

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Уральское отделение
Институт экологии растений и животных

ЭКОЛОГИЯ В МЕНЯЮЩЕМСЯ МИРЕ

**МАТЕРИАЛЫ КОНФЕРЕНЦИИ
МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ**

24–28 апреля 2006 г.



Издательство «Академкнига»
Екатеринбург, 2006

УДК 574 (061.3)
ББК 28.081
Э 40

Конференция проводилась при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований (проект 06-04-58032),
Президиума УрО РАН и
Министерства природных ресурсов Свердловской области

Материалы конференции изданы при финансовой поддержке
Министерства природных ресурсов Свердловской области

Э 40

Экология в меняющемся мире: Материалы конф. молодых ученых, 24–28 апреля 2006 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. — Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2006. — 312 с.

ISBN 5-93472-094-5

В сборнике представлены материалы Всероссийской конференции молодых ученых «Экология в меняющемся мире», которая проходила с 24 по 28 апреля 2006 г. в Институте экологии растений и животных УрО РАН. Работы молодых ученых направлены на изучение широкого круга вопросов: закономерностей биологического разнообразия, проблем эволюции и исторической динамики биоты, структуры и динамики естественных и антропогенно преобразованных экосистем и проблем рационального природопользования и охраны природы.

Табл. 47, Илл. 86.

ISBN 5-93472-094-5

© Коллектив авторов, 2006
© Оформление. Издательство
«Академкнига», 2006

ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА ЩАВЕЛЯ КОНСКОГО ИЗ ПОЙМЕННЫХ ЭКОСИСТЕМ РЕК ТЕЧИ И ИСЕТИ

Е.В. Антонова*, Н.А. Ничипурук**

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

** Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

В 1949–1956 гг. ПО «Маяк» в открытую гидросистему рек Теча-Исеть было сброшено 76 млн. м³ сточных вод общей бета-активностью 2,75 МКи (Молчанова и др., 2003). В настоящее время большая часть поймы и дно реки остаются сильно загрязненными. Сообщества организмов, длительно произрастающие в пойме реки в условиях радионуклидного загрязнения, представляют собой удобную модельную систему для изучения отдаленных последствий действия малых доз радиации.

Цель работы — изучить жизнеспособность, мутабельность и радиочувствительность семенного потомства щавеля конского (*Rumex confertus* Willd.), сформировавшегося в условиях хронического облучения в пойменных экосистемах рек Течи и Исети.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Смесь семян собирали с 50–70 растений щавеля конского на фоновом (пойма р. Пышмы), буферном-1 (пойма р. Исети), буферном -2 и -3 (пойма р. Течи, Лобаново, 2000 и 2001 гг.), импактном (пойма р. Течи, н.п. Бродокалмак) участках. Семена проращивали методом рулонной культуры в течение 21 дня в 4-х повторностях. Жизнеспособность, радиочувствительность и мутабельность семенного потомства оценивали по стандартной методике (Позолотина, 2003). Статистическая обработка материала проведена при помощи двухфакторного дисперсионного анализа (первый фактор — участок, второй — провокационная доза облучения) и метода множественных сравнений Фишера в пакете программ Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На буферных участках уровень радионуклидного загрязнения почвенно-растительного покрова по ⁹⁰Sr и ¹³⁷Cs превышает фоновый уровень в 7,4–65,8 раз, а на импактном — в 112–250 раз (Молчанова и др., 2003).

Наименьшие значения жизнеспособности семенного потомства щавеля отмечали в фоновой ценопопуляции, а наибольшие — на буферном-2 участке. Отметим также, что все показатели семенного потомства (энергия прора-

стания и всхожесть семян, выживаемость проростков, листообразование и длина корня) с этого же участка, собранного в 2001 г. (буферный-3), были значимо ниже, чем год назад (F -критерий, $p=0,031-0,001$).

В условиях максимальной дозы провокационного облучения наименьшая выживаемость характерна для проростков фоновой выборки. По большинству показателей устойчивой к дополнительному облучению была буферная-2 ценопопуляция. Кроме того, число проростков с настоящим листом на протяжении всей дозовой кривой менялось незначительно в буферной-1 выборке.

У проростков щавеля конского наиболее часто встречались некрозы корней и семядолей, изменения формы и цвета настоящих листьев. Однако каких-либо различий между исследованными популяциями по мутабельности не установлено.

Работа выполнена при финансовой поддержке ФЦНТП развития системы ведущих научных школ (2006-РП-112.0/001/337) и гранта Президента РФ для молодых ученых (проект МК-4788.2006.4).

ЛИТЕРАТУРА

- Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Михайловская Л.Н., Позолотина В.Н., Лобанова Л.В. Барьерно-регулирующая роль пойменных почв в миграции радионуклидов: (на примере речной системы Теча-Исеть) // Экология. 2003. №4. С. 267–273.
- Позолотина В.Н. Отдаленные последствия действия радиации на растения. Екатеринбург: Академкнига, 2003. 244 с.

ЛИНЕЙНО-ВЕСОВЫЕ ПАРАМЕТРЫ МОЛОДИ ОКУНЯ В ГОРОДСКИХ ВОДОЕМАХ

М.А. Бакланов, М.Е. Тимошенко

Пермский госуниверситет

В городских водоемах воздействие различных загрязняющих веществ часто становится ведущим фактором, который определяет биологические показатели рыб. Особенно ярко это проявляется у молоди, которая совершает меньшие перемещения, чем взрослые рыбы.

Объектом исследования была молодь речного окуня (*Perca fluviatilis* L.). Как широко распространенный вид пресноводных рыб, окунь отличается значительной лабильностью биологических показателей и часто населяет водоемы на урбанизированных территориях.

Водоемы, в которых производился сбор материала, являются «городскими» с различной антропогенной нагрузкой. Мотовилихинский пруд был построен в

Таблица. Длина (l, мм) и масса (m, г) двухлеток окуня из р. Верхняя Мулянка и Мотовилинского пруда

Водоем	Год	Число, месяц	Параметр	lim	M±m	CV, %	n
Река Верхняя Мулянка	2003	2 июля	l	46,9-72,9	56,35 ±0,53	8,33	90
			m	1,7-6,8	2,91±0,10	31,80	
	2004	22 июня	l	42,6-65,8	51,42±0,36	8,93	150
			m	1,4-4,9	2,28±0,04	23,50	
		14 июля	l	44,4-67,6	56,33±0,41	8,00	119
			m	1,6-6,1	3,75±0,12	34,90	
		30 июля	l	50,4-69,5	62,63±0,36	4,60	36
			m	3,4-7,6	5,37±0,10	14,50	
		19 августа	l	61,1-81,8	71,72±0,40	5,90	112
			m	4,3-7,8	5,93±0,10	16,82	
Мотовилихинский пруд	2003	15 мая	l	38,7-58,5	45,15±1,82	14,56	13
			m	0,9-3,0	1,61±0,19	42,00	
		26 июня	l	45-71,3	59,43±0,74	8,93	51
			m	1,7-6,1	3,53±0,13	25,80	
		1 июля	l	43,7-70,9	59,91±1,24	10,94	28
			m	1,6-5,9	3,79±0,20	28,24	
	2004	10 июня	l	58,6-80,4	70,32±0,83	8,00	44
			m	3,4-9,4	6,22±0,23	24,80	
		24 июня	l	57,4-82,7	75,80±0,83	6,20	31
			m	3,0-9,8	7,44±0,20	16,00	

1736 г. Его длина составляет 750 м, при средней ширине 100 м, максимальной — 165 м. Площадь пруда 12 га. Прямое загрязнение пруда от городских территорий незначительно. Однако водосбор питающих его рек расположен по направлению преобладающих ветров с большей части г. Перми и на него осаждаются вещества из атмосферы. Река Верхняя Мулянка имеет длину 52 км и площадь водосбора — 467 км². Нижний участок, где отлавливалась рыба, проходит по городской территории. Низовья реки сильно загрязняются канализационными и ливневыми стоками, также имеется химическое загрязнение от крупного нефтеперерабатывающего завода и ряда других предприятий.

Сбор материала проведен в летний период 2003 и 2004 гг. Молодь окуня в возрасте 1+ лет (двухлетки) отлавливалась мальковым неводком в прибрежье,

фиксировалась в формалине и измерялась в лабораторных условиях. У каждой особи определялась длина до конца чешуйного покрова и общая масса.

Размеры двухлетков окуня из р. В. Мулянки и Мотовилихинского пруда в 2003–2004 гг. охарактеризованы в таблице. Оказалось, что в Мотовилихинском пруду молодь окуня в 2004 г. росла существенно быстрее, чем в 2003 г. В р. В. Мулянке значимых различий по длине и массе рыб в эти два года (в близкие даты) не выявлено.

Анализ коэффициентов вариации линейно-весовых показателей молоди окуня показал, что в течение лета наблюдается постепенное снижение их значений. Варьирование массы рыб существенно выше, чем длины.

Молодь окуня в Мотовилихинском пруду растет быстрее, чем в р. В. Мулянке. Сравнение полученных данных с результатами по другим водоемам также показало замедленный рост молоди окуня из р. В. Мулянки, тогда как мотовилихинские рыбы имеют линейно-весовые параметры, сходные с оценками из незагрязненных рек. Таким образом, высокий уровень загрязнения реки В. Мулянки проявляется в замедлении роста молоди окуня. В Мотовилихинском пруду признаков угнетения роста не наблюдается.

ХАРАКТЕРИСТИКА ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ПЕСКАРЯ МОТОВИЛИХИНСКОГО ПРУДА

Э.П. Бакланова, М.А. Бакланов

Пермский госуниверситет

На городские водоемы большое влияние оказывает антропогенное загрязнение, что приводит к перестройке сообществ и изменению популяционной структуры видов. Многие виды рыб не могут жить в изменившихся условиях и основу ихтиоценозов составляют рыбы, устойчивые к загрязнению. Обыкновенный пескарь (*Gobio gobio*) отличается высокой пластичностью, широко распространен и часто встречается в городских водоемах. В то же время этот вид слабо изучен, так как не имеет промыслового значения. Целью работы является выявление динамики возрастной структуры популяции пескаря Мотовилихинского пруда в связи с его спуском и повторным наполнением.

Мотовилихинский пруд является одним из старейших прудов в Пермской области и самым крупным в черте г. Перми. В 2006 г. ему исполняется 270 лет. Пруд имеет вытянутую форму и ориентирован с северо-запада на юго-восток. Его длина составляет 750 м при максимальной ширине 165 м. Глубина большей части пруда 1,5–3 м, площадь — 12 га. По обоим берегам искусственно созданы песчаные пляжи.

В апреле 2000 г. пруд был спущен для ремонта плотины и очистки ложа от ила. Вновь наполнение пруда было проведено в октябре того же года. Спуск пруда привел к резкому изменению структуры биоценозов, и сейчас в них наблюдаются ярко выраженные сукцессионные процессы, изучение которых представляет большой интерес, как в теоретическом, так и в практическом плане.

Сбор материала проводился ежегодно с 1999 г. Лов, в основном, осуществлялся мальковыми неводками (длина 4–7 м, ячея 2–5 мм), реже любительскими орудиями лова и сетями. Все рыбы фиксировались в 4% -м формалине и обрабатывались в лабораторных условиях. Возраст рыб определялся по чешуе под бинокулярном.

До спуска пруда в 1999 г. имеются данные лишь одного облова. Однако даже в небольшой выборке присутствует одна особь возрастом 5+ лет. В целом в пробе преобладают рыбы возрастом 1+ лет.

В 2000 г. обловы проводились в русловом участке на месте спущенного пруда. В этих пробах массовыми оказались особи 2+ лет, вторыми по численности были четырехлетки (3+). Полностью отсутствуют сеголетки (0+). При этом следует учитывать, что большая часть пескарей мигрировала в питающие пруд реки Большую и Малую Мотовилихи, так как на территории спущенного пруда вода отличалась повышенной мутностью на протяжении большей части лета.

На следующее лето, после заполнения пруда, в пробах преобладали двухлетки (1+) и сеголетки пескаря. Кроме единичных трехлеток (2+), старшевозрастные особи в уловах отсутствовали.

Массовые сборы 2004 г. показали наиболее типичную возрастную структуру уловов, характерную для короткоцикловых рыб. Самыми массовыми были сеголетки и двухлетки, а численность особей старших возрастов закономерно снижалась. В 2004 г. вновь обнаружены пескари возрастом 5+ лет, которые до этого встречались лишь в 1999 г.

Таким образом, в результате спуска Мотовилихинского пруда в 2000 г. произошло сокращение возрастного ряда в популяции пескаря. Восстановление типичной популяционной структуры стало наблюдаться лишь в 2004 г., то есть после смены целого поколения рыб.

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РЕЧНОГО ОКУНЯ (*PERCA FLUVIATILIS* LINNAEUS, 1758) НА УРАЛЕ

В.Ю. Баранов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Одной из главных составляющих фенотипа является форма тела, которая во многом обусловлена особенностями адаптации организма к питанию, локомоции

и размножению (Guill et al., 2003). Приспособление популяций к местным условиям сопровождается закономерным возникновением морфологических различий между ними, по которым возможно оценить уровень дифференцированности популяций (Васильев и др., 2000). В морфологических исследованиях одна из ключевых и одновременно трудно разрешимых задач — анализ разнообразия формы, исключая влияние размерной компоненты изменчивости (Павлинов, 2000). В этой связи в последние годы развивается новый количественный подход в морфологических исследованиях — геометрическая морфометрия, который позволяет исключить влияние размеров на результаты анализа формы объектов и морфологических структур (Bookstein, 1991).

