотреть, как ведет себя показатель FA_{nm} у животных трех морф в курганской популяции, отловленных в разные годы (рисунок). Видно, что в 1983 году показатель нестабильности развития бурой и черной морф по сравнению с группой животных переходной морфы относительно невысок. В другой период времени (1998–1999 гг.) уровень дестабилизации развития бурой и черной окрасочных морф несколько возрос, однако у зверьков переходной морфы значение этого показателя резко уменьшилось. Поскольку величина показателя FA_{nm} косвенно характеризует условия развития животных, можно следующим образом интерпретировать обнаруженный эф-



фект. Более низкий уровень FA_{nm} косвенно указывает на то, что условия обитания слепушонки в 1983 году были более благоприятны для зверьков бурой и черной морф, тогда как другой период времени (1998–1999 гг.), судя по величине показателя, оказался наиболее благоприятным для зверьков переходной окрасочной морфы. Таким образом, можно полагать, что в разные годы зверьки с различной окраской меха по-разному реагируют на условия среды.

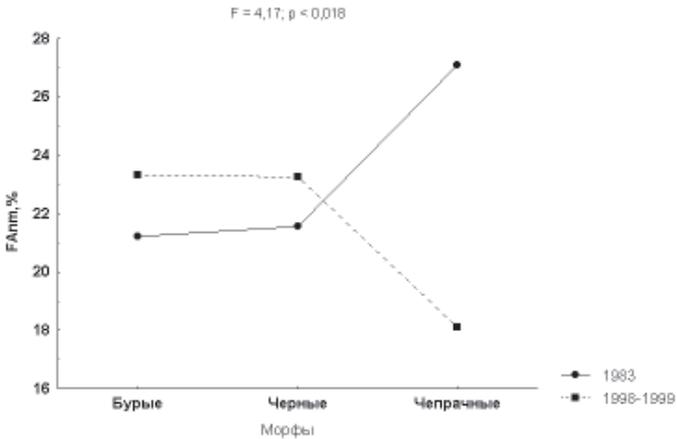


Рисунок. Сравнение уровня нестабильности развития (FA_{nm}) у зверьков разных окрасочных морф, взятых в разные годы в курганской популяции обыкновенной слепушонки.

Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что если рассматривать отдельно условия года отлова зверьков и принадлежность к окрасочной морфе, то различий в уровне нестабильности развития животных в курганской популяции не обнаруживается. Однако при взаимодействии двух этих факторов средний квадрат равен 233,66 при $p < 0,05$, а, следовательно, наблюдаются достоверные различия по уровню нестабильности развития у зверьков разных окрасочных морф в разные годы отлова. Далее мы провели трехфакторный дисперсионный анализ с учетом условий года отлова, принадлежности к окрасочной морфе и возраста животных, результаты которого представлены в таблице. Статистически достоверными оказались межгрупповые различия по показателю нестабильности развития при двух вариантах взаимодействия факторов: при взаимодействии «условий года отлова» и «принадлежности к морфе», а также при взаимодействии всех трех факторов: «условия года отлова» × «морфа» × «возраст».



Таблица. Трехфакторный дисперсионный анализ показателя нестабильности развития FA_{nm} , % в курганской популяции слепушонки с учетом года отлова, возраста и принадлежности к окрасочной морфе

Факторы и их взаимодействия	Средний квадрат	Число степ. свободы	Критерий Фишера F	Уровень значимости
1-год	0,1832	1	0,004	0,952771
2-возраст	147,8233	1	2,848	0,095209
3-морфа	18,6155	2	0,359	0,699700
12	51,2083	1	0,987	0,323446
13	252,7149	2	4,869	0,009987
23	105,4328	2	2,031	0,137578
123	169,1061	2	3,258	0,043385

Таким образом, трехфакторный дисперсионный анализ показателя нестабильности развития в аллохронных выборках из курганской популяции слепушонки показал, что животные разных окрасочных морф и разного возраста в разные годы характеризуются разным уровнем стабильности развития по проявлению флукутирующей асимметрии фенотипов. Можно заключить, что в описанном нами случае проявляются эффекты взаимодействия генотип–среда.

В результате проведенной работы были сделаны следующие выводы:

1. Показано, что животные одних и тех же окрасочных морф из разных популяций (башкирской и курганской) характеризуются сходными уровнями показателя индивидуальной нестабильности развития (FA_{nm}).

2. Уровень флукутирующей асимметрии у животных разных окрасочных морф меняется в зависимости от условий года отлова. Установлено, что стабильность развития зверьков разных морф зависит от условий обитания и изменяется по годам.

3. На основе дисперсионного анализа выявлено значимое взаимодействие факторов «условия года отлова», «принадлежность к морфе» и «возраст зверьков», которое может быть интерпретировано как взаимодействие генотип–среда.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01–04–49571.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильев А.Г., Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П. Популяционная структура обыкновенной слепушонки: многомерный морфометрический и фенетический аспекты сравнения поселений вида в Южном Зауралье // Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. Екатеринбург, 1992. С. 37–51.
- Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 213 с.
- Leary R.F., Allendorf F.W., Knudsen R.L. Developmental instability as an indicator of reduced genetic variation in hatchery trout // Trans. Amer. Fish. Soc. 1985. V. 114. P. 230–235.

КОЛОРИМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ШКУРОК ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ (*ELLOBIUS TALPINUS* *PALL.*) В ЮЖНОМ ЗАУРАЛЬЕ

Н.В.Синева, Н.Г.Евдокимов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Изучение полиморфных видов имеет большое значение в понимании процессов становления адаптации животных. Одним из таких полиморфных видов является обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus* Pall.), имеющая различные окрасочные морфы (Огнев, 1950; Евдокимов, Позмогова, 1984). Окраска меха слепушонки изменяется от светлой, желтовато-охристой до абсолютно черной в разных местах обитания и светлеет в направлении с севера на юг и с запада на восток. В связи с этим выделяют три хорошо отличные друг от друга окрасочные морфы: бурую, чепрачную, или переходную, и черную. Существуют как мономорфные, так и полиморфные популяции слепушонки. В полиморфных поселениях обычно представлены все три морфы в разном соотношении в зависимости от географического положения популяции. А.В.Покровский с соавторами (1962) предложили подход, позволяющий количественно оценить окраску шкурок с помощью универсального фотометра ФМ-58.

Цель данной работы состояла в количественном изучении внутривидовой изменчивости окраски обыкновенной слепушонки, взятых как из полиморфных, так и из мономорфных популяций, с помощью колориметрического анализа шкурок.

Мы ставили перед собой следующие задачи: оценить вероятное своеобразие количественных показателей окраски меха у одноименных окрасочных морф в разных популяциях обыкновенной слепушонки; выявить географическую изменчивость окраски у бурых и черных животных, взятых из разных популяций; оценить специфику окраски меха гибридных особей, полученных в результате ввоза бурых животных из оренбургской популяции в Челябинскую область и их естественного скрещивания в природе с черными челябинскими зверьками.

Материалом для настоящей работы послужила коллекция шкурок обыкновенной слепушонки, хранящаяся в музее Института экологии растений и животных УрО РАН, которая была собрана Н.Г. Евдокимовым и В.П. Позмоговой с 1981 по 1987 гг. в весенне-летние сезоны. Анализ проводили на 76 шкурках, взятых у животных, отловленных в трех географических точках Зауралья: Курганской, Челябинской и Оренбургской областях (таблица).



Таблица. Распределение материала, используемого в работе, по сравнимым популяциям обыкновенной слепушонки

Морфа	Популяции			Итого
	Курганская	Челябинская	Оренбургская	
Черная	26	8		34
Чепрачная		8		8
Бурая	12	14	8	34
Итого	38	30	8	76

Методика снятия количественной цветовой характеристики окраски шкурок с помощью универсального фотометра МФ подробно описана в работе А.В. Покровского с соавторами (1962, стр. 15–28). Использовали три измерения по красному, зеленому и синему фильтрам, снятых отдельно для спины и брюха животных, что позволило оценить четыре показателя: белизну спины, оттенок спины, белизну брюха и оттенок брюха, которые вычисляли в соответствии с указанной выше методикой (Покровский и др., 1962). Статистическую обработку материала проводили с помощью пакета прикладных программ Statistica 5.5. Использовали дисперсионный, дискриминантный и факторный методы анализа.

В ходе дисперсионного анализа в популяциях обыкновенной слепушонки не были обнаружены половые различия у животных разных окрасочных морф, что позволило объединить данные по самцам и самкам в дальнейшем анализе.

Общие результаты факторной ординации объектов по четырем показателям окраски: белизне спины, оттенку спины, белизне брюха и оттенку брюха представлены на рисунке 1. Первый фактор связан с различиями между морфами (ранговый коэффициент корреляции Спирмена $R = -0,81$; $p < 0,001$), наибольший вклад в эти различия вносят показатели белизны спины и брюха. Второй фактор отчасти отражает возрастные различия ($R = -0,25$; $p < 0,05$), которые в наибольшей степени проявляются по показателям оттенка спины и брюха. Таким образом, если вдоль первого фактора наблюдается изменчивость показателей белизны, то вдоль второго фактора — показателей оттенка. Факторный анализ всех трех морф во всех изучаемых популяциях выявил две хорошо различимые группы: бурых и черных зверьков. Координаты зверьков с чепрачной окраской (спина черная, а брюхо бурое) располагаются в промежутке между соответствующими значениями бурых и черных животных.

В этой связи важно было оценить межпопуляционные различия всех окрасочных морф в каждой отдельно взятой популяции. Для этого был проведен дискриминантный анализ окрасочных признаков в изученных популяциях слепушонки (рис. 2). Межгрупповые различия вдоль первой оси достоверны на уровне $p < 0,001$, а вдоль второй оси — на уровне $p < 0,05$. Вдоль пер-

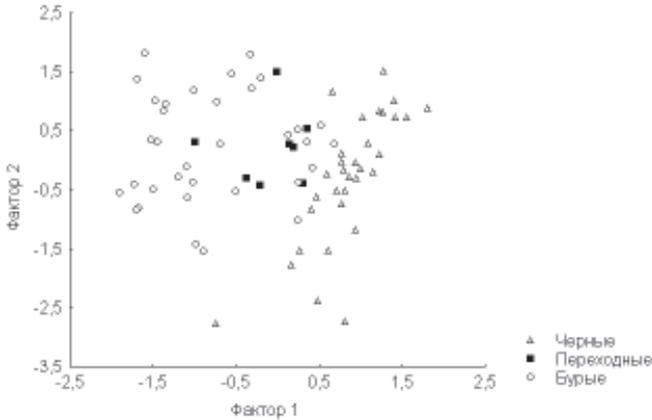


Рис. 1. Факторный анализ признаков окраски у трех морф обыкновенной слепушонки из курганской, челябинской и оренбургской популяций.

вой дискриминантной оси наблюдаются различия между зверьками бурой и черной окрасочных морф, вторая дискриминантная ось отражает специфику окраски животных переходной морфы. Видно, что черные животные из курганской и челябинской популяций занимают правое верхнее положение на плоскости, образованной первой и второй дискриминантной функциями, а бурые животные курганской и оренбургской группировок находятся слева. Пространство между группами черных и бурых зверьков принадлежит гибридным особям бурой окраски из челябинской популяции. Эти гибридные особи были получены в итоге естественного природного скрещивания черных челябинских слепушонок и бурых оренбургских, которое началось в 1976 году после экспериментального внедрения оренбургских зверьков в челябинскую популяцию. Гибридные животные с переходной окраской меха (такого же происхождения, поскольку в челябинской популяции до завоза бурых оренбургских встречались только черные зверьки) расположены отдельно и занимают правое нижнее положение. Таким образом, видно, что одноименные окрасочные морфы в разных популяциях отличаются друг от друга.

Гибридные челябинские слепушонки с бурой окраской меха в пространстве первых двух дискриминантных функций занимают особое положение, располагаясь между природными бурыми и черными животными. В результате скрещивания происходит существенное потемнение окраски меха. Последний раз бурые гибридные особи были найдены в челябинской популяции в 1987 году, то есть спустя 11 лет после выпуска исходных бурых оренбургских сле-

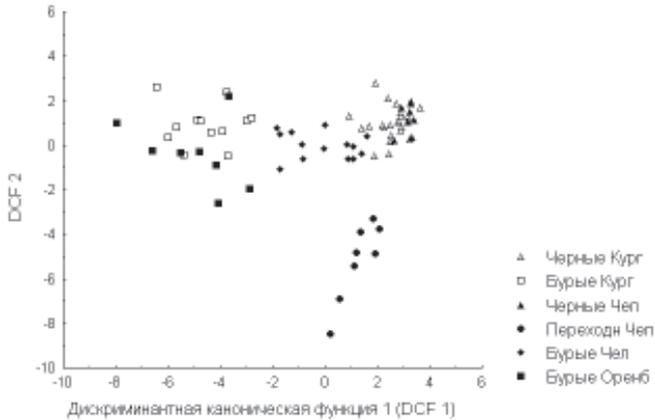


Рис. 2. Дискриминантный анализ признаков окраски у трех морф из курганской, челябинской и оренбургской популяций обыкновенной слепушонки.

пушонок. Со временем бурые зверьки вообще исчезли в челябинской популяции, так как в 1998 г. при специальном поиске не были обнаружены.

Интересно было провести отдельное сравнение черных зверьков из курганской и челябинской популяций. Анализ выявил достоверные межпопуляционные различия только по показателю белизны спины (рис. 3). Значение этого показателя больше у черных зверьков из курганской популяции, чем у челябинских животных одноименной морфы. Следовательно, курганские черные зверьки имеют более светлую окраску спины.

Аналогичное сравнение курганских и оренбургских животных с бурой окраской меха без учета гибридных зверьков бурой морфы из челябинской популяции показало, что достоверные межпопуляционные различия наблюдаются и по показателю белизны брюха (рис. 4). Окраска брюха у курганских слепушонок оказалось более темной по сравнению с животными оренбургской популяции.

Представляло интерес сравнить гибридных слепушонок чепрачной и бурой окрасочных морф из челябинской популяции по окраске брюха. В результате этого сравнения были обнаружены достоверные различия между чепрачными и бурыми животными по показателю белизны брюха. Брюшко бурых гибридных слепушонок оказалось намного темнее окрашено, чем брюшко чепрачных зверьков.

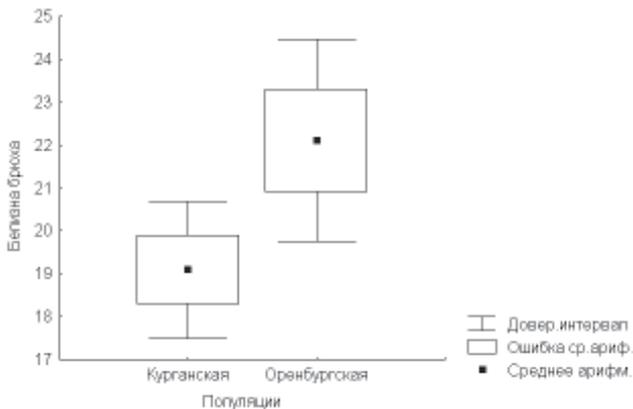


Рис. 3. Сравнение зверьков черной морфы из курганской и челябинской популяций обыкновенной слепушонки по показателю белизны спины.

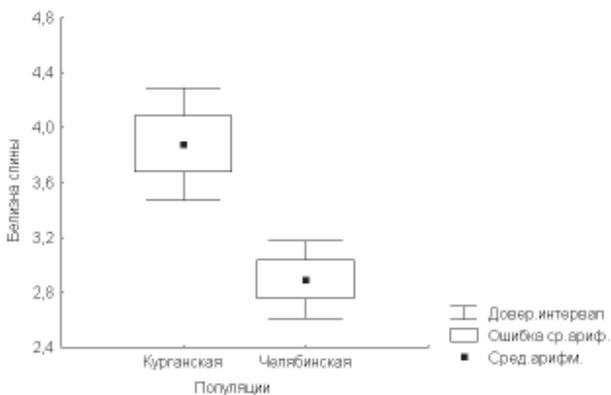


Рис. 4. Сравнение зверьков бурой морфы из курганской и оренбургской популяций обыкновенной слепушонки по показателю белизны брюха.

В результате проведенной работы по количественному изучению внутривидовой изменчивости окраски шкурок обыкновенной слепушонки можно сделать следующие выводы:

1. Выявлены достоверные межпопуляционные различия между животными, принадлежащими к одноименным окрасочным морфам в разных популя-



циях. Установлено, что зверьки черной морфы из разных популяций отличаются по показателю белизны спины, тогда как зверьки бурой морфы проявляют межпопуляционные различия по показателю белизны брюха.

2. Обнаружена географическая изменчивость окраски животных бурой морфы, которая проявляется в посветлении окраски с северо-востока на юго-запад от курганской области до оренбургской. Наблюдается потемнение животных черной окраски с юго-запада на северо-восток: от Курганской области до северной границы ареала в Челябинской области.

3. При искусственном завозе слепушонок бурой окраски из Оренбургской в Челябинскую область, где изначально обитают только черные слепушонки, в популяции появились гибридные особи бурой и чепрачной окраски. Обнаружена специфика окраски меха гибридных особей из челябинской популяции. Гибридные бурые слепушонки оказались существенно темнее по сравнению со зверьками типичной бурой морфы.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01–04–49571.

ЛИТЕРАТУРА

- Покровский А.В., Смирнов В.С., Шварц С.С. Колориметрическое изучение изменчивости окраски грызунов в экспериментальных условиях в связи с проблемой гибридных популяций // Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих. Свердловск, 1962. С. 15–28. (Тр. Ин-та биол. УФАН СССР; вып. 29).
- Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П. Сравнительная характеристик трех популяций обыкновенной слепушонки (Южный Урал, Зауралье, Северный Казахстан) // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск, 1984. С. 103–112.
- Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т.7. 706 с.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СПЕЦИФИКА ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ КАК СЛЕДСТВИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ ЭКОСИСТЕМ

Ю.Л.Старовойтенко

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Известно, что кровь хорошо отражает любые функциональные изменения, происходящие в процессе жизнедеятельности животного. В исследованиях, касающихся гематологии амфибий, обычно используются взрослые животные (Тарасенко, Тарасенко, 1988; Исаева, Вязов, 1997). В г. Екатеринбурге (2000 г.) были собраны данные по гематологии сеголеток трех видов (*Rana*



ridibunda, *R.arvalis*, *R.temporaria*). Одна выборка сеголеток *R.arvalis* с территории Восточно-Уральского следа предоставлена к.б.н. М.В.Чибиряком. Исследование проводилось по стандартным гематологическим методикам. Снимали стандартные морфофизиологические показатели. Общее число животных составляет 130 экз. Результаты обработаны многофакторным дисперсионным и регрессионным анализом в статистическом пакете Statgraf.

Анализ полученных данных выявил ряд значимых различий на межвидовом, генотипическом, интерзональном уровнях.

Межвидовые различия установлены по общему количеству лейкоцитов ($F=3,098$; $p=0,0487$), процентному содержанию нейтрофилов ($F=3,3$; $p=0,039$), процентному содержанию лимфоцитов ($F=9,233$; $p=0,0002$), а также по процентному содержанию предшественников эритроцитов ($F=6,83$; $p=0,0015$).

У *R.arvalis* различия, обусловленные внутривидовым генотипическим полиморфизмом, связаны с наличием—отсутствием дорсомедиальной полосы (*striata*), обусловленной доминантным аллелем диаллельного гена (Щупак, 1977). Внутривидовые различия в лейкоцитарной формуле установлены для *R.arvalis* по процентному содержанию нейтрофилов ($F=4,710$, $p=0,0346$); кроме того, отмечены различия по соотношению незрелых и зрелых форм нейтрофилов ($F=7,099$, $p=0,0096$) и лимфоцитов ($F=5,538$, $p=0,0214$). Для *R.ridibunda* по общему количеству лимфоцитов ($F=4,758$, $p=0,0360$) и соотношению незрелых и зрелых форм различия оказались недостоверными, что, возможно, связано с малым числом особей данного вида в выборке.

На интерзональном уровне достоверные отличия получены для *R.arvalis* по процентному содержанию лейкоцитов в периферической крови ($F=2,803$, $p=0,0331$), эозинофилов ($F=3,908$, $p=0,0090$) и моноцитов ($F=7,189$, $p=0,0001$), а также по соотношению зрелых и незрелых форм лимфоцитов ($F=5,628$, $p=0,0006$); для *R.ridibunda* достоверны отличия по процентному содержанию предшественников эритроцитов ($F=4,912$, $p=0,0127$). Различия в соотношении незрелых и зрелых форм для озерной лягушки недостоверны, что может быть связано с недостаточно большой выборкой.

Регрессионный анализ выявил наличие ряда слабых ($R = -0,26-0,61$), но высокодостоверных (p изменяется в пределах от 0,049 до 0,00321) зависимостей между некоторыми гематологическими характеристиками и морфофизиологическими индексами, что, вероятно, является отражением скоординированности организменных и популяционных процессов и требует более глубокой проработки.

Установленные межвидовые различия, без сомнения, связаны с видовой спецификой изученных представителей рода *Rana*. Внутривидовые различия между «полосатыми» и «бесполосыми» обусловлены глубокими генотипическими определенными физиологическими особенностями морфы *striata*, отмеченными как у *R.arvalis*, так и у *R.ridibunda*, но вместе с тем, не лишеными и



видового своеобразия. Межзональный уровень различий представляет собой результат адаптивных преобразований разного уровня, произошедших в популяциях амфибий под действием процессов урбанизации и загрязнения.

ЭКОЛОГИЯ КРОВСОСУЩИХ КОМАРОВ (DIPTERA, CULICIDAE) В ОРЕНБУРГСКОЙ ОБЛАСТИ

А.Ю.Степин

Оренбургский государственный аграрный университет

Составлен список комаров семейства *Culicidae* Оренбургской области, включающий 29 видов, принадлежащих к 5 родам. Наибольшее число видов относится к роду *Aedes* — 20 видов. Род *Aedes* представлен тремя под родами: *Aedimorphus* (1 вид), *Aedes* (2 вида), *Ochlerotatus* (17 видов). Род *Culiseta* представлен двумя под родами: *Allotheobaldia* (1 вид), *Culiseta* (1 вид); род *Culex* — под родами *Neoculex* (2 вида), *Barraudius* (1 вид), *Culex* (2 вида); род *Coquillettidia* — под родом *Coquillettidia* (1 вид), род *Anopheles* (2 вида).

В результате проведенных исследований фауна кровососущих комаров Оренбургской области пополнилась восемью новыми видами, относящимися к семейству *Culicidae*: *Culex martinii* Medschid, *Aedes punctor* Kirby, *Ae. cantans* Meigen, *Ae. sticticus* Meigen, *Ae. nigrinus* Eckst, *Ae. dorsalis* Meigen, *Ae. euedes* Howard, Dyar et Knab, *Cq. richiardii* Ficalby.

Сроки лета комаров с зимовок зависят от температурных условий сезона и типа убежищ: вылет комаров из убежищ различного типа происходит в разное время в связи с неравномерным прогреванием разных помещений и продолжается нередко 1–2 месяца. В Оренбургском регионе он заканчивается во второй половине мая, при средней температуре воздуха 12°C.

Появление первых самок в 1999 году отмечено 12 апреля на территории зоны отдыха за р.Сакмара, при t 9°C; в 2000 г. — 17 апреля в помещении на территории заповедника Оренбургский, участок «Буртинская степь», при t 20°C. Массовый вылет с зимовок приходился на вторую декаду мая.

Развитие первого поколения подсемейства *Culicinae* происходит с конца апреля. Первые личинки I стадии обнаружены в 1999 г. 29 апреля в русле реки Урал в «Зауральной роще», плотность составляла 2 личинки на 1 м², t воды 13°C; в 2000 г. — 25 апреля в водоеме на горе Сулак, численность 2,5 личинки на 1 м², t воды 17°C. Развитие первого поколения подсемейства *Anophelinae* завершается в конце третьей декады мая. Первые личинки I стадии р. *Anopheles* отмечены в русле реки Урал 11.05.99 при t воды 11°C, с плотностью личинок до 5 на 1 м²; 18.05.2000, при t воды 9°C, с плотностью личинок 3,5 на 1 м².



Обнаружение первых шкурок куколок (т.е. вылет первой генерации) р. *Anopheles* отмечено: 02.06.99, при t воды 17°C , t воздуха 27°C ; 09.06.2000, при t воды 20°C , t воздуха 24°C . Обнаружение первых шкурок куколок родов семейства *Culicinae* отмечено: 21.05.99, при t воды 18°C , t воздуха 27°C ; 11.05.2000, при t воды 15°C , t воздуха 10°C .

Установлено, что в Оренбургской области за сезон развивается 4–5 поколений р. *Anopheles* и подсемейства *Culicinae*.

В течении зимы идет постепенное вымирание и уменьшение популяции *Anopheles*, поэтому число вылетающих с зимовок комаров всегда во много раз ниже числа комаров, ушедших на зимовку. Увеличение численности комаров на дневках в апреле — начале мая связано с их вылетом с зимовок. К концу мая вылетевшие с зимовок комары в основном вымирают. С июня численность популяций растет в связи с началом вылета новых генераций комаров. Максимальная численность малярийных комаров наблюдается в Оренбургской области, как правило, в середине лета. С начала августа из-за ухода большей части самок на зимовку отмечается резкое падение численности самок на дневках, хотя при благоприятных условиях выплод комаров в водоемах может продолжаться до октября.

В постоянных водоемах г. Оренбурга и его окрестностей были обнаружены следующие виды комаров: *Anopheles maculipennis* Meigen, *Culex torrentium* Martini; *Aedes cinereus* Meigen, *Ae. vexans* Meigen, *Ae. leucomelas* Meigen; *Ae. punctor*, *Ae. cantans*, *Cx. pipiens* Linnaeus, *Cx. territans* Walker.

Кроме того, проведено выборочное обследование постоянных и временных водоемов в шести разных областях: Абдулинском, Соль-Илецком, Кувандыкском, Беляевском, Бузулукском и Бугурусланском.

В постоянных водоемах в Абдулинском районе обнаружены *An. maculipennis* и *Ae. cinereus*; в Соль-Илецком районе обнаружены только личинки *An. maculipennis*; в Кувандыкском районе выявлены *An. maculipennis*, *Cx. territans*, *Cq. richiardii*; в Бузулукском районе и в Бузулукском бору выявлены только личинки *An. maculipennis*. В Бугурусланском районе во временном водоеме выявлены *Cx. pipiens* и *An. maculipennis*.

Наибольшим разнообразием отличался видовой состав комаров Беляевского района, где в постоянных водоемах обнаружены *Ae. cantans*, *Ae. sticticus*, *Ae. punctor*, *Ae. annulipes*, *Ae. nigritus*, *Ae. cinereus*, *Ae. leucomelas*, *Ae. dorsalis*, *Cx. territans*, *Cx. apicalis*, *Cx. martinii*, *An. maculipennis*.

Здесь же во временных водоемах поймы р. Кайнар зарегистрированы: *Ae. dorsalis*, *Ae. cataphylla* Dyar, *Ae. leucomelas*, *Ae. punctor*, *Ae. euedes*.