Речной окунь (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) — широко распространенный вид пресноводных рыб в умеренных и субарктических водоемах Европы и Азии (Аннотированный каталог ..., 1998). Исследователи, изучавшие внутривидовую изменчивость морфологических признаков окуня, отмечали его высокую пластичность в зависимости от экологических условий (Берг, 1949; Покровский, 1951; Жаков, 1968; Попова и др., 1993). В нашей работе исследуются преобразования формы тела речного окуня.

Цель данной работы — проведение методом геометрической морфометрии сравнительного изучения особенностей изменчивости формы тела окуня в Уральском регионе. В связи с этим были поставлены следующие задачи:

1. проанализировать особенности формы тела окуня и его структур в зависимости от возраста и пола рыбы;
2. определить уровень различий формы тела окуня в популяциях речной и прудовой системы с учетом межгодовой изменчивости;
3. выявить морфологическую дифференциацию популяций окуня Южного, Среднего и Северного Урала;
4. изучить изменчивость формы тела окуня в контрольных водоемах и в условиях хронического облучения в Метлинском каскаде прудов р. Течи.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Ихтиологический материал собран на водоемах Северного, Среднего и Южного Урала в 2004–2005 гг. Выборки представлены из 9 точек. Две пробы — из северных озер: Елесинского (20 экз.) и Ушминского (38 экз.), три — из центральных: оз. Шитовское (16 экз.), Сылвинский пруд (43 экз.) и р. Сылва (20 экз.), четыре — из южных водоемов: оз. Иртяш (45 экз.), оз. Кожаккуль (50 экз.), оз. Уелги (49 экз.) и серия проб с каскада Метлинских прудов (40 экз.). Расстояние между крайними северными и южными точками составляет около 800–850 км, центральными и южными — 150–200 км, центральными и северными более 600 км.

Водоемы, в которых производился отлов, являются пресноводными системами, кроме двух озер с повышенной соленостью воды — оз. Кожаккуль

и оз. Уелги. За исключением каскада Метлинских прудов, водоемы не подвержены значимым антропогенным нагрузкам. Данный каскад прудов, последовательно сооружавшийся в 1950–60-е гг. на р. Тече, в настоящий момент представляет замкнутую систему водоемов-отстойников ПО «МАЯК». Первые сведения о поступлении радиоактивных стоков в воды Метлинского пруда относятся к 1956 г. (Особенности радиационной ..., 2004). Три выборки окуня были отобраны из бассейнов В-4, В-10 и В-11 Метлинского каскада, где суммарное содержание радионуклидов (^{90}Sr и ^{137}Cs) в донных отложениях и в воде составляет, соответственно, 213 ТБк, 400 ТБк и 1450 ТБк. В качестве контрольных использовали пробы окуня из пресного оз. Иртяш, расположенного в 4–6 км от каскада в той же речной системе.

Всего изучено 321 оцифрованных изображений окуня. Изображения с разрешением 1280 на 640 пикселей получены с помощью фотоаппарата Nikon CoolPix 4500. Фотографии рыб анализировали методами геометрической морфометрии (Павлинов, Микешина, 2002). Полученные переменные формы изучены методами многомерного анализа. В работе использованы пакеты прикладных программ TPS 2.0, Statistica 5.5.

Биологический анализ и определение возраста рыб производилось по принятой в ихтиологии методике (Правдин, 1966). Выборки представлены неполовозрелыми и половозрелыми особями. Возраст окуней в выборках колеблется от 3 до 7 лет.

Геометрическая морфометрия окуня основана на проведении количественной оценки формы тела рыбы. Морфометрические данные получены обработкой фотографий окуня в пакете программ TPS, разработанных Рольфом (Rohlf, 2000; 2004 а; 2004 б; 2005). Пакет включает в себя набор программ. Первоначально для создания в каталоге цифровых изображений окуня TPS файла использовали tpsUtil. В программе tpsDig произведена расстановка меток (landmarks), очерчивающих форму и структуры тела рыбы. Всего для окуня было выделено 30 меток. Последующая их обработка методом суперпозиции с применением Прокрустова анализа в программе tpsSuper позволила получить усредненную для совокупности особей конфигурацию меток (consensus), определить и оценить направления и размах изменений компонент в форме тела рыбы. При использовании техники наложения — совмещения растяжением (resistant fit) переменные формы называются деформациями (warp), которые получаются разложением матрицы коэффициентов «энергии искривления» (bending energy) (Павлинов, 2000). Затем на основе главных деформаций (principal warps), вычисленных как собственные вектора матрицы, рассчитаны частные деформации (partial warps) как проекции сравниваемых объектов на оси, определяемые главными деформациями. Главные и частные деформации не являются взаимно ортогональными в многомерном пространстве форм (Кэндэллово пространство). Поэтому на основе частных дефор-

маций методом главных компонент формы в программе tpsRelw вычислены относительные деформации (RW — relative warps). В результате получены координаты относительных деформаций расположенные на плоском тангенциальном пространстве форм, касательном к Кэндэллову пространству. По значениям относительных деформаций (RW) провели канонический дискриминантный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В первую очередь было важно оценить влияние пола и возраста на изменчивость формы тела рыб. По 30 меткам было вычислено 56 главных компонент формы. По кумулятивному вкладу в разнообразие формы (коэффициент Джоллифа) установлены 40 основных переменных формы. Лишь в некоторых выборках по отдельным направлениям изменения формы окуня найдена связь с полом. На данную изменчивость в целом приходится незначительная доля общей дисперсии (около 7,5%). Исследование смещения индивидуальных конфигураций окуня в выборках показало сходную тенденцию изменений тела рыб с возрастом. Вдоль первой главной компоненты формы, на которую приходится более 70% дисперсии (всего описано около 90% дисперсии), прослеживается уменьшение размеров глаз, увеличение высоты тела и укорочение хвостового стебля рыбы.

При дальнейшем анализе использованы выборки окуней близких возрастов — главным образом, особи пяти и шести лет, различия между которыми незначимы. Крайние возрастные классы в исследование не были включены.

Другая важная задача заключалась в определении различий формы тела окуня в популяциях речной и прудовой системы с учетом межгодовой изменчивости выборок. Канонический анализ значений индивидуальных портретов формы тела окуня в популяциях речной и прудовой системы р. Сылвы 2004 и 2005 гг. выявил значимые межгрупповые различия ($A = 0,045$; $F = 4,67$; $p < 0,001$). Первая каноническая переменная объясняет 86,75% дисперсии. Вдоль этой переменной резко различаются речные и прудовые окуни. На долю второй канонической переменной, вдоль которой проявили своеобразие прудовые выборки 2004 и 2005 гг., приходится небольшой процент от общей дисперсии (13,24%).

На рисунке 1 проиллюстрированы изменения каркасной модели формы тела и его частей у окуня в условиях реки и пруда. По первой главной компоненте формы тела окуня наблюдается удлинение передней части туловища за счет смещения носовой и вентральной частей туловища во фронтальном направлении, а затылочной и спинной — в каудальном направлении.

При этом у речного окуня отмечено дорзовентральное сдавливание каркасной модели туловища окуня. Возможно, такие изменения тела окуня связаны с разными гидродинамическими условиями обитания рыбы в реке и пруду. Смещение зоны наибольшей высоты тела назад и относительное удлинение предлазничного отдела головы речных окуней позволяют сохранить ламинарность водного

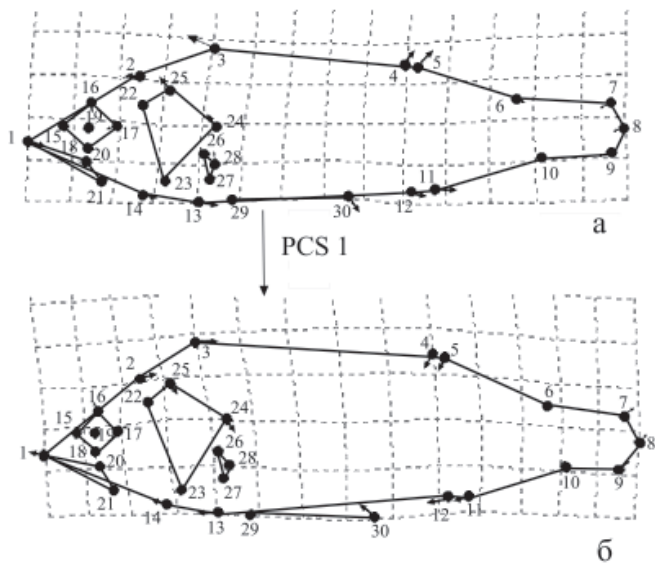


Рис. 1. Закономерности изменчивости формы тела окуней речной (а) и прудовой систем (б). Изображения на рисунке соответствуют крайним значениям первой главной компоненты формы (PCS 1), вектора — направление и размах изменения компонент в форме тела окуня.

потока, обтекающего переднюю часть тела, и в то же время переместить область вероятного отрыва пограничного слоя назад, что ведет к уменьшению вихревой системы — основной причины сопротивления со стороны окружающей среды (Алеев, 1963). Таким образом, речные окуни, обитающие в условиях с повышенными скоростями водной среды, обладают более обтекаемой формой туловища, чем прудовые окуни, населяющие лентическую водную среду.

Следующим этапом исследования был анализ закономерностей географической изменчивости формы окуня. Результаты дискриминантного канонического анализа в сравниваемых озерных и прудовых популяциях по двум дискриминантным каноническим функциям (DCF) приведены на рисунке 2. Межгрупповые различия вдоль дискриминантных канонических функций статистически значимы ($p < 0,001$). Всего описано около 80% дисперсии. Первая ось объясняет 50,35% дисперсии. Она противопоставляет южную иртышскую и кожакульскую выборки окуня северным ушминской и елесинской. Промежуточное положение занимают окуни шитовской и сылвинской популяции, географически обособленно обитающих на территории, смежной южным и се-

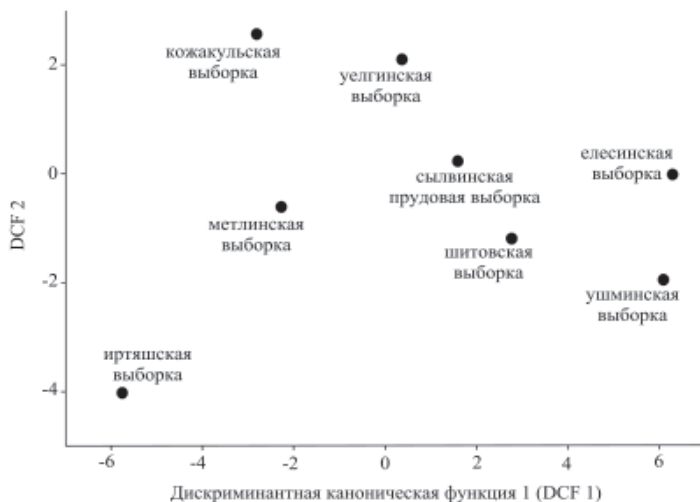


Рис. 2. Проекция центроидов популяций в плоскости ординат индивидуальных конфигураций меток формы тела окуня из водоемов Северного, Среднего и Южного Урала.

верным водоемам. Вдоль второй канонической оси, объясняющей 16,56% полной дисперсии, проявляется своеобразие кожакульских и уелгинских окуней, обитающих в водоемах с повышенной соленостью воды (солончатые озера). Дискриминантный канонический анализ формы для изученных 8 популяций окуней показал, что общая конфигурация расположения центроидов согласуется с географической локализацией указанных популяций.

Своеобразие окуней южных водоемов проявилось вдоль первой главной компоненты формы. Рыбы выделяются большим диаметром глаз, крупными размерами головной и сжатой каудальной частями туловища. По второй главной компоненте формы тела окуня отмечено уменьшение высоты тела, размеров головы, а также удлинение хвостового стебля, что отличает кожакульских и уелгинских окуней от шитовских (рис. 3). Особенности относительных размеров глаз окуней могут быть обусловлены разной степенью использования зрения рыбами при разыскивании пищи и при ориентации в условиях разных водоемов. Дорзовентральное уплощение каудальной части туловища и хвостового стебля южных окуней, вероятно, связано с уплощением поперечного сечения, что, возможно, отражает приобретение обтекаемой формы, облегчающей поперечные движение задней части корпуса. Согласно Ю.Г. Алееву (1963), форма поперечного сечения хвостового стебля зависит от образа жизни — скорости движения,

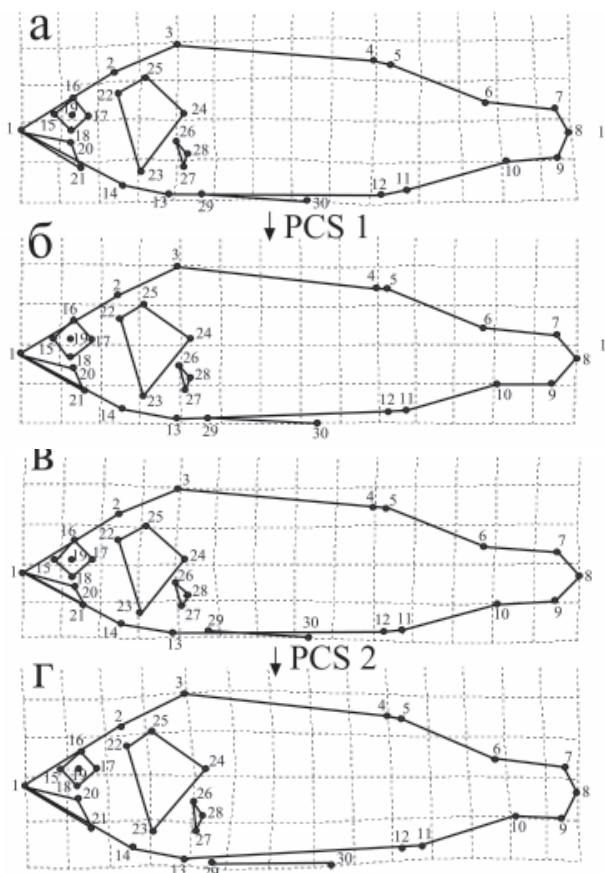


Рис. 3. Изменение каркасной модели формы тела окуня в исследуемых водоемах: изображения соответствуют крайним значениям (*extremes*) первой и второй главных компонент формы (PCS). Выборки: а — северные, б — южные, в — козжакульская и уелгинская, г — иштовская.