ОСОБЕННОСТИ ЭРИТРОПОЭЗА У ЖЕНЩИН И НОВОРОЖДЕННЫХ В УСЛОВИЯХ ГОРОДА С ВЫСОКОЙ ТЕХНОГЕННОЙ НАГРУЗКОЙ

А.Э.Тарханова

Уральская государственная медицинская академия, г.Екатеринбург

Многочисленные публикации, в том числе доклады ежегодных экспертных комитетов ВОЗ показывают, что здоровье населения на 20% определяется условиями окружающей среды (Беляев, 1993). Имеются все основания говорить о возрастающей агрессивности внешней среды крупных промышленных центров России. Специалисты-экологи отводят крупным индустриальным образованиям-мегаполисам особую роль «ядер» дестабилизации природной среды (Вишаренко,1990; Критерии...,1994). Одной из важных сторон этого ещё в недостаточной степени контролируемого процесса является загрязнение микроэлементной природы (Авцын и др., 1991). Современная нозологическая панорама не может игнорировать указанный фактор, имеющий фундаментальное значение. В связи с этим наши представления о происхождении и патогенезе многих болезней человека подлежат существенной переработке. Возрастание негативных тенденций в динамике экологического состояния большинства регионов России совпало с демографическим кризисом, что выражается отрицательной величиной прироста населения в крупнейших городах страны. С позиции практического здравоохранения проблема эмбрио- и фетотоксичности микроэлементов (МЭ) имеет очень большое значение, так как число женщин, подверженных токсическому воздействию тяжелых металлов на территориях крупных промышленных центров, постоянно увеличивается.

В настоящее время в городе Екатеринбурге складывается довольно сложная демографическая ситуация, представленная низким уровнем рождаемости и высокой смертностью. В регионе с неблагоприятными экологическими условиями среды обитания возрастает патология репродуктивной системы, отмечается рост экологически зависимых патологий у женщин и детей. Предрасполагающей и отягчающей патогенез гипотрофии внутриутробного плода (СЗРП) женщин крупного промышленного центра является в настоящее время повышенная агрессивность внешней среды, обусловленная прогрессирующим антропогенным загрязнением. Так, при беременности наиболее частой патологией отмечают болезни кровотоковой системы, железодефицитные состояния, гестозы, синдром задержки развития плода (СЗРП). Компенсаторно-приспособительные возможности



организма матери и плода остаются до конца не изученными, поэтому в некоторых случаях невозможно диагностировать развитие клинической картины и достоверно прогнозировать исход беременности. Целью нашего исследования было изучение эритропоэза у женщин и новорожденных в условиях перманентного загрязнения окружающей среды г. Екатеринбурга солями тяжелых металлов первой группы токсичности (цинк, свинец, кадмий, медь).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Учитывая тесную взаимосвязь организма матери и плода, возможность сочетанного влияния комплекса факторов на развивающийся плод опосредованно через организм матери, объектом исследования была биологическая пара — мать и её новорожденный ребёнок. Клинические наблюдения и лабораторные исследования проводились у 30-ти женщин и у 30-ти новорожденных, разделенных на две группы : 1 — контроль — дети весом более 3000г, 2 — новорожденные весом менее 2800 г.

Общеизвестно, что система крови является важнейшей составляющей внутренней среды. Ей принадлежит основная роль в неспецифических и специфических реакциях организма, определяющих уровни резистентности и реактивности. Соответственно, состояние гемопоэза организма косвенно характеризует экологическую компоненту среды обитания человека. Для анализа показателей периферической крови производили забор крови из вены у беременной женщины перед родами и из пупочной вены у новорожденно-го. Исследования проводили с помощью автоматизированного гематологического анализатора Micro SX фирмы Hoffmah la Roche. Исследование эритроцитограммы включает определение количества эритроцитов, количества лейкоцитов и тромбоцитов, уровня гемоглобина (HGB), гематокрит (HCT), средний объём единичного эритроцита (MCV), среднее содержание гемоглобина в одном эритроците (MCH), средняя концентрация гемоглобина в эритроците (MCHC). Содержание соединений металлоплютантов в биосубстратах определяли методом атомно-абсорбционной спектрометрии на спектрофотометре «AAS-3». Данные обработаны методом описательной статистики с использованием стандартных пакетов к электронной таблице MS Excel 2000. Различия между сравниваемыми выборками считали достоверными при $p < 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Количество лейкоцитов у женщин и новорожденных детей в пределах нормы. Отмечены колебания эритроцитарного пула в сторону снижения кле-



ток у детей и женщин в пределах их физиологических границ. Средний объем эритроцита у женщин — 98.6 куб. микрон, а у новорожденных — 113.7 куб. микрон. Ведущей патологией у новорожденных детей, родившихся от женщин основных групп, была гипоксия различной степени тяжести. Хроническая внутриутробная гипоксия плода прежде всего сказывается на дефиците массы тела относительно гестационного возраста. У детей, рожденных женщинами с отягощенным анамнезом и при осложнениях в родах, графическая регистрация распределения эритроцитов по величине (кривая Прайса-Джонса) сдвинута вправо, что указывает на макроцитоз, выражающийся в ускоренном созревании эритроцитов (от 5.1 до 15.0 мк). Увеличение диаметра эритроцитов свойственно при дефиците в организме витамина В-12, встречается при анемиях и заболеваниях печени. При этом процесс сопровождается снижением как общего числа эритроцитов, так и насыщенности эритроцитов гемоглобином (МСНС=29–31 g/dl). Данные отклонения в морфологии эритроцитов наблюдаются при дефиците железа, хронических отравлениях, гипохромной анемии и инфекциях, снижении синтеза гемоглобина.

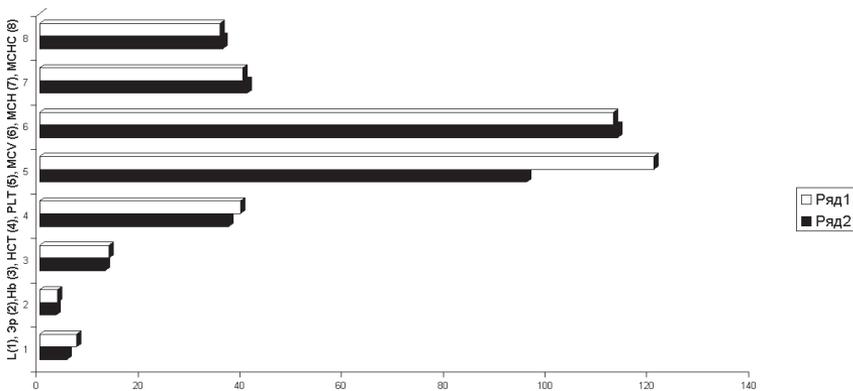


Рисунок. Система показателей крови у двух групп новорожденных.

Ряд 1 — новорожденные весом более 3000 г,
ряд 2 — новорожденные весом менее 2800 г (СЗРП).

У контрольной группы детей механизм аварийного регулирования срабатывает по пути увеличения числа эритроцитов с малым диаметром и с высоким МСНС= 42–44 рг, что указывает на высокую кислородную ёмкость крови. Следу-



ет отметить, что у детей, рожденных с весом свыше 3–х кг и с весом менее 2,8 кг, количество эритроцитов, лейкоцитов и гематокритное число соответствует норме (рисунок). У обследованных новорожденных кровь пуповины содержит гемоглобина 16.4 g/dl. Однако, у всех новорожденных отмечена тенденция к снижению количества тромбоцитов, а 30% обследованных детей (СЗРП) имеют тромбоцитопению ($Tr < 100.000$). Вторичная тромбоцитопения может быть вызвана как при инфекционных заболеваниях, так и при токсических отравлениях.

В наших исследованиях показана прямая корреляционная зависимость между содержанием металлов (Zn, Cd, Cu, Pb) в плазме крови новорожденных и содержанием тромбоцитов в крови ($r=0.71$ при $p<0.05$). Содержание свинца и кадмия в плаценте и плазме крови женщин, проживающих на территории города, повышена. Выявлена обратная зависимость между накоплением цинка и кадмия в плаценте ($r= - 0.58$ при $p<0.05$). Тяжелые металлы (ТМ) обладают кумулятивными свойствами, высокой биохимической активностью ко всем активным группам белков и аминокислот (Ковальчук, Микшевич, 1988). Образование комплексов металл-белок может индуцировать и аллергическую реакцию. Очевидно, что новорожденные составляют группу высокого риска развития патологических состояний, спровоцированных способностью ТМ к трансплацентарному переходу. Загрязнение окружающей среды высокими и даже низкими, но перманентными концентрациями токсикантов оказывает неблагоприятное воздействие на кроветворную систему новорожденных, детородную функцию женского организма, вызывая однотипные осложнения беременности и нарушения в кроветворной системе мать-плод.

Хроническое воздействие химических загрязнителей провоцирует значительный рост экологически зависимых патологий, что в состоянии привести к необратимому ущербу всей экологической системы, частью которой и является человек.

ЛИТЕРАТУРА

- Авцын А.П., Жаворонков А.А., Риш М.А., Строчкова Л.С. М.: Медицина, 1991. 496 с.
- Беляев Е.Н. Региональные проблемы здоровья населения России. М., 1993. С. 21–27.
- Вишаренко В. С. Качество окружающей среды и проблема экологии человека в городских условиях. Л., 1990. 20 с.
- Ковальчук Л.А., Микшевич Н.В. Энергетический обмен мелких млекопитающих в зоне действия выбросов медеплавильного комбината // Экология. 1988. № 4. С. 86–88.
- Критерии экологической безопасности / Кондратьев К.Я., Бобылев Л.П., Григорьев А.А. и др. СПб, 1994. С. 34–41.

НАПОЧВЕННЫЕ КОЛЛЕМБОЛЫ ЕЛЬНИКОВ ПОДЗОНЫ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

А.А.Таскаева

Сыктывкарский госуниверситет

Подзона средней тайги занимает 39,5% всей площади Республики Коми. Почвы в основном торфянисто-подзолистые. Древостои чисто еловые, редко с примесью березы, сосны, лиственницы, кедра и пихты. Подлесок редкий или вообще отсутствует. При наличии кустарникового яруса в нем чаще других видов встречаются рябина, шиповник, единично — можжевельник, жимолость Палласа, ива козья. Травяно-кустарничковый ярус представлен черникой, брусникой, хвощом лесным, седмичником, кислицей. Моховый ярус сплошной, проективное покрытие — 70–100% (Леса Республики Коми, 1999).

Исследования проводили с июня по август 2000 года в трех типах ельников: ельнике черничном, ельнике зеленомошном и ельнике сфагновом, расположенных в окрестностях лесоэкологического стационара «Ляли» Института биологии КНЦ УрО РАН. Применяли стандартную методику сбора и учета коллембол. В каждом биотопе взято по 10 проб коры в основании дерева и на высоте 1,5 м, а также эпифитных мхов, трутовиков и трухлявых пней. Для учета амфионтов и верхнеподстилочных форм использовали ловушки Барбера. Отобрано 170 проб. Выгонку микроартропод проводили в лабораторных условиях в воронках Туллгрена. Для определения видов изготавливали тотальные препараты коллембол в жидкости Фора-Берлезе. В общей сложности определено 52240 экземпляров ногохвосток.

В результате наших исследований в трех типах ельников обнаружено 30 видов ногохвосток, относящихся к 9 семействам. Преобладают представители семейства *Isotomidae* (10 видов). В ельнике черничном найдено 20 видов, в ельнике сфагновом — 8, в ельнике зеленомошном — 27. На долю массовых (доминирующих и субдоминирующих) видов в разных биотопах приходится от 74.7 до 85.6%. Набор массовых видов в ряду ельников сходен. Во всех исследованных ассоциациях одним из доминирующих видов был *Anurophorus palearcticus*, субдоминантом — *Desoria blekeni*.

Однако, несмотря на эти черты сходства между группировками коллембол в разных ассоциациях, каждая из них обнаружила свою специфику. Для сообщества ногохвосток в ельнике сфагновом характерно преобладание кортицикольных форм, особенно *A. palearcticus*. Остальные виды встречены в единичных экземплярах. В ельнике-зеленомошнике доминирует *Choreutinula inermis*, многочисленны *E. marginata*, *Isotoma violacea*, *Hypogastrura lapponica*. В ельнике-



черничнике по обилию преобладают атмобионты и верхнеподстилочные формы: *Orchesella flavescens*, *Tomocerus sibiricus*, *Allacma fusca* и *Isotoma hiemalis*.

Проведенные исследования позволили сделать следующие выводы:

В различных типах ельников подзоны средней тайги Республики Коми обнаружено 30 видов коллембол, которые являются типичными для европейской тайги видами.

Наибольшей численностью во всех типах ельников обладал кортицикольный вид *A. plearcticus*.

Группировка ногохвосток в каждом ельнике специфична. Наиболее четко ее характеризуют соотношение массовых видов, а также присутствие определенных, часто малочисленных, но биотопически строго приуроченных форм (виды рода *Isotoma*).

ЛИТЕРАТУРА

Леса республики Коми / Под ред. Г.М. Козубова и А.И. Таскаева. М.: Издательско-продюсерский центр «Дизайн. Информация. Картография», 1999. С. 134–139.

АНАЛИЗ ФЛОРЫ НА ОСНОВЕ МЕТОДА ПРОФИЛИРОВАНИЯ

О.В.Телегова, А.А.Демченко

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Работа проводилась на территории Висимского госзаповедника в 2000 году. Нами был проведен таксономический, ценотический, биоморфологический и экологический анализ выявленной флоры. Для изучения флоры было заложено два профиля, протяженностью по 3 км каждый. По ходу профилей закладывались пробные площадки размером 100 м² с таким расчетом, чтобы охватить все разнообразие растительных сообществ. На них был выявлен видовой состав, оценено обилие видов по шкале Друде.

Всего обнаружено 153 вида (36% видового состава заповедника), которые относятся к 113 родам, 46 семействам. Ведущими семействами изученной флоры по количеству видов являются: *Rosaceae* (15 видов), *Poaceae* (14 видов), *Asteraceae* (13 видов), *Ranunculaceae* (8 видов), *Fabaceae* (7 видов), *Lamiaceae* (7 видов), *Cyperaceae* (7 видов), *Apiaceae* (6 видов), *Caprifoliaceae* (6 видов).

По количеству видов в данной флоре 9 политипных семейств, они занимают первые позиции в таксономическом спектре. Группу олиготипных со-



ставляют 19 семейств, например *Equisetaceae*, *Aspidiaceae*, *Betulaceae* и другие. К монотипным относятся 18 семейств, например *Alliaceae*, *Crassulaceae*, *Balsaminaceae* и другие. К группе олиготипных относится 21 род, например *Carex* (7 видов), *Viola* (5 видов), *Cirsium* (4 вида), *Equisetum* (3 вида) и другие. Остальные рода изученной флоры являются монотипными.

Основные показатели систематического разнообразия данной флоры следующие: видовая насыщенность рода равна 1,3, семейства — 3,3, родовая насыщенность семейства — 2,4.

На первом профиле обнаружено 132 вида, на втором — 91 вид. Коэффициент видового сходства Чекановского-Сьеренсена между двумя профилями 0,63.

В составе данной флоры преобладают многолетние корневищные виды (53% на первом профиле и 55% — на втором). Группа многолетних стержнекорневых и кистекорневых видов занимает второе место (22% и 18% соответственно). Дерновинные виды составляют 4,5% на первом и 7,7% на втором профиле соответственно. Лианы представлены одним видом, *Atragene sibirica*, обнаруженном в первом и во втором профиле; луковичные — 2 видами, *Allium victorialis* и *Lilium martagon*, причем только в первом профиле. Группа, в состав которой входят кустарники, полукустарники и кустарнички, составляет 9% и 13% соответственно. К группе малолетников относятся 8 видов на первом профиле и 2 — на втором.

К лесной ценотической группе относится 33% видов первого профиля и 49% — второго. Лугово-лесные виды составляют 33% и 25% соответственно. Группа, в которой нами объединены болотные и прибрежноводные виды, составила 14% видов и 13% видов соответственно. Луговые виды представлены 14% и 8,8% соответственно. На лугово-степные виды приходится всего по 2% от видового состава флоры каждого профиля. Всего 1 вид (*Cytisus ruthenicus*) относится к степным, а группу водных растений составляют 2 вида — *Nuphar lutea* и *Callitriche autumnalis*; они отмечены только на первом профиле.

Наибольшее количество видов являются мезофитами (53% — в первом профиле и 59% — во втором). К гидромезофитам относится — 34% и 33% соответственно. Гидрофиты представлены 9% и 5% соответственно. Всего 3 вида принадлежат к группе мезоксерофитов (*Sedum telephium*, *Cytisus ruthenicus*, *Phleum phleoides*), они отмечены в составе первого и второго профиля. Двумя видами представлена группа гигрофитов (*Nuphar lutea* и *Callitriche autumnalis*), которые отмечены только на первом профиле. Такое соотношение экологических форм свидетельствует о достаточной степени увлажнения почвы.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ PM_3 ПРИ ОПРЕДЕЛЕНИИ ИСКОПАЕМЫХ ОСТАТКОВ ПИЩУХ ИЗ УРАЛЬСКИХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ

А.А.Тетерина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Установление точной видовой принадлежности ископаемых остатков животных является начальным этапом любого палеозоологического исследования. Целью настоящей работы было определение видовой принадлежности остатков пищевых из местонахождений, расположенных на территории Урала (Смирнов 1993, 1996; Смирнов и др., 1990; Тетерина, 1999). На основании размеров можно сделать заключение, что уральские ископаемые пищевые относятся к группе мелких видов пищевых. На территории Урала в настоящее время обитают два вида пищевых — степная и северная, оба они характеризуются мелкими размерами; кроме того, для них характерно значительное сходство морфологических признаков строения зубов и скелета, что создает сложности при определении ископаемых остатков. Одним из элементов скелета, который можно использовать для видовой диагностики пищевых, является третий нижний премоляр (pm_3). У северной и степной пищевых он отличается по ряду признаков, однако для обоих видов характерен широкий диапазон изменчивости морфологического строения этого зуба (Ербаева, 1988).

С целью изучения возможности использования строения pm_3 для видовой диагностики степной и северной пищевых были изучены современные выборки из коллекций Зоомузея МГУ (всего 29 особей) и ИЭРиЖ УрО РАН (48 особей); ювенильные особи с несформированной жевательной поверхностью pm_3 были исключены из анализа. Для проведения исследования были взяты 19 экземпляров степной пищевых из нескольких точек ареала (Оренбургская, Акмолинская, Семипалатинская обл.) и 47 экземпляров северной пищевых с Полярного Урала. Для характеристики морфологии жевательной поверхности зуба была использована схема промеров, приведенная в монографии М.А.Ербаевой (1988), а также вычислены следующие отношения: 1 — длина переднего сегмента / ширина переднего сегмента; 2 — ширина промежутка между передним и задним сегментами / ширина переднего сегмента; 3 — ширина переднего сегмента / общая ширина зуба.

Было показано, что диапазоны изменчивости исследованных видов по данным параметрам в значительной степени перекрываются, а средние показатели, которые сравнивались с помощью t -критерия Стьюдента, достоверно отличаются во всех случаях, за исключением ширины промежутка между передним и задним сегментами (таблицы 1 и 2).

Таблица 1. Размерные характеристики *pm3* современной северной пищухи (*Ochotona hyperborea* Pall.) $N=47$

Признак	Среднее	min	max	Стандартное отклонение
1-Длина <i>pm3</i>	1,087+0,014	0,857	1,243	0,1
2-Длина переднего сегмента <i>pm3</i>	0,454+0,01	0,271	0,557	0,071
3-Длина заднего сегмента <i>pm3</i>	0,727+0,009	0,571	0,843	0,066
4-Ширина переднего сегмента <i>pm3</i>	0,546+0,012	0,343	0,671	0,084
5-Ширина <i>pm3</i>	1,204+0,01	1,014	1,329	0,069
6-Ширина промежутка между передним и задним сегментами <i>pm3</i>	0,117+0,01	0,029	0,329	0,067
отношение 2/4	0,836+0,013	0,659	1,038	0,088
отношение 6/4	0,228+0,025	0,079	0,885	0,175
отношение 4/5	0,452+0,008	0,32	0,538	0,055

Таблица 2. Размерные характеристики *pm3* современной степной пищухи (*Ochotona pusilla* Pall.) $N=19$

Признак	Среднее	min	max	Стандартное отклонение
1-Длина <i>pm3</i>	0,995+0,022	0,75	1,125	0,094
2-Длина переднего сегмента <i>pm3</i>	0,378+0,017	0,225	0,525	0,075
3-Длина заднего сегмента <i>pm3</i>	0,378+0,014	0,525	0,75	0,061
4-Ширина переднего сегмента <i>pm3</i>	0,378+0,012	0,275	0,425	0,05
5-Ширина <i>pm3</i>	0,378+0,032	0,875	1,425	0,141
6-Ширина промежутка между передним и задним сегментами <i>pm3</i>	0,149+0,015	0,05	0,25	0,063
Отношение 2/4	1,044+0,046	0,688	1,455	0,201
Отношение 6/4	0,402+0,039	0,133	0,636	0,166
Отношение 4/5	0,316+0,011	0,226	0,395	0,05

Для оценки возможной степени точности определения видовой принадлежности пищух по комплексу рассматриваемых признаков с помощью модуля дискриминантного анализа программы STATISTICA стандартным методом была получена дискриминирующая функция, из которой видно, что ошибка определения составляет 11%. Зубы степной пищухи были отнесены к северной с $p < 0,59$, а зубы северной пищухи определялись как степная с $p < 0,86$, поэтому при определении видовой принадлежности ископаемых зубов пищух можно считать результат определения надежным, если зубы отнесены к степной пищухе с вероятностью более 0,86 и к северной пищухе с вероятностью более 0,59.



Таблица 3. Материал, использованный для анализа

Выборка	Название местонахождения	территория	№ ртЗ	период	результат определения
<i>O. pusilla</i>			19	современные	
<i>O. hyperborea</i>		Пол. Урал	47	современные	
ископаемая	II Серпиевская пещ.	Юж. Урал	6	поздний валдай	6 - степная
ископаемая	Прижим II	Юж. Урал	3	поздний валдай	2 - степная, 1 - северная ($p=0,554$)
ископаемая	Идрисовская пещ.	Юж. Урал	8	поздний валдай	8 - степная
ископаемая	Игнатьевская пещ., раскоп V	Юж. Урал	8	микулинское межледниковье	8 - степная
ископаемая	Грот Бобылек	Ср. Урал	5	поздний валдай	5 - северная ($p \geq 0,99$)
ископаемая	Большой Глухой	Ср. Урал	6	пребореал	3 - степная, 3 - северная ($p < 0,64$)
ископаемая			2	поздний дриас	2 - степная
ископаемая			7	атлантикум	6 - степная, 1 - северная ($p = 0,63$)
ископаемая	Расик	Ср. Урал	9	позднеледниковье	8 - степная, 1 - северная ($p = 0,54$)
ископаемая	Дыроватый Камень, р. Чусовая	Ср. Урал	8	позднеледниковье	8 - степная
ископаемая	Лобвинская пещ.	Ср. Урал	2	пребореал	2 - степная
ископаемая	Жилище Сокола	Сев. Урал	4	первая половина позднего плейстоцена	4 - степная
ископаемая	Шайтанская пещера, р. Ивдель	Сев. Урал	4	позднеледниковье	4 - степная
ископаемая	Черемухово 1	Сев. Урал	21	поздний валдай	20 - степная, 1 - северная ($p = 0,78$)
ископаемая			1	поздний голоцен	1 - степная
ископаемая	Пещера Лисья	Сев. Урал	1	голоцен	1 - степная

Предварительное исследование морфологии ртЗ ископаемых пищух показало, что они близки к виду *Ochotona pusilla*, но в некоторых выборках встречались зубы, сходные с таковыми *Ochotona hyperborea* (Тетерина, 2000). С помощью полученной классифицирующей функции в программе STATISTICA были вычислены вероятности принадлежности ископаемых остатков пищух к обоим рассматриваемым видам; при этом априорные вероят-



ности отнесения к тому или другому виду задавались равными. Интерпретация результатов определения в настоящей работе делалась исходя из предположения, что морфология зубов обоих видов не менялась существенно в течение последних 100 тысяч лет. Результаты представлены в таблице 3. Почти во всех местонахождениях большая часть зубов пищух была с высокой вероятностью ($p > 0,9$) отнесена к степной пищухе. В выборках из среднеуральских местонахождений присутствует довольно значительное число зубов, которые невозможно надежно отнести к тому или другому виду; вероятность их принадлежности к обоим видам довольно низка ($p < 0,63$ для определенных как северная и $p < 0,86$ как степная). В одном местонахождении — грот Бобылек — остатки были отнесены к *Ochotona hyperborea* с $p > 0,99$. На основании полученных результатов можно сделать вывод о том, что в позднем плейстоцене — среднем голоцене в состав фаун на территории Южного, Среднего и Северного Урала входила степная пищуха. Ископаемая северная пищуха обнаружена на Среднем Урале, а присутствие ее на других территориях нельзя считать надежно доказанным.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 01–04–06329 и 99–04–49032.

ЛИТЕРАТУРА

- Ербаева М.А. Пищухи кайнозоя (таксономия, систематика, филогения). М.: Наука, 1988. 224 с.
- Смирнов Н.Г. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург, 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.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А., Панова Н.К., Коробейников Ю.И., Олышванг В.Н., Ерохин Н.Г., Быкова Г.В. Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 245 с.
- Тетерина А.А. Черемухово 1 — новое многослойное местонахождение позднечетвертичных мелких млекопитающих на Северном Урале // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии: Материалы конф. молодых ученых-экологов Урал. региона (2–3 апр. 1999 г.). Екатеринбург, 1999. С. 187–190.
- Тетерина А.А. Морфологический анализ ископаемых остатков и рассмотрение таксономического статуса пищухи из уральских местонахождений // Биосфера и человечество: Материалы конф. молодых ученых памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского (24–28 апр. 2000 г.). Екатеринбург, 2000. С. 265–268.

ЛИХЕНОФЛОРА ИЗВЕСТНЯКОВЫХ ОБНАЖЕНИЙ СРЕДНЕГО УРАЛА В ПРЕДЕЛАХ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

С.Н.Трапезникова, А.Г.Пауков

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Изучена эпилитная лихенофлора береговых выходов известняков вдоль рек Чусовая, Шишим, Серга (западный макросклон); Реж, Исеть и Пышма (восточный макросклон Среднего Урала).

На известняках в районе исследования обнаружено 50 видов лишайников, относящихся к 17 семействам и 29 родам. Основу лихенофлоры составляют виды порядка *Lecanorales*, который включает 38 видов (76% от общего их числа). Порядки *Lichinales*, *Graphidales*, *Verrucariales*, *Arthoniales* насчитывают 11 видов. Наибольшим видовым разнообразием среди них характеризуется порядок *Verrucariales*, представленный 2 родами и 6 видами.

Для выявления специфичности карбонатной лихенофлоры проведено сравнение с лихенофлорами основной некарбонатной (базальт) и ультраосновной (серпентинит) горными породами.

В таксономическом спектре лихенофлоры известняков лидируют семейства *Teloschistaceae* (6), *Verrucariaceae* (6), *Biatoraceae* (5), *Lecanoraceae* (5), *Physciaceae* (4) (35 видов, 70%). По сравнению с лихенофлорой базальтов и серпентинитов, в лихенофлоре известняков более высокое положение занимает семейство *Verrucariaceae* и отсутствуют представители семейства *Parmeliaceae*, лидирующего на ультраосновных породах. Ведущими родами лихенофлоры известняков являются: *Verrucaria* (5), *Aspicilia* (4), *Lecanora* (4), *Caloplaca* (3), *Xanthoria* (3), *Collema* (3), *Acarospora* (3) (40% от общего числа). Характерно доминирование рода *Verrucaria*, который в таксономическом спектре лихенофлоры базальтов занимает только 31 место, а в лихенофлоре серпентинитов находится на 7 позиции.

Сравнение лихенофлор известняков, базальтов и серпентинитов с помощью коэффициента Чекановского-Сьеренсена показало значительное своеобразие кальцефильной лихенофлоры. Коэффициент сходства между видовым составом лишайников известняков и базальтов составил 37%, известняков и серпентинитов — 34%.



В широтном спектре геоэлементов флоры лишайников известняков доминируют монотаные (34%) и степные (20%) виды; мультизональные, гипоарктомонотаные и неморальные лишайники составляют, соответственно, 12; 12 и 8%. Лишайники зонального — бореального широтного геоэлемента составляют самую малочисленную группу в лишенофлоре известняков, представленную только 4% видов.

Таким образом, эпилитная лишенофлора карбонатных горных пород Среднего Урала обладает высокой таксономической и географической специфичностью, значительно отличающей ее как от флор лишайников других горных пород, так и от зональной южнотаежной лишенофлоры.

ЛЕСНОЙ КОМПОНЕНТ ФЛОРЫ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ПРИПЫШМИНСКИЕ БОРЫ»

Т.Е.Тырышкина

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

На сегодняшний день основными задачами работы заповедников и национальных парков являются инвентаризация флоры и растительности, мониторинг естественной динамики растительности, изучение действия антропогенных факторов на растительность и разработка методов охраны и рационального природопользования. Для решения этих задач необходимо проводить тщательный флористический анализ.

Исследования проводились в Национальном парке «Припышминские боры» (НП). Припышминские боры являются одним из крупнейших массивов сосновых лесов с вкраплениями елово-пихтовых, кедровых и лиственничных лесов, расположенных в подзоне предлесостепей Западной Сибири. Все работы, проводившиеся ранее в данном районе, касались исключительно типологизации лесов; травянистый ярус оставался практически неизученным, поскольку при описании типов леса фиксировались лишь доминирующие виды (Зубарева, 1960; Санников, 1961).

Целью исследований было выявление флористического разнообразия лесных сообществ НП. В задачи исследования входило выявление биоморфологических, экологических и хорологических особенностей лесного компонента флоры НП.

Исследования проводились с 1999 по 2000 год в сосновых и еловых лесах НП. Для выявления разнообразия флоры использовался маршрутный метод исследований. Флористический анализ (Юрцев, 1968) включал изучение



таксономической, географической, биоморфологической, экологической и ценотической структуры флоры.

В ходе анализа полученных данных в лесном компоненте флоры НП выявлено 230 видов растений, относящихся к 165 родам и 56 семействам. Самыми богатыми по числу видов являются семейства *Poaceae* (19 видов), *Rosaceae* (19 видов), *Asteraceae* (17 видов), *Orchidaceae* (15 видов), *Cyperaceae* (11 видов). По количеству родов преобладают *Poaceae* (12 родов), *Rosaceae* (11 родов), *Asteraceae* (17 родов), *Ranunculaceae* (9 родов). Одиннадцать ведущих семейств флоры объединяют 59% от общего числа видов. При сравнении исследуемой флоры с флорой Среднего Урала можно сказать, что в целом состав совпадает, за исключением семейств *Brassicaceae* и *Orchidaceae*.

При проведении географического анализа обнаружено, что среди долготных геоэлементов подавляющая часть видов является голарктическими (35,5% от общего числа видов), чуть меньшую долю составляют евросибирские виды (30,6%). Отличительной особенностью флоры является присутствие в ее составе степных видов.

Биоморфологический анализ выявил, что по классификации жизненных форм, предложенной К.Раункиером, большинство видов флоры являются гемикриптофитами (45,5%), менее многочисленны группы геофитов (32,9%) и хамефитов (10,4%). Фанерофиты составляют 6,3% видов флоры. Несмотря на невысокий уровень представленности фанерофитов, они являются основными средообразующими видами.

По результатам эколого-фитоценотического анализа можно проследить, что в составе изучаемых сообществ преобладают лесные виды (облигатные) (63%; *Milium effusum*, *Lycopodium clavatum*), хотя отмечается немалое количество лугово-лесных (23%; *Equisetum arvense*, *E. pratense*), небольшую долю составляют луговые (7%), лугово-степные и степные виды (по 0,5%). Степные виды были отмечены только в борях-беломошниках.

В процессе эколого-морфологического анализа было выявлено 4 экологических группы по системе Е.Варминга: гидромезофиты, мезофиты, ксеромезофиты и ксерофиты. Выяснено, что самой распространенной экологической группой являются мезофиты (57%), немногим меньше — гидромезофиты (33%). Группа ксерофитов наиболее малочисленна и составляет 8,1%; в основном это виды, входящие в состав сосняков-беломошников.

Работа выполнена при финансовой поддержке Национального Парка «Припышминские боры».

ИССЛЕДОВАНИЕ ФАУНЫ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (*CARABIDAE*, *STAPHYLINIDAE*) ДЕЛЬТЫ РЕКИ ПЕЧОРА И ПРИЛЕЖАЩИХ ТЕРРИТОРИЙ

О.А.Ужакина, А.А.Колесникова

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г.Сыктывкар

Первые сообщения о жесткокрылых наземных экосистем дельты реки Печора относятся к концу IX — началу XX вв. (Sahlberg, 1898; Poppius, 1905; Журавский, 1906, 1909). Некоторые данные по результатам сборов сотрудников лаборатории беспозвоночных животных опубликованы в виде тезисов и отдельных работ (Ужакина, 1999; Колесникова, 2000; Kolesnikova, 2000; Uzhakina, 2000). Тем не менее, сведения по фауне и экологии жуков исследуемого района не являются полными. Поэтому цель нашей работы — восполнить пробел в изученности жесткокрылых дельты реки Печора и прилежащих территорий.

Исследования проводили на территории Ненецкого Автономного Округа в 8 географических точках, где жуков учитывали почвенными пробами (0,25x0,25 м) и почвенными ловушками (Barber, 1931; Гиляров, 1941).

Точка 1 — дельта р. Печора (67°44' с.ш., 54°09' в.д.). Растительные сообщества сформированы ивняково-луговыми комплексами; Точка 2 — 20–30 км на юг от мыса Болванский Нос (68°06' с.ш., 54°19' в.д.). Растительные сообщества представлены мохово-лишайниковыми тундрами; Точка 3 — Тиманский берег, оз. Песчанка-то, р. Песчанка (68°46' с.ш., 53°09' в.д.). Растительные сообщества представлены мохово-лишайниковыми тундрами; Точка 4 — северная оконечность Ненецкой гряды (68°08' с.ш., 53°30' в.д.). Растительные сообщества — мохово-лишайниковые тундры; Точка 5 — наземные экосистемы бассейна р. Индига (67° 25' с.ш., 49°10' в.д.). Растительные сообщества представлены ерниковыми тундрами; Точка 6 — бассейн р. Ортина, в месте впадения ручья Воргашор (67°49' с.ш., 54°03' в.д.). Характерны еловые леса с примесью березы и ерниковые тундры; Точка 7 — Захребетный берег, оз. Хабуйка-то, р. Хабуйка-се (68°31' с.ш., 53°51' в.д.). Растительные сообщества сформированы мохово-лишайниковыми тундрами; Точка 8 — наземные сообщества бассейна р. Нерута (67°57' с.ш., 52°30' в.д.). Растительные сообщества представлены ивняковыми и мохово-лишайниковыми тундрами.

В результате исследований зарегистрирован 61 вид жужелиц и 35 видов стафилинид. Таксономия видов дана по Сильвербергу (Silfverberg, 1992). Представители этих двух семейств наиболее адаптированы к климатическим условиям тундровой зоны: резким перепадам температуры, низкой влажности.



В комплексе карабид ведущее место занимают виды с широкими ареалами распространения: *Curtonotus alpinus*, *Carabus truncaticollis*, *Loricera pilicornis*, *Amara brunnea*, *Pterostichus strenuus*, *P.kokeili*, *P. vermiculosus*, *Calathus melanocephalus*. Обнаружены представители видов жужелиц, по последним сведениям (Чернов и др., 2001) не встречающихся в тундровой зоне: *Carabis nitens*, *Cicindella campestris*. Эти находки являются существенным доказательством расширения ареалов этих видов. *C. campestris*, найденный на песчаных раздувах р. Ортина, вероятно, является реликтовым видом для тундр Русской равнины, так как, по данным геоботаников, некоторые фитоценозы в этом районе могли сохраниться со времен оледенений. Возможно, это одно из объяснений нахождения этого степного вида в тундровой зоне.

Большую долю в фауне стафилинид составляют виды, также широко распространенные на европейском Северо-Востоке, — *Olophrum rotundicolle*, *O. boreale*, *Eucnecosum brunnescens*, *Boreaphilus henningianus*, *Atheta thulea*. Алеохароморфная группа (подсемейства *Omaliinae*, *Aleocharinae*, *Tachyporinae*), более устойчивая к низким температурам, доминирует над стафилиноморфной (подсемейства *Staphylininae*, *Steninae*). Представители последней — виды рода *Philonthus* — обнаружены только в интразональных биотопах бассейнов рек Печора и Ортина.

Качественный анализ локальных фаун жесткокрылых при помощи индекса Чекановского-Сьеренсена (компьютерная программа Biodiv 5.1) показал разделение общей фауны на три основные группы: фауна наземных экосистем дельты р. Печора; фауна наземных экосистем бассейнов рек Индига, Ортина, Нерута; фауна морского побережья (рисунок).

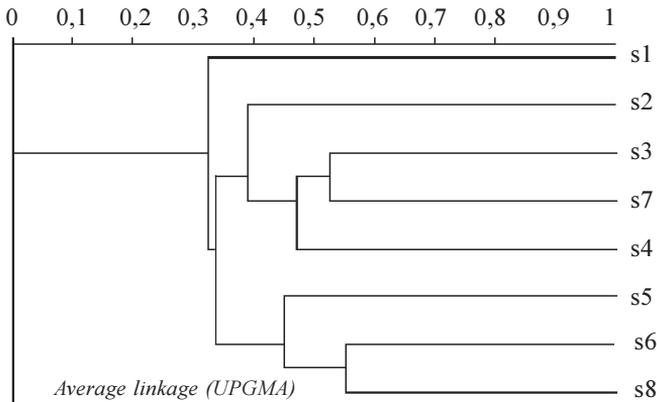


Рисунок. Дендрограмма сходства локальных фаун дельты р. Печора и прилегающих территорий.



Фауна наземных экосистем дельты реки Печора: Комплекс включает 48 видов, из них 26 видов карабид и 18 видов стафилинид. Ядро фауны слагают виды рода *Pterostichus*, многочисленные в исследованных фитоценозах, и обитатели околородных биогеоценозов (роды *Bembidion*, *Notiophilus*, *Elaphrus*, *Stenus*) и открытых пространств (род *Philonthus*).

Фауна наземных экосистем бассейнов рек Индига, Ортина, Нерута: Это самый богатый видами комплекс жесткокрылых (61 вид), включающий 53 вида жукелиц и 7 видов коротконадкрылых жуков. Вместе с пойменной растительностью вглубь тундровой зоны по руслу водотоков продвигаются лесные виды жесткокрылых: *Carabus regalis*, *Nebria nivalis*, которые нами отмечены только для этой фауны. Среди жукелиц важное место в комплексе занимают обитатели околородных фитоценозов и песчаных отмелей по берегам рек: роды *Nebria*, *Bembidion*, *Elaphrus*. В бассейне реки Ортина найден вид *Cicindela campestris*, обитающий на песчаных раздувах. Стафилиниды представлены подстилочными видами родов *Atheta* и *Olophrum*, которые в Арктике населяют кустарниковые и кустарничково-моховые тундры.

Фауна морского побережья: Фауна морского побережья (оз. Хабуйка-се, мыс Болванский Нос, оз. Песчанка-то) представлена 45 видами. К этому же комплексу присоединилась и фауна жесткокрылых Ненецкой гряды (33 вида). По-видимому, присоединение комплекса жуков Ненецкой гряды к группе видов приморских тундр произошло на основании сходства зональных растительных сообществ — мохово-лишайниковых тундр. В общем в этих точках встречено 48 видов жесткокрылых. Подавляющее большинство жуков являются типичными представителями зональных тундровых фитоценозов: рр. *Pterostichus*, *Carabus*, *Patrobus*, *Curtonotus* и другие. Только лесная жукелица *Carabus nitens* отмечена для сообществ мыса Болванский Нос.

В итоге были выделены виды жуков, входящие в состав всех изученных нами комплексов: *Amara brunnea*, *Carabus henningi*, *Curtonotus alpinus*, *Pelophila borealis*, *Patrobus septentrionis*, *Pterostichus brevicornis*, *Pterostichus kokeili*, *Pterostichus vermiculosus*, *Atheta arctica*, *Atheta islandica*.

ЛИТЕРАТУРА

- Гиляров М.С. Методы количественного учета почвенной фауны // Почвоведение. 1941. № 4. С. 48–77.
- Журавский А.В. Маршрут Большеземельской экспедиции 1904–1905гг. // Ежегодник Зоол. музея АН. 1906. Т. 11. С. 18–33.
- Журавский А.В. Результаты исследований «Приполярного» Запечорья в 1907 и 1908 годах // Ежегодник Зоол. музея АН. 1909. Т. 14, вып. 1. С. 202–218.
- Колесникова А.А. К изучению комплексов жесткокрылых (Coleoptera) дельты реки Печора // Поморье в Баренц-регионе на рубеже веков: экология, экономика, культура: Материалы междунар. конф. Архангельск, 2000. С. 115.



- Ужакина О.А. Фауна жужелиц Малоземельской тундры // Тез. докл. II Всерос. совещания по проблемам почвенной зоологии. М., 1999. С.130.
- Чернов Ю.И., Макаров К.В., Еремин П.К. Семейство жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в арктической фауне. Сообщение 2 // Зоол. ж. 2001. Т. 80, № 3. С. 285–293.
- Barber A. Traps for cave-inhabiting insects // Elisha Mitchel Sci. Soc. 1931. P. 259–266.
- Kolesnikova A.A. Beetles // Pechora Delta. Structure and dynamics of the Pechora Delta ecosystems (1995–1999). Syktyvkar, 2000. P. 127–132.
- Poppius B. Beitrag zur Kenntnis der Coleopteren Fauna des nordostlichen Europäischen Russlands. I. Carnivora, Brachelytra, Silphidae und Corylophydae // Ежегодник Зоол. музея. 1905. Т. 10, № 3–4. С. 302–315.
- Sahlberg J. Catalogus praecursorius Coleopterum in vall fluminis Petschora collectorum // Hor. Soc. Ros. 1898. Bd. 32. S. 336–344.
- Silfverberg H. Enumeratio coleopterorum Fennoscandiae, Daniae et Baltiae. Helsinki, 1992. 96 p.
- Uzhakina O.A. Carabidae fauna of European North-East // XIII International Colloquium on Soil Zoology, Ceske Budejovice, Czech Republic, Aug. 14–18, 2000: Abstracts. S. 69.

ФИЗИОЛОГО–БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЩУЧКИ ДЕРНИСТОЙ (*DESCHAMPSIA CAESPITOSA* (L.) BEAUV.) В УСЛОВИЯХ АЭРОТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ В СВЯЗИ С ИЗУЧЕНИЕМ СРЕДООБРАЗУЮЩЕЙ РОЛИ ДАННОГО ВИДА В ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ

Н.Е. Уманова

Ботанический сад УрО РАН, г.Екатеринбург

Известно, что высшие растения благодаря различным морфологическим и физиологическим свойствам способны адаптироваться к неблагоприятным факторам.

Цель данной работы — показать возможное влияние физиолого-биохимических изменений в растительном организме на взаимоотношения между растениями в сообществах, находящихся в условиях аэротехногенного воздействия.

Объект исследований — луговые сообщества, расположенные на разном расстоянии от Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ) (г.Ревда Свердловской обл.) — источника загрязнения сернистым ангидридом и тяжелыми металлами. Во всех сообществах преобладают два вида злаковых: полевица тонкая (*Agrostis tenuis* Sibth.) и щучка дернистая (*Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.), которые являются доминантами микрогруппировок.



Под воздействием промышленных выбросов при приближении к заводу происходит деградация изучаемых фитоценозов: снижается видовое разнообразие, изменяется таксономическая структура, уменьшается проективное покрытие и наблюдается тенденция увеличения коэффициента вариации этого признака, ослабляются связи между преобладающими видами, уменьшается ассоциированность видов (Уманова, 2000).

Чтобы выяснить, за счет каких механизмов сообщество противостоит техногенному воздействию, необходимо наряду с другими факторами изучить особенности взаимоотношений между видами, слагающими сообщество. Возможно, что причиной изменений флористического состава и структуры сообществ в техногенных условиях является, помимо несходной реакции на загрязнение видов с различными экологическими и биологическими особенностями, также вероятное изменение возможностей совместного произрастания видов, обусловленное их взаимоотношениями. Под совокупностью взаимоотношений между растениями понимаются все возможные формы отношений различных видов, включая конкуренцию, аллелопатию, взаимосообразование, отношения через посредников и т.д.

В связи с этим, чтобы в дальнейшем было возможно оценить средообразующую роль преобладающих видов, поставлена задача выяснить способность выделения в среду биологически активных веществ данными видами, а также сравнить, как эта способность изменяется с увеличением техногенной нагрузки.

Для решения данной задачи был проведен вегетационный нестерильный эксперимент с использованием щучки дернистой — одного из преобладающих видов, так как ранее (Галанин и др., 1979) уже отмечались ее эдификаторные способности. За основу была взята методика Т.Л. Исаевой и Л.С. Савельевой (1969) получения корневых выделений в водной культуре, которая модифицирована для условий данного эксперимента. Использовалось по 30 генеративных особей данного вида, выкопанных в виде дернин методом случайного отбора из каждого сообщества. После отмывания корневых систем особи щучки дернистой пересаживались в вегетационные сосуды, где они в течение двух недель произрастали на питательной смеси Кнопа при одинаковом освещении и температуре с целью регенерации поврежденных участков корней перед началом получения собственно корневых выделений. Каждое растение находилось в отдельном сосуде. Затем корни отмывались от питательного раствора и растения помещались на 15 дней в те же сосуды, но уже на чистую воду. Полученные корневые выделения выпаривались на водяной бане, спиртовые экстракты использовались для анализов.

В полученных экстрактах определялось общее содержание фенольных соединений (Swain, Hillis, 1959), так как этот класс веществ известен своей биологической активностью (Гродзинский, 1965). Для сравнения concentra-



ций выделенных фенольных соединений производился пересчет на воздушно-сухую биомассу надземной части растений. Сравнение выборок данного показателя проводилось с помощью непараметрического критерия Крускала-Уоллиса (Глотов и др., 1982).

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате анализа общего содержания фенольных соединений в корневых выделениях щучки дернистой, искомые соединения были обнаружены. Коэффициенты вариации высоки, что говорит о высокой индивидуальной изменчивости данного признака. Количество выделенных фенольных соединений (ФС) увеличивается с возрастанием техногенной нагрузки (таблица).

Таблица. Статистические показатели общего содержания ФС в корневых выделениях щучки дернистой (количество мг в пересчете на 1 г сухой биомассы надземной части растения) в сообществах с различной степенью загрязнения

Зона загрязнения	Число опытов	Среднее, мг/г	Стандартное отклонение, мг/г	Стандартная ошибка, мг/г	Коэфф. вариации, %
Импактная	30	0,349	0,284	0,052	81,38
Буферная	30	0,196	0,126	0,023	64,29
Фоновая	30	0,080	0,079	0,014	98,75

Различия достоверны на 95%-ном уровне значимости между выборками импактной и буферной зон и на 99%-ном уровне значимости между выборками буферной и фоновой зон. Полученные результаты согласуются с данными других исследователей о нарушениях фенольного обмена в стрессовых условиях, что приводит к увеличению концентрации соединений этого класса в растительных организмах (Растения..., 1983). На основании полученных результатов о способности щучки дернистой выделять в среду биологически активные вещества, а также учитывая, что щучка — многолетний плотнодерновинный злак с высоким проективным покрытием, обилием и встречаемостью в изучаемых сообществах, можно предположить, что этот вид создает специфичную среду фитоценозов.

При изучении сопряженностей видов с учетом присутствия-отсутствия на раункьеровских площадках методом 2 x 2, а также коэффициентов корреляции Спирмена с учетом проективного покрытия видов ранее нами было показано, что преобладающие виды щучка дернистая и полевица тонкая имеют отрицательную сопряженность и отрицательную корреляцию в сообществе импактной зоны; в сообществах же буферной и фоновой зон не обнаруживается корреляции между этими видами, но появляется положительная сопряженность, которая, судя по критерию хи-квадрат, имеет тенденцию увеличе-



ния с уменьшением загрязнения. Эти данные достоверны на 95%-ном уровне значимости (Уманова, 2000). В связи с этим можно сделать предположение, что данные результаты наряду с другими факторами могут быть в какой-то мере обусловлены наличием в корневых выделениях щучки дернистой фенольных соединений, количество которых уменьшается с удалением от источника загрязнения. Учитывая, что часть фенольных соединений разлагается ферментами почвенных микроорганизмов в отсутствие загрязнения среды (Головко, 1984), и что ферментативная активность почвы уменьшается при загрязнении тяжелыми металлами и кислыми газами (Шебалова, Бабушкина, 1997), можно предполагать, что концентрация фенольных соединений в почвенной среде вокруг дернин щучки возрастает при увеличении загрязнения, влияя на способность произрастания вокруг них других видов.

Таким образом, полученные результаты дают основание предполагать, что в условиях аэротехногенного воздействия физиолого-биохимические изменения в растительных организмах являются одним из факторов, которые определяют ассоциированность видов в сообществе.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 01–04–96418.

ЛИТЕРАТУРА

- Галанин А.В., Неугодова Г.Н., Шушкова С.Ф. Встречаемость видов растений в фитогенном поле *Deschampsia caespitosa* // Ботан. ж. 1979. Т. 64, № 8. С. 1073–1080.
- Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н.Н. Биометрия: Учеб. пособие. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1982. 264 с.
- Головко Э.А. Микроорганизмы в аллелопатии высших растений. Киев: Наукова думка, 1984. 200 с.
- Гродзинский А.М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Киев: Наукова думка, 1965. 200 с.
- Исаева Т.Л., Савельева Л.С. Методика получения и изучения корневых выделений древесных пород. Волгоград: ВНИАЛМИ, 1969. 23 с.
- Растения в экстремальных условиях минерального питания: Эколого-физиологические исследования / Под ред. М.Я.Школьника, Н.В.Алексеевой-Поповой. Л.:Наука, 1983. 176 с.
- Уманова Н.Е. Особенности горизонтальной структуры луговых сообществ под влиянием выбросов медеплавильного завода // Биосфера и человечество: Материалы конф. молодых ученых памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского (24–28 апр. 2000 г.). Екатеринбург, 2000. С. 280–283.
- Шебалова Н.М., Бабушкина Л.Г. Биологическая активность лесной подстилки и почвы в импактных зонах загрязнения // Биологическая рекультивация нарушенных земель. Екатеринбург: УрО РАН, 1997. С. 259–266.
- Swain J., Hillis W.E. The phenolic constituents of *Prunus domestica*. The quantitative analysis of phenolic constituents // J. Sci. Food and Agr. 1959. V.10, № 1. P. 63–68.

ВЛИЯНИЕ БИОТИЧЕСКИХ И АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ГЕНОТОКСИЧЕСКИЙ ЭФФЕКТ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

А.Е. Умутбаева

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

В лаборатории генетики УрГУ на классическом модельном объекте *Drosophila melanogaster* на протяжении ряда лет ведутся исследования по разработке и созданию моделей для изучения мутагенного и тератогенного эффекта на уровне генеративных и соматических клеток с использованием тест-систем. В первую очередь речь идет о создании модели для изучения влияния различных факторов антропогенной природы на генеративные клетки. Для этих целей предложен комплексный тест-анализ генотоксического эффекта. Этот тест включает в себя изучение таких показателей, как анализ плодовитости, анализ частоты встречаемости неразвившихся яиц с учетом поздних эмбриональных леталей (ПЭЛ), ранних эмбриональных леталей (РЭЛ) и неоплодотворенных яиц, а также анализ частоты встречаемости постэмбриональных леталей.

Представляло интерес проследить генотоксический эффект биотических факторов среды, в качестве которых нами были выбраны условия пониженной температуры и условия дефицита дрожжей, а также абиотических факторов, а именно влияние различных концентраций формальдегида.

В качестве контроля были использованы линии дикого типа «Екатеринбург» и «Север». Эти линии претерпели в лабораторных условиях культивирования разное число поколений. Лабораторная линия «Екатеринбург» претерпела более ста поколений массового отбора, в то время как линия «Север», отловленная в Тюменской области, до использования в опытах претерпела только два поколения отбора.

В линии дикого типа «Екатеринбург» опыты по плодовитости проводились на протяжении 18 дней с использованием 25 пар мух. При средней индивидуальной плодовитости 30,3 яйца общая выборка составила 13071 яйцо. Пик плодовитости наблюдался на восьмой и двенадцатый день опыта и составил 1277 и 1457 яиц соответственно, при средней плодовитости 51 и 63,3 яйца. Частота встречаемости неразвившихся яиц составила 3%, количество постэмбриональных леталей — 13%, из них 12% личиночных и 1% куколочных леталей.

В контрольной линии дикого типа «Север» опыты проводились также в течение 18 дней с использованием 24 пар мух. Общая выборка составила 11521 яйцо при средней индивидуальной плодовитости 29,5 яйца. Максимальная плодовитость на седьмой день опыта составила 1600 яиц при средней пло-



довитости 66,7 яйца. Практически по всем показателям, используемым в нашей работе, обе линии имеют сходный характер: высокие показатели плодовитости и низкий процент леталей. Это позволяет использовать данные линии в качестве контроля.

Для объективной оценки влияния антропогенных факторов с использованием такого показателя, как генотоксический эффект, необходимо предварительно знать основные механизмы, лежащие в основе этого явления. Особенность дрозофилы, как и других насекомых, состоит в том, что этот объект для синтеза половых гормонов должен получать с пищей стерины, которые он сам не синтезирует. То есть речь идет о разработке модели дрожжи–дрозофила, поскольку стерины, которые необходимы для функционирования репродуктивной системы, дрозофила получает, питаясь дрожжами.

Для этой цели нами были проведены исследования по плодовитости, частоте ПЭЛ, РЭЛ, неоплодотворенных яиц и постэмбриональных леталей с использованием мух линий дикого типа «Екатеринбург» и «Север».