подвижности рыбы. Удлинение хвостового стебля у окуней, формирующееся в озерах с повышенной соленостью, возможно, вызвано увеличением числа позвонков в хвостовой области, что связано с приспособлением к движению в более плотной среде (Никольский, 1963). Увеличение высоты тела окуней сопровождается улучшением гидродинамических качеств и способности к выполнению по-

воротов в вертикальной плоскости (Алеев, 1963), что косвенно характеризует окуней из оз. Шитовского как хороших пловцов.

Наибольший интерес вызывает анализ изменчивости формы тела в условиях хронического влияния радиоактивного облучения в на популяции окуня. На рисунке 4 показаны результаты канонического анализа ординат индивидуальных конфигураций формы тела окуня в контрольном водоеме (оз. Иртяш) и в условиях хронического облучения в Метлинском каскаде прудов р. Течи (В-4, В-10, В-11). Межгрупповые различия статистически значимы ($A = 0,015$; $F = 5,30$; $p < 0,001$). Первая каноническая переменная описывает около 75% дисперсии. Вдоль нее обособляются окуни из контрольного водоема от окуней, подверженных радиоактивному воздействию. Выборки внутри Метлинского каскада прудов проявили своеобразие по второй канонической переменной, которая объясняет около 16% дисперсии. Вероятно, это может быть связано с воздействием разной интенсивности радиоактивного облучения в точках отбора проб вдоль течения р. Течи.

Таким образом, продолжительное изолированное обитание окуня в условиях разных водоемов Северного, Среднего и Южного Урала приводит к изменению формы тела рыб, то есть морфологическим преобразованиям, обусловленным спецификой условий местообитания.

ВЫВОДЫ

1. Выявлены слабые, но статистически значимые различия в форме тела самок и самцов окуня. Установлена связь изменчивости формы туловища окуня с возрастом. У старших возрастных групп отмечается увеличение относительной высоты тела, уменьшение относительных размеров глаз и хвостового стебля.

2. При морфометрическом анализе окуня речной и прудовой систем бассейна р. Сылвы определено, что размах межгодовой изменчивости формы окуня значительно меньше изменчивости, обусловленной речными и прудовыми условиями. Речные окуни характеризуются сжатым в дорзентральном направлении телом.

3. На основе метода геометрической морфометрии формы тела окуня и его частей с использованием 30 меток выявлены значимые географические различия конфигураций тела рыбы между изолированными южными, центральными и северными популяциями. Установлено, что более 50% дисперсии признаков обусловлено пространственной разобщенностью популяций разных водоемов. Показано, что с севера на юг наблюдается увеличение относительных размеров глаз и уплощение задней части корпуса окуней.

4. Подверженные длительному радиоактивному воздействию (около 50 лет) окуни каскада Метлинских прудов имеют выраженное морфологическое отклонение от контрольного водоема. Около 16% дисперсии различий формы окуней внутри каскада прудов связано с различием интенсивности облучения.

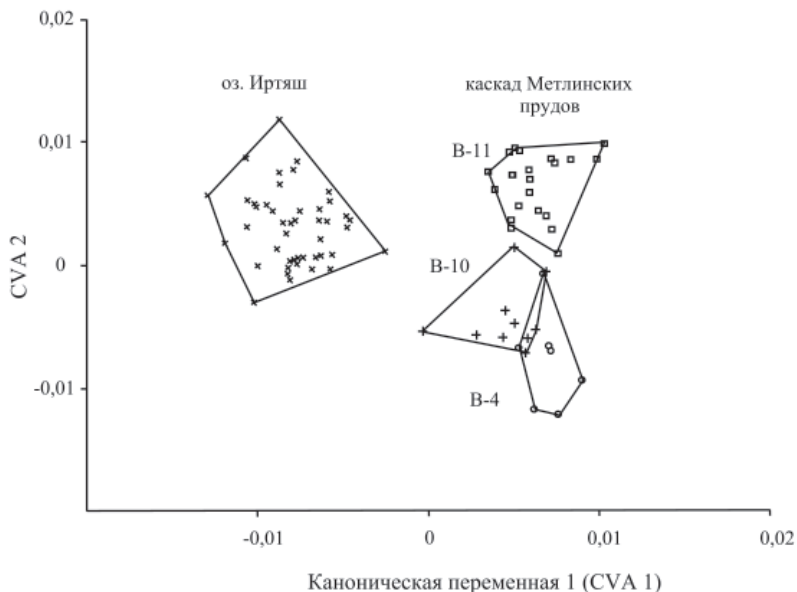


Рис. 4. Проекция особей и полигоны выборки в плоскости координат индивидуальных конфигураций формы тела окуня в контрольном водоеме и в условиях хронического облучения низкой интенсивности в Метлинском каскаде прудов р.Течи.

Автор выражает благодарность за всестороннюю помощь в ходе работы научным руководителям — д.б.н. Ф.В. Кряжимскому, д.б.н. А.Г. Васильеву, сотрудникам ИЭРиЖ УрО РАН — А.В. Лугаскову, к.б.н. М. В. Чибиряку, а также сотруднику ЦЗЛ ФГУП «Маяк» к.б.н. А.И. Смагину.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 04–04–48352 и № 04–04–96100 Урал2004.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М., 1963. 248 с.
 Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука, 1998. 220 с.
 Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М., 1949. Ч.3. С. 1032–1039.
 Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). Екатеринбург, 2000. 132 с.

- Жаков Л.А. О приспособительном значении размерной и возрастной структуры популяций окуня в малых озерах Карельского перешейка // Тр. Карел. отд. ГосНИОРХ. 1968. Т. 5. №1. С. 324–330.
- Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высш. шк., 1963. 367 с.
- Особенности радиационной обстановки на Урале / Уткин В.И., Чеботина М.Я., Евстигнеев А.В., Любашевский Н.М. Екатеринбург, 2004. 150 с.
- Павлинов И.Я. Геометрическая морфометрия черепа мышевидных грызунов (Mammalia, Rodentia): связь формы черепа с пищевой специализацией // Журн. общ. биол. 2000. Т. 61. № 6. С. 583–600.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биологии 2002. Т. 63. № 6. С. 473–493.
- Покровский В.В. Материалы по исследованию внутривидовой изменчивости окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Тр. Карело-Фин. отд. ВНИОРХ. 1951. Т. 3. С. 95–149.
- Попова О.А., Андреев В.Л., Макарова Н.П., Решетников Ю.С. Изменчивость морфометрических показателей у речного окуня *Perca fluviatilis* L. в пределах ареала // Биология речного окуня. М., 1993. С. 4–55.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М., 1966. С. 376.
- Bookstein F.L. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1991. 198 p.
- Guill J.M., Hood C.S., Heins D.C. Body shape variation within and among three species of darters (Perciformes: Percidae) // Ecology of Freshwater Fish. 2003. № 12. P. 134–140.
- Rohlf F.J. Relative warps. Version 1.42. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. 2005. (program).
- Rohlf F.J. TPS Utility Program. Version 1.33. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. 2004a (program).
- Rohlf F.J. TpsDig. Version 1.40. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. 2004b (program).
- Rohlf F.J. TpsSuper. Version 1.07. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. 2000 (program).

СРАВНЕНИЕ КАЧЕСТВЕННЫХ КРАНИАЛЬНЫХ И ОДОНТОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК НЕКОТОРЫХ ВИДОВ П/СЕМ. MURINAE ILLIGER, 1811 УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

А.А. Белая

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

Краниальные и одонтологические признаки мелких млекопитающих (в том числе мышей) традиционно используют для изучения эволюционных процессов, фенотипических популяционных характеристик, таксономической диагностики (Haitlinger, 1962; Громов, 1967; Смирнов и др., 1990). Для ископаемого и субфос-

сильного материала эти характеристики зачастую являются единственным источником определения видовой принадлежности костных остатков грызунов и описания их морфологических особенностей (Малеева, 1966; Смирнов, 1994).

Цель работы: выделить таксономически значимые краниальные и одонтологические признаки видов мышей фауны Уральского региона.

Была рассмотрена выраженность краниальных и зубных признаков, используемых для таксономической дифференциации и описания морфологической изменчивости отдельных видов (Громов и др., 1963; Ларина, Еремина, 1988; Громов, Ербаева, 1995), на некоторых современных видах п/сем. Murinae фауны Урала (*Mus musculus* (60 экз.), *Apodemus flavicollis* (30 экз.), *A. agrarius* (21 экз.) и *A. uralensis* (38 экз.)) из коллекций зоологического музея ИЭРиЖ УрО РАН.

Изучено 47 краниальных и 55 одонтологических признаков. Ряд признаков впервые описан автором данной публикации. Из анализа исключены признаки, местоположение которых сложно идентифицировать, и признаки, расположенные на наиболее повреждаемых участках черепа: количество подязычных отверстий, положение круглого и овального отверстий, отверстие на нижнем крае крылоклиновидной кости. 14 краниальных и 35 одонтологических признаков выражены у всех рассмотренных видов. Только для рода *Mus* характерны признаки 1–7 (таблица, рисунок). Поскольку для Урала и Западной Сибири отмечен только вид *M. musculus*, то эти признаки можно рассматривать как видоспецифичные. 29 краниальных и 17 одонтологических признаков характерны для рода *Apodemus*, а по 18 признакам возможно определение до видового уровня.

Из всех качественных краниальных и одонтологических признаков, представленных в работах И.М. Громова с соавторами (1963, 1995), только признаки 1 и 7 у домовых мыши и 16 у полевой подтвердили свою диагностическую значимость. Остальные признаки встречаются и у некоторых видов рода лесных мышей или их морфология отличается от описания данного автора. Например, у малой лесной мыши форма венечного шва отчетливо углообразная (Громов, Ербаева, 1995) только у 63,16% особей, у остальных — в виде дуги, такая же форма венечного шва встречается и у других представителей данного рода. Выросты теменных костей, образованные их передне-наружными углами, вдаются в лобные у домовых мыши (Громов и др., 1963) и подобным же образом у 3% желтогорлой мыши и у 5% малой лесной мыши. Для более строгой проверки выявленных несоответствий между таксономической значимостью отдельных признаков по нашим результатам и по литературным данным необходимо дополнительное изучение кариотипированных экземпляров.

Наиболее информативными оказались признаки 1, 2, 7 (100% встречаемость) и 4 (80%) у домовых мыши и признак 16 у полевой мыши (95,24%). Остальные признаки встречены менее чем у 50% особей (см. рис.). Следовательно, отсутствие признака не обязательно является диагностичным.

Таблица. Список видоспецифичных признаков у 4-х видов мышей

№ признака	Формулировка признака	Вид
1	наличие зубца на задней стороне верхних резцов	<i>M. musculus</i>
2	tb 9 и 10 отсутствуют на верхних М	<i>M. musculus</i>
3*	дополнительный tb на М ²	<i>M. musculus</i>
4	латеральный край носовой кости в виде пологой выпуклой дуги	<i>M. musculus</i>
5	латеральный край носовой кости прямолинейный	<i>M. musculus</i>
6	костная перегородка между резцовыми отверстиями не имеет расширений	<i>M. musculus</i>
7	аборальные края резцовых отверстий заходят за переднюю линию щечного ряда зубов	<i>M. musculus</i>
8	дополнительный tb на М ¹ проксимальнее tb 5	<i>A. flavicollis</i>
9	дополнительный tb на М ² аборальнее tb 7	<i>A. flavicollis</i>
10	дополнительный tb на М ³ между tb 3 и 6	<i>A. flavicollis</i>
11	дополнительный tb на М ³ между tb 4 и 7	<i>A. flavicollis</i>
12*	лобный край носовой кости в медиальной части образует 1 остроугольный аборальный зубец	<i>A. flavicollis</i>
13	выросты предчелюстной кости оканчиваются оральнее лобного края носовой кости	<i>A. flavicollis</i>
14	теменной край лобной кости в медиальной части прямолинейный и образует прямой угол с межлобным швом	<i>A. agrarius</i>
15	медиальная часть теменного края межтеменной кости образует односторонний остроугольный выступ	<i>A. agrarius</i>
16	гребневидная оторочка по краям лобных костей позади от межглазничного сужения	<i>A. agrarius</i>
17	дополнительный tb на М ¹ проксимальнее tb 2	<i>A. uralensis</i>
18	дополнительный tb на М ¹ дистальнее tb 5	<i>A. uralensis</i>
19	дополнительный tb на М ² между tb 4 и 5	<i>A. uralensis</i>
20	дополнительный tb на М ³ дистальнее tb 4	<i>A. uralensis</i>
21	дополнительный tb на М ³ аборальнее tb 8	<i>A. uralensis</i>
22*	дополнительный tb на М ₂ на внутреннем крае зуба	<i>A. uralensis</i>
23*	дополнительный tb на М ₃ между tb Б и В	<i>A. uralensis</i>
24	лобный край носовой кости в латеральной части прямолинейный и образует с носопредчелюстным швом прямой угол	<i>A. uralensis</i>
25	теменной край лобной кости в латеральной части закругленный и образует 1-2 небольшие дуги	<i>A. uralensis</i>

Примечание: М¹ - М³ — зубы верхней челюсти; М₂, М₃ — зубы нижней челюсти; tb — бугорок зуба; нумерация бугорков зубов дана по Н.И. Лариной, И.В. Ереминой (1988);

* — признаки выделены автором.