Опыты по плодовитости линии дикого типа «Екатеринбург» проходили на протяжении 26 дней с использованием 25 пар мух. В этой серии исследований взрослые особи, личинки которых пребывали на среде с дрожжами, помещались на среду, не содержащую дрожжевой компонент, со второго дня опыта. В течение первых дней эксперимента мы наблюдали повышение плодовитости, среднее значение на третий день составило 28,5 яйца, но уже к шестому дню опыта среднее индивидуальное значение плодовитости не превысило 11,6 яйца. На двенадцатый день особи снова поместили на среду, содержащую дрожжи, и уже на четырнадцатый день эксперимента значение средней плодовитости достигло 22 яиц.

В аналогичных опытах с использованием линии дикого типа «Север» особи испытывали дефицит дрожжей с первых дней эксперимента. Даже на четвертый день значение средней плодовитости не превысило 1,5 яйца. Картина изменилась после того, как особи были помещены на дрожжевую среду в течение пятого и шестого дней опыта. Уже на 10 день эксперимента значение средней индивидуальной плодовитости составило 51,4 яйца.

Обращают на себя внимание высокие значения эмбриональных и постэмбриональных леталей в линии дикого типа «Екатеринбург», а также высокие показатели частоты неоплодотворенных яиц в обеих линиях, что указывает на повреждение эндокринной системы насекомых в условиях дефицита дрожжей.

В следующей серии экспериментов исследовалось влияние низких температур культивирования. Особенностью данных опытов являлось то, что при температуре 12–13° С развивались и откладывали яйца родительское и первое поколение мух линии дикого типа «Север», генотоксический эффект которого и был изучен в данной серии исследований. В течение 14 дней опытов по



плодовитости с использованием 25 пар мух нами было получено и исследовано на предмет обнаружения эмбриональных леталей 1755 яиц. Пик средней плодовитости на шестой день опыта составил 13,6 яйца, при общей средней плодовитости 5,5 яйца. Среди неразвившихся яиц мы получили высокий процент РЭЛ (6%) и неоплодотворенных яиц (4%). Количество выявленных личиночных леталей соизмеримо с контролем, однако число куколочных леталей превысило контроль в шесть раз и составило 6%.

Таким образом, низкие температуры культивирования, так же как и дефицит дрожжей, являются мощным фактором экологического стресса и оказывают значительное влияние на все показатели генотоксического эффекта.

Среди многочисленных факторов среды антропогенной природы наибольший интерес представляют химические соединения, среди которых третье место по своей токсичности занимает формальдегид. В настоящее время все большее внимание уделяется исследованиям малых концентраций веществ антропогенной природы. С этой целью, используя линию дикого типа «Екатеринбург», мы исследовали генотоксический эффект формальдегида в концентрациях 0,025% и 0,4% при добавлении его на стадии личиночного развития в питательную среду.

Как и следовало ожидать, среднее значение плодовитости при низких концентрациях формальдегида продемонстрировало более высокий показатель — 25,6 яйца. При увеличении концентрации формальдегида значение средней плодовитости уменьшается до 12,9 яйца. Общая выборка составила 6814 и 4616 яиц соответственно. Анализ результатов отдельных пар мух позволил нам судить о так называемой индивидуальной чувствительности особей к действию различных химических веществ антропогенной природы, в данном случае формальдегида. Наряду с общим выраженным тератогенным эффектом (мелкие размеры, снижение активности, менее выраженный половой диморфизм), некоторые особи достигали стадии имаго с явно выраженными повреждениями крыла, низкой продолжительностью жизни. В результате нарушения репродуктивного аппарата многие самки отличались неспособностью к откладке яиц. У некоторых самок при высоком уровне откладки почти 100% яиц являлись неразвившимися, подавляющее количество которых составляли РЭЛ.

Интересно также отметить, что при низких концентрациях формальдегида резко увеличивается процент неразвившихся яиц, основное количество которых приходится на РЭЛ (30,6%). Также следует отметить самый высокий процент встречаемости неоплодотворенных яиц среди всех поставленных нами серий экспериментов, который составил 9,2%. При увеличении концентрации формальдегида в среде значительно повышается процент личиночных леталей (до 44,3%), процент куколочных леталей превышает контроль почти в четыре раза.



Полученные нами данные в отношении общей средней индивидуальной плодовитости, частоты встречаемости эмбриональных и постэмбриональных летелей, выполненные на линиях дикого типа, позволяют сделать вывод о том, что не только генетические факторы, но и средовые могут оказывать существенное влияние на перечисленные выше показатели. Обращает на себя внимание и тот факт, что индивидуальный анализ генотоксического эффекта отдельных пар мух и их потомства позволяет проследить индивидуальные отличия как в отношении плодовитости, так и частоты эмбриональных летелей.

Индивидуальные различия плодовитости и частоты эмбриональных летелей особенно четко проявляются при использовании незначительных концентраций химических веществ, что свидетельствует о высокой гетерогенности популяций к изучаемым факторам среды.

НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (ПЕРМСКОЕ ПРЕДУРАЛЬЕ)

Т.В.Фадеева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

В летний полевой сезон 2000 года были заложены шурфы в следующих местонахождениях на территории Пермской области: пещера Дыроватый Камень на р.Вишера (0,4 км восточнее нежилой д. Мартино, Красновишерский р-н), Камень Козий (3 км западнее г. Александровска), Камень Горелый (6 км севернее г. Александровска), пещера Тайн (8 км северо-западнее п. Скопкортная, территория г. Александровска). Стратиграфическая характеристика первых двух местонахождений дана ранее (Мельничук и др., 2001; Фадеева, Болотов, 2001). Слой темного мелкозернистого глинистого песка с относительно низкой концентрацией костных остатков птиц и мелких млекопитающих в местонахождении Камень Горелый выявлен на глубине 1,2–1,5 м (для промывки взята порода с площади 0,3 x 0,3 м). Редкие костные остатки были обнаружены в нижнем условном горизонте (0,3–0,5 м — бурая супесь) шурфа, заложеного в 1 м севернее входовой части пещеры Тайн. Щечные зубы мелких млекопитающих были извлечены также из небольшого объема верхнего грунтового слоя «бокового входа» этой пещеры.

В слоях из пещеры Дыроватый Камень на р.Вишера обнаружены 10 видов грызунов (таблица), из которых два не упоминаются в современных видовых списках микромаммалий Пермского Предуралья: сибирский и копытный лемминги. Прокрашенность зубов этих видов аналогична таковой зубов остальных видов, обнаруженных в слоях. В данном местонахождении пока не



обнаружены плейстоценовые отложения, и можно лишь с известной долей вероятности предполагать переотложение данных зубов из более древних слоев. От нижнего слоя к верхнему наблюдается тенденция роста долей остатков полевки-экономки, темной полевки, лесного лемминга, белки и уменьшение водяной полевки. В фаунах этого местонахождения заметно преобладают остатки красной и рыжей полевок, причем доля последних уменьшается к верхним слоям, а доля красно-серой полевки растет. Сходные пропорции между долями этих видов прослеживаются в фаунах верхних слоев грота Шайтанский (Смирнов, 1995), отнесенных к позднему и концу среднего голоцена.

Таблица. Соотношение долей остатков видов мелких млекопитающих из местонахождений Пермского Предуралья

Виды	Дыроватый Камень на р.Вишера						Камень Козий	Камень Горелый	Пещера Тайн	
	Слой 1		Слой 2		Слой 3				Боковой вход	Шурф 0,3-0,5 м
	Р. I	Р. II	Р. I	Р. II	Р. I	Р. II				
<i>Microtus gregalis</i>	-	-	-	-	-	-	40,9	44,4	21,3	18,75
<i>Microtus oeconomus</i>	11,7	16,4	12,3	6,5	-	7,3	15,0	8,3	31,9	25,0
<i>Microtus agrestis</i>	17,7	13,5	12,3	17,4	17,6	9,8	19,5	16,7	12,8	18,75
<i>Arvicola terrestris</i>	4,9	3,9	9,2	4,3	11,8	19,5	2,4	8,3	10,6	18,75
<i>Dicrostonyx sp.</i>	0,6	0,3	3,1	1,1	-	1,2	0,1	5,6	-	-
<i>Lemmus sibiricus</i>	-	0,9	-	2,2	-	-	3,2	2,8	2,1	-
<i>Myopus schisticolor</i>	11,7	12,0	6,1	5,4	5,9	3,7	2,1	-	-	-
<i>Clethrionom. rufocanus</i>	16,6	21,2	21,5	20,7	11,8	2,4	3,5	8,3	2,1	-
<i>Cl.ex.gr.rutglareolus</i>	31,9	27,0	33,7	38,0	50,0	56,1	9,9	2,8	12,8	18,75
<i>Sciurus vulgaris</i>	4,9	4,8	1,8	2,2	2,9	-	-	-	-	-
<i>Sicista sp.</i>	-	-	-	2,2	-	-	-	-	4,3	-
<i>Citellus sp.</i>	-	-	-	-	-	-	0,2	-	-	-
<i>Ochotona sp.</i>	-	-	-	-	-	-	3,2	2,8	2,1	-
Общее кол-во зубов	684	1566	179	452	133	287	4 246	103	175	53

Сходство фаун Камня Козьего (КК) и Камня Горелого (КГ) определяет доминирование остатков узкочерепной полевки, на втором месте по долям



видов — темная полевка. Различия в видовых списках (в фауне КГ не выявлены лесной лемминг и суслик), скорее всего, объясняется разным объемом исследованного материала. По доминирующим видам рассматриваемые фауны схожи с фауной горизонта 11 пещеры Дыроватый Камень на р. Серге (9327±158 лет ИЭМЭЖ-1072) и фауной горизонта 13 грота Большой Глухой (10607±158 лет ИЭМЭЖ-1049) (Смирнов, 1993). Отличительными особенностями фаун КК и КГ являются большие доли остатков леммингов, красно-серой полевки и отсутствие белки, мышовки, серого хомячка, обыкновенного хомяка, степной пеструшки. Учитывая широтные различия, придающие своеобразные локальные особенности, можно предварительно отнести фауны КК и КГ к пребореальному периоду голоцена.

В фаунах из бокового входа и околотовходового шурфа пещеры Тайн (ПТ) преобладают остатки полевки-экономки, на втором месте узкочерепная полевка (шурф). Подобным видовым составом, но с другим соотношением доминирующих видов (на первом месте узкочерепная полевка) характеризуется фауна из горизонта 14 грота Расик (в вышележащем горизонте 13 наибольшее количество остатков принадлежит полевке-экономке и темной полевке). Скорее всего, все эти фауны отражают близкий хронологический этап развития фаун региона в первой половине голоцена.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 99–04–49032.

ФОРМА И РАЗМЕРЫ ПЕРВОГО НИЖНЕГО КОРЕННОГО ЗУБА ИСКОПАЕМЫХ И СОВРЕМЕННЫХ ПОЛЕВОК- ЭКОНОМОК ПЕРМСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ

Т.В.Фадеева, Н.Г.Смирнов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

В данной работе описаны некоторые закономерности варьирования формы и размеров M_1 полевок-экономок в Пермском Предуралье с первой половины позднего плейстоцена до современности. Важно отметить, что на этом отрезке времени вид обитал здесь непрерывно. В отличие от работ предшественников (Лозан, 1971; Малеева, 1971, 1977; Рековец, 1985; Смирнов и др., 1986, 1990; Nadachowski, 1982), нами применена своеобразная классификация зубов по их форме.

Исследованы зубы экономок из шести местонахождений Пермского Предуралья, общий объем материала составил 1332 зуба. Ископаемый материал происходит из грота Большой Глухой на р.Чусовой (Смирнов, 1993, 1995),



грота Расик (Фадеева и др., 2000), пещеры Дыроватый Камень на р.Вишера (Мельничук и др., 2001) и навеса около камня Козий (Фадеева, статья в наст. сборнике). Рецентный материал для изучения был любезно предоставлен А.И.Шепелем и В.А.Акимовым из коллекций Пермского госуниверситета, которым авторы выражают благодарность. Радиоуглеродный возраст и хронологическая принадлежность выборок указаны в табл.1.

Для характеристики формы жевательной поверхности зубы распределяли на четыре группы по величине угла (**a**) непарной петли (рис.1), фиксирующего степень нависания наружной стороны передней непарной петли. Группа I объединяла зубы со значениями соответствующего угла от 0° до 10°, группа II — от 15° до 25°, группа III — 30°-40°, группа IV — 45° и более. На рисунке 2 эти группы соответствуют строкам. Кроме того, выделяли две группы по величине угла (**b**), характеризующего глубину переднезубной выемки. Группа А — с углом **b** от 0° до 20°, и группа В — с углом **b** от 25° и более. Каждая из этих групп подразделялась на две подгруппы по наличию продольной бороздки с четко выраженными краями на наружной стороне зуба (на жевательной поверхности зуба эта боковая бороздка создает углубление (**g**): «АС» — **b** от 0° до 20°, в сочетании с бороздкой и «А» с теми же значениями, но без бороздки; «ВС» — **b** от 25° и более, в сочетании с бороздкой и «В» с теми же значениями углов, но без бороздки. Сочетание всех выделенных признаков дает 16 вариантов формы (рис.2), каждая из которых имеет буквенно-цифровое обозначение. Выборки характеризовались долями вариантов строения (табл.1). На основе этих данных был проведен кластерный анализ методом невзвешенного парного среднего (манхеттенское расстояние). Древоподобная кластеризация дает разбиение выборок на группы (рис.3), которые относительно хорошо дифференцируются по хронологическому признаку. Это дает основание считать, что имеет место упорядоченный сдвиг частот вариантов во времени. Направление и скорость такого сдвига помогает описать обобщение близких вариантов в три группы. В первую вошли варианты 1А и 2А, как простые, во вторую 3А, 4А, 3В, 4В, 2В, 2АС, 2ВС, 1В, 1АС, 1ВС — средние по сложности, и в третью варианты 3АС, 3ВС, 4АС, 4ВС — со сложным строением. На рисунке 4 хорошо видно, что наибольшим своеобразием отличались зубы из выборок позднеледниковья. В них резко преобладали зубы с простым строением жевательной поверхности, было ничтожно мало зубов со сложным строением, а зубов со средним по сложности строением было немногим более 20%. В более позднее время шло постепенное сближение долей зубов с простым и средним строением и небольшой рост долей сложных зубов. Этот процесс проходил со скоростью около 0,1% за 1 тысячу лет. Зубы наиболее древних из рассматриваемых выборок первой половины позднего плейстоцена более всего похожи на рецентные, но не идентичны им. Их

Таблица 1. Соотношение долей вариантов строения M_1 полевски-экономки в выборках Пермского Предуралья

Морфотип	Выборки												
	I полупод. шлейст.			Позднеледниковые		Плейстоцен-голоценовый рубец - ранний голоцен			Поздний голоцен-современ.				
	Раск12 >38 400	Раск11 >38 400	Раск10 13 330- 12 680	Раск9	Б.Г.лук. 13 10 607	Б.Г.лук. 12	Раск8	Раск7	Козий	Д.К. Вилера	Кваркуш*	С.Басет*	
№ выборки	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
1А	13,6	17,3	29,4	31,4	34,2	25,0	19,8	21,5	16,3	11,0	17,1	16,9	
1В	6,8	5,8	1,7	1,2	4,3	6,2	5,2	9,1	9,4	6,1	9,5	7,1	
1АС	2,3	-	1,7	2,3	-	-	0,6	2,5	0,6	-	-	2,6	
1ВС	-	1,9	-	-	-	-	-	-	0,6	1,2	1,0	1,3	
2А	31,8	27,0	46,6	41,9	35,5	37,5	39,5	34,7	30,6	34,2	28,6	27,3	
2В	9,1	3,8	5,2	8,1	9,8	14,1	10,5	10,7	15,6	20,7	14,3	7,8	
2АС	2,3	5,8	8,6	7,0	5,6	3,1	5,8	5,0	7,5	3,7	1,9	7,1	
2ВС	11,3	5,8	1,7	-	0,4	-	2,3	5,0	1,9	6,1	3,8	3,9	
3А	2,3	1,9	1,7	4,6	6,0	7,8	9,9	3,3	8,1	2,4	9,5	6,5	
3В	-	-	-	3,5	0,8	4,7	3,5	4,1	5,0	6,1	7,6	7,1	
3АС	2,3	15,4	1,7	-	1,3	-	1,2	2,5	1,9	2,4	1,9	6,5	
3ВС	6,8	5,8	1,7	-	1,3	1,6	1,7	1,6	2,5	1,2	2,9	3,2	
4А	-	1,9	-	-	0,4	-	-	-	-	-	-	-	
4В	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,2	-	0,7	
4АС	2,3	3,8	-	-	-	-	-	-	-	-	1,9	0,7	
4ВС	9,1	3,8	-	-	0,4	-	-	-	-	3,7	-	1,3	
N	44	52	58	86	234	64	172	121	160	82	105	154	

Примечание: >38 400 — радиоуглеродная дата, выборки без датировок отнесены к определенному геологическому времени предвзвешенно на основании сравнительного анализа с уже известными датированными фаунами Урала и по археологическим материалам.



отличает, прежде всего, относительно более высокая доля вариантов со сложным строением. Существенное увеличение доли простых вариантов строения жевательной поверхности у полевки-экономки и падение доли сложных на временном отрезке от первой половины позднего плейстоцена к рубежу плейстоцена и голоцена уже отмечалось для других территорий (Смирнов и др., 1986; Nadachowski, 1982). На описываемом здесь материале это происходило со скоростью около 0,3% за тысячу лет.

Размерные характеристики зуба изучали по измерениям коронарной длины (ДМ1), наибольшей ширины (НШМ1), длины параконидного отдела (ДПОМ1) (табл.2).

Для проверки статистической значимости различий между средними значениями размерных признаков применен однофакторный дисперсионный анализ. В качестве фактора рассматривали геологическое время (уровни фактора — возраст датированных по радиоуглероду выборок и предполагаемые хронологические рамки для остальных выборок). При уровне значимости $p < 0,05$ различия оказались значимыми для средних всех признаков ($F_{ДМ1} = 24,63$; $F_{НШМ1} = 27,03$; $F_{ДПОМ1} = 16,31$ при $F_{st} = 2,18$). Были проведены множественные сравнения методом Шеффе. Если рассматривать выборки внутри относительно однородных хронологических групп, то значимо отличались между собой только средние значения ДМ1 в позднеголоценовых–рецентных выборках. Между средними выборок с различным геологическим возрастом значимые отличия ДМ1 фиксируются по парам средних: Расик 11 — Расик 10, Расик 9 — Б.Глухой 13; по НШМ1 — Расик 12 — Расик 10, Расик 11 — Расик 10, Расик 9 — Расик 8, Козий — Кваркуш, Козий — С.Басег, Дыроватый Камень на Вишере — Кваркуш, Дыроватый Камень на Вишере — С.Басег; по ДПОМ1 — Расик 11 — Расик 10, Дыроватый Камень на Вишере — С.Басег. Таким образом, по средним значениям всех трех признаков значимо отличаются только выборки Расик 11 и Расик 10.



Рис.1. Измерение углов непарной передней петли параконидного отдела M_1 .


 Таблица 2. Средние значения признаков M_j полевки-экономки в выборках Пермского Предураля

Признак	Выборки												
	I пол. позднейшлейт.		Позднеледниковые		Плейстоцен-голоценовый руссж - ранний голоцен			Поздний голоцен-современ.					
	Расик12	Расик11	Расик10	Расик9	Б.Г.лух. 13	Б.Г.лух. 12	Расик8	Расик7	Козий	Д.К. Вишера	Кваркуш*	С.Басет*	
ДМ1	2,64±0,02	2,59±0,02	2,72±0,02	2,70±0,02	2,80±0,01	2,77±0,02	2,79±0,01	2,80±0,02	2,77±0,01	2,85±0,02	2,73±0,01	2,63±0,01	
НШМ1	1,00±0,01	1,00±0,01	1,10±0,01	1,07±0,01	1,11±0,00	1,10±0,01	1,11±0,01	1,11±0,01	1,11±0,01	1,12±0,01	1,07±0,01	1,05±0,00	
ДЮМ1	1,25±0,02	1,22±0,02	1,31±0,01	1,30±0,01	1,35±0,01	1,36±0,01	1,34±0,01	1,36±0,01	1,33±0,01	1,38±0,01	1,32±0,01	1,29±0,01	

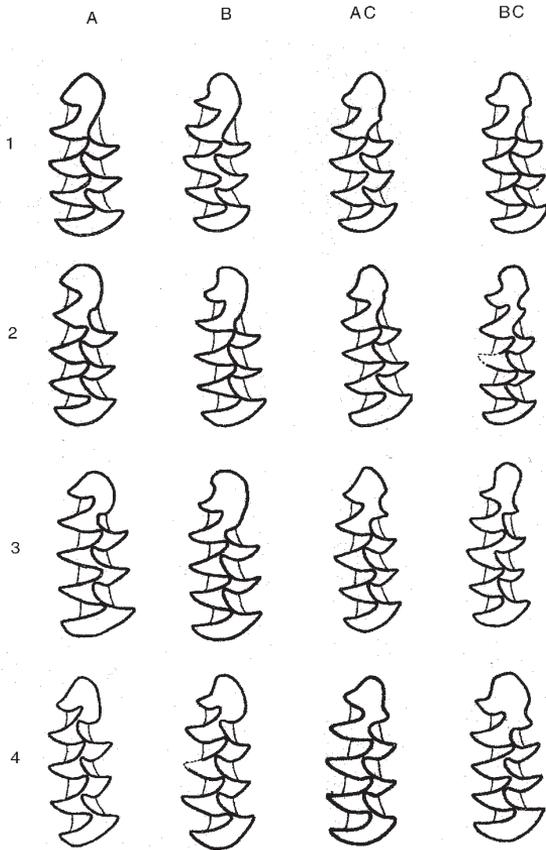


Рис. 2. Варианты строения M_1 полевки-экономки.

Коронарная длина, наибольшая ширина и длина параконидного отдела M_1 полевки-экономки значительно меньше в выборках первой половины позднего плейстоцена, чем в остальных. На временном отрезке от первой половины позднего плейстоцена до позднеледниковья (примерно 27–30 тысяч лет) происходило увеличение размерных характеристик со скоростью в 0,18–0,27% за тысячу лет. Динамика размерных характеристик на отрезке позднеледниковье–голоцен-современность нуждается в дополнительном исследовании с учетом географических межпопуляционных различий.

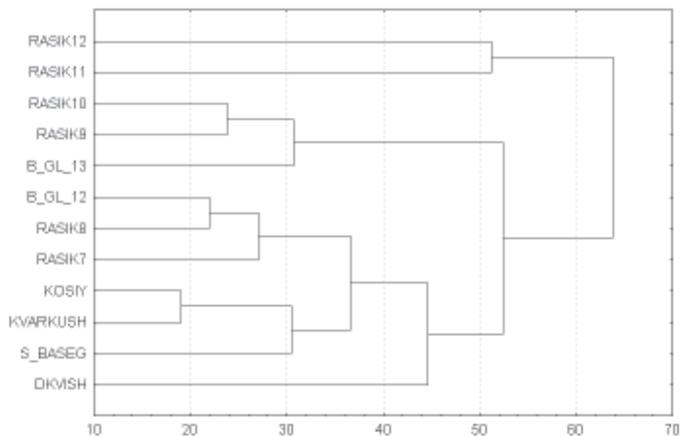


Рис.3 Дендрограмма сходства выборок, построенная на основании кластерного анализа частот вариантов строения M_1 .

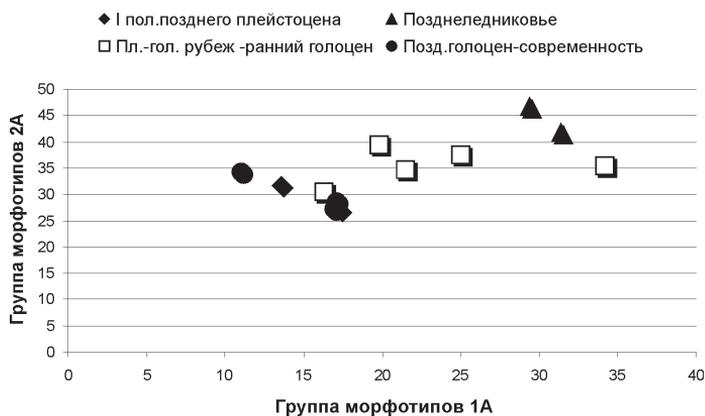


Рис.4. Соотношение простых, средних и сложных вариантов строения M_1 полевки экономки (номера выборок соответствуют таковым в таблице).

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ N 99-04-49032.



ЛИТЕРАТУРА

- Лозан М.Н. Грызуны Молдавии. Кишинев, 1971. Т.2. 186 с.
- Малеева А.Г. Позднеплейстоценовая полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall.) из состава «смешанной фауны» юга Тюменской области // Фауна Урала и пути ее реконструкции. Свердловск, 1971. С.25–35.
- Малеева А.Г. Об особенностях изменения во времени некоторых признаков *Microtus* (*Stenocranius*) *gregalis* Pall. и *Microtus oeconomus* Pall. // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск, 1977. С.25–37.
- Мельничук А.Ф., Косинцев П.А., Фадеева Т.В., Болотов А.А. Пещера в Камне Дыроватый — новый природно-исторический памятник на реке Вишере // XI Уральское археологическое совещание: Тез. докл. междунар. науч. конф. Оренбург, 2001. С. 135–136.
- Рековец Л.И. Микротериофауна деснянско-поднепровского позднего палеолита. Киев: Наук. Думка, 1985. 168 с.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 145 с.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А., Панова Н.К., Коробейников Ю.Н., Ольшванг В.Н., Ерохин Н.Г., Быкова Г.В. Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 244 с.
- Смирнов Н.Г. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург, 1993. 64 с.
- Смирнов Н.Г. Материалы к изучению исторической динамики разнообразия грызунов таежных районов Среднего Урала // Материалы по истории современной биоты Среднего Урала. Екатеринбург, 1995. С.28–30.
- Фадеева Т.В., Смирнов Н.Г., Косинцев П.А., Коурова Т.П., Кузьмина Е.А. Мелкие млекопитающие многослойного местонахождения костных остатков в гроте Расик (Пермское Прикамье) // Биосфера и человечество: Материалы конф. молодых ученых памяти Н.В.Тимофеева-Ресовского (24-28 апр. 2000 г.). Екатеринбург, 2000. С.289–294.
- Nadachowski A. Late quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe, 1982. 109 p.

ШИРОТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МИКСОМИЦЕТОВ НА УРАЛЕ

К.А.Фефелов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

Попытки вывести какие-либо закономерности в распространении миксомицетов в широтном градиенте проводятся достаточно давно. На данный момент известно, что наибольшее видовое разнообразие и обилие миксомицетов представлено в умеренной зоне. К северу и югу эти показатели уменьшаются, и наиболее удивительный факт заключается в том, что эти организмы слабее представлены в тропических лесах, чем в тайге, если брать лесные сообщества (Stephenson, Stempen, 1994). Все работы такого рода основывались на списках видов, полученных разными авторами с различными возможностями для сбора и обработки коллекций. В результате встала необходимость проведения исследований одним автором или одним коллективом по одной методике. Единственная известная работа такого рода проведена на Скандинавском полуострове (Harkonen, 1978) с использованием метода влажных камер. На данный момент на Урале накоплен достаточно обширный материал по распространению миксомицетов, что дает возможность вывести некоторые закономерности в широтном распределении этой группы организмов.