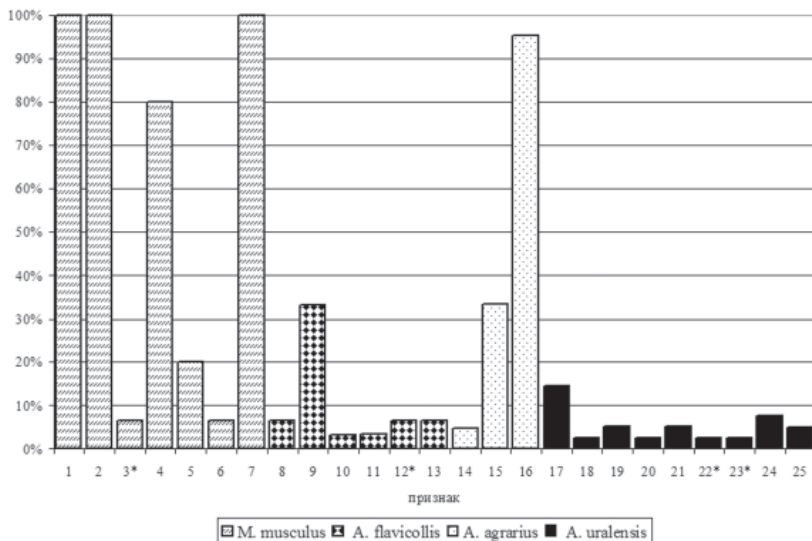


Рисунок. Частота встречаемости видоспецифичных признаков у четырех видов мышей (1–25 — номера признаков в таблице).

Таким образом, в результате проведенной работы было изучено проявление качественных краниальных и одонтологических признаков у четырех видов мышей Уральского региона (*Mus musculus*, *Apodemus flavicollis*, *A. agrarius*, *A. uralensis*). Наряду с известными ранее признаками выделен ряд новых характеристик, позволяющих проводить родовую и видовую дифференциацию рассматриваемых видов. Приведенные в данной работе видоспецифичные признаки могут быть применены для видовой диагностики как современных видов мышей, так и ископаемого материала.

Автор выражает огромную благодарность Бородину А.В., Марковой Е.А., Струковой Т.В., Зыкову С.В., Малышкиной Т.П., Колчевой Н.Е. и Ерохину Н.Г. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ-Урал № 04–04–96124.

ЛИТЕРАТУРА

- Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А., Соколов И.И., Стрелков П.П., Чапский К.К. Млекопитающие фауны СССР. Часть 1. // АН СССР, ЗИН. Москва — Ленинград, 1963. С. 432–469.
- Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий // РАН ЗИН, Санкт-Петербург, 1995. С. 251–287.

- Ларина Н.И., Еремина И.В. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 8–52.
- Малеева А.Г. Тафономия местонахождений ископаемых и полуископаемых остатков мелких млекопитающих в связи с некоторыми вопросами истории фауны грызунов в полупустынях // Бюлл. Комиссии по изуч. четвертич. периода, 1966. Т. 32. С. 75–86.
- 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 животных гор Южного Урала. Свердловск. УрО АН СССР, 1990. 244 с.
- Смирнов Н.Г. Грызуны Урала и прилегающих территорий в позднем плейстоцене и голоцене. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1994. 58 с.
- Haitlinger R. Morphological Variability in *Apodemus agrarius* (Pallas 1771) // Acta Theriologica. 1962. Vol. 6. № 8. P. 239–255.

ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *PYROLA ROTUNDIFOLIA* L. НА ТЕХНОГЕННЫХ ОБЪЕКТАХ

Е.Н. Бояринцева, М.А. Глазырина

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

Существование редких и исчезающих растений на антропогенно нарушенных территориях заслуживает отдельного внимания. Исследования были проведены в 2005 г. на Галкинском отвале мраморизированного известняка (Первоуральский район Свердловской обл.) и на гидроотвале Шуралино-Ягодного месторождения россыпного золота (Невьянский район Свердловской обл.) с целью изучения ценопопуляций (ЦП) *Pyrola rotundifolia* L. (грушанки круглолистной), произрастающих на разных субстратах нарушенных территорий. В качестве контрольной выбрана ЦП в лесонасаждениях ст. Шураля (Невьянского р-на Свердловской обл.).

За единицу пространственной, возрастной и морфологической структуры ЦП принимали вегетативно размножающуюся особь — рамету. Пространственное расположение рамет определялось по проективному покрытию (ПП) в раункиеровских площадках и по классу постоянства (КП).

На Галкинском отвале № 3 КП грушанки составляет 1. ПП вида на площадках колеблется от 5 до 10%. Картирование показало групповое (локусами) распределение рамет, что связано с сильно каменистым субстратом. Размеры локусов варьировали от 1,0×1,0–1,3 м до 3,0×6,0–7,0 м. На гидроотвале Шуралино-Ягодного месторождения КП составляет 3. ПП вида на площадках изменяется от 5 до 75%. Исходя из этого, можно сделать вывод о более

равномерном пространственном распределении группанки на гидроотвале по сравнению с Галкинским отвалом.

Для ценопопуляции группанки на Галкинском отвале № 3 характерна нормальная неполночленная возрастная структура. Доля рамет предгенеративных состояний в два раза превышает долю генеративных. На гидроотвале, на выделе № 7 ЦП группанки — нормальная неполночленная. Для нее характерна ювенильная партикуляция, возрастной спектр имеет левосторонний характер. На выделе № 4 ценопопуляция группанки также нормальная, неполночленная, но возрастной спектр имеет два пика — в ювенильном и в позднегенеративном возрастных состояниях. Исследования контрольной ЦП показали, что, в отличие от всех других изученных ценопопуляций, она является близкой к полночленной. Отсутствие проростков и сенильных растений объясняется, возможно, периодом исследований (июль). Возрастной спектр контрольной ЦП имеет такие же два пика, как и на выделе № 4.

При анализе морфологических показателей генеративных и вегетативных особей были получены следующие результаты: ближе всего к контрольной является ЦП выдела № 4 Шуралино-Ягодного месторождения.

В результате проведенных исследований можно сделать следующие выводы:

1) ценопопуляции *Pyrola rotundifolia* L. в техногенных местообитаниях (на Галкинском отвале мраморизированного известняка и на гидроотвале Шуралино-Ягодного месторождения россыпного золота) имеют сложную пространственную, возрастную и морфологическую структуру;

2) в одном из нарушенных местообитаний, имеющем больший возраст, возрастная и морфологическая структура ценопопуляций группанки круглолистной близка к контрольной, следовательно, с возрастом ценопопуляции соотношение возрастных состояний и морфологические показатели приближаются к фоновым значениям.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы РФФИ «Урал» грант № 04–04–96136.

АНАЛИЗ ТОЛЕРАНТНОСТИ СОРЕДИЙ *HYPOGYMNA* *PHYSODES* (L.) NYL. К МЕДИ (II)

М.С. Буддаков

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Для выяснения причин чувствительности видов лишайников к загрязнению необходимы сведения о влиянии токсикантов на качество продуцируемых лишайником диаспор. Широко распространённым типом воспроизводства

лишайников является вегетативное воспроизводство с помощью соредий. Анализ литературы выявил слабую изученность связей процессов размножения лишайников соредиями с широко наблюдаемыми (на уровне отдельных талломов и синузий) экотоксикологическими эффектами (Mikhailova, Scheidegger, 2001; Nauck et al., 2002; Mikhailova, 2002).

Цель работы — изучить действие приоритетного поллютанта точечного источника загрязнения на прорастание диаспор модельного вида эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. Для достижения цели поставлены следующие задачи: 1) оценка биотопической вариабельности прорастания диаспор *H. physodes*; 2) сравнение в стандартных условиях показателей прорастания диаспор, сформированных в разных зонах токсической нагрузки; 3) анализ прорастания диаспор при интоксикации медью (II).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исзуемая территория (окрестности Среднеуральского металлургического завода, далее — СУМЗ, в Первоуральском и Нижнесергинском районах Свердловской области) относится к подзоне южной тайги западного макросклона Среднего Урала, коренные типы лесов — ельники и пихто-ельники, производные — березняки (Лесорастительные..., 1974). СУМЗ — крупный точечный источник загрязнения среды SO_2 , HF и тяжёлыми металлами, действующий с 1940 г. (Воробейчик и др., 1994).

Образцы *H. physodes* собирали в июле-сентябре 2005 г. с коры елей в приручьевых пихто-ельниках на трех ключевых участках (30, 20, 7 км к западу от СУМЗа), соответствующих основным стадиям техногенной трансформации эпифитных лишайносинузий (Михайлова, 1996) (соответственно: контрольная, умеренно и сильно стрессированная популяции). Для оценки биотопической изменчивости талломы на фоновом участке были отобраны из двух биотопов, отличающихся по степени увлажнения (умеренно и сильно увлажнённый — пихто-ельники кисличный и хвощово-сфагновый, соответственно).

Токсикант CuSO_4 в дозах, соответствующих валовому содержанию меди в коре елей на ключевых участках (50, 150 и 450 мг/л, соответственно) (Михайлова, 1996), добавляли в среду и разливали по чашкам Петри. Соредии с 42 талломов, собранных в одном биотопе, тщательно счищали кисточкой (щётка козы), перемешивали и троекратно высевали в каждую из 3 чашек на чистую твёрдую среду Болда (1,5% агар с набором микроэлементов для зелёных водорослей, содержание Cu — 0,4 мг/л; Sigma-Aldrich Chemie, Германия) и на среду Болда с внесёнными токсикантами, акклиматизировали ночью при 10°C в кликамере (Binder, Германия), инкубировали 8 суток при 10°C ночью, 13°C днём, 13-часовом освещении (750 лк, лампы Fluora 77) и влажности воздуха 80% (Nauck et al., 2002).

На следующие после инкубации сутки соредии фотографировали в боковом дневном свете и через красный светофильтр в синем свете под люминесцентным микроскопом (Булдаков, 2005). Соредии одного биотопа изучали в 27 полях зрения: для каждого поля зрения у 13 диаспор измеряли площадь на фотографиях в дневном свете и на фотографиях с флуоресценцией с использованием программы SIAMS MesoPlant 2.0 (SIAMS, Ltd.).

Измеряемые показатели жизнеспособности: всхожесть (N) — отношение числа живых (флуоресцирующих) диаспор к общему числу измеряемых в поле зрения диаспор (отражает количество проросших диаспор); потенциал прорастания (f) — средняя в поле зрения доля флуоресцирующей площади диаспоры (отражает «качество» диаспор). Статистический анализ проводили с помощью критериев Краскала-Уоллиса и Фишера.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Между показателями прорастания диаспор фоновой зоны, взятых из биотопов с разной степенью увлажнения, не выявлено различий при всех затравочных дозах меди (рис. 1).

На чистой среде Болда потенциал прорастания диаспор составил 80–92%, всхожесть — 85–100% (рис. 2). Показатели прорастания контрольной и

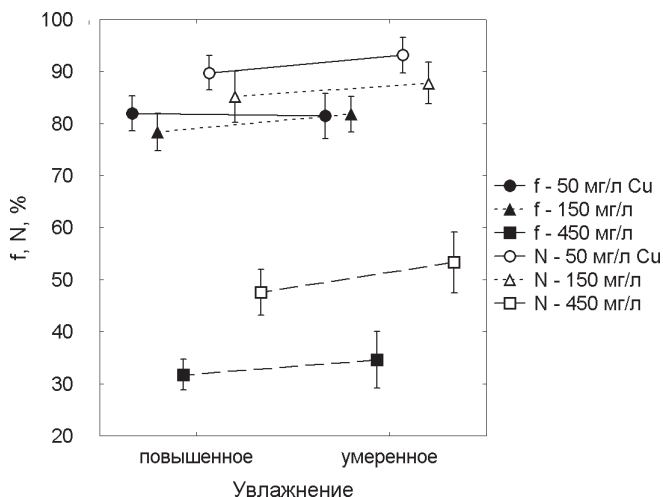


Рис. 1. Влияние увлажнения местообитаний материнских талломов на прорастание диаспор (среднее $\pm$ доверительный интервал).

переходной популяций значимо выше, чем для стрессированной популяции: $KW_N=15,1$ ($p<0,001$), $F_N=8,4$ ($p<0,001$); $KW_f=10,9$ ($p<0,01$), $F_f=4,4$ ($p<0,05$). Таким образом, при возрастании токсической нагрузки на материнские талломы жизнеспособность диаспор снижается.