Исследования проводились в различных природных зонах Урала от Южного до Приполярного в лесных экосистемах. Также нами были взяты данные по Полярному Уралу, полученные Ю.К. Новожиловым (Каратыгин и др., 1999). Применялось два метода получения образцов: полевой сбор и выделение миксомицетов методом влажных камер. Полевой сбор основывался на маршрутных учетах. Для метода влажных камер использовалось 2 основных субстрата — кора живых деревьев основных лесообразующих пород и подстилка. Субстрат был собран в отдельные пакеты, перенесен в лабораторию и высушен при комнатной температуре до воздушно-сухого веса. Затем субстрат помещался в чашки Петри и заливался водой для выведения миксомицетов из покоящихся стадий, и образования ими спороношений. Метод позволяет более точно оценить присутствие и обилие отдельных видов, что часто применяется в систематических, экологических и некоторых других исследованиях.

В результате проведенных исследований выявлено 143 вида миксомицетов, 38 родов, относящихся к 8 порядкам 4 отделов. Наибольшее количество видов отмечено для Северного и Среднего Урала: 102 и 98 видов соответственно. На Полярном и Приполярном Урале вместе найдено 35, на Южном — 53 вида. Относительно большое количество видов на Северном Урале, возможно, вызвано присутствием здесь видов, характерных как для арктичес-



ких широт, так и для более южных. В частности, арктических видов достаточно много было обнаружено в Печоро-Ильчском заповеднике (например, *Trichia munda*, *T. alpina*), а в окрестностях горы Конжаковский Камень сформировался достаточно уникальный комплекс видов, не представленный нигде более на Урале. Он характеризуется, в первую очередь, большим количеством видов р. *Echinostelium* и *Cribraria*.

При сравнении списков друг с другом мы получили, в принципе, ожидаемые результаты (таблица). Причем, коэффициенты сходства достаточно велики. Наиболее сходны соседние зоны. Выпадает из этого ряда только значение коэффициента для Южного и Полярного Урала. Оно больше, чем ожидалось. Причиной этому небольшое количество видов обнаруженных в этих зонах, с одной стороны, и относительно большое количество широко распространенных и обильных видов, которые часто выявляются в первую очередь. Для удаления этого противоречия мы сравнили сообщества миксомицетов всех природных зон Урала с сообществами миксомицетов всего Арктического и Субарктического пояса России и получили распределение, близкое к ожидаемому.

Таблица. Коэффициенты сходства видового состава миксомицетов разных районов Урала

	Ю. Урал	Ср. Урал	Сев. Урал	П. Урал
Южный Урал	XXXXXXXXX	0,64	0,26	0,47
Средний Урал	48	XXXXXXXXX	0,67	0,38
Северный Урал	20	67	XXXXXXXXX	0,44
Полярный Урал	20	25	30	XXXXXXXXX
Кол-во видов	53	98	102	35
Арктика России	0,49	0,53	0,60	0,57

Верхняя часть таблицы — коэффициент сходства, нижняя часть — кол-во общих видов.

Распределение видов по зонам отражено на рисунке. Цифры обозначают количество видов, придерживающихся той или иной модели распространения. Достаточно много видов обнаружено только в одной зоне. Это в основном редкие виды, представленные одной-тремя находками, однако некоторые из них достаточно обильны, что говорит, возможно, об узких экологических амплитудах, в которых они могут существовать. Примерами их могут быть *Pocheina rosea*, *Trichia munda*, *Hemitrichia stipitata*.

Стоит отметить, что в пределах Урала не выявлено видов с разорванным ареалом, имеющих, например, биполярное распределения в пространстве. Однако мы предполагаем их наличие, основываясь на литературных данных, а также, вероятно, такие виды могут быть обнаружены в горных тундрах, где проведено



Рисунок. Распределение видов по зонам.

Цифры — количество видов, придерживающихся данной модели распространения.

еще недостаточно исследований. Одним из таких видов является *Mucilago crustacea*, обитающий преимущественно в тундрах и лесотундрах. Однако есть находки в степной (нижнее течение Волги) и бореальной (оз. Байкал) зоне.

Достаточно интересные данные получены с использованием метода влажных камер. Данный метод не только позволяет более полно выявить видовой состав, но и точнее определить представленность отдельных видов и их обилие на изученной территории. Как уже отмечалось, в качестве основных субстратов использовалась кора живых деревьев основных лесообразующих пород и подстилка.

Для коры, в принципе, получены ожидаемые результаты. Небольшие различия в видовом составе, увеличение обилия отдельных видов в направлении севера или юга, что подтвердило результаты, полученные в Скандинавии. В частности, с юга на север увеличивается обилие на коре живых деревьев *Enerthenema papillatum* и *Comatricha nigra*, представителей рода *Echinostelium*.

Гораздо интересней данные, полученные по подстилке. Здесь отмечается не только изменение обилия отдельных видов, но смена самих видов. Например, представители рода *Didymium*, широко распространенные на Южном Урале, на Среднем редки, а северней совсем не выявляются методом влажных камер, хотя обнаружены при полевых сборах. Почти все представители этого рода — облигатные подстилочные виды, и только некоторые предпочитают развиваться на



других субстратах. С другой стороны, такие виды как *Trichia munda* и *Physarum bivale*, обнаружены пока только на севере Урала, причем здесь они достаточно обильны. Остальные виды, выявленные на севере, встречаются и южнее, но предпочитают развиваться на других субстратах — разлагающейся древесине и коре, коре живых деревьев — и только на севере они проникают еще и в подстилку, что говорит, возможно, о расширении экологической ниши.

Основными выводами работы можно считать следующие.

Видовой состав миксомицетов меняется качественно и количественно в широтном градиенте.

Различные природные зоны Урала проявляют высокое сходство друг с другом, наибольшим сходством обладают соседние зоны, что говорит о постепенной смене сообществ миксомицетов при продвижении с севера на юг. Это же подтверждается непрерывностью в распространении отдельных видов по зонам.

Отдельные виды расширяют свою экологическую нишу при продвижении на север.

Исследования выполнены при поддержке Российского Фонда Фундаментальных исследований в рамках подпрограммы «Биологическое разнообразие».

ЛИТЕРАТУРА

- Каратыгин И.В., Нездойминого Э.Л., Новожилов Ю.К. и др. Грибы Российской Арктики. СПб: Изд-во Санкт-Петербургской государственной химико-фармацевтической академии, 1999. 212 с.
- Harkonen M. On corticolous Muxomycetes in Northern Finland and Norway // Ann. Bot. Fenn. 1978. V. 15. P. 32–37.
- Stephenson S.L., Stempen H. Muxomycetes — A Handbook of Slime Molds. Portland; Oregon: Timber Press, 1994. 183 p.

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ГИДРООТВАЛАХ ШУРАЛИНО-ЯГОДНОГО МЕСТОРОЖДЕНИЯ РОССЫПНОГО ЗОЛОТА

Е.И.Филимонова, А.К.Бызова

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

На гидроотвалах Шуралино-Ягодного россыпного месторождения золота рассмотрены 3 экотопа, различающиеся между собой по физико-механическому, минералогическому составу субстрата, имеющие различный микрорельеф, гидрологический режим и направление формирования растительности:



экопот 1 — поверхность гидроотвалов (до 70% общей территории нарушенных земель), субстрат в виде тонкодисперсной седиментированной глины с сильным увлажнением; экопот 2 — внешние и внутренние дамбы (до 20% территории): суглинистый субстрат, сложенный из смеси вскрышных и вмещающих пород (сланцев, пестроцветной глины, обломочных третичных отложений и др.), уплотненный под действием транспорта, пересыхающий; экопот 3 — рекультивированный участок гидроотвала и дамбы с нанесением торфа.

Формирование растительных сообществ на территории гидроотвалов идет по типу первичной сукцессии, на участках рекультивации — по типу восстановительной сукцессии. Видовое разнообразие исследуемых растительных сообществ обусловлено длительностью их формирования и экологическими условиями.

Сравнивали результаты, взятые с постоянных площадок в 1996 и 2000 гг. В 2000 году на территории гидроотвалов отмечено 126 видов высших растений: видовое богатство осталось на уровне 1996 г. Наиболее представительны семейства сложноцветные, злаковые и бобовые.

Практически не наблюдается роста надземной биомассы (146,4 г/м² в 1996 г. и 147,9 г/м² в 2000 г.) в шестнадцатилетних сообществах на гидроотвалах, перешедших в стадию фитоценоза. Десятилетнее сообщество на стадии сложной группировки на гидроотвалах показывает рост биомассы: с 65,9 г/м² в 1996 г. до 100,7 г/м² в 2000 г.

Отмечается значительное увеличение биомассы в сообществах на дамбах: восьмилетнее сообщество на стадии сложной группировки — с 44,2 г/м² в 1996 г. до 186,04 г/м² в 2000 г.; шестнадцатилетний фитоценоз — с 124 г/м² до 250 г/м² соответственно. Увеличение биомассы более чем в 10 раз отмечено в восьмилетнем сообществе на стадии сложной группировки рекультивированного участка «гидроотвал+торф» с 16,6 г/м² до 185,4 г/м², в шестнадцатилетнем фитоценозе участка «дамба+торф» — только в 3 раза (с 81,5 г/м² до 219,5 г/м²).

В сообществах на гидроотвалах доминируют по массе виды бобовых, которые сменили доминировавшие в 1996 году виды разнотравья. Так, в 1996 году биомасса мать-и-мачехи составляла в среднем 159,28 г/м², в 2000 г. — 57,8 г/м², донник белый вместе с клевером луговым составляли вместе 11,64 г/м², в 2000 г. — 67,8 г/м². В восьмилетнем сообществе на дамбах в 2000 г. доминируют бобовые, а не разнотравье, как в 1996 г. Все виды бобовых в 1996 г. вместе имели биомассу 12,45 г/м², а в 2000 г. — 105,7 г/м². Также увеличилась биомасса злаков. Вейник наземный, который отсутствовал в 1996 г., является одним из доминирующих видов с биомассой 19,9 г/м². В шестнадцатилетнем сообществе увеличилась доля бобовых и разнотравья, тогда как в 1996 г. доминировали злаки. Биомасса донника белого возросла с 1,57 до 12,6 г/м², а масса нивяника — с 1,34 до 11,1 г/м². На восьмилетнем участке рекультивации доминируют по биомассе вейник наземный и кипрей узколистный, которые в



1996 г. не попали ни в одну учетную площадку, на 16-летнем — бобовые. На дамбах формирование растительности идет в направлении лугового фитоценоза. На гидроотвалах формируется растительность, характерная для лесных сообществ. В целом, на отвалах Шуралино-Ягодного месторождения золота увеличивается доля лесных видов, что является признаком формирования фитоценозов, близких к зональным.

СЕМЕЙСТВО *POACEAE* НА ЮГЕ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

О.В.Харитонов

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Актуальность нашей работы заключается в том, что семейство *Poaceae* является одним из крупнейших семейств покрытосеменных растений на Земле. К тому же представители данного семейства — наиболее значимые растения в хозяйственной деятельности человека. Нельзя отрицать тот факт, что злаки играют важную роль в сложении естественных и синантропных растительных сообществ.

Работы по изучению флор отдельных районов или компонентов этих флор являются одним из этапов познания биологического разнообразия нашей планеты. Подобные работы облегчают понимание роли отдельных элементов флор в сложении растительного покрова.

В то же время выявление местных популяций растений служит основой для селекции новых сортов, не требующих акклиматизации и интродукции, так как они уже приспособлены к местным климатическим, эдафическим и биотическим факторам.

Цель нашей работы заключается в том, чтобы выявить закономерности распространения представителей семейства *Poaceae*, произрастающих в горной части и на восточном макросклоне Среднего Урала, на юге Свердловской области.

В процессе выполнения данной работы перед нами стояли следующие задачи: провести анализ злакового компонента исследуемой флоры; выделить особенности распространения семейства *Poaceae* на изучаемой территории, а также выделить биоморфологические и экологические особенности представителей изучаемого семейства.

Объектом нашего исследования является семейство *Poaceae* как элемент флоры горной и восточной части Среднего Урала, на территории, которая располагается на юге Свердловской области. Исследуемая территория простирается от 56°10' до 59°10' с.ш. и от 57°10' до 66°10' в.д. Сбор материала прохо-



дил в период с 1998 по 2000 гг. В ходе работы изучались различные естественные и синантропные растительные сообщества: елово-пихтовый лес, сосновый лес, смешанный лес, мелколиственный лес, околородные сообщества, пойменный луг, низинный луг, суходольный луг, скально-остепненные сообщества, сообщества полей, сообщества мусорных местообитаний, сообщества населенных пунктов, сообщества обочин автомобильных дорог, сообщества железных дорог, сообщества карьеров и промышленных отвалов и сообщества пастбищ. При составлении списка видов для каждого сообщества использовался маршрутный метод. Был собран гербарий (свыше 250 гербарных образцов), определение которого проводилось в лабораторных условиях. В работе также использовались материалы гербария кафедры ботаники биологического факультета УрГУ, собранные на юге Свердловской области в период с 1950 по 1997 год. Кроме того, нами были изучены материалы гербария ИЭРиЖ УрО РАН (г. Екатеринбург). Всего просмотрено около 15000 гербарных образцов.

Нами составлен систематический список семейства *Poaceae* для изучаемой территории. По литературным данным и с учетом собственных наблюдений автора для видов составлена биоэкологическая характеристика. Далее нами был проведен флористический анализ, включающий следующие разделы: характеристика таксономической, географической, биоморфологической и экологической структуры флоры злаков.

В данной работе для географического анализа нами был использован метод биогеографических координат. Из множества классификации растений по жизненным формам в данной работе мы применяли систему Раункиера и систему Высоцкого-Вильямса. В качестве классификации экологических особенностей использовалась система Варминга.

В процессе **таксономического анализа** нами было отмечено, что на юге Свердловской области произрастает 126 видов злаков, относящихся к 49 родам. Среднее число видов в роде равно 2,6. Злаки флоры юга Свердловской области относятся к 16 трибам. Кроме того, на изучаемой территории распространены межродовой гибрид *Festulolium loliaceum* (Huds.) P.Fourn. (*Festuca pratensis* Huds. × *Lolium perenne* L.) и межродовой гибрид *Calamagrostis vilnensis* Bess. (*C. canescens* (Web.) Roth × *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn.).

К тому же на специальных опытных станциях выращиваются виды злаков, которые не произрастают в естественных условиях (*Phalaris paradoxa*, *Bromus japonicus*, *Sorgum saccharatum* и др.).

В ходе **географического анализа** нами были выделены следующие широтные геоэлементы: тундровый, тундрово-бореальный, бореальный, бореально-степной, степной и полизональный. Самой многочисленной группой злаков является полизональная группа (39 видов, 33,3% от общего числа видов). Также распространенными группами можно назвать бореальную группу (28 видов



или 23,9%) и степную группу (22 вида или 18,8%). Виды злаков, отнесенные к тундровому геоэлементу, встречаются только в горной части Среднего Урала.

Среди долготных геоэлементов были выделены следующие группы: европейский, азиатский, евроазиатский, евросибирский, евроуральский, уральский, уральско-сибирский, сибирско-американский, сибирский, североамериканский, голарктический и космополитный.

Самыми многочисленными группами являются евроазиатский и евросибирский геоэлементы. К первой группе отнесен 31 вид или 26,5% от общего числа видов, а ко второй группе — 30 видов или 26,0%. Голарктическая группа также довольно многочисленна, она представлена 23 видами, что составляет 19,7% от общего числа видов.

Такое широтное-долготное распределение объясняется тем, что многие виды злаков широко распространены вследствие того, что они обладают широкой экологической амплитудой.

В ходе нашего **биоморфологического анализа** были выделены следующие группы жизненных форм злаков: гемикриптофиты, геофиты и терофиты. Группа гемикриптофитов представлена наибольшим числом видов (67, что составляет 53,2% от общего числа видов); группа геофитов включает 31 вид, а группа терофитов — 28 видов. Распределение по группам биоморф сохраняется постоянным и для флоры всей исследованной территории, и для флоры отдельных регионов.

Используя систему жизненных форм Высоцкого-Вильямса, нами были выделены группы многолетних корневищных, дерновинных и корневищно-кустовых злаков и однолетних озимых и яровых злаков. Самой многочисленной группой является группа дерновинных злаков, которая включает 39 видов, что составляет 30,9% от общего числа видов. Группа корневищных злаков представлена 36 видами (28,6%), корневищно-кустовых злаков — 23 видами (18,3%), группа однолетних озимых злаков объединяет 15 видов (11,9%), яровых — 13 видов (10,3%).

Такое широкое распространение дерновинной формы среди изученных видов злаков говорит о том, что эта форма лучше других приспособлена к выживанию в местных условиях: недостаточное увлажнение в летний период, достаточно плотная почва, характерная для их мест обитания.

Согласно классификации **экологических форм** растений Варминга, нами было выделено 6 групп. Большинство отмеченных видов злаков были отнесены нами к группе мезофитов (57 видов или 45,2% от общего числа видов). К гидромезофитам отнесено 24 вида (19,0%), ксеромезофитам — 21 вид (16,7%), ксерофитам — 11 видов (8,7%), гидрофитам — 7 видов (5,6%), психрофитам — 4 вида (3,2%). Кроме того, нами была выделена группа галофитов, в которую вошло 2 вида (1,6%).



Группа мезофитов представлена так широко вследствие того, что большинство исследованных растительных сообществ характеризуются достаточной степенью увлажнения

ВЫВОДЫ

1. На юге Свердловской области выявлено 126 видов, относящихся к 46 родам и 16 трибам.

2. Самым распространенным широтным геоэлементом является полизональный геоэлемент, а долготным — евроазиатский.

3. Наибольшее число отмеченных злаков на изученной территории являются гемикриптофитами. Самой распространенной жизненной формой злаков является дерновинная форма.

4. Наибольшее распространение на юге Свердловской области имеют злаки, относящиеся к группе мезофитов.

Благодарности. Автор выражает огромную благодарность сотрудникам гербария ИЭРиЖ УрО РАН за предоставленный материал и помощь в организации работы.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОБЫКНОВЕННЫХ ПОЛЕВОК ИЗ РАЦИОНА УШАСТОЙ СОВЫ И ПОЙМАННЫХ ЛОВУШКАМИ

Е.А.Хиревич*, А.Г.Васильев**, А.И.Шепель*

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

Проблема избирательности отлова жертв хищниками всегда вызывала особый интерес у исследователей. Эти взаимоотношения далеко не так однозначны, как кажется на первый взгляд. По мере исследования этой проблемы первоначальное мнение о том, что хищники добывают только больных, ослабленных животных постепенно меняется. В публикациях последних лет (Шепель, 1995, 1997; Koivunen et al., 1996) при изучении хищных птиц показано, что не только физическое состояние животного, но и пол, степень зрелости, а также иерархическое положение в группе, играют важную роль в большей вероятности поимки конкретной особи хищником.

Данное исследование посвящено изучению проблемы воздействия хищных птиц на популяцию жертвы на примере ушастой совы (*Asio otis* L., 1758) и ее основного объекта питания — обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall., 1778).



В настоящее время появилась возможность оценить популяционный эффект избирательности поимки соевой зверьков с определенными фенотипическими качествами, используя популяционно-морфологические и фенетические подходы (Яблоков, Ларина, 1980; Васильев, 1982, 1988; Захаров, 1987; Васильев и др., 2000).

В этой связи цель работы заключалась в оценке фенотипической избирательности добытых соевой обыкновенных полевков на основе применения многомерного краниометрического, морфофизиологического и фенетического анализа.

Перед нами стояли следующие задачи: выявить фенетическое своеобразие зверьков, добытых разными способами; по возможности обнаружить маркирующие признаки фенотипа для вероятных жертв совы; в природной популяции полевков на материалах, полученных с использованием давилок, по этим маркирующим признакам выявить группу животных, которые сходны с полевками из питания ушастой совы; для оценки эффекта фенотипической избирательности сравнить зверьков данной группы, являющихся потенциальными жертвами ушастой совы, с другими группами животных в природной популяции по морфофизиологическим и краниометрическим признакам.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для исследования собирали на юго-востоке Пермской области в заказнике «Предуралье» и прилегающих территориях в подзоне южной тайги. Территория заказника представляет собой узкую полосу, расположенную вдоль реки Сылва. Отлов и сбор погадок в 1979–1982 гг. проводили в местах охоты хищных птиц. В 2000 г. отлов зверьков вели в сходных открытых биотопах: как на левом берегу реки Сылва вблизи деревни Камаи (суходольные луга), так и на правом берегу (пойменный луг и суходольный луг с повышенным антропогенным воздействием). Учеты относительной численности зверьков проводили методом ловушко-линий, используя 50 или 100 ловушек (давилок), отстоящих друг от друга на расстоянии 4–5 м, в течение четырех суток непрерывного вылова.

По нашей просьбе в ИЭРиЖ УрО РАН под руководством проф., д.б.н. Э.А. Гилевой было проведено карiotипирование более 60 обыкновенных полевков, отловленных на данной территории. В результате анализа было доказано, что на исследуемой территории обитает только один из видов-двойников — обыкновенная полевка *Microtus arvalis*, причем форма «*obscurus*». Ни одной восточноевропейской полевки, которую потенциально можно было здесь ожидать, не было найдено.

Изучены серии черепов обыкновенной полевки, собранные в ходе отловов, проведенных ловушками, а также из погадок ушастой совы в 1979–1982 гг., добытые А.И. Шепелем и В.В. Демидовым. Наряду с этим исследовали аналогичные материалы, собранные Е.А. Хиревич в 2000 г. Всего изучили более 1000



черепов обыкновенной полевки. При разборе погадок устанавливали возраст и пол добытых обыкновенных полевок (Башенина, 1953; Демидов, Шепель, 1985; Маяков, Шепель, 1987) с использованием эталонных объектов. Определение относительного возраста и выделение возрастных групп зверьков, отловленных в ловушки, проводили по комплексу признаков, учитывая степень развития тимуса, массу и длину тела, состояние генеративной системы, а также скульптурированность черепа. На основании этих признаков у обыкновенных полевок выделили три возрастные группы: 1 — juvenis (неполовозрелые сеголетки), 2 — adultus (половозрелые сеголетки), 3 — senex (перезимовавшие животные).

В 2000 году с июня по сентябрь проводили сбор данных по морфофизиологическим показателям зверьков. Для этой цели отловили около 400 особей обыкновенных полевок. Из морфофизиологических показателей использовали: массу тела (за вычетом массы желудка), абсолютные значения и индексы массы сердца, печени, почки, надпочечников и тимуса (Шварц и др., 1968). Черепа зверьков, добытых в 2000 году, наряду с этим проанализированы по 26 метрическим и меристическим признакам. Для проведения фенетического анализа в качестве фенев — устойчивых дискретных вариаций неметрических признаков выбраны мелкие аберрации в строении черепа: наличие или отсутствие определенных отверстий для прохождения кровеносных сосудов и нервов, а также дополнительные костные структуры или их редукция (Васильев и др., 2000). Всего изучили частоты встречаемости 30 фенев. В общей сложности в работе было использовано более 70 различных показателей.

Статистическая обработка материала включала расчет фенетических дистанций методом Хартмана (Hartman, 1980), многомерное неметрическое шкалирование этих дистанций и расчет главных координат (Rohlf, 1988). Использовали корреляционный анализ Спирмена, непараметрический тест Краскела-Уоллиса, а также методы кластерного и дискриминантного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ РАБОТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительная оценка связи встречаемости фенев с полом, возрастом и длиной тела позволила произвести выбраковку 5 признаков, зависящих от этих факторов. В итоге расчет фенетических дистанций (MMD) проводили по 25 признакам. Все фенетические дистанции между сравниваемыми выборками оказались статистически достоверными, за исключением сопоставления проб 1979 и 1982 годов из погадок ушастой совы.

В результате кластерного анализа полученной матрицы фенетических дистанций между популяционными пробами разных лет и разного способа добычи материала, было выявлено, что все выборки, полученные из рациона взрослых сов, то есть из погадок, объединились в один общий кластер (рис. 1). Таким образом, все выборки полевок из рациона питания взрослых сов имеют устойчивое своеобразие, отличаясь от выборок, сформированных из отловов ловушками.

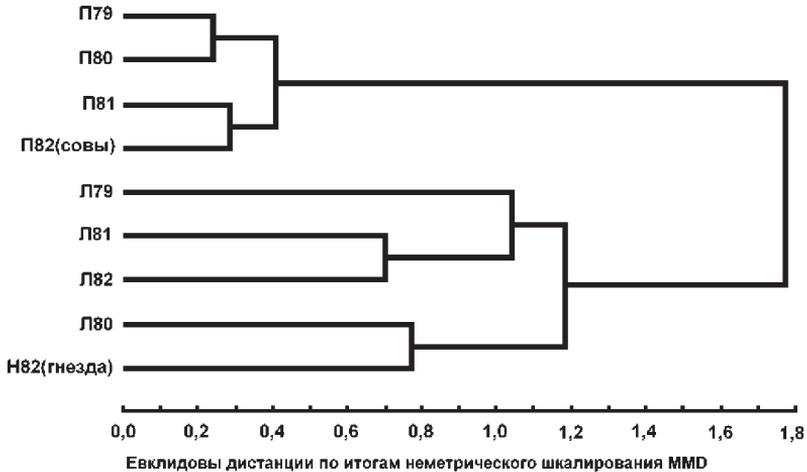


Рис. 1. Кластерный анализ подвергнутой процедуре многомерного неметрического шкалирования матрицы фенетических дистанций (ММД) между изученными выборками полевок. Обозначения: П79–П82 — материал из погадок; Л79–Л82 — выборки, полученные с использованием ловушек; Н82 — материал из накопительного гнездового ящика (питание птенцов сов).

Анализ, проведенный нами методом главных координат по преобразованной в ходе многомерного неметрического шкалирования матрице фенетических дистанций (рис. 2), показал, что наибольшие межгрупповые различия наблюдаются между выборками, полученными из погадок ушастой совы и из ловушек. Примечательно, что проба, накопленная в 1982 году методом гнездового ящика, то есть из пищи птенцов ушастой совы, расположена на плоскости, образованной первыми двумя главными координатами, в левой ее части, и группируется с пробами, добытыми с помощью ловушек. На первую ось, которая объясняет фенетические различия, связанные с избирательностью поимки совами определенной группы зверьков, приходится более 87% от общей дисперсии. Напомним при этом, что влияние возраста почти исключено, так как фены, связанные в своем проявлении с возрастом, заранее выбраковывались. Наблюдается некоторый разброс координат центроидов аллохронных выборок, полученных из ловушек, вдоль второй оси главных координат. Однако вдоль этой оси сосредоточено лишь 12% межгрупповой дисперсии, обусловленной, скорее всего, межгодовыми и случайными факторами.

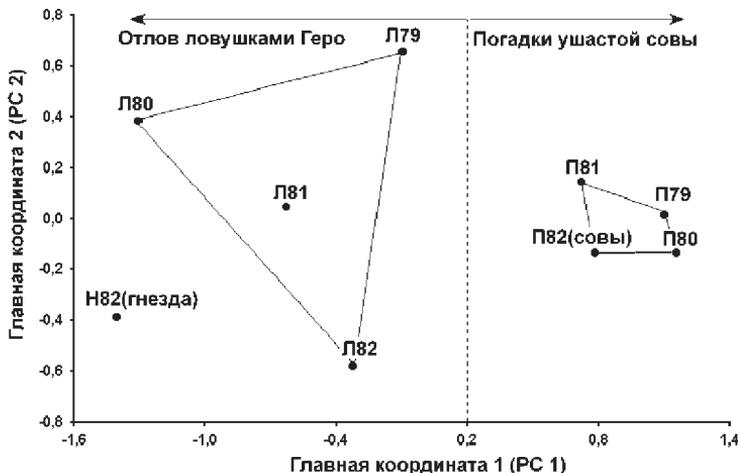


Рис. 2. Результаты анализа главных координат по преобразованной при многомерном неметрическом шкалировании матрице фенетических дистанций. Обозначения выборок те же, что и на рисунке 1.

Сравнение зверьков, взятых из погадок и из ловушек, по уровню флуктуирующей асимметрии проявления фенов на черепе с использованием теста Краскела-Уоллиса показало, что уровень индекса нестабильности развития FA_{nm} — средней доли асимметрично проявившихся у особи фенов неметрических признаков, достоверно выше у полевок из погадок ушастой совы ($N = 8,22$; $p = 0,004$): FA_{nm} составил, соответственно, для выборок из погадок $15,16 \pm 0,62$, для проб из ловушек $13,19 \pm 0,48$. Таким образом, общая асимметричность черепа, существенно выше у зверьков из погадок. Согласно представлениям В.М. Захарова (1987) и его последователей, чем выше уровень флуктуирующей асимметрии, тем больше выражена нестабильность развития особей.

Мы использовали данное явление для того, чтобы косвенно маркировать потенциальных жертв совы в природной популяции и изучить их специфику по морфофизиологическим показателям. Для этого зверьков, отловленных в 2000 году в давилки и живоловки, ранжировали по проявлению асимметричности черепа, зная, что сова чаще отлавливает более асимметричных особей.

Всех особей разделили на две группы: первая — зверьки с асимметричным проявлением фенов, а вторая — особи с симметричным или диссимметричным их проявлением. При этом для надежности небольшую группу промежуточных по рангу асимметричности зверьков исключили из анализа. Было проведено сравнение асимметричных и симметричных полевок одних и тех же возрастных групп:

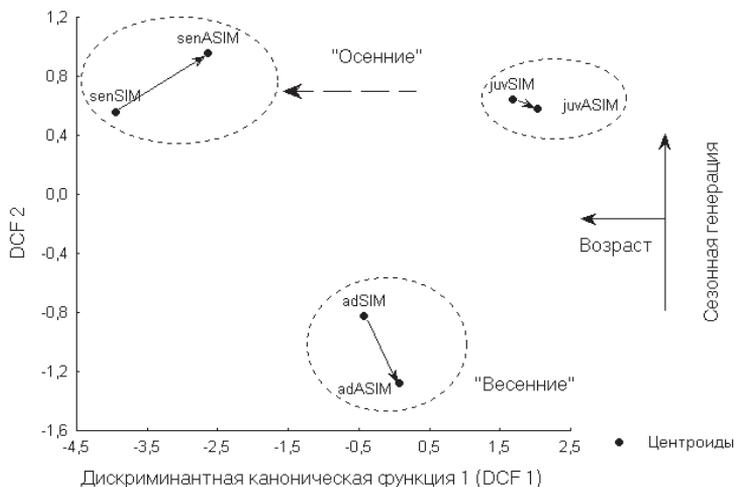


Рис. 3. Дискриминантный анализ морфофизиологических особенностей «асимметричных» и «симметричных» полевок разных возрастных групп. Проекция центроидов в плоскости первой и второй дискриминантных канонических функций. Пояснения в тексте.

неполовозрелых сеголетов, половозрелых сеголетов и перезимовавших животных по комплексу краниометрических и морфофизиологических признаков.

Пошаговый дискриминантный анализ выявил морфофизиологическую специфику этих двух групп животных разных возрастных групп (рис. 3). На рисунке 3 центроиды выборок зверьков трех возрастных групп обозначены следующим образом: juv — молодые, ad — взрослые сеголетки и sen — зимовавшие животные; SIM означает подгруппу симметричных, а ASIM — асимметричных зверьков по проявлению фенотипа на черепе. Статистически значимыми оказались три первые дискриминантные функции. Вдоль первой дискриминантной оси проявляются, как это хорошо видно, возрастные различия. Слева центроиды перезимовавших зверьков, а справа — молодых. Взрослые сеголетки занимают промежуточное положение. Следовательно, справа налево в направлении от молодых к старым увеличиваются общие размеры животных и масса их внутренних органов.

На эту ось приходится около 70% общей дисперсии. Хорошо понятно, что это размерная ось. Если спроецировать центроиды на первую дискриминантную ось, то будет заметно, что асимметричные зверьки во всех возрастных группах



несколько мельче. Вдоль второй оси наблюдаются резко выраженные различия между представителями «весенней» и «осенней» генераций животных. Молодые сеголетки, родившиеся в середине и в конце лета, фактически являются представителями «осенней сезонной генерации». Из данной группы в основном и формируются перезимовавшие зверьки. Можно считать, что неполовозрелые сеголетки и перезимовавшие животные — это представители одной и той же сезонной генерации, но на разных ее возрастных этапах. Видно, что проекции центроидов на вторую ось для групп перезимовавших и молодых зверьков практически совпадают. Следовательно, и после зимовки данная группа зверьков сохраняет свои характерные морфофизиологические особенности. Однако эти животные отличаются от зверьков, рожденных в начале лета, для которых характерно быстрое развитие и созревание (Оленев, 1991). На рис. 4 показаны координаты центроидов вдоль второй и третьей осей.

Хорошо видно, что вдоль третьей оси наблюдаются различия между симметричными или диссимметричными (их центроиды расположены в верхней части графика) и асимметричными животными (их центроиды лежат в нижней части). Для наглядности мы соединили пунктиром центроиды разных возрастных групп. Дисперсия межгрупповых различий в этом случае составила более 7%, то есть масштаб этих морфофизиологических различий оказался на порядок меньше уровня возрастных различий. Межгрупповые различия вдоль третьей оси статистически достоверны на втором уровне значимости ($p < 0,01$).

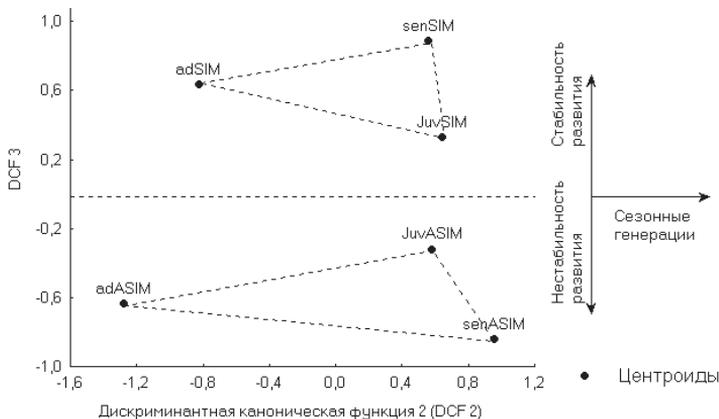


Рис. 4. Дискриминантный анализ морфофизиологических особенностей «асимметричных» и «симметричных» полевок разных возрастных групп. Проекция центроидов в плоскости второй и третьей дискриминантных канонических функций. Пояснения в тексте.



Таким образом, асимметричные животные всех трех возрастов отличаются общими устойчивыми морфофизиологическими чертами. Они имеют большие абсолютные размеры сердца, большой индекс печени при меньшем размере надпочечника и длины тела. Интересно, что индекс, предложенный Н. В. Башениной, отношение массы почки к массе сердца, у них также несколько выше. Этот индекс обычно выше у обитателей открытых пространств и при загрязнении среды тяжелыми металлами.

Итак, вопреки нашему исходному представлению, мы приходим к заключению, что животные с асимметрично проявляющимися на черепе фенами выглядят физиологически более благополучными, чем «диссимметричные», хотя и несколько меньшими по размерам тела. Эти свойства сохраняются у зверьков разных генераций. Интересно отметить, что «асимметричные» животные отличаются и по шести краниометрическим признакам. У них в группах молодых и зимовавших зверьков достоверно меньше длина овального отверстия, коронарная длина зубного ряда, а у взрослых сеголеток значимо больше общее число шовных выростов в области лобно-предчелюстного и переднего лобно-скулового швов черепа.

Таким образом, полученные данные ставят еще больше вопросов, чем дают ясных ответов. Возможно, привлечение дополнительных данных по поведению обыкновенных полевков (поведение в тесте типа «открытого поля», реакция на хищника и др.) позволит выяснить, каковы причины повышенной вероятности попадания в корм взрослым птицам полевков с более асимметричным строением черепа.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01–04–49571 и гранта в системе Минобразования № Е-00–6–40.

ЛИТЕРАТУРА

- Башенина Н. В. К вопросу об определении возраста обыкновенной полевки // Зоол. ж. 1953. Т. 32, вып. 4. С. 730–743.
- Васильев А. Г. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции // Фенетика популяций. М., 1982. С. 15–24.
- Васильев А. Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М., 1988. С. 158–169.
- Васильев А. Г., Васильева И. А., Большаков В. Н. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). Екатеринбург, 2000. 132 с.
- Демидов В. В., Шепель А. И. Определитель пола и возраста мелких млекопитающих Прикамья. Пермь, 1985. 42 с.



- Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 216 с.
- Маяков А.А., Шепель А.И. Определение вида и пола некоторых млекопитающих по костям таза, голени и бедра // Зоол. ж. 1987. Т. 66, вып. 2. С. 288–294.
- Оленев Г.В. Роль структурно-функциональных группировок грызунов в динамике ведущих популяционных параметров // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии. М., 1991. С. 77–108.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 387 с.
- Шепель А.И. Воздействие ушастой совы на популяционную структуру обыкновенной полевки // Вестник Перм. ун-та. Биология. 1995. Вып.1. С. 168–178.
- Шепель А.И. Хищные птицы и совы в экосистемах лесной зоны: Автореф. дис... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 40 с.
- Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фенетику популяций. М.: Высш. шк., 1985. 160 с.
- Hartman S.E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits // J. Mammal. 1980. V.61, N3. P. 436–448.
- Koivunen V., Korpimäki E., Hakkarainen H. Differential avian predation on sex and size classes of small mammals: doomed surplus or dominant individuals? // Ann.Zool. Fenn. 1996. V. 33 P. 293–301.
- Rohlf F.J. NTSYS-pc; numerical taxonomy and system of multivariate statistical analyses programs (Version.1.1–1.40/440). Applied Biostatistics Inc., Department of Ecology and Evolution, State University of New York. NY: Exeter Publishing LTD, 1988. 34 p.

ПРОБЛЕМЫ ИНТЕРПРЕТАЦИИ ОСТАТКОВ ЖИВОТНЫХ ИЗ АРХЕОЛОГИЧЕСКИХ ПАМЯТНИКОВ

Брайан К. Хэнк (Bryan K. Hanks)

Кембридж (University of Cambridge), Великобритания

Цель настоящей работы — составить краткий обзор некоторых проблем, которые традиционно возникают при взаимодействии археологов и зоологов. За последние несколько лет это сотрудничество стало более тесным. На Западе археозоология стала общепризнанной самостоятельной научной дисциплиной. Однако до сих пор остаются нерешенными проблемы фундаментального плана, связанные со сбором остатков животных на археологических памятниках, проведением различных типов анализа и заключительной интерпретацией материала в публикациях. Многие авторы (Brain, 1981; Meadow, 1981; Hesse, Warnish, 1985; Lyman, 1994) пытались проиллюстрировать потерю информации, связанную с

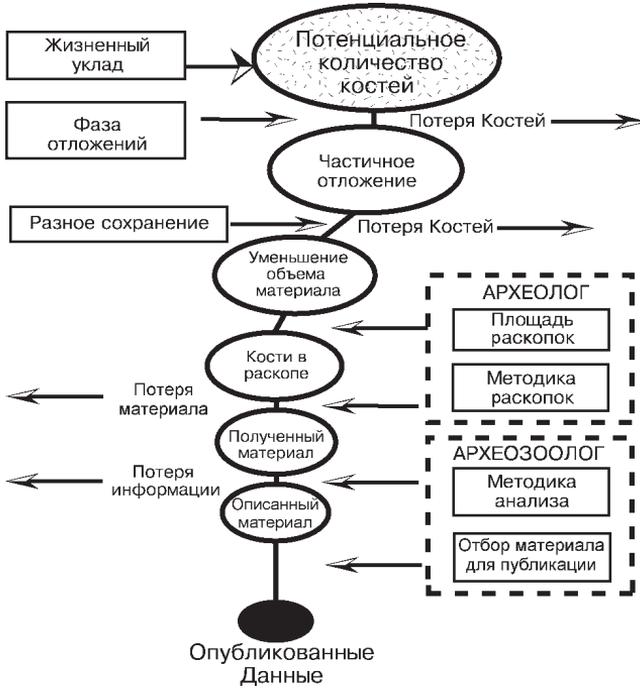


Рис. 1. Потеря информации и материала на разных этапах.

тафономической историей отложений остатков животных, а также с методикой сбора костного материала, методами поиска, анализа и конечным изображением контекстуальной природы фаунистических комплексов (рис. 1).

Другая проблема заключается в том, что многими исследователями не учитываются конкретные условия захоронения и тафономические процессы, приводящие к образованию наблюдаемых фаунистических комплексов. Эти комплексы образовались в связи с определенным поведением древнего населения, на что следует обращать серьезное внимание в рамках как археологических, так и зоологических исследований.

Например, остатки животных часто интерпретируют преимущественно в связи с их практическим значением (источник пищи, использование в хозяйстве). Однако этнографические исследования показывают, что во многих культурах взаимосвязи между людьми и животными носили глубоко символический



характер. Такие категории, как ранг и статус индивидуума, социальная организация общества, мировоззрение (ритуалы, религия), зачастую связаны с отношениями «человек — животные» (рис. 2). Необходимо видеть за костными остатками сложные социально-культурные отношения, а не только использовать их как простой экономический индикатор (Crabtree, 1990; Marciniak, 1999).

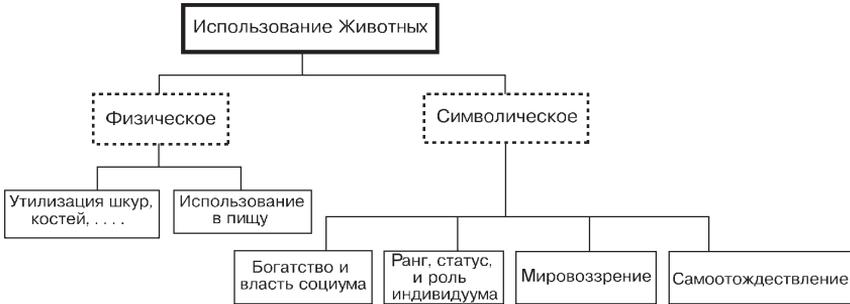


Рис. 2. Аспекты использования животных.

Благодаря этому новому подходу к пониманию теоретической значимости остатков животных археологи начали осознавать, что остатки животных можно рассматривать как важную среду символизма и рационализма, который правил доисторическим миром. С этой точки зрения, остатки животных ничем не отличаются от прочих артефактов, обнаруживаемых археологическими экспедициями. Тем не менее, во многих археологических публикациях до сих пор приводятся только списки костей животных, найденных на раскопах, с количественной информацией в виде частот NISP и MNI (количества костных остатков и минимального количества особей). Затем эти данные используются для примерного подсчета процентного состава стада. К сожалению, прямой корреляции между этими цифрами и реальным стадом нет. Гораздо важнее извлекать из имеющихся костных комплексов такую информацию, как способ забоя, мотивацию древних людей при выборе животных, которые были забиты и использованы, а также возраст животных, определенный на основании состояния зубной системы. Эти данные могут дать многое для понимания практики регулирования состава стада и различий, существовавших в пределах одних и тех же археологических памятников и между ними.

В заключении хотелось бы отметить необходимость более тесного сотрудничества между археологами и зоологами в исследовании экономической и символической природы отношений «человек — животные» в прошлом.



ЛИТЕРАТУРА

- Brain C.K. The hunters or the hunted? An introduction to African cave taphonomy. Chicago: University of Chicago Press, 1981.
- Crabtree P.J. Zooarchaeology and Complex Societies: Some uses of Faunal Analysis for the Study of Trade, Social Status, and Ethnicity // *Archaeological Method and Theory*. V. 2. Tucson, 1990. P. 155–205.
- Hesse B., Wapnish P. Animal Bone Archaeology: from objectives to analysis. Washington: Taraxacum Inc., 1985.
- Lyman R.L. Vertebrate Taphonomy. Cambridge Manuals in Archaeology. Cambridge University Press, 1994.
- Marciniak A. Faunal Materials and Interpretative Archaeology — Epistemology Reconsidered // *Journal of Archaeological Method and Theory*. 1999. V. 6 (4). P. 293–320.
- Meadow R.H. Animal bones — problems for the archaeologist together with some possible solutions // *Paleorient*. 1981. V. 6. P. 65–77.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПИЯВОК ВОДОЁМОВ УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

Л.В.Чёрная*, Н.В.Новикова**

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

**Уральский госуниверситет г.Екатеринбург

В гидросфере Среднего Урала, подверженной мощному прессу антропогенных токсических воздействий, в настоящее время происходят масштабные изменения среды обитания, что влечет за собой как обеднение видового разнообразия, так и нарушение внутривидовых взаимодействий водных организмов.

Исследования в Свердловской области и г. Екатеринбурге показали, что в двенадцати водоёмах обитают пиявки пяти видов, принадлежащих к трём семействам: *Glossiphonia complanata* и *Helobdella stagnalis* (семейство *Glossiphoniidae*), *Erbobdella octoculata*, *E. nigricollis* (семейство *Herpobdellidae*), *Haemopsis sanguisuga* (семейство *Hirudinidae*). По шкале сапробности наиболее чувствительна к токсическим загрязняющим веществам плоская пиявка *G. complanata*, одна из самых распространенных и многочисленных пиявок в водоемах нашего региона. Загрязнение воды, вероятно, действует на нее опосредовано, изменяя условия питания: в загрязнённых водоёмах редко встречаются моллюски, кровь которых она сосёт. Этот вид отсутствует в реке Сысерть (р-н посёлка Сысерть), в озере Аять, в «грязных» радиоактивных донных отложениях, близ Белоярской АЭС и в реке Пышма (водоём с высоким содержанием токсических загрязнителей — Zn,



Mn, Fe, Ni, азота, нитратов), в районе посёлка Садовый в окрестностях г. Ека-ринбурга. В водах р. Пышма доминирует глоточная пиявка *E. nigricollis*, что явно указывает на её высокую резистентность к химическим загрязнениям водоёма. Массовыми и наиболее экологически пластичными видами в регионе наших исследований оказались два вида пиявок: *E. octoculata* и *G. complanata*. Первый вид встречался в десяти, а второй — в восьми из двенадцати обследованных нами водоёмов. Наибольшее видовое разнообразие класса *Hirudinea* (все пять видов) характерно для чистых зон Белоярского водохранилища и для водоёма у посёлка Садовый. Эти виды доминируют в мелководной литорали водоёмов. Большая ложноконская пиявка (*Haemopis sanguisuga*) обнаружена в трёх водоёмах с низкой численностью особей, что, по-видимому, говорит о приуроченности этого вида к территориально ограниченному биотопам со специфическими условиями. Ложноконская пиявка довольно индифферентна в отношении химического состава растворенных в воде веществ. Главными условиями обитания *H. sanguisuga* являются наличие достаточного количества пищи и прибрежной зоны, пригодной для откладки коконов. Величина и вес тела пиявки, несомненно, подвержены популяционным изменениям.

Представители этого вида, обитающие в прибрежной полосе крупного водоёма — Белоярского водохранилища, достоверно отличаются по весу тела от особей, встречающихся во всех других обследованных нами водоёмах ($T1-3 = 4,75 > Tst = 2,45$ и $T1-2 = 5,76 > Tst = 3,36$ при $p = 0,05$). По частоте встречаемости в водоёмах ненамного отстают от двух массовых видов, но уступают им по численности популяции *Helobdella stagnalis* и *E. nigricollis*. Изучение фауны пиявок *E. octoculata* показало, что величина тела особей этого вида варьирует в зависимости от биотопа. Так, наименьший вес тела наблюдался у пиявок, встречающихся в теплых водах Верхне-Тагильского пруда.

Нами отмечается изменчивость окраски тела у пиявок *E. octoculata*, обитающих в водах Белоярского водохранилища. В одном биотопе имеются особи двух морф: единые по массе тела, но отличающиеся по цветовой окраске тела. Изменение окраски наследуемо, но корреляции двух форм окраски с величиной тела нами не обнаружено ($Ta-B = 1,08 < Tst = 2,12$ при $p = 0,05$). Наиболее устойчивые популяции пиявок по их высокой численности отмечены в мелководье озера Шарташ. Акклимация пиявок *G. complanata* к обитанию в тёплых водах Верхне-Тагильского водохранилища идёт по пути повышения средней массы тела особей.

Результаты замеров массы тела особей данного вида показали достоверность различий пиявок, обитающих в Верхне-Тагильском водохранилище от особей этого вида, обитающих во всех исследуемых нами водоёмах ($T1-3 = 6,44 > Tst = 2,07$ и $T2-3 = 10,6 > Tst = 2,14$ при $p = 0,05$). Популяционная изменчивость других видов пиявок по данному показателю отсутствует. Сравнительный



анализ условий обитания пяти видов пиявок показал, что приспособление гидробионтов в исследуемых водоёмах Уральского региона происходит в результате элиминации слабоустойчивой части популяции и сохранения резистентных особей, дающих устойчивые поколения, способные к выживаемости в условиях постоянного поступления токсических соединений в водоём.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КОЭФФИЦИЕНТОВ СХОДСТВА ДЛЯ ОЦЕНКИ УРОВНЯ ТРАНСФОРМАЦИИ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Е. С. Четкина*, **Н. С. Иванова****

**Гимназия № 166, г. Екатеринбург, **Ботанический сад УрО РАН,
г. Екатеринбург*

Под влиянием деятельности человека растительный покров нашей планеты быстро изменяется. В связи с этим важно представить общие тенденции и темпы изменений лесных сообществ. Целью наших исследований является изучение дифференциации лесной растительности под воздействием сплошных рубок, пожаров и других антропогенных воздействий.

Наши исследования проводились в июле-августе 1999 г. на территории лесов Уралмашевского лесхоза Свердловской области, вблизи железнодорожной станции «Сагра». Всего изучено пять растительных сообществ, которые представляют собой разные стадии трансформации наиболее распространенного типа темнохвойных лесов — ельника кислично-разнотравного. Изучены: ельник возраста 180 лет, коротко-производный березняк 55-летнего возраста со вторым ярусом и подростом ели, длительно-производный березняк 55-летнего возраста с единичным подростом ели, вырубка — гарь иван-чайная (4-х летнего возраста) с самосевом березы, сосны, лиственницы и культурами сосны, луг-сенокос без выпаса на месте елового леса, который был вырублен 55 лет назад. Для изучения встречаемости и продуктивности заложено 6–20 площадок размером 1x1 м. Растения срезали на уровне почвы, укосы разбирали по видам. Проведен сравнительный анализ результатов оценки уровня антропогенных изменений структуры лесной растительности, полученных на основе использования различных коэффициентов сходства и мер расстояния. Были использованы в расчетах качественный и количественный коэффициент Сьеренсена, качественный и количественный коэффициент Жаккара, мера канберская и мера расстояния Эвклида.

Нами было выявлено, что под воздействием сплошных рубок и других антропогенных воздействий в структуре подчиненных ярусов происходят качественные и количественные изменения: изменяется видовой состав нижних ярусов,



встречаемость и продуктивность большинства видов травяно-кустарничкового яруса. Из расчетов коэффициентов сходства и мер расстояния было установлено, что качественный состав лесов изменяется в меньшей степени, чем количественный. Так, например, по качественному коэффициенту Жаккара сходство производных сообществ с субкоренным ельником составляет: 0,52 и 0,67 — с березняками с густым и редким подростом ели, соответственно, 0,27 — с гарью и 0,33 — с лугом. По количественным коэффициентам Сьеренсена: 0,26 и 0,18 — березняками с густым и редким подростом ели, 0,04 — с гарью и 0,08 — с лугом.

Однако использование различных коэффициентов приводит к различным оценкам уровня трансформации лесной растительности. Так, например, по качественному коэффициенту Жаккара пробные площади по уменьшению сходства с субкоренным ельником располагаются следующим образом: длительно-производный березняк, коротко-производный березняк, луг-сенокос, гарь иван-чайная, а по мере расстояния Эвклида: коротко-производный березняк, длительно-производный березняк, луг-сенокос, гарь иван-чайная.

СТРУКТУРА ХОРТОБИОНТНОГО АРАХНОКОМПЛЕКСА 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. Пауки как важнейшие энтомофаги играют весьма существенную роль в агрообществах. Их численность в изученных агроценозах составляет от 0,3% до 10,4%.

Сбор материала проводился на территории Челябинской области в сельхозпредприятии Черновское. Пробы беспозвоночных отбирались методом кошения стандартным энтомологическим сачком по 50 одинарных взмахов. Повторность десятикратная. Бралась полуденные укусы летом 1996–1999 гг. на четырех пробных площадках: эспарцет, костер, пшеница, овес. Количественные данные учетов приведены в пересчете на 100 взмахов сачка. Сходство надвидового состава на уровне семейств определялось при помощи индекса общности Чекановского-Сьеренсена в форме b . Для оценки видового разнообразия и выровненности применялись индексы Шеннона (H , J).

Автор выражает глубокую благодарность за помощь в определении данной группы Д.В. Логунову, А.В. Громову, М.П. Золотареву, Г.Н. Азаркиной. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 99-04-49380; 96-04-50801; 01-04-96472).