При дополнительном внесении в среду токсиканта потенциал прорастания всех диаспор значимо снижается (рис. 3). Провокационная интоксикация всеми дозами меди снижает прорастание диаспор контрольной популяции по сравнению с прорастанием на чистой среде Болда (рис. 4). При этом прорастание диаспор стрессированных популяций (в сравнении с прорастанием диаспор контрольной популяции) стимулируется высокими дозами меди (150 мг/л): $KW_N=11,5$ ($p<0,01$), $F_N=8,3$ ($p<0,001$).

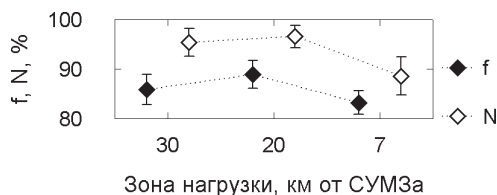


Рис. 2. Прорастание диаспор из умеренно увлажнённых биотопов на чистой среде Болда (среднее $\pm$ доверительный интервал).

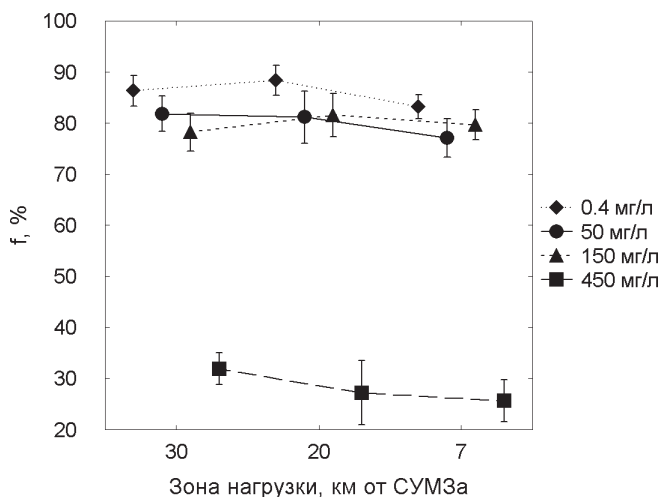


Рис. 3. Потенциал прорастания диаспор из сильно увлажнённых биотопов в условиях интоксикации Си (среднее $\pm$ доверительный интервал).

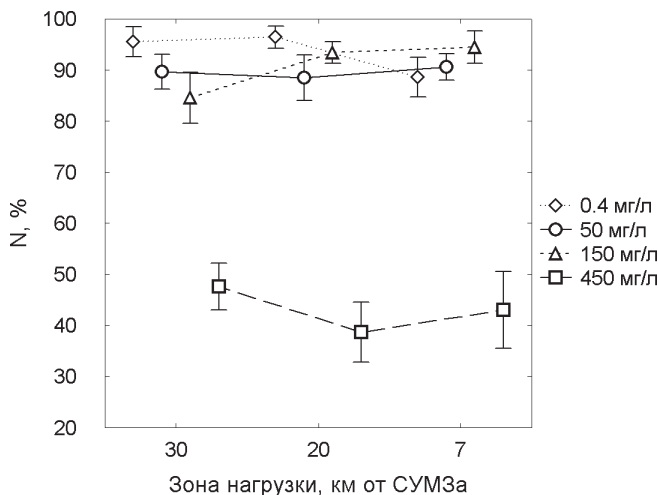


Рис. 4. Процент прорастания диаспор из сильно увлажнённых биотопов в условиях интоксикации Си (среднее $\pm$ доверительный интервал).

ВЫВОДЫ

1. Прорастание диаспор *H. physodes* не зависит от степени увлажнения местообитаний материнских талломов. 2. Усиление токсической нагрузки на материнские талломы снижает долю и потенциал прорастания диаспор в лабораторных условиях. 3. Высокие дозы меди резко снижают жизнеспособность диаспор *H. physodes*; при этом субвитальные нагрузки диаспоры стрессированных популяций при краткосрочной интоксикации переносят лучше, чем диаспоры контрольной популяции.

ЛИТЕРАТУРА

- Булдаков М.С. К методике изучения механизмов реакции вегетативного воспроизводства лишайников на аэротехногенное загрязнение // Грибы в природных и антропогенных экосистемах. СПб., 2005. Т.1. С. 81–86.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем: локальный уровень. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
- Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Практ. рук-во. Свердловск, УНЦ АН СССР, 1974. 176 с.

- Михайлова И.Н. Эпифитные лишениосинузии лесов Среднего Урала в условиях аэротехногенного загрязнения: дисс. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 148 с.
- Hauck M., Paul A., Mulack C., Fritz E., Runge M. Effects of manganese on the viability of vegetative diaspores of the epiphytic lichen *Hypogymnia physodes* // Environ. and Experimental Bot. 2002. Vol. 4. P. 127–142.
- Mikhailova I.N. Vegetative reproduction of *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. under conditions of air pollution // Progress and Probl. in Lichenology at the Turn of the Millennium — IAL 4: Biblioth. Lichenolog. 2002. Vol. 82. P. 243–249.
- Mikhailova I.N., Scheidegger C. Early development of *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. in response to emissions from a copper smelter // Lichenologist. 2001. Vol. 33. Part 6. P. 527–538.

ЗООПЛАНКТОН ЛИТОРАЛИ ТЕЛЕЦКОГО ОЗЕРА

О.С. Бурмистрова

Институт водных и экологических проблем СО РАН, г. Барнаул

Литоральная зона озёр характеризуется значительной гетерогенностью местообитаний, в том числе за счёт развития высших водных растений, которые создают особую среду обитания для беспозвоночных (James et al., 2000; Семенченко, Сушения, 2003).

Телецкое озеро расположено в верховьях р. Оби в северо-восточной части Горного Алтая и имеет вытянутую руслообразную форму. Площадь литорали озера невелика, участки с глубинами до 10 м составляют около 3,4% от площади акватории (Селегей, Селегей, 1978). Согласно классификации, предложенной И.М. Распоповым (1985), литораль подразделяли на незарастающие (открытые), зарастающие (развита высшая водная растительность) и обрастающие (развит фитоперифитон) участки. На разнотипных участках литорали Телецкого озера в мае-июне и августе 2004 г. были отобраны 222 пробы зоопланктона.

Зоопланктон литорали Телецкого озера в 2004 г. был представлен 76 видами (32 — Cladocera, 23 — Copepoda и 21 — Rotatoria).

В открытой литорали обнаружен 51 вид зоопланктона. По численности доминировали *Euchlanis dilatata* Ehr. ($0,3 \pm 0,1$ тыс. экз./м³) и *Asplanchna priodonta* Gosse ($0,3 \pm 0,1$ тыс. экз./м³). Наибольшее обилие зоопланктона наблюдали в мелководном, хорошо прогреваемом заливе в дельте р. Чулышман.

В обрастающей литорали, несмотря на малое число обнаруженных видов (33) зоопланктона, выявлена сложная структура сообщества (индекс Шеннона $2,92 \pm 0,17$). Доминировали *Kellicottia longispina* Kel. ($0,7 \pm 0,4$ тыс. экз./м³) и

Arctodiaptomus bacilifer (Koel.) ($0,6 \pm 0,3$ тыс. экз./м³). При этом значительное развитие фитоперифитона в литорали озера оказывает угнетающее действие на видовое богатство и обилие зоопланктона.

Наибольшее видовое разнообразие зоопланктона (71 вид) отмечено в зарастающей литорали. Численность зоопланктона ($27,7 \pm 5,8$ тыс. экз./м³) в этом биотопе выше, чем в открытой (в 7 раз) и обрастающей (в 9 раз) литорали. Доминировали *Conochilus unicornis* Rous. ($8,6 \pm 5,1$ тыс. экз./м³) и *Simocephalus mixtus* Sars ($7,0 \pm 5,0$ тыс. экз./м³).

В зарастающей литорали дополнительно исследовали различные типы зарослей макрофитов. Максимальное число видов (24) и обилие ($0,9 \pm 0,3$ тыс. экз./м³; $0,04 \pm 0,02$ г/м³) зоопланктона весной выявлено в зарослях жестких растений (осока, хвощ). Летом наибольшие число видов (69) и обилие ($39,6 \pm 8,5$ тыс. экз./м³; $10,3 \pm 4,7$ г/м³) зоопланктона отмечено в зарослях мягких растений (рдесты, уруть, шелковник).

Наибольшее число видов и высокое обилие зоопланктона в зарастающей литорали, вероятно, связано с наличием убежищ, большей концентрацией питательных веществ и лучшим термическим режимом в этом биотопе.

Работа поддержана Грантами РФФИ 04–04–49257, 06–04–63095к и Молодежного проекта СО РАН № 121.

ЛИТЕРАТУРА

- Распопов И.М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1985. 200 с.
- Селегей В.В., Селегей Т.С. Телецкое озеро. Л.: Гидрометеиздат, 1978. 167 с.
- Семенченко В.П., Сушеня Л.М. Роль макрофитов в структурной организации литорального зоопланктона // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Минск, 2003. С. 519–521.
- James M.R., Hawes I., Weatherhead M. Removal of settled sediments and periphyton from macrophytes by grazing invertebrates in the littoral zone of a large oligotrophic lake // *Freshwater Biology*. 2000. Vol. 44. P. 311–326.

О ГЕНОТИПИЧЕСКОМ И ФЕНОТИПИЧЕСКОМ ПОЛИМОРФИЗМЕ МАЛИНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

А.Г. Быструшкин

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Исследование изменчивости и полиморфизма растений в связи с пространственной дифференциацией их популяций позволяет выявить популяци-

онную структуру вида. Особенно актуальны исследования в данном направлении для развития генетического ресурсосведения важного в хозяйственном отношении кустарника — малины обыкновенной.

Цель работы: изучить проявление генотипического и фенотипического полиморфизма в природных популяциях малины обыкновенной в связи с пространственной дифференциацией местообитаний этого вида.

В районе Таганайского горного узла (Южный Урал) вдоль 3 трансект протяженностью по 5 км отобрана 41 генета малины обыкновенной. Трансекты расположены на склоне Двуглавой сопки (12 генет), в долине р. Тесьмы (10 генет), в долине р. Киалим (19 генет). Трансекты разобщены в пространстве естественными преградами: р. Большой Каменной, Тесьминско-Киалимским водоразделом. Для каждой генеты определяли аллельное состояние 12 генов и параметры 24 морфологических признаков. Выявлен генотипический полиморфизм по 4 генам, контролирующим окраску шипов (*TP*) и листьев (*G (ChI)*), наличие воскового налёта (*B*) и опушения (*H*) на побегах, а также значительная морфологическая изменчивость. По остальным 8 признакам обнаружено проявление только доминантных аллелей. В трёх пространственно разобщённых частях популяции наблюдается различное соотношение аллелей. В долинах рек Тесьма и Киалим отмечено преобладание рецессивных гомозигот с неопушенными побегами, а также не обнаружено рецессивных гомозигот с отсутствием воскового налёта на побегах. В долине р. Тесьма не обнаружены рецессивные гомозиготы с неокрашенными шипами. На склоне Двуглавой сопки наблюдаемое соотношение доминантных и рецессивных проявлений по всем 4 генам близко теоретически ожидаемому соотношению 3:1. По нашему мнению, наблюдаемые различия между пространственно разобщёнными частями популяции можно объяснить более интенсивным генетическим обменом между генетами на крутых склонах Двуглавой сопки. В тоже время в долинах рек Тесьма и Киалим происходит смещение соотношения аллелей от теоретически ожидаемого в результате дрейфа генов и значительно более выраженного близкородственного скрещивания. Однако для окончательных выводов необходимо проведение дополнительных исследований. В целом по популяции наблюдаемая гетерозиготность ниже теоретически ожидаемой по всем генам. Дефицит гетерозиготности в природных популяциях малины обыкновенной отмечен ранее Г. Хаскеллом на Британских островах (Haskell, 1960).

Дискриминантный анализ трех пространственно разобщённых групп генет по комплексу 24 морфологических признаков показал высокую степень морфологической дифференциации в популяции. Наибольший вклад в первую дискриминантную функцию вносят признаки: опушение побегов и листьев, наличие воскового налёта на побегах. Наибольший вклад во вторую дискриминантную функцию вносят признаки: шиповатость побегов, окраска шипов и листьев. Правильно классифицированы от 73 до 94% генет. Квадраты дис-

танций Махалонобиса между группами достаточно велики ($d^2=5,8-7,1$) и статистически значимы ($p<0,05$).

Установлено, что, несмотря на невысокую гетерозиготность, в природных популяциях малины обыкновенной наблюдается полиморфизм, связанный с пространственной дифференциацией местообитаний.

ЛИТЕРАТУРА

Haskell G. The raspberry wild in Britain // *Watsonia*. 1960. Vol. 4. № 5. p. 238–255.

МИКОБИОТА КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ЗАПОВЕДНИКА «НУРГУШ»

А.В. Веселовская

Московский госуниверситет

Территория заповедника «Нургуш» охватывает массив заболоченных широколиственно-хвойных лесов на юго-западной окраине Средневятской низменности. Природные условия заповедника отражают черты пойменного ландшафта и локальные особенности крайнего северного положения азонального неморального комплекса в таежной зоне. Задача изучения микобиоты дереворазрушающих базидиомицетов заповедника «Нургуш» в настоящее время является особенно актуальной, поскольку на момент создания в 2000 г. баз данных о состоянии природно-заповедного фонда севера Русской равнины информация по инвентаризации грибов данной группы, касающаяся интересующего нас региона, отсутствовала.

Сбор материала мы проводили в ноябре 2003 и 2004 гг. маршрутным методом. Общая протяженность маршрутов за два года составила приблизительно 100 км. Всего нами было собрано около 150 образцов плодовых тел ксилотрофных базидиомицетов на живых и мертвых стволах 11 различных пород деревьев. Идентификацию образцов проводили на кафедре микологии и альгологии биологического факультета МГУ, используя определители (Бондарцева, Пармасто, 1986; Бондарцева, 1998). Систематическое положение объектов в работе приведено по *Nordic macromycetes* (1997).

В результате проведенных исследований нами был составлен первый аннотированный список дереворазрушающих базидиомицетов заповедника. Список включает 69 видов, относящихся к 10 порядкам и 16 семействам. Ведущими порядками являются *Hyphodermatales* (*Chaetoporellaceae*, *Steccherinaceae*, *Bjerkanderaceae*), *Coriollales* (*Coriollaceae*), *Fomitopsidales* (*Phaeolaceae*, *Fomitopsidaceae*), *Hymenochaetales* (*Phellinaceae*).

Большинство видов сапротрофы, 4 вида являются факультативными паразитами. В изученной микобиоте преобладают эврибионты, встречающиеся на различных листовых породах, реже на хвойных или на хвойных и листовых. Четыре вида являются стенобионтами и приурочены к *Betula* sp., *Quercus robur*, *Pinus sylvestris* и *Populus tremulae*. Максимальное количество видов было зарегистрировано на *Populus tremulae* и *Quercus robur*. Наиболее часто встречающимися являются 24 вида: *Auricularia mesenterica*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Hymenochaete tabacina*, *Stereum hirsutum* и др. Восемь из них приводятся в литературе как обычные для темнохвойных лесов и шестнадцать — для листовых лесов (Мухин, 1990). *Postia floriformis* отмечена как редкий вид. Также можно отметить, что большинство видов, встреченных на мелколиственных породах, имеют монометическую гифальную систему, в то время как виды, обитающие на широколиственных породах, как правило, имеют ди- или триметическую гифальную систему.

Автор выражает благодарность руководству заповедника «Нургуш» за предоставление возможности сбора материала, к.б.н., доценту Т.Н. Барсуковой и д.б.н., профессору В.А. Мухину за помощь в определении коллекционных образцов, а также биологическому кружку ЮИП ЗБС МГУ за помощь в полевой работе.

ЛИТЕРАТУРА

- Бондарцева М.А. Определитель грибов России. Вып. 2. СПб.: Наука, 1998. 392 с.
- Бондарцева М.А., Пармасто Э.Х. Определитель грибов СССР. Вып. 1. СПб.: Наука, 1986. 191 с.
- Мухин В.А. Экологические закономерности формирования и структура биоты ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Москва, 1990. 32 с.
- Nordic macromycetes. Heterobasidioid, aphillophoroid and gastromycetoid basidiomycetes / L. Hansen & H. Kundsén. Vol. 3. Copenhagen: Nordsvamp, 1997. 444 p.

ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ ПОЧВЕННОЙ БИОТЫ В ПОЙМЕННЫХ ЛАНДШАФТАХ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ

Ю.А. Виноградова, А.А. Колесникова, А.А. Таскаева, Е.М. Лагтева

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар

В настоящее время вопросы динамики свойств почв (как физико-химических, так и биологических) являются одними из наиболее дискуссионных, а исследование динамичности почвенных процессов — наиболее трудоемким. Но, как считают и отмечают многие исследователи, только такой подход,

то есть изучение почвенной биоты в динамике, позволяет выявить максимальное разнообразие биоты и оценить особенности ее функционирования в почвах, различающихся по своему генезису.

Цель данной работы заключалась в изучении динамики численности и структуры почвенной биоты в пойменных лесах средней тайги европейского северо-востока России и выявлении связи между экологическими условиями формирования аллювиальных почв и их биоразнообразием.

Объектом исследования послужил спелый осиново-березовый лес, расположенный в центральной части пойменной террасы долины р. Сысолы (приток р. Вычегды, средняя тайга). На территории лесного массива были выделены ключевые участки, существенно различающиеся по экологическим условиям биотопов: П1 — вершина гривы (почва дерново-лесная), П2 — выровненный участок поймы (почва лугово-лесная) и П3 — межгрядное понижение (почва лугово-болотная лесная) (Добровольский, 1968; Классификация..., 1977).

Как показали проведенные исследования, в направлении от вершины гривы к глубокому межгрядному понижению наблюдается существенное изменение экологических условий биотопов, обуславливающее различия в качестве и количестве поступающего опада, интенсивности протекания процессов его минерализации и гумификации, особенностях биогенно-аккумулятивных горизонтов формирующихся аллювиальных почв. Наиболее динамичны по характеру влажности и теплообеспеченности верхние органогенные горизонты аллювиальных лесных почв, являющиеся основной средой обитания почвенной биоты.

Двухлетние наблюдения за динамикой численности отдельных групп микроорганизмов показали отсутствие ярко выраженных закономерностей для суммарной численности микроорганизмов. В 2003 г. наблюдалось увеличение суммарной численности микроорганизмов во всех типах почв к концу вегетационного периода, как в органогенных, так и в минеральных горизонтах.

В 2004 г., который характеризовался аномально теплой первой половиной лета, была зафиксирована более высокая численность бактериальной флоры во всех типах почв и выраженная ее флуктуация в течение вегетационного периода, особенно в минеральных горизонтах (рисунок).

При изучении фаунистического комплекса в почвах пойменного леса в ходе двухлетних исследований зарегистрирован 51 вид коллембол из 34 родов и 12 семейств. Из них 29 видов впервые отмечены на территории Республики Коми, а 2 вида являются предположительно новыми для науки (*Folsomia* sp. nov. aff. *bisetosa*, *Folsomia* sp. nov. gr. *Inoculate*). Комплексы ногохвосток в пойменных осиново-березовых лесах таежной зоны полидоминанты (таблица).

Минимальное количество видов представлено в почвах, занимающих промежуточное положение по уровню увлажнения, максимальное — в почвах вершины гривы и глубокого межгрядного понижения. В этих биотопах отме-

чено и наибольшее количество экологически узковалентных видов, характерных только для данных местообитаний. В пойменных лесных ценозах амплитуда варьирования численности коллембол составляет 0,4–86 тыс. экз./м². На долю массовых видов приходится от 88,6 до 93,4%.

Из крупных беспозвоночных животных в аллювиальных лесных почвах долины р. Сысолы зарегистрировано 44 вида из 34 родов, 19 семейств и 7 отрядов. Их максимальное видовое разнообразие выявлено в подстилочном ярусе почв, формирующихся под пологом пойменных лесов в почвах авто- и полугидроморфного ряда. Наименьшим разнообразием мезофауны характеризуются аллювиальные почвы переувлажненных местообитаний. В структуре мезофауны аллювиальных лесных почв массовыми таксономическими группами являются

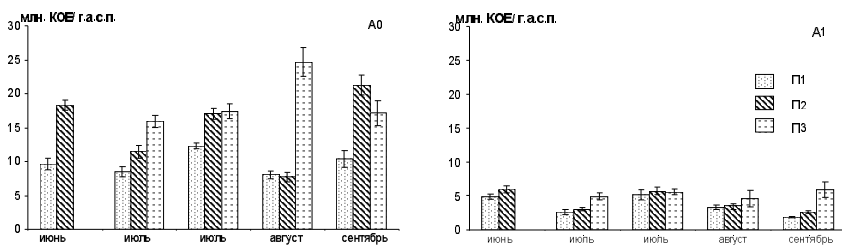


Рисунок. Динамика численности микроорганизмов в органогенных (А0) и минеральных горизонтах (А1) аллювиальных почв различной степени увлажненности, формирующихся в пойменных осиново-березовых лесах (по данным 2004 г.). Обозначение ключевых участков П1, П2, П3 — см. в тексте.

дождевые черви (Lumbricidae), многоножки (Lithobiidae), жуки семейств Carabidae, Staphylinidae, Elateridae. Эти группы отличаются большим видовым разнообразием в лесных биогеоценозах Евразии (Рыбалов, Воробьева, 2002; Fojtova, 2002).

Численность почвообитающих беспозвоночных животных динамична. В 2003 г. к концу летнего периода наблюдалось повышение численности мезофауны в гидроморфной почве (лугово-болотной лесной). В 2004 г. всплеск численности приходился на дерново-лесную и лугово-лесную почвы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые выявлено распределение различных групп микроорганизмов в профиле аллювиальных лесных почв; определены сезонные флуктуации численности и функциональной структуры гетеротрофных микроорганизмов в органогенных и гумусоаккумулятивных горизонтах. Выявлено различие таксономического состава микро- и мезофауны в аллювиальных лесных почвах,

Таблица. Соотношение массовых видов коллембол в аллювиальных лесных почвах по годам наблюдений (% от общей численности в биотопе)

Вид	2003 г.			2004 г.		
	П-1	П-2	П-3	П-1	П-2	П-3
<i>Folsomia quadrioculata</i>	56,0	45,6	38,6	49,9	68,2	21,7
<i>Folsomia fimetarioides</i>	8,1	12,1	15,3	13,2	12,1	13,2
<i>Isotomiella minor</i>	6,0	9,6	25,8	6,4	8,2	43,2
<i>Xenyllodes armatus</i>	8,6	+	+	10,6	—	+
<i>Ceratophysella denticulate</i>	2,9	5,5	2,5	9,3	+	+
<i>Shoetella ununguiculata</i>	7,0	—	—	—	—	—
<i>Folsomia</i> sp. nov. gr. <i>bisetosa</i>	—	—	6,2	—	—	3,1
<i>Folsomia manolachei</i>	+	5,9	+	4,0	+	4,4
<i>Amurida ellipsoides</i>	+	—	2,5	+	+	7,1
<i>Protaphorura boedvarssoni</i>	+	6,2	+	+	3,0	+
<i>Supraphorura furcifera</i>	+	5,8	+	+	+	+
Остальные виды	11,4	9,3	9,1	6,6	8,5	7,3
Индекс Шеннона	2,50	2,74	2,59	2,45	1,72	2,49
Общая численность, экз./м ²	11 800	6495	10 245	68 530	35 490	27 140

Примечание: «+» — доля вида в общей численности менее 2.5 %; «—» — вид отсутствует.

занимающих различные элементы пойменной террасы. Установлена связь видового разнообразия микро- и мезофауны, а также динамики их численности с температурным и гидрологическим режимами аллювиальных почв и численностью бактериальной флоры.

ЛИТЕРАТУРА

- Добровольский Г.В. Почвы речных пойм центра русской равнины. М., 1968. 109 с.
- Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 224 с.
- Рыбалов Л.Б., Воробьева И.Г. Население почвенных беспозвоночных в таежных экосистемах среднего течения реки Енисей // Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте. Животный мир. М., 2002. С. 8–43.
- Fojtova H. The influence of water regime on soil-surface fauna in floodplane forest // Studies on soil fauna in Central Europe. Proc. of the 6th Central European Workshop on soil zoology. Ceske Budejovice, 2002. P. 39–44.

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ, ФОРМИРУЮЩИХСЯ НА ТЕХНОГЕННЫХ ОБЪЕКТАХ СРЕДНЕГО УРАЛА

И.В. Войтенко, С.Д. Решетников

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

Целью данной работы является исследование структуры молодых сосновых древостоев, формирующихся на гидроотвале Шуралино-Ягодного месторождения россыпного золота и на Галкинских отвалах мраморизированного известняка в таежной зоне (подзона южной тайги). Задачи исследования: 1) рассмотреть степень сформированности ярусов формирующихся лесных фитоценозов; 2) рассмотреть соответствие видового состава травянистого яруса формирующихся фитоценозов лесной флоре по структуре ценотических групп; 3) дать сравнительную оценку процесса самозарастания и формирования лесных фитоценозов на данных объектах.

На территории Галкинского отвала было выделено 2 участка, на территории гидроотвала Шуралино-Ягодного месторождения — 3 участка (таблица).

На каждом из участков закладывали учетные площади по 100 м² и производили учет морфометрических характеристик хвойных представителей древесного яруса. Дана общая оценка развитости кустарникового и мохового ярусов. Для выявления встречаемости травянистых видов на каждой учетной площади было заложено по 15 раункиеровских площадок ($S=0,25$ м²), на которых отмечалось общее проективное покрытие и проективное покрытие каждого встреченного вида.

По результатам исследований можно сделать следующие выводы.

1. Лесные фитоценозы, формирующиеся в ходе процесса самозарастания, имеют хорошо выраженную вертикальную структуру, но четкое разделение внутри ярусов присутствует редко. Например, в 20–30-летних древостоях, формирующихся на отвалах пустых пород Галкинского месторождения, достаточно четко различается ярус подроста и два высотных яруса в древостое. Подобная же картина наблюдается на четвертом участке гидроотвала Шуралино-Ягодного месторождения.

2. В видовом составе травянистого яруса преобладает луговая ценотическая группа, однако происходит постепенная ее замена на лесную. Это объясняется малой сомкнутостью крон древесного яруса. Отдельно выделяется фитоценоз, формирующийся на отвалах пустых пород Галкинского месторождения, в котором травянистый ярус практически не развит, а его место занимает моховой.