В результате проведенных исследований было собрано около 1000 пакуобразных, относящихся к 11 семействам. Фауна арахнид изученных агроценозов насчитывает 28 видов пауков и 1 вид сенокосца — *Phalangio opilio*. Во всех изученных агроценологических сообществах наблюдается обедненный видовой состав и низкая численность арахнокомплекса по сравнению с естественными экосистемами, находящимися в той же природной зоне (Полянин, Лагунов, 1992). Основными доминирующими семействами являются линифиды, аранеиды, томизиды, теридииды, тетрагнагиды. При смене доминирующих видов в течение сезона максимальное видовое разнообразие достигается во второй половине лета (наибольшее развитие фитомассы), что особенно характерно для однолетников (пшеница, овес), так как многолетники (костер, эспарцет) подвергаются 2–х-разовому скашиванию за сезон. Структура населения пакуобразных отличается в различных агрокультурах. Наибольшее сходство арахнокомплексов демонстрируют пшеница и эспарцет (Ics-0,7). Такое положение обусловлено сходной структурой преобладающих в этих сообществах семейств: линифид, томизид, тетрагнагид, теридиид, аранеид. Особо выделяется, за счет резкого преобладания аранеид, сообщество костра (Ics-0,5). В исследованных сообществах наибольший индекс разнообразия Шеннона (H) демонстрирует овес, эспарцет и пшеница (H-1,97; 1,96; 1,92 соответственно). Минимальное значение в костре (H-1,36). Индекс выровненности Шеннона (J) составляет 0,85 в овсе, 0,83 — в пшенице, 0,82 — в эспарцете и 0,62 — в костре. Анализ этих данных демонстрирует, с одной стороны, довольно высокое сходство структуры арахнокомплексов многолетника эспарцета и однолетника пшеницы. С другой стороны, многолетники (костер и эспарцет) отличаются от однолетников ярко выраженными доминантами и, вследствие этого, низкой равномерностью распределения. В эспарцете доминирует *Phalangio opilio* (Opilionidae) и *Xysticus cristatus* (Thomisidae). В костре доминируют: июнь — *Hipsosinga pigmea* (Araneidae), *Xysticus cristatus* (Thomisidae), *Microlinyphia pussila* (Linyphiidae); июль — *Microlinyphia pussila* (Linyphiidae); август — *Hipsosinga pigmea* (Araneidae), *Microlinyphia pussila* (Linyphiidae). В однолетних культурах комплексы пакуобразных формируются за более короткий промежуток времени (севооборот, поздние всходы). Для них характерна «непредсказуемая» высокая изменчивость в течение сезона и из года в год, чего не наблюдается в многолетниках, и поэтому не удается выявить постоянных доминантов. Полученные результаты демонстрируют ряд черт, общих для структур арахнокомплексов агроценозов и, в то же время, существенные различия между комплексами отдельных агрокультур.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПОЛОЖЕНИИ ПИТАТЕЛЬНЫХ ОТВЕРСТИЙ НА ДЛИННЫХ ТРУБЧАТЫХ КОСТЯХ БОЛЬШОГО ПЕЩЕРНОГО МЕДВЕДЯ

М.М.Шевелёв, Е.А.Лычкин

Гимназия № 120, г.Екатеринбург

Целью нашей работы было получение данных о расположении питательных отверстий на трубчатых костях большого пещерного медведя на новом материале из пещеры Тайн и сравнение их с уже известными материалами (Воробьёв, Ражев, 2000). По разработанной ранее методике были исследованы локтевые, плечевые и бедренные кости большого пещерного медведя. В результате этих исследований были получены данные, приведённые в таблице. Малые берцовые кости в связи с несовершенством старой были исследованы по новой методике, в основе которой было выделение четырёх новых типов расположения питательных отверстий. Также при изучении малых берцовых костей нами было замечено, что выделенные типы расположены по дуге, крайними точками которой являются основные типы 1 (питательное отверстие расположено на медиальной стороне) и 2 (питательное отверстие расположено на латеральной стороне). При этом изменяется угол вхождения питательного отверстия в тело кости: 30° у типа 1; 45° у типа 1a; 90° у типа 1b; 135° у типа 1c; 165° у типов 2a и 2.

*Таблица. Типы расположения питательных отверстий на длинных трубчатых костях большого пещерного медведя**

Кость	Тип расположения питательного отверстия									Всего
	1	1a	1b	1c	2	2a	3	Нет	Нет?	
Плечевая	9	10	—	2	25	3	—	0	0	49
Локтевая	3	—	—	—	11	—	—	1	0	15
Бедренная	19	—	—	—	11	—	5	0	1	36
Малая берцовая	15	2	13	22	12	20	—	11	16	111

* Прочерк в таблице означает, что данный тип расположения питательных отверстий на этой кости не выделен.

При сравнении полученных нами данных с результатами предшествующей работы (без проведения математического анализа) установлено, что данные по плечевой и локтевой костях различаются несущественно, что подтверждает результаты предшествующих исследований. В отличие от этих костей, данные по соотношению основных типов расположения питательных отверстий на бедренной кости сильно отличаются. Вероятно, для выяснения дей-



ствительных цифр, показывающих соотношение этих типов, нужна более крупная выборка бедренных костей большого пещерного медведя.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01–04–06325.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА РОГАТИКОВЫХ ГРИБОВ УРАЛА

А.Г.Ширяев

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

В результате проведенной работы на всей территории Урала, от Полярного до Южного, было выявлено 117 видов рогатиковых грибов, представляющих четыре порядка класса *Basidiomycetes*. Большая часть из них относятся к порядкам *Cantharellales* и *Gomphales* — 68,5 и 30% соответственно. Порядок *Hericiales* представлен двумя видами, а *Auriculariales* — одним. По спектру порядков и распределению между ними видов исследуемая микобиота близка к европейской.

До наших исследований на Урале было обнаружено 46 видов рогатиковых грибов; нами список был дополнен еще 71 видом, среди них 35 впервые найдены на территории России. На территории Челябинской области нами был обнаружен *Sparassis kazakhstanikus*, ранее считавшийся эндемиком Казахстана. Эндемичных видов для Урала не обнаружено.

Ведущими семействами микобиоты являются *Clavariaceae* (29 видов), *Typhulaceae* (29 видов), *Ramariaceae* (27 видов). В общей сложности три ведущих семейства включают 71% всех видов микобиоты рогатиковых грибов. Также среди крупных семейств можно выделить *Clavariadelphaceae* (8 видов), *Clavulinaceae* (6 видов), *Lentariaceae* (6 видов). Среди родов наибольшим видовым богатством обладают: *Typhula* (28), *Ramaria* (25), *Clavulinopsis* (13), *Clavaria* (10), *Lentaria* (6), *Clavariadelphus* (5), *Clavulina* (5), *Ramariopsis* (5). Оставшиеся 7 родов — одновидовые (*Clavulicium*, *Gomphus*, *Kavinia*, *Macrotyphula*, *Pistillaria*, *Ramaricium*, *Tremellodendropsis*).

Большая часть (75,9%) видов микобиоты Урала принадлежат к широко распространенным — панголарктические, эврирегиональные и евроазиатского типа ареалов; виды более ограниченного распространения в сложении микобиоты играют подчиненную роль, среди них европейские виды — 20,7% (например, *Ramaroiopsis subarctica*, *Macrotyphula tremula*, *Ceratellopsis sagittaeformis*), по одному виду имеют группы с дизъюнктивными ареалами: американо-сибирский (*Clavulinopsis filipes*) и американо-европейский (*Lentaria subcaulescens*). Среди видов евроазиатского типа ареалов, выделяют ряд так называемых «восточных» видов, обычных в Сибири (*Typhula*



struphiopteridis) и в Казахстане (*Sparassis kazahstanicus*), ранее считавшиеся эндемиками данных регионов. Два вида отнесены нами к группе с пантропическими ареалами (*Clavulina cartilaginea*, *Ramaria guyanensis*).

Поскольку микобиота рогатиковых грибов Урала сложена преимущественно широко распространенными во всей бореальной зоне видами, она проявляет высокий уровень видового сходства с микобиотами других районов Евразии. Можно констатировать, что биота рогатиковых грибов Урала ближе стоит к микобиотам Фенноскандии, Западной Европы и Русской равнины, индекс сходства 0,67–0,71. Также высокое сходство (0,63) она обнаруживает с микобиотой Западной Сибири, что выглядит вполне понятным с точки зрения генетических связей лесного покрова этих регионов.

Таким образом, можно говорить, что хотя Уральская горная страна находится на стыке между Европой и Азией и в равной степени соприкасается с обеими этими частями света, а микобиота сложена в основном эврирегиональными и панглоарктическими видами, тем не менее, она по своим особенностям лежит ближе к европейской, чем к азиатской (об этом свидетельствует 20,7% видов с европейским типом ареалов и малое количество видов восточного распространения).

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ СООБЩЕСТВ ГЕРПЕТОБИОНТНЫХ ПАУКООБРАЗНЫХ НА ПЕРЕУВЛАЖНЕННОМ ЛУГУ В ОКРЕСТНОСТЯХ ПЕРМИ

Л.С.Шумиловских

Пермский госуниверситет

Биологическое разнообразие — одна из основных проблем современной экологии. Для его оценки используют индексы разнообразия и доминирования, а также модели разнообразия. Наша работа заключается в анализе применимости индексов разнообразия и доминирования к сообществам паукообразных.

Для решения задачи обработан материал по герпетобионтным паукообразным, собранным почвенными ловушками в течение вегетационного сезона 2000 г. на разнотравно-вейниковом лугу в пойме реки Кама. В качестве фиксирующей жидкости применялся 4%-ный раствор формалина. Материал собран в три промежутка: весенний (май), ранне-осенний (август) и поздне-осенний (сентябрь). Автор искренне признателен за предоставленный материал В.О.Козьминых.



Мэгарран (1992) считает, что структуру сообществ наиболее адекватно отражают модели рангового и частотного распределения. Мы провели сравнительный анализ индексов на соответствие этим моделям.

Ранговое распределение видов весеннего аспекта населения паукообразных описывается моделью геометрического ряда. Адекватность этой модели подтверждает частотное распределение видов: имеется один очень обильный вид — *Pardosa paludicola* (5 баллов по шкале Песенко, 1982) и один обильный вид — *Praestigia kulczynskii* (4 балла).

В августе, по сравнению с маем, разнообразие уменьшается. Мы можем судить об этом по графику распределения видов по обилию: наклон нисходящей ветви кривой становится еще более крутым, а горизонтальная ветвь демонстрирует более плавный переход к малочисленным видам, то есть выровненность, в отличие от весеннего аспекта, уменьшается и стремится к минимальной. На гистограмме частотного распределения находим объяснение сложившейся ситуации: исчезают обильные виды и остается один очень обильный таксон — неполовозрелые особи рода *Pardosa*.

Поздне-осенний аспект характеризуется увеличением видового разнообразия. Это иллюстрирует график распределения видов по обилию, который представлен кривой, переходной между моделью геометрического ряда и моделью лог-ряда. Доминирование отдельных таксонов снижается, увеличивается число видов, представленных единичными особями (семейство *Linyphiidae*).

Итак, разнообразие населения герпетобионтных паукообразных минимально ранней осенью, несколько выше в мае и максимально в сентябре. Доминирование отдельных таксонов снижаются в течение сезона.

Анализ 9 индексов разнообразия на соответствие выведенным соотношениям показал, что адекватно отражают сезонную динамику изменения разнообразия сообществ только **индекс Хилла (N2)** и **вероятность межвидовых встреч (PIE')**. Из трех индексов доминирования ни один не соответствовал картине изменения доминантной структуры.

Итак, почти все индексы оказались неприменимыми к оценке биологического разнообразия в отношении сообществ паукообразных. Таким образом, делаем вывод, что следует полагаться на модели разнообразия и осторожно относиться к интерпретации результатов расчета индексов разнообразия.

Работа выполнена в рамках проектов РФФИ (№ 00–04–49196) и Университеты России (№ 015.07.01.58).

ВЛИЯНИЕ ВЫПАСА ОЛЕНЕЙ НА ИЗМЕНЕНИЕ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ СООБЩЕСТВ С ДОМИНИРОВАНИЕМ ЛИШАЙНИКОВ

С.Н.Эктова

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Традиционно считается, что антропогенные воздействия приводят к уменьшению видового разнообразия растительных сообществ. Однако, для предтундровых лесов Западной Сибири отмечалось увеличение флористического разнообразия вследствие воздействия выпаса, в результате дробления монотонного лишайникового покрова на фрагменты с разным соотношением компонентов (Магомедова, 1994).

Целью данной работы стало исследование изменения видового разнообразия сообществ с доминированием лишайников, находящихся под воздействием выпаса оленей в условиях горных и равнинных тундр.

Материалами для работы послужили полевые сборы, проведенные в высокогорьях Полярного Урала в верховьях рек Большая Хадата и Большое Щучье, где традиционно ведется выпас северного оленя, оказывающий значительное влияние на состояние растительного покрова в связи с использованием пастбищ в бесснежный период, а также на равнинных тундрах в окрестностях пос. Аксарка. Район исследований расположен в зоне субарктических тундр, полосе южных (кустарничковых) тундр.

Во всех обследованных точках анализировалась структура растительного покрова, вдоль экологических профилей описывались растительные сообщества и лишеносинузии. Использовались традиционные геоботанические методы: на учетных площадках 0,625 м² определялся видовой состав, обилие каждого вида, покрытие, наличие повреждений. Было выполнено 45 общих геоботанических описаний сообществ горных тундр, 20 описаний равнинных субарктических тундр.

Видовое разнообразие оценивалось тремя показателями: 1) общим числом видов лишайников, зарегистрированных на всех площадках в данном фитоценозе (видовое богатство); 2) с использованием индекса разнообразия Симпсона (Миркин, Розенберг, 1983; Мэгаран, 1990).

Влияние выпаса анализировалось путем сравнения видового разнообразия исследуемых сообществ вне выпаса и на территориях, где он ведется, как для всего сообщества в целом, так и для лишайников.

Выявлено 164 вида растений, в том числе 73 вида лишайников.

Видовое разнообразие исследованных тундровых фитоценозов можно оценить как высокое в целом для сообществ, так и для лишайников.



Наименьшее число видов характерно для равнинных тундр (28–37 видов, из них на лишайники приходится 10–21 вид), наибольшее отмечается для горных (26–49 видов, из них — 22–33 вида лишайников) и предгорных сообществ, что связано с большим разнообразием экотопов. Равнинные тундры сходны с предгорными по числу видов лишайников.

Участие лишайников в видовом спектре всех сообществ превышает 30%: горные тундры — 53–71% от общего числа видов в сообществе, равнинные тундры — 37–42%. Это характерно как для территорий с высокой пастбищной нагрузкой, так и для районов, не подверженных выпасу.

Выявлена общая тенденция увеличения видового разнообразия сообществ в градиенте нагрузки.

В предгорьях общее число видов резко возрастает за счет цветковых растений, участие лишайников в этом процессе невелико. Для равнинных тундр увеличение видового богатства не столь значительное, происходит главным образом за счет лишайников, путем замещения моновидовых сообществ, сформированных лишайниками рода *Cladina*, поливидовыми (активно внедряются виды родов *Cladonia*, *Cetraria*, *Flavocetraria*). Этот процесс происходит на стадиях слабой трансформации растительного покрова выпасом. При глубоком изменении растительного покрова высокое разнообразие сообществ сохраняется, однако столь резкого возрастания числа видов больше не наблюдается.

Для горных тундр, характеризующихся наиболее интенсивными пастбищными нагрузками, отмечается повышение видового богатства в основном за счет лишайников в каменистых кустарничковых сообществах. В травяно-кустарничково-моховых тундрах выявлено увеличение флористического разнообразия за счет высших растений, главным образом злаков и осок.

Индекс разнообразия Симпсона для наиболее распространенных фитоценозов на пастбищах возрастает в равнинных тундрах в 1,4 раза, в предгорьях — до 2,5 раз, в горных тундрах — в 1,5 раза. Более показательнее это изменение для сообщества в целом, чем по отдельным группам растений, в частности, по лишайникам.

На горных пастбищах отмечается изначально высокое видовое разнообразие сообществ, что обусловлено разнообразием местообитаний и большей динамичностью субстратов. Для участков горных тундр вне выпаса не характерно формирование монолитных покровов одним или двумя видами лишайников, что встречается на равнинах. Для последних изменение показателя разнообразия в градиенте нагрузки связано в основном не с увеличением во флоре числа видов, а с изменением роли отдельных видов в сообществе.

При слабых пастбищных нагрузках и незначительных нарушениях для фитоценозов характерно низкое разнообразие, приближающееся к разнообразию сообществ на контрольных участках.



Использование критерия Симпсона показало, что антропогенно измененные территории характеризуются наиболее высоким видовым разнообразием, в то время как сообщества, находящиеся вне выпаса, обладают средними показателями разнообразия (рис. 1).

В отношении лишайников эта картина характерна для горных тундр. В равнинных тундрах прослеживается увеличение доли сообществ с низкими показателями разнообразия. В этом проявляется их большая чувствительность к нагрузкам.

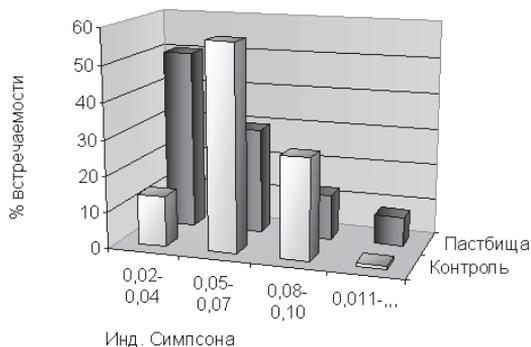


Рис. 1. Распределение сообществ по значению критерия Симпсона.

Все изменения флористического разнообразия лишайников происходят в ущерб кормовым видам.

Для оценки флористического разнообразия наиболее информативным оказался индекс видового богатства, так как он отображает полноту флоры и прост в интерпретации результатов. В сочетании с показателями обилия, покрытия позволяет отразить участие разных видов и групп растений в структуре растительного покрова. Индексы доминирования удобны в сочетании с ним, указывая на изменение характера доминирования и ценотической роли видов.

На основе полевых данных были выделены 4 стадии нарушенности растительного покрова равнинных тундр выпасом оленей (рис. 2): 1. Территории, не используемые в качестве пастбищ; 2. Слабо используемые пастбища (нарушение растительного покрова выражается в наличии троп, уменьшении высоты, покрытия, запасов); 3. Сильно сбитые пастбища (запас лишайников равен 0, высота до 1,5 см); 4. Стойбища. При переходе от первой стадии к четвертой наблюдается увеличение общего числа видов, но на месте оленеводческих стоянок резко снижается обилие всех видов.

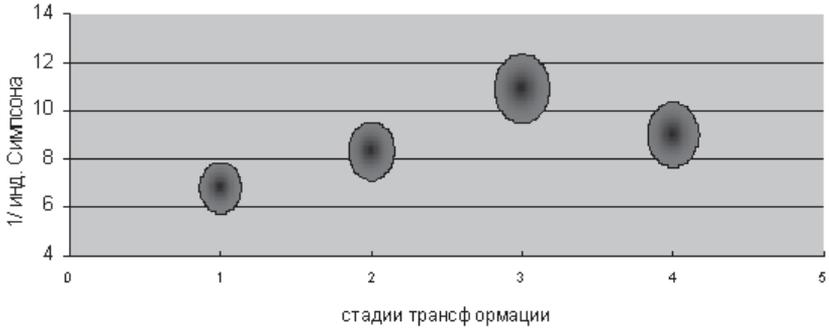


Рис. 2. Использование индекса разнообразия для выделения стадий трансформации растительного покрова выпасом.

Использование индекса Симпсона для оценки разнообразия лишайников подтвердило корректность выделения стадий трансформации растительного покрова: по мере увеличения нагрузок идет возрастание индекса разнообразия, затем его снижение.

Выражаю огромную благодарность за помощь в сборе полевых материалов и предоставленные данные по высшим растениям Л.М. Морозовой, за ценные методические рекомендации и помощь при анализе материалов М.А. Магомедовой.

ЛИТЕРАТУРА

- Магомедова М.А. Лишайники предтундровых лесов Западной Сибири // Ботан. ж. 1994. Т. 79, № 11. С. 1–12.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 134 с.
- Мэгарран А. Экологическое разнообразие и методы его оценки. М.: Наука, 1990. 182 с.

МОНИТОРИНГ И ОХРАНА БИОРАЗНООБРАЗИЯ РАСТЕНИЙ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ СЫСЕРТЬ

М.М.Юдин

Уральский госуниверситет, г.Екатеринбург

Нижнее течение реки Сысерть в районе ее слияния с Исетью (Сысертский район Свердловской области) расположено в подзоне лесостепи бореальной зоны. Типичными здесь являются растительные сообщества лесного типа



(сосняки), но представлены и другие типы сообществ. На склонах южной экспозиции размещаются степные и петрофильные группировки, вдоль рек Исети и Сысерти располагаются пойменные системы сообществ, в многочисленных старицах этих рек встречаются болотные экосистемы.

Проходящие здесь многолетние исследования позволяют нам говорить об уникальности этого района, как во флористическом отношении, так и фаунистическом. В данном районе обитает около 40 видов растений, занесенных в Красную книгу Среднего Урала, представлены, по крайней мере, три вида из Красной книги РСФСР — *Minuartia helmii* (Fisch. ex Ser.) Schischk., *Cypripedium calceolus* L. и *Stipa pennata* s.str. Кроме уже перечисленных, 12 видов отнесены к редким видам Урала (Горчаковский, Шурова, 1982). Таким образом, растительные сообщества указанного района отличаются высокой видовой насыщенностью с включениями редких растений. Здесь же отмечены и редкие виды животных, занесенные в Красные Книги разного уровня: цикада горная (*Cicadetta montana*), красотел пахучий (*Calosoma sycophanta*), шмель моховой (*Bombus muscoreum*), орел-могильник (*Aquila heliaca*, самое северное гнездовье в ареале). Постоянные исследования (с начала 60-х годов XX века), проходящие на базе биологической станции УрГУ, позволяют нам говорить о ведении здесь непрерывного локального мониторинга на протяжении уже почти сорока лет. Аналогичные данные отсутствуют даже по заповедникам нашей области, которые, хотя и основаны раньше биостанции УрГУ, но имели многолетний перерыв в своем функционировании ввиду закрытия и реорганизации в 50-х годах прошлого века. Таким образом, данный район является точкой уникальных многолетних мониторинговых наблюдений, аналогичной которой в нашей области почти нет. Очевидна необходимость комплексной охраны растительного и животного мира данной территории. Целями этой охраны должно являться сохранение биоразнообразия животных и растений в районе нижнего течения реки Сысерть в сочетании с контролируемой рекреацией.

В изложенных выше целях мы предлагаем создать в нижнем течении реки Сысерть охраняемую природную территорию необычного статуса — учебно-заповедное хозяйство «Биостанция УрГУ». Обычные типы охраняемых природных территорий здесь неприемлемы в силу разных причин. Границы ее предлагается провести по естественным окраинам лесного массива. Данная охраняемая природная территория призвана выполнять следующие цели: сохранение имеющихся видов растений и животных (в том числе редких), ведение локального мониторинга имеющихся растительных сообществ, создание учебных троп в целях экологического образования населения, изучение процессов синантропизации растительного покрова, обеспечение условий прохождения полевой практики студентам Уральского государственного университета.



ВЫВОДЫ:

1. Многочисленные данные исследований нижнего течения реки Сысерть позволяют говорить о большой видовой насыщенности данного района, в том числе редкими видами растений и животных.

2. На базе существующей биологической станции УрГУ планируется создание Учебно-заповедного хозяйства, предназначенного как для учебных, так и для научных целей.

ХРОМОСОМНАЯ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ НЕСТАБИЛЬНОСТЬ У ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ (*ELLOBIUS TALPINUS*) ИЗ КУРГАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Л.Э.Ялковская

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г.Екатеринбург

При оценке состояния природных популяций мелких млекопитающих, подвергающихся воздействию разного рода стрессов, успешно используются такие показатели, как частота хромосомных нарушений в соматических клетках и величина флуктуирующей асимметрии билатеральных структур, отражающие геномную и онтогенетическую нестабильность (Захаров, 1987; Гилева, 1997). Одновременное изучение данных показателей позволит оценить соотношение хромосомной и онтогенетической нестабильности в связи с межпопуляционной и межвидовой дифференциацией млекопитающих. При такого рода исследованиях нельзя не учитывать возраст и пол животных, которые могут оказывать влияние и на частоту цитогенетических нарушений (Лильп, Корогодина, 1981), и на величину флуктуирующей асимметрии (Васильев и др., 1996).

Цель работы: изучить частоту спонтанных хромосомных мутаций и уровень флуктуирующей асимметрии у обыкновенной слепушонки из Курганской области с учетом пола, возраста животных и принадлежности к определенной окрасочной морфе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом служила обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus*). Животных отлавливали в мае 1998 и 1999 гг. в Курганской области в 3 км от д. Ключики по автотрассе Курган-Куртамыш. Анализ костно-мышечной ткани и печени животных на содержание радионуклидов и тяжелых металлов показал наличие на данной территории глобального уровня загрязнения. Оценкой хромосомной нестабильности служила средняя доля метафазных клеток с хромо-



сомными и геномными (суммарная частота анеу- и полиплоидных клеток) нарушениями, а также с пробелами. Препараты были приготовлены по стандартной методике из костного мозга бедренной кости. Онтогенетическая нестабильность оценивалась по величине флуктуирующей асимметрии 12 краниометрических признаков: коронарной и альвеолярной длины M^2 , M_1 и M_3 , альвеолярных длин верхнего и нижнего зубного рядов, высоты и длины нижней челюсти, длины носовых костей и резцового отверстия. Измерения с помощью микроскопа МБС-9, снабженного окуляр-микрометром, выполнялись на правой и левой стороне дважды при каждом из двух положений черепа на предметном столике (поворот на 180°), т.е. каждый признак был измерен четыре раза. При проведении дальнейшей работы следовали методологии, рекомендованной Палмером (Palmer, 1994). При статистической обработке использовался критерии χ^2 , Манна-Уитни и дисперсионный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По частоте клеток с хромосомными aberrациями и пробелами выборки за 1998 и 1999 г. отличались недостоверно ($\chi^2=0,016$ и $0,024$ соответственно, $p>0,05$), однако по встречаемости клеток с геномными нарушениями различия были достоверны ($\chi^2=5,367$, $p<0,05$), поэтому выборки анализировались отдельно. Обыкновенная слепушонка имеет относительно большую продолжительность жизни (до 7 лет, по данным Н.Г. Евдокимова). При проведении нашего исследования мы разбили изучаемых животных по возрасту на две группы: I — зверьки первого и второго и II — третьего и четвертого года жизни. Двухфакторный дисперсионный анализ не выявил значимого влияния на частоту клеток с хромосомными нарушениями и пробелами пола и возраста изучаемых животных. Сходная картина наблюдается и в отношении геномных нарушений в выборке за 1999 г. В выборке 1998 г. влияние пола и возраста изучаемых животных на частоту анеу- и полиплоидных клеток оказалось значимым ($F=10,407$, $p=0,008$).

Обыкновенная слепушонка обнаруживает полиморфизм по окраске меха. На юге ареала встречаются зверьки только бурого цвета, на севере — черного, в Курганской области обитают животные черной, бурой и переходной окраски. Животные разных окрасочных морф обладают различной стресс-реактивностью (Мошкин и др., 1991). Однако отличия по изучаемым нами цитогенетическим показателям у животных разной окраски были недостоверны.