Таблица. Характеристика обследованных участков

Объект	Субстрат	Особенности участка	Год формирования участка
Галкинские отвалы мраморизированного известняка	Отвалы пустой породы	Крупнокаменистый субстрат	1974
	Отвалы грунтов	Мелкокаменистый субстрат	1988
Гидроотвал Шуралино-Ягодного месторождения россыпного золота	Поверхность гидроотвала – тонкодисперсная седиментированная глина с сильным увлажнением	В южной части граничит с лесом. Отличается большей сухостью субстрата по сравнению с другими участками	1988
		Расположен в центре гидроотвала (удален от источников обсеменения)	1990
	Разделительная дамба	Сильно запесоченные глины. Повышенная сухость субстрата	1986

3. Во всех исследованных фитоценозах доля сорно-рудеральных видов мала. Вероятно, этап пионерной группировки (I стадия) уже пройден. В большинстве случаев фитоценозы перешли на II стадию формирования — стадию «экотопического отбора». Формирование же лесного фитоценоза при эдификаторном воздействии древесного яруса (III стадия) наблюдается пока только на участке отвала пустой породы Галкинского карьера. Это объясняется достаточно большим возрастом насаждений (34 года). В целом, процесс самозарастания данных объектов идет в направлении формирования фитоценозов зонального типа.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы РФФИ «Урал» грант № 04–04–96136.

КРУПНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ИЗ ПЕЩЕРЫ ПОБЕДЫ (ЮЖНЫЙ УРАЛ)

А.А. Воробьев, Н.А. Пластеева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

В 2004–2005 гг. с поверхности пола бокового грота пещеры Победы (Большая Киндерлинская), расположенной на Южном Урале (54°10' с.ш.,

56°51' в.д.), была собрана коллекция из более 2000 костных остатков, принятая в фонды Зоомузея ИЭРиЖ УрО РАН (№ 467). Ее видовой состав представлен в таблице. Ранее по кости пещерного льва из этой пещеры получена радиоуглеродная дата: $\geq 39\,800$ лет назад (ОхА-10845). Очевидно, накопление костных остатков в пещере Победы шло на протяжении всего позднего плейстоцена и голоцена. Среди костей нет обработанных и погрызенных; степень их раздробленности высокая, имеются следы воздействия воды: это связано с перемещениями костей ледником.

Таблица. Видовой состав сборов с поверхности бокового грота пещеры Победы

Вид	Тип сохранности костей			Наименьшее число особей
	голоценовый	промежуточный	плейстоценовый	
Заяц (<i>Lepus</i> sp.)		4	15	4
Собака (<i>Canis familiaris</i>)	1			1
Волк (<i>Canis lupus</i>)		21	163	20
Лисница (<i>Vulpes vulpes</i>)		5	17	2
Большой пещерный медведь (<i>Ursus spelaeus</i>)			1593	>100
Бурый медведь (<i>Ursus arctos</i>)	73			4
Медведь sp. (<i>Ursus</i> sp.)		4	22	3
Куница (<i>Martes</i> sp.)			3	2
Росомаха (<i>Gulo gulo</i>)			1	1
Барсук (<i>Meles meles</i>)	1			1
Выдра (<i>Lutra lutra</i>)	6			1
Пещерный лев (<i>Panthera spelaea</i>)			31	3
Пещерная гиена (<i>Crocota spelaea</i>)			1	1
Rodentia			3	
Chiroptera	1			

Пещера служила местом зимовки большого пещерного медведя. Уникальность фауны из пещеры Победы состоит в относительно большом количестве остатков волка и пещерного льва: их доля здесь максимальна среди всех известных нам логов плейстоценовых хищников. Сейчас в этой пещере найдено более четверти всех костей пещерного льва на Урале. Высокая доля остатков волка и пещерного льва обусловлена функционированием некоторых частей пещеры как ловушек в периоды формирования и таяния ледника.

ЗАЯЦ-БЕЛЯК (*LEPUS TIMIDUS* L.) УРАЛО-ПОВОЛЖЬЯ В ГОЛОЦЕНЕ

В.В. Гасилин

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Изучены данные по находкам рода *Lepus* (археологические памятники и исторические документы) на территории от широтного течения р. Камы на севере до современной границы умеренно засушливых и засушливых степей на юге и от р. Волги на западе до предгорий Урала на востоке. В настоящее время в этом районе обитают два вида рода — беляк (*L. timidus* L.) и русак (*L. europaeus* Pall.). Русак населяет весь регион до Прикаспия на юге, а южная граница сплошного распространения беляка идет по югу Оренбургской и Самарской областей (Соколов и др., 1994). В литературе (Петренко, 1971, 1979, 1984, 2003; Шилов, 1975) видовая принадлежность находок не указана, но некоторые авторы считали, что оба вида постоянно обитали в Среднем Поволжье на протяжении голоцена (Громов, 1957; Цалкин, 1958).

Остатки зайца были найдены в 70 местонахождениях, начиная с раннего голоцена. Анализ оригинального краниологического материала из 13 точек (6 — среднего, 5 — позднего, 2 — среднего-позднего голоцена), расположенных в границах лесостепи, показал, что все экземпляры принадлежали *L. timidus*. На смежной территории (лесостепное Подонье) в позднем голоcene остатков *L. europaeus* также не найдено (Цалкин, 1963). Процесс расширения ареала русака в северном направлении наблюдается с середины XIX в. (Богданов, 1871), что связывают с отступлением лесостепи под влиянием земледельческого освоения территории (Кириков, 1959).

Таким образом, установлено, что до конца позднего голоцена лесостепную зону Урало-Поволжья населял только *L. timidus*, а русак здесь появился 150–200 лет назад.

Относительная промысловая нагрузка на популяции зайцев в среднем-позднем голоcene может быть оценена по данным таблицы. В лесостепи в позднем голоcene заяц стал добываться чаще, чем в среднем голоcene (показатель № 2, $\eta=2,66$, $p<0,01$), а доля его в добыче начала расти уже со второй половины среднего голоцена (различия показателя № 5 между двумя этапами среднего голоцена значимы при $\eta_1=3,75$; а между концом среднего голоцена и началом позднего — при $\eta_2=5,78$; $p<0,01$). В начале позднего голоцена в Предуралье добыча зайца была самой интенсивной и в абсолютном выражении (показатели 3 и 4).

В северной степи в среднем голоцене зайца добывали больше, чем в лесостепи (показатели 3 и 4), при одинаковой доле в добыче (различия в показателе № 2 двух зон незначимы). Увеличение доли зайца в добыче в степи (показатель № 5: $\eta=6,42$; $p<0,01$), также как и в лесостепной, отмечается со 2-й половины среднего голоцена, причем в степной зоне в это время интенсивность его добычи была выше (различия показателя № 5 между двумя зонами достоверны при $\eta=2,12$; $p<0,05$).

Таблица. Заяц в местонахождениях (м/н) лесостепного и степного Урало-Поволжья в среднем и позднем голоцене

№	Показатели	Периоды			
		средний голоцен		поздний голоцен	
		атланти- ческий- субборе- альный 1	субборе- альный 2-3	субатлан- тический 1, Пред- уралье	субатлан- тический 2, Поволжье
Лесостепная зона (<i>Lepus timidus</i> L.)					
1	Всего м/н с зайцем и с бобром	15	44	12	28
2	Доля м/н с костями зайца среди м/н с зайцем и бобром, %	26,7	43,2	83,3	60,7
3	Число костей зайца, шт.	13	43	289	88
4	Среднее число костей зайца в м/н, шт.	3	2	32	5
5	Доля зайца среди костей зайца и бобра, %	3,3	9,4	20,3	23,3
Северная полоса степной зоны (<i>Lepus</i> sp.)					
1	Всего м/н с зайцем и с бобром	5	8	1	-
2	Доля м/н с костями зайца среди м/н с зайцем и бобром, %	60,0	62,5	-	-
3	Число костей зайца, шт.	52	34	1	-
4	Среднее число костей зайца в м/н, шт.	17	7	-	-
5	Доля зайца среди костей зайца и бобра, %	2,9	15,0	-	-

Итак, добыча беляка велась в регионе повсеместно на протяжении всего голоцена, но масштаб ее не достигал промыслового, за исключением позднего голоцена (в особенности в Предуралье), что связано с приходом с востока населения с сильными охотничьими традициями.

КАЧЕСТВО ВОДЫ ИСТОЧНИКОВ ХОЗЯЙСТВЕННО-ПИТЬЕВОГО НАЗНАЧЕНИЯ СЕЛА ЛЮБОМИРОВКА ТАВРИЧЕСКОГО РАЙОНА ОМСКОЙ ОБЛАСТИ

Л.В. Герман

Омский госпедуниверситет

Вода является не только одним из важнейших компонентов биосферы и основой для воспроизводства любой формы органической жизни, но и ведущим фактором риска в развитии заболеваний инфекционной и химической этиологии. Значительное число болезней человека связано с неудовлетворительным качеством питьевой воды и нарушениями санитарно-гигиенических норм водоснабжения.

Нами проведены исследования качества питьевой воды с. Любимировка Таврического района Омской области. Вода для анализов была взята из 8 источников нецентрализованного (колодцы и скважины) и централизованного источника водоснабжения (водопровод с забором воды в р. Иртыш). Определяли органолептические характеристики исследуемых вод (запах, цветность, прозрачность, взвешенные вещества); содержание ионов хлора, кальция, сульфат- и нитрат-ионов (по: Кондратьев, 1972); минерализацию и *pH* воды, а также общую щелочность (НСO_3^-) и жесткость.

Пробы вод колодцев и скважин имели желтоватый и сероватый оттенки, фекальный, землистый и гнилостный запахи, следы нитрат-ионов. В изученных водах, в основном, повышено содержание ионов кальция, значение *pH* в пределах 7,08–7,86, общая щелочность — от 0,16 до 1,62 мг-экв/л. Общая жесткость составила 4,97–5,02 (средняя жесткость), в одном колодце вода имела жесткость 10,00 ммоль-экв/л (высокая жесткость).

Сухой остаток в пробах воды колебался от 90 до 644 мг/л. По степени минерализации исследуемые воды относятся к следующим подгруппам: одна проба — вода пресная, три — слабосоленоватые, две — умеренносоленоватые, три — соленоватые. Две пробы из последней подгруппы использовали для лабораторного опыта по изучению влияния минерализации воды на прорастание семян фасоли и огурца.

Наиболее минерализованная вода отрицательно повлияла на прорастание семян. Всхожесть фасоли составила 6,49%, огурца — 19,5%. Всхожесть семян фасоли и огурца при поливе наиболее минерализованной водой в несколько раз меньше того уровня, который автор методики считает допустимым (>30%). В варианте с менее минерализованной водой всхожесть огурца была 62,4% (всхожесть семян на контрольной воде — дистиллированной — принимали за 100%).

Рекомендацией жителям с. Любимировка является очищение воды перед использованием с помощью фильтров или кипячения.

СТРЕСС-ТОЛЕРАНТНОСТЬ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ТРАНСГЕННЫХ РАСТЕНИЙ ТАБАКА С АГРОБАКТЕРИАЛЬНЫМИ ГЕНАМИ *ipt* И *iaaM*

Ю.С. Голубчикова*, В.А. Мудрик**, В.В. Алексеева***

* Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

** Институт фундаментальных проблем биологии РАН, г. Пуцуньо

*** Филиал института биоорганической химии РАН, г. Пуцуньо

Гормонам принадлежит важная роль в регуляции жизни растений. Их функции проявляются на всех этапах онтогенеза растений, начиная от развития яйцеклетки и заканчивая процессами старения и смерти растительного организма. Наиболее изученными среди гормонов роста растений являются цитокинины и ауксины. В последние годы широкое развитие получило изучение трансгенных растений (ТР) и растений-мутантов по синтезу, транспорту или рецепции фитогормонов. Данные исследования не только дополняют гормональную теорию роста и развития растений, но и связаны с решением ряда актуальных проблем сельского хозяйства и биотехнологии. Введение в растения агробактериальных генов *iaaM* и *ipt* открыли возможности для изучения функциональной роли ауксинов и цитокининов в различных физиологических и биохимических процессах, протекающих в растениях. Экспрессия в растениях табака агробактериальных генов биосинтеза ауксинов *iaaM* и цитокининов *ipt* под контролем сильных конститутивных промоторов приводит к возрастанию в них уровня активных гормонов и возникновению фенотипических изменений. При проведении биохимических анализов установлено ингибирующее действие суперпродукции гормонов на содержание белка: оно снижалось в растениях обеих форм, выращенных в условиях *in vitro*. В этих же условиях выращивания показано положительное влияние продукции гормонов на накопление углеводов в листьях растений, что, возможно, связано с аттрагирующим действием увеличенного уровня эндогенных гормонов в листьях ТР, растущих на среде с высоким содержанием сахаразы.

Общее содержание хлорофиллов в листьях ТР снижалось, что может быть связано как с ингибирующим действием избыточных количеств эндогенных цитокининов, так и с условиями выращивания растений *in vitro* на сахарозе.

Фенотипические изменения привели к увеличению темнового дыхания и снижению уровня фотосинтеза у *iaaM*-растений. Цитокинины в норме имеют положительное влияние на фотосинтетический аппарат, но повышенное содержание гормонов привело к снижению функции в *ipt*-растениях.

Параллельно со снижением квантового выхода флуоресценции хлорофилла снижалась скорость фотосинтеза в расчете на единицу хлорофилла.

Возможно, что в ТР альтернативные пути электронного транспорта стали играть большую роль. В частности, возможно, увеличился перенос электронов на кислород и уменьшился на углекислый газ. Этим можно объяснить снижение накопления углеводов в листьях ТР.

В условиях высокой интенсивности света ($3000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) растения всех вариантов в одинаковой степени повреждались и восстанавливались после стресса. При более высокой интенсивности света ($6000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) обнаружены различия в степени фотоингибирования всех вариантов растений.