Поскольку изучаемые нами выборки были разнородны по возрастному составу, можно было ожидать наличие внутригрупповых различий по размерам тела животных, которые могут оказывать влияние на оценки флуктуирующей асимметрии краниометрических признаков (Захаров, 1987). Поэтому в качестве показателя флуктуирующей асимметрии был использован индекс



ФА2, который представляет собой разность между размерами признака на правой и левой стороне черепа (без учета знака), отнесенную к его среднему значению, и, как правило, в значительно меньшей степени зависит от абсолютных размеров (Palmer, 1994). Так как достоверных отличий между выборками 1998 и 1999 гг. по ФА2 всех признаков (критерий Манна-Уитни) не обнаружено, то выборки были объединены. Трехфакторный дисперсионный анализ (особь/сторона черепа/положение на столике) позволил нам оценить значимость флуктуирующей и направленной асимметрии. Среди девяти признаков, величина флуктуирующей асимметрии которых оказалась значимой, были как альвеолярная, так и коронарная длины M^2 , M_3 и альвеолярная длина M_1 . Близка к значимой и флуктуирующая асимметрия коронарной длины M_1 . Это свидетельствует о правомочности использования для изучения флуктуирующей асимметрии не только альвеолярной, но и коронарной длины коренных зубов. В случае длины носовой кости, альвеолярной длины M_1 и M_3 , а также коронарной длины M_3 была сделана поправка на направленную асимметрию (Palmer, 1994). Проверка на нормальность распределения индекса ФА2 с учетом знака методом Колмогорова-Смирнова позволила исключить наличие антисимметрии у изучаемых признаков. Влияние возраста изучаемых животных (дисперсионный анализ) оказалось значимым только по отношению к ФА2 альвеолярной длины M^2 (табл. 1), с возрастом у обыкновенной слепушонки происходит уменьшение флуктуирующей асимметрии у этого признака.

Таблица 1. Индексы ФА2 девяти краниометрических признаков у обыкновенной слепушонки из разных выборок и разных возрастных групп

Год/полюс	Возраст	Конь/двоячок	Средние значения индекса ФА2 ($\times 10^3$)								
			Коронарная длина M_2	Альвеолярная длина M_2	Длина резцового отверстия	Длина носовых костей	Альвеолярная длина M_1	Коронарная длина M_3	Альвеолярная длина M_3	Альвеолярная длина M_1	Зубной ряд
1998	I	10	12,16	30,40	26,56	40,47	9,39	11,95	23,88	6,90	19,65
	II	5	16,23	17,72	43,02	27,59	14,87	19,19	29,61	7,24	16,12
1999	I	21	16,92	20,76	33,76	29,40	14,81	23,86	18,58	11,69	15,85
	II	10	14,38	13,39	32,27	17,68	21,45	32,32	22,69	9,82	8,23
Год облюва	F		0,106	2,112	0,072	1,616	3,450	1,745	0,326	1,418	1,865
	P		0,747	0,154	0,789	0,213	0,071	0,194	0,571	0,241	0,179
Возраст	F		0,029	4,349	1,287	2,222	3,503	0,686	0,212	0,062	1,696
	P		0,865	0,043	0,263	0,146	0,068	0,413	0,648	0,805	0,200

Примечание: взаимодействие факторов во всех случаях незначимо.



Пол животного не оказывал значимого влияния на индекс ФА2 всех признаков (табл. 2), в то время как принадлежность к определенной окрасочной морфе оказалась значимой для длины носовых костей. Наибольшей онтогенетической нестабильностью обладают животные переходной окраски. Возможно, что это связано с особенностью изучаемой популяции, поэтому необходимы межпопуляционные сравнения, как с полиморфными, так и мономорфными по окраске популяциями.

Таблица 2. Индексы ФА2 девяти краниометрических признаков у обыкновенной слепушонки разного пола и окраски меха: I-черная; II-бурая; III-переходная

Окраска	Пол	Кол-во животных	Средние значения индекса ФА2 ($\times 10^3$)								
			Коричневая длина М ²	Альвеолярная длина М ²	Длина резцового отверстия	Длина носовых костей	Альвеолярная длина М ₁	Коричневая длина М ₁	Альвеолярная длина М ₅	Альвеолярная длина нижнего зубного ряда	Высота нижней челюсти
самцы	I	13	18,01	19,64	34,55	27,47	16,30	29,18	15,52	11,55	18,98
	II	8	12,61	12,50	37,47	20,03	16,61	27,63	23,52	8,01	10,70
	III	9	14,27	26,91	29,52	44,05	11,64	16,43	39,77	4,90	13,29
самки	I	5	21,11	19,78	36,32	18,35	11,55	31,63	20,35	12,41	8,63
	II	6	12,58	20,55	27,69	23,64	17,09	19,88	11,76	8,24	9,83
	III	5	12,52	30,00	29,39	42,04	16,54	1,94	17,42	16,05	29,29
пол	F		0,011	0,667	0,182	0,117	0,029	0,711	0,002	2,313	0,245
	P		0,916	0,419	0,672	0,735	0,957	0,405	0,967	0,136	0,623
окраска	F		1,120	2,329	0,289	3,549	0,338	2,422	0,653	0,740	2,578
	P		0,336	0,110	0,751	0,041	0,715	0,103	0,526	0,484	0,089

Примечание: взаимодействие факторов значимо в случае высоты нижней челюсти ($F=4.107$ $p=0.024$).

ВЫВОДЫ

На хромосомную и онтогенетическую нестабильность обыкновенной слепушонки возраст и пол изучаемых животных не оказывают значимого влияния. Исключение составляет альвеолярная длина М², для которой обнаружено достоверное уменьшение ФА2 с возрастом.

Принадлежность животного к определенной окрасочной морфе не влияет на цитогенетические показатели и величину ФА2 краниометрических признаков, за исключением длины носовых костей.



Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ: № 99–04–48965, № 00–15–97952, №01–04–96408.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Фенетический мониторинг популяций красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // *Экология*. 1996. № 2. С. 117–125.
- Гилева Э.А. Эколого-гентический мониторинг с помощью грызунов (уральский опыт). Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1997. 105 с.
- Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-фенетический подход). М.: Наука, 1987. 216 с.
- Лильп И.Г., Корогодина Ю.В. Спонтанные и индуцированные aberrации хромосом в клетках костного мозга мышей разных линий при старении // *Цитология*. 1981. Т. 23, № 10. С. 1174–1179.
- Мошкин М.П и др. Изменчивость кортикостероидной функции в популяциях обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*) // *Успехи современной биологии*. 1991. Т. 111, вып. 1. С. 95–100.
- Palmer A.R. Fluctuating asymmetry analyses: a primer // *Developmental instability: its origins and evolutionary implications*. Kluwer Acad. Publ., 1994. P. 335–364.

СОДЕРЖАНИЕ

ХОД РОСТА ПО ВЫСОТЕ ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫХ КУЛЬТУР НА ЮЖНОМ УРАЛЕ Л.П.Абрамова, В.П.Абрамов	3
ТРОФИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ РАЗНЫХ ФЕНОТИПОВ ГУСЕНИЦ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА (<i>LYMANTRIA DISPAR</i> L.) В УСЛОВИЯХ ЛАБОРАТОРНОГО ВЫРАЩИВАНИЯ Е.М.Андреева	4
ОСТАТКИ КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ИЗ ОТЛОЖЕНИЙ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ЧЕРЕМУХОВО-1 (РАСКОП 4) О.П.Бачура	8
ИЗУЧЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ТИПОВ РАСТЕНИЙ СТЕПЕЙ ЮЖНОЙ БУРЯТИИ И.В.Белоусов, Л.А.Иванов	12
ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ДИАТОМОВОЙ ФЛОРЫ ОБРАСТАНИЙ Р. СЫЛВЫ П.Г.Беляева	16
МОНИТОРИНГ ЗА СОСТОЯНИЕМ РЕДКИХ ВИДОВ МХОВ НА ПРИМЕРЕ БИОСТАНЦИИ УРГУ А.Я.Березина	17
КОРРЕЛЯЦИОННЫЙ АНАЛИЗ ДЕРМАТОГЛИФИЧЕСКОЙ КОНСТИТУЦИИ ЖИТЕЛЕЙ Г. ТЮМЕНИ В.А.Бузмаков	19
ВЛИЯНИЕ ГЕНОТИПИЧЕСКОЙ СРЕДЫ И ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ НА ФЛУКТУИРУЮЩУЮ АСИММЕТРИЮ ЧИСЛА ФАСЕТ В СЛОЖНОМ ГЛАЗУ <i>DROSOPHILA MELANOGASTER</i> Г.Г.Быкова	23
АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ <i>RUBUS IDAEUS</i> L.S.STR. ПО СТРУКТУРЕ ПОБЕГОВОЗОБНОВЛЕНИЯ А.Г.Быструшкин	26
О МЕЖТАКСОННОМ РАЗНООБРАЗИИ ОБЪЕМА ЧЕРЕПНО-МОЗГОВОЙ ПОЛОСТИ МЕЛКИХ ГРЫЗУНОВ А.Ю.Вигоров, Ю.Л.Вигоров	28
ЭКОЛОГИЯ УНГУРСКОЙ ПОЛЕВКИ В ВОСТОЧНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ Л.Л.Войга	32



РАЗМЕРЫ ДЛИННЫХ ТРУБЧАТЫХ КОСТЕЙ БОЛЬШОГО ПЕЩЕРНОГО МЕДВЕДЯ СРЕДНЕГО УРАЛА	
А.А.Воробьев	38
ВЛИЯНИЕ СОЕДИНЕНИЙ ЛИШАЙНИКОВ НА РАЗВИТИЕ ТРУТОВЫХ ГРИБОВ	
А.А.Вотинцева	42
БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ ЗОЛОТВАЛА ВЕРХНЕТАГИЛЬСКОЙ ГРЭС	
О.З.Галимова, Н.В.Лукина	46
ИСКОПАЕМАЯ И РЕЦЕНТНАЯ ФАУНА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ОКРЕСТНОСТИ ПЕЩЕРЫ НУКАТСКАЯ (ЮЖНЫЙ УРАЛ)	
А.Ф.Гилязов	48
К ИСТОРИИ СОВРЕМЕННЫХ ПОДВИДОВ УЗКОЧЕРЕПНОЙ ПОЛЕВКИ	
И.Б.Головачев, Н.Г.Смирнов, Э.В.Добышева, Д.В.Пономарев	49
МОРОЗОБОЙНЫЕ ПОВРЕЖДЕНИЯ В РАННЕЙ И ПОЗДНЕЙ ДРЕВЕСИНЕ ХВОЙНЫХ ДЕРЕВЬЕВ, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ ЛЕСОТУНДРЕ	
М.А.Гурская	57
СВЕТЛЫЕ КОЛЬЦА В ДРЕВЕСИНЕ ХВОЙНЫХ ДЕРЕВЬЕВ В УСЛОВИЯХ ПРИОБСКОЙ ЛЕСОТУНДРЫ	
М.А.Гурская, Н.М.Дэви	59
РОЛЬ ПУРПУРНЫХ НЕСЕРНЫХ БАКТЕРИЙ В БИОДЕГРАДАЦИИ УГЛЕВОДОРОДОВ НЕФТИ	
С.В.Драчук, А.И.Маркина, Д.Г.Смирнова	62
ФЛОРА ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ ОБНАЖЕНИЙ УЛЬТРАОСНОВНЫХ ГОРНЫХ ПОРОД СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ	
Д.В.Дьяконов	71
ОСОБЕННОСТИ ПОВРЕЖДЕНИЯ ЛИПЫ МЕЛКОЛИСТНОЙ ЧЛЕНИСТОНОГИМИ-ФИЛЛОФАГАМИ В ГОРОДЕ ИЖЕВСКЕ	
И.В.Ермолаев, О.В.Сидорова	72
К ВОПРОСУ О СОПРЯЖЕННОЙ ЭВОЛЮЦИИ ПАРАЗИТОВ И ХОЗЯЕВ	
О.Н.Жигилева	73
ДИНАМИКА ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ TARAXACUM OFFICINALE S.L. В УСЛОВИЯХ ТОКСИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ	
Т.В.Жуйкова, Ю.М.Березина, И.В.Язькова	77



РЕПРОДУКТИВНАЯ СТРУКТУРА TARAXACUM OFFICINALE S.L. В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ Т.В.Жуйкова, О.А.Северюхина	79
СТРОЕНИЕ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ PINUS SYLVESTRIS L. В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ (УФИМСКИЙ ПРОМЫШЛЕННЫЙ ЦЕНТР) Г.А.Зайцев	84
ФЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ГЛАЗЧАТЫХ ПЯТЕН БАРХАТНИЦ (LEPIDOPTERA: SATYRIDAE) Е.Ю.Захарова	88
ИЗУЧЕНИЕ ЯВЛЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ НА РАЗНЫХ СТРУКТУРНЫХ УРОВНЯХ А.В.Иванов	97
РАДИАЛЬНЫЙ ПРИРОСТ ХВОЙНЫХ ПОРОД В СУБАРКТИКЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ Ю.В.Карасева	100
ВЛИЯНИЕ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ И ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ПТЕНЦОВ МУХОЛОВКИ- ПЕСТРУШКИ А.А.Карфидова	104
РЕАКЦИЯ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТЬЕВ BETULA VERRUCOSA РАЗНОГО ВОЗРАСТА НА ЗАГРЯЗНЕНИЕ СРЕДЫ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ Е.А.Клепикова	105
СРЕДНЕГОЛОЦЕНОВЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ИЗ ПОСЕЛЕНИЯ ДРЕВНЕГО ЧЕЛОВЕКА ЭПОХИ БРОНЗЫ ЩЕТКОВО-2 П.А.Колмогоров, А.С.Поклонцев	107
НАКОПЛЕНИЕ СЕРЫ ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИМИ ГРИБАМИ ОРЕНБУРГСКОЙ ОБЛАСТИ Н.В.Колонтаева	108
ИЗМЕНЕНИЕ СООТНОШЕНИЯ ЦЕНОТИЧЕСКИХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП РАСТЕНИЙ В ХОДЕ САМОЗАРАСТАНИЯ ОТВАЛОВ САРБАЙСКОГО РУДНИКА Д.Т.Коньсбаева	110
ПОЧВЫ АРХЕОЛОГИЧЕСКИХ ПАМЯТНИКОВ КАК АНТРОПОГЕННО- ПРИРОДНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ (НА ПРИМЕРЕ ПАМЯТНИКОВ ТАЕЖНО-ЛЕСНОЙ ЗОНЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ) И.Н.Коркина	112



ФАУНЫ ГРЫЗУНОВ ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ — ГОЛОЦЕНЕ	
Е. А. Кузьмина, Н. Г. Смирнов, Т. П. Коурова	121
СТРУКТУРА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПЕРЕУВЛАЖНЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ	
Н. Б. Куянцева	127
ОДНА ПОПУЛЯЦИЯ — ДВА РЕЖИМА ДИНАМИКИ?	
И. А. Кшнясев	132
АНАЛИЗ ОСОБЕННОСТЕЙ СТРУКТУРЫ РИСУНКА ПОКРОВОВ У РАЗНЫХ ЦВЕТОВЫХ МОРФ ГОПЛИИ ЗОЛОТИСТОЙ (<i>NOPLIA AUREOLA PALL.</i>) В ВОСТОЧНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ	
Н. Л. Лобанова	137
ВЛИЯНИЕ КОРНЕВОЙ КОНКУРЕНЦИИ ДРЕВОСТОЯ НА ФАКТОРЫ МИКРОБИОТОПА И РОСТ ПОДРОСТА ЕЛИ	
Е. И. Локосова	144
КРАНИОМЕТРИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ ЗАКАЗНИКА «ПРЕДУРАЛЬЕ»	
В. А. Лучникова	148
ОЦЕНИВАНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ И ПОДВИЖНОСТИ ОСОБЕЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ МЕТОДОМ МНОГОСУТОЧНОГО ОТЛОВА	
К. В. Маклаков, А. А. Соколов, Ф. В. Кряжимский	149
ОСТАТКИ КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ИЗ ОТЛОЖЕНИЙ ЛОВВИНСКОЙ ПЕЩЕРЫ	
М. В. Мамяченкова	160
ВЛИЯНИЕ РАСПРЕСНЕНИЯ И ЭВТРОФИРОВАНИЯ НА СОСТОЯНИЕ ЗООПЛАНКТОНА И ЗООБЕНТОСА МЕЗОГАЛИННОГО ОЗЕРА СИНЕГЛАЗОВО	
Е. В. Марушкина	161
МНОГОМЕРНЫЙ КРАНИОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПАМИРСКИХ И АРЧЕВЫХ ПОЛЕВОК И ИХ ГИБРИДОВ	
Н. А. Минина, И. А. Васильева	163
ХРОМ, НИКЕЛЬ, КОБАЛЬТ В СИСТЕМЕ ПОЧВА–РАСТЕНИЕ–ЖИВОТНОЕ В РАЙОНЕ ЕСТЕСТВЕННОЙ ГЕОХИМИЧЕСКОЙ АНОМАЛИИ	
Е. В. Михеева	167



КОМПЛЕКСНАЯ ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ДРЕВОСТОЕВ КЕДРА СИБИРСКОГО В РАЙОНЕ ИНТЕНСИВНОЙ НЕФТЕДОБЫЧИ А.Е.Морозов	169
ЧИСЛЕННОСТЬ ПЕРНАТЫХ ХИЩНИКОВ НА СЫЛВЕНСКОМ СТАЦИОНАРЕ В 1995–2000 ГГ. А.Э.Мусихин	172
СОСТОЯНИЕ ИММУННОЙ СИСТЕМЫ ЛЕСНЫХ МЫШЕЙ, ОБИТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ РАДИОНУКЛИДНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ И.А.Пашнина	173
ПОИСК АКТИВНЫХ БАКТЕРИАЛЬНЫХ ШТАММОВ, АККУМУЛИРУЮЩИХ ИОНЫ ЦЕЗИЯ Т.А.Пешкур	177
ПОЗДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЕ КРУПНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ГРОТ РАСИК, КАМСКОЕ ПРИУРАЛЬЕ И.Н.Подопригора	184
МИКРОСУКЦЕССИОННАЯ ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ВЫХОДАХ ИЗВЕСТНЯКА И ДУНИТА РЕКИ ИСЕТЬ Е.А.Порывкина	185
БРИОФЛОРА Г. ЕКАТЕРИНБУРГА Л.Ю.Прудникова	187
ВЫБОР ИНДЕКСА АЛЬФА-РАЗНООБРАЗИЯ ЗООПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ДЛЯ ОЦЕНКИ ТРОФИЧЕСКОГО СТАТУСА ВОДОЁМА НА ПРИМЕРЕ НЕКОТОРЫХ ОЗЁР ЧЕБАРКУЛЬСКОЙ ГРУППЫ К.С.Пузнецките	190
ДИНАМИКА ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ НЕСТАБИЛЬНОСТИ У РЫЖЕЙ ПОЛЁВКИ ИЗ РАЗНЫХ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫХ ГРУППИРОВОК С.Б.Ракитин	191
ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ НЕСТАБИЛЬНОСТЬ У ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ ПОЛЕВОК В СВЯЗИ С ИХ РЕПРОДУКТИВНЫМ СТАТУСОМ С.Б.Ракитин, О.В.Кручинина	200
ИЗМЕНЕНИЕ РАЦИОНА ПТИЦ–ДУПЛОГНЕЗДНИКОВ В ГРАДИЕНТЕ ТОКСИЧЕСКОЙ НАГРУЗКИ Л.В.Ракитина	202
ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ ЧЕРЕПА ВЗРОСЛЫХ СОБОЛЕЙ М.Н.Ранюк	203



ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ ИМАГИНАЛЬНЫХ ДИСКОВ В ПЕРИОД ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ <i>DROSOPHILA MELANOGASTER</i>	
Е.В.Рыбакова	204
ХАРАКТЕРИСТИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ООМЕТРИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ОКОЛОВОДНЫХ И ВОДОПЛАВАЮЩИХ ПТИЦ ОТДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ КАМСКОГО И ВОТКИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ	
А.В.Рыбкин	208
СТРУКТУРА ЭПИФИТНЫХ ЛИХЕНОСИНУЗИЙ В ЛИСТВЕННИЧНЫХ РЕДКОЛЕСЬЯХ НА ВЕРХНЕЙ И СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ ЛЕСА	
Н.Ю.Рябицева	209
ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ГРАНИЦЕ ПОДТАЕЖНОЙ И ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОН ЗАУРАЛЬЯ В СРЕДНЕМ И ПОЗДНЕМ ГОЛОЦЕНЕ	
Н.Е.Рябогина, Т.Г.Семочкина, С.И.Ларин	211
ДЕЙСТВИЕ ЭКОТОКСИКАНТОВ НА СИСТЕМУ КРОВИ РЫЖЕЙ ПОЛЁВКИ (<i>CLETHRIONOMYS GLAREOLUS SCHREBER, 1780</i>) ИЗ ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ	
О.А.Сагонкина	215
ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ НЕМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЧЕРЕПА КАК ПОКАЗАТЕЛЬ НЕСТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ ОКРАСОЧНЫХ МОРФ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ (<i>ELLOBIUS TALPINUS PALL.</i>)	
Н.В.Синева, А.Г.Васильев	219
КОЛОРИМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ШКУРОК ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ (<i>ELLOBIUS TALPINUS PALL.</i>) В ЮЖНОМ ЗАУРАЛЬЕ	
Н.В.Синева, Н.Г.Евдокимов	223
ПОПУЛЯЦИОННАЯ СПЕЦИФИКА ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ КАК СЛЕДСТВИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ ЭКОСИСТЕМ	
Ю.Л.Старовойтенко	228
ЭКОЛОГИЯ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ (<i>DIPTERA, CULICIDAE</i>) В ОРЕНБУРГСКОЙ ОБЛАСТИ	
А.Ю.Степин	230
ОСОБЕННОСТИ ЭРИТРОПОЭЗА У ЖЕНЩИН И НОВОРОЖДЕННЫХ В УСЛОВИЯХ ГОРОДА С ВЫСОКОЙ ТЕХНОГЕННОЙ НАГРУЗКОЙ	
А.Э.Тарханова	232
НАПОЧВЕННЫЕ КОЛЛЕМБОЛЫ ЕЛЬНИКОВ ПОДЗОНЫ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ	
А.А.Таскаева	236



АНАЛИЗ ФЛОРЫ НА ОСНОВЕ МЕТОДА ПРОФИЛИРОВАНИЯ О.В.Телегова, А.А.Демченко	237
ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ PM_3 ПРИ ОПРЕДЕЛЕНИИ ИСКОПАЕМЫХ ОСТАТКОВ ПИЩУХ ИЗ УРАЛЬСКИХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ А.А.Тетерина	239
ЛИХЕНОФЛОРА ИЗВЕСТНЯКОВЫХ ОБНАЖЕНИЙ СРЕДНЕГО УРАЛА В ПРЕДЕЛАХ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ С.Н.Трапезникова, А.Г.Пауков	243
ЛЕСНОЙ КОМПОНЕНТ ФЛОРЫ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ПРИПЫШМИНСКИЕ БОРЫ» Т.Е.Тырышкина	244
ИССЛЕДОВАНИЕ ФАУНЫ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (CARABIDAE, STAPHYLINIDAE) ДЕЛЬТЫ РЕКИ ПЕЧОРА И ПРИЛЕЖАЩИХ ТЕРРИТОРИЙ О.А.Ужакина, А.А.Колесникова	246
ФИЗИОЛОГО–БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЩУЧКИ ДЕРНИСТОЙ (DESCHAMPSIA CAESPITOSA (L.) BEAUV.) В УСЛОВИЯХ АЭРОТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ В СВЯЗИ С ИЗУЧЕНИЕМ СРЕДООБРАЗУЮЩЕЙ РОЛИ ДАННОГО ВИДА В ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ Н.Е.Уманова	249
ВЛИЯНИЕ БИОТИЧЕСКИХ И АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ГЕНОТОКСИЧЕСКИЙ ЭФФЕКТ DROSOPHILA MELANOGASTER А.Е.Умутбаева	253
НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (ПЕРМСКОЕ ПРЕДУРАЛЬЕ) Т.В.Фадеева	256
ФОРМА И РАЗМЕРЫ ПЕРВОГО НИЖНЕГО КОРЕННОГО ЗУБА ИСКОПАЕМЫХ И СОВРЕМЕННЫХ ПОЛЕВОК-ЭКОНОМОК ПЕРМСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ Т.В.Фадеева, Н.Г.Смирнов	258
ШИРОТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МИКСОМИЦЕТОВ НА УРАЛЕ К.А.Фефелов	266
ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ГИДРООТВАЛАХ ШУРАЛИНО-ЯГОДНОГО МЕСТОРОЖДЕНИЯ РОССЫПНОГО ЗОЛОТА Е.И.Филимонова, А.К.Бызова	269



СЕМЕЙСТВО РОАСЕАЕ НА ЮГЕ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ О.В.Харитоновна	271
СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОБЫКНОВЕННЫХ ПОЛЕВОК ИЗ РАЦИОНА УШАСТОЙ СОВЫ И ПОЙМАННЫХ ЛОВУШКАМИ Е.А.Хиревич, А.Г.Васильев, А.И.Шепель	274
ПРОБЛЕМЫ ИНТЕРПРЕТАЦИИ ОСТАТКОВ ЖИВОТНЫХ ИЗ АРХЕОЛОГИЧЕСКИХ ПАМЯТНИКОВ Брайан К. Хэнкс (Bryan K. Hanks)	282
ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПИЯВОК ВОДОЁМОВ УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА Л.В.Чёрная, Н.В.Новикова	285
ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КОЭФФИЦИЕНТОВ СХОДСТВА ДЛЯ ОЦЕНКИ УРОВНЯ ТРАНСФОРМАЦИИ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ Е.С.Четкина, Н.С.Иванова	287
СТРУКТУРА ХОРТОБИОНТНОГО АРАХНОКОМПЛЕКСА В НЕКОТОРЫХ ТИПАХ АГРОЦЕНОЗОВ ЮЖНОГО УРАЛА Б.М.Чичков	288
НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПОЛОЖЕНИИ ПИТАТЕЛЬНЫХ ОТВЕРСТИЙ НА ДЛИННЫХ ТРУБЧАТЫХ КОСТЯХ БОЛЬШОГО ПЕЩЕРНОГО МЕДВЕДЯ М.М.Шевелёв, Е.А.Лычкин	290
СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА РОГАТИКОВЫХ ГРИБОВ УРАЛА А.Г.Ширяев	291
СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ СООБЩЕСТВ ГЕРПЕТОБИОНТНЫХ ПАУКООБРАЗНЫХ НА ПЕРЕУВЛАЖНЕННОМ ЛУГУ В ОКРЕСТНОСТЯХ ПЕРМИ Л.С.Шумиловских	292
ВЛИЯНИЕ ВЫПАСА ОЛЕНЕЙ НА ИЗМЕНЕНИЕ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ СООБЩЕСТВ С ДОМИНИРОВАНИЕМ ЛИШАЙНИКОВ С.Н.Эктова	294
МОНИТОРИНГ И ОХРАНА БИОРАЗНООБРАЗИЯ РАСТЕНИЙ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ СЫСЕРТЬ М.М.Юдин	297
ХРОМОСОМНАЯ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ НЕСТАБИЛЬНОСТЬ У ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ (ELLOBIUS TALPINUS) ИЗ КУРГАНСКОЙ ОБЛАСТИ Л.Э.Ялковская	299

Научное издание

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ
ПОПУЛЯЦИОННОЙ, ИСТОРИЧЕСКОЙ
И ПРИКЛАДНОЙ ЭКОЛОГИИ

ВЫПУСК 2

МАТЕРИАЛЫ КОНФЕРЕНЦИИ
МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ

ЛР № 066028
от 28.07.98

Подписано в печать 18.09.2001 г. Формат 60x84 $\frac{1}{16}$.
Бумага писчая. Гарнитура Times. Печать офсетная.
Печатных листов 19,5. Тираж 250 экз. Заказ №
АО «Полиграфист», г.Екатеринбург.
Цена договорная.

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