РЕАКЦИЯ АНАТОМИЧЕСКИХ СТРУКТУР РАСТЕНИЙ НА ХИМИЧЕСКОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ СРЕДЫ

М.А. Горшкова, Т.В. Жуйкова, О.А. Северюхина

Нижегородская государственная социально-педагогическая академия

Диагностическая и таксономическая ценность стоматографических признаков показана в ряде исследований (Cauwet-Marc, 1976; Guyot, 1978; Guyot et al., 1980; Остроумова, 1985). Эпидерма листа имеет своеобразные и характерные черты для каждого вида растения, по которым можно решать многие вопросы систематики, экологии, эволюции, физиологии растений и др. (Анели, 1963). Отмечены противоречивые факты зависимости эпидермального комплекса от действия различных экологических факторов: уменьшение размеров эпидермальных клеток и устьиц под воздействием неблагоприятных факторов (Greb, 1957; Сурож, 1892), уменьшение количества устьиц на абаксиальной стороне листа в условиях химического загрязнения почв тяжелыми металлами (Клепикова и др., 2002), увеличение плотности распределения устьиц, сопровождаемое уменьшением их размера, при одновременном уменьшении клеток эпидермиса в условиях промышленного интерьера (Богатырь, 1984), а также отсутствие зависимости структуры эпидермы от распределения растений по высотным поясам (Остроумова, 1985). Вышесказанное определило цель данного исследования: изучение реакции эпидермального комплекса модельного вида одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* s.l.) на химическое загрязнение среды.

Исследования проведены в районе крупного металлургического комплекса, входящего в число промышленных предприятий г. Нижнего Тагила. Материал был собран в июне 2005 г. в двух ценопопуляциях одуванчика (фоновой — суммарная токсическая нагрузка 1 отн. ед.; импактной — 33 отн. ед.). В качестве объекта исследования выступали две морфологические формы оду-

ванчика лекарственного *T. off. f. dahlstedtii* Lindb. fil. и *T. off. f. pectinatiforme* Lindb. fil.

Учет анатомических структур эпидермы производился с помощью метода реплик или клеокаст. Реплики брали с абаксиальной стороны между средней жилкой и краем листовой пластинки на равном расстоянии от базальной и апикальной частей листа средневозрастного растения. На каждом листе снимали по 5 реплик эпидермиса. В качестве состояния эпидермального комплекса выбраны количественные и качественные характеристики: общее количество эпидермальных клеток в поле зрения микроскопа, характеристика устьиц (длина, ширина устьиц, устьичный индекс — отношение длины к ширине, устьичный показатель — отношение числа устьиц к общему числу клеток) и эпидермальных клеток (длина, ширина, клеточный индекс — отношение длины к ширине, степень извилистости клетки). Подсчет структурных единиц производился при увеличении 15×40 .

Объем выборки составил 120 растений, всего проанализировано 3000 полей зрения. Данные обработаны с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (модель с постоянными эффектами) (пакет Statistica 5.5).

На основании классификации морфологических типов устьичных комплексов М.А. Барановой (1985) устьица у одуванчика лекарственного отнесены к аномоцитному типу — они окружены ограниченным числом клеток, не отличающихся размерами или формой от остальных клеток эпидермы. Адаксиальная и абаксиальная стороны листа несут один и тот же тип устьиц. Внутривидовая изменчивость по признаку типа устьиц не существует.

Устьица. Ширина устьиц варьирует от 0,05 до 0,09 мкм, длина — от 0,09 до 0,11. В условиях загрязнения у обеих форм одуванчика устьица становятся уже и длиннее. Изменения мерных параметров устьиц статистически значимы ($p<0,001$). Интегральным показателем данных признаков выступает индекс устьиц. Показано, что он статистически значимо различается на фоновом и импактном участке. Установлены различия между показателями устьиц у исследуемых форм ($p<0,001$). Эпидермис у *T. off. f. pectinatiforme* характеризуется более крупными устьицами по сравнению со второй формой независимо от места произрастания растений. Наиболее четкие различия между формами проявляются на фоновом участке.

Основные клетки эпидермиса. У обеих форм одуванчика ширина и длина основных клеток эпидермиса на фоновом участке больше, чем на импактном. Однако длина клеток в условиях загрязнения по сравнению с фоном изменяется в меньшей степени, чем ширина; в результате индекс основных клеток эпидермиса у растений, произрастающих на импактном участке, выше, чем у фоновых. Различия между формами одуванчика по данным признакам статистически значимы ($p<0,01$).

Клетки эпидермального комплекса. Не установлено значимого влияния токсической нагрузки на исследуемые показатели. Число устьиц и число основных клеток эпидермиса у исследуемых форм остается постоянным независимо от таксономической принадлежности и химического загрязнения.

Для выявления различий между фоновой и импактной выборкой был проведен дискриминантный анализ. Установлено, что наибольший вклад в расхождение признаков вносят индекс устьиц и индекс клеток.

Варьирование признаков. Большинство исследуемых признаков характеризуется средней степенью изменчивости (коэффициент вариации, $CV=10-30\%$). Установлена общая для морфологических форм одуванчика закономерность: изменчивость ширины, длины и индекса устьиц, ширины и индекса клеток в фоновой ценопопуляции меньше, чем в импактной. Наиболее консервативными, обладающими низкой амплитудой изменчивости, являются количественные признаки (количество устьиц и основных клеток эпидермиса). Степень варьирования всех исследуемых признаков у *T. off. f. dahlstedtii* как на фоне, так и на импакте меньше, чем у *T. off. f. pectinatiforme*.

Необходимо отметить, что четкой зависимости между изменением средних значений признаков и их коэффициентов вариации не установлено. Так, например, при уменьшении на загрязненных участках средних значений ширины устьиц и основных клеток эпидермиса у обеих форм одуванчика степень варьирования этих признаков увеличивается. Прямая зависимость показана между средними значениями индекса основных клеток эпидермиса и устьичного показателя и степенью варьирования этих признаков на фоновом и импактном участках.

ВЫВОДЫ

1. Устьичные комплексы у *T. off. f. dahlstedtii* Lindb. fil. и *T. off. f. pectinatiforme* относятся к аномолитному типу.

2. Число устьиц и основных клеток эпидермиса у исследуемых форм остается постоянным независимо от таксономической принадлежности и химического загрязнения.

3. При химическом загрязнении у обеих форм одуванчика изменяются мерные признаки эпидермального комплекса: уменьшается ширина устьиц, но увеличивается длина. Устьица у *T. off. f. pectinatiforme* более крупные по сравнению со второй формой независимо от мест произрастания растений. У основных клеток эпидермиса уменьшаются оба показателя. Однако длина этих клеток изменяется в меньшей степени, чем ширина, поэтому индекс основных клеток эпидермиса у импактных растений выше, чем у фоновых.

Работа выполнена по тематическому плану научно-исследовательских работ НТГСПА (задание Федерального агентства по образованию в 2005 г.).

ЛИТЕРАТУРА

- Анели Н.А. Атлас эпидермы листа. Тбилиси, 1963. 112 с.
- Баранова М.А. Классификация морфологических типов устьиц // Ботан. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1585–1595.
- Богатырь В.Б. Роль анатомического строения листа в устойчивости растений, используемых в фитодизайне // Тез. докл. I Всесоюз. конф. по анатомии растений. АН СССР, Л.: Наука, 1984. С. 22.
- Клепикова Е.А., Безель В.С., Таршис Г.И. Реакция эпидермального комплекса *Betula verrucosa* и *Plantago maior* на токсическое загрязнение среды // Сибирский экологический журнал. 2002. № 1. С. 67–70.
- Остроумова Т.А. Структура эпидермы листа некоторых видов рода *Elaeosticta* (Umbelliferae) // Ботан. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1625–1628.
- Сурож И. О. О влиянии света на строение листьев // Труды об-ва естествоиспытателей. СПб., 1892. С. 18–45.
- Cauwet-Marc A.-M. Biosystematicue des especes vivaces de *Bupleurum* L. (Umbelliferae) du basin mediterraneen occidental. These, fasc. 1. Perpignan, 1976. 426 p.
- Greb H. Der Einfluss tiefer Temperatur auf die Wasser-und Stickstoffaufnahme der Pflanzen und ihre Bedeutung fur das «Xeromorphieproblem» // Planta. 1957. P. 523–563.
- Guyot M. Interkt etudes de phytodermologie dans la familie Ombelliferes // Ombelliferes, contrib. pluridisciplin. Syst. Actes 2e Symp. Int., Perpignan, 1977. Paris, 1978, P. 133–148.
- Guyot M., Cerceau-Larival M.-Th., Carbonier-Jarreau M. C. et al. Correlation entre types stomatiques et types polliniques dans la tribu des Caucalidees (Ombelliferes) // Bul. Mus. Nat. Hist. Natur. Bot. 1980. T. 2. № 4. P. 341–385.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК И ПАРАМЕТРОВ КРАСНОЙ КРОВИ ПТЕНЦОВ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ (*FICEDULA HYPOLEUCA* RALL) В УРБАНИЗИРОВАННОЙ СРЕДЕ ОБИТАНИЯ

П.А. Граждан, А.В. Рыбкин

Пермский госуниверситет

Цель работы — изучение изменчивости морфологических характеристик и некоторых гематологических показателей потомства птиц, гнездящихся на урбанизированных территориях. Исследования проводились в 2003–2005 гг. в г. Перми. Участки, где гнездились птицы, были разделены на две категории: город (городские сады и кладбища) и пригород (лесопарки). Они различаются между собой по площади, расположению в городе, уровню рекреационной

нагрузки и степени промышленного загрязнения. Объект исследования — птенцы мухоловки-пеструшки в возрасте 14 дней (накануне вылета из гнезда). Птенцов взвешивали, измеряли длину цевки, крыла, хвоста и маховых перьев, а также степень развернутости их опахал (отношение длины опахала 6-го первостепенного махового к длине всего пера). У 3 птенцов из выводка прижизненно брали кровь из локтевой вены для определения концентрации гемоглобина по Сали и подсчета количества эритроцитов в камере Горяева.

Из рассматриваемых морфологических показателей только длина хвоста в городе оказалась значимо меньше, чем в пригородной зоне, соответственно 15,6 и 17,4 мм. Доля птенцов с массой меньше 12,5 г, имеющих минимальные шансы на выживание после вылета, в городе составляет 17,1, а в пригороде — только 0,9%. Таким образом, в городских условиях средние показатели массы птенцов не изменяются, но меняется характер их распределения. Кроме того, для городской субпопуляции мухоловки-пеструшки характерно возрастание общей и межвыводковой вариабельности массы птенцов перед вылетом. В пригороде общая изменчивость ($CV, \%$) этого показателя составляет 5,5%, межвыводковая — 8,8%, а в городе — 11,7 и 16,9%, соответственно. Это указывает на высокий уровень разнородности городской среды обитания, а также на значительную гетерогенность родительских пар.

Содержание гемоглобина в крови птенцов в пригороде ($106,5 \pm 1,65$ г/л, $n=34$) оказалось значимо меньше, чем в городе ($113,1 \pm 2,36$ г/л, $n=26$). Количество эритроцитов в крови птенцов на сравниваемых участках не различается и составляет соответственно $2,65 \pm 0,06 \times 10^{12}$ шт./л ($n=67$) и $2,72 \pm 0,08 \times 10^{12}$ шт./л ($n=49$). Повышенную концентрацию гемоглобина и увеличение количества эритроцитов в городе с одной стороны можно рассматривать как показатель хорошего физиологического состояния птенцов, а с другой, — как неспецифический ответ организма на действие экотоксикантов, присутствующих в городских биоценозах.

РОЛЬ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В СТАНОВЛЕНИИ И РЕАЛИЗАЦИИ НОРМЫ РЕАКЦИИ

К.А. Давиденко, И.Н. Гончар, Н.М. Вашляев, Н.М. Марвин

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

Одним из подходов при изучении процессов становления и реализации нормы реакции является анализ генетической ассимиляции. Этот процесс изучается на различных модельных объектах, в том числе и на дрозофиле. В данной работе представлены результаты многолетних исследований по изучению влияния

длительного отбора на частоту встречаемости повреждения крыла у межлинейных гибридов дрозофилы от скрещивания $\text{Bar} \times \text{vg}$. Фенотипическим проявлением генетической ассимиляции явилось увеличение уровня доминантности проявления рецессивной мутации vg в ряду поколений в гетерозиготном состоянии, изменение картины морфогенеза крыла и спонтанное возникновение мутации *scalloped* как результат направленной наследственной изменчивости.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использованы мутантные линии Bar (B.1–570 cM), *vestigial* (vg^{BG} .2–670 cM) и межлинейные гибриды: самка $\text{Bar} \times$ самец vg [Bar , св(2), F_1 – F_{330}]. Для качественного анализа повреждений использовано 6760 особей с дефектом на одном крыле (обозначены «св(1)») и 6200 особей — с дефектом на обоих крыльях «св(2)». Для изучения площади крылового диска проанализировано 1200 дорзальных мезоторакальных дисков у личинок третьего возраста мутантных линий и гибридов, площадь дисков измерялась в условных весовых единицах.

При анализе генотоксического эффекта использовано 320 индивидуальных пар мух. В ходе опытов на плодовитость и при изучении частоты возникновения эмбриональных и постэмбриональных леталей проанализировано свыше 70 тыс. яиц. В целом, на протяжении 12 лет осуществлено более 400 экспериментов; общее число индивидуально проанализированных мух составило 400 тыс.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе длительного отбора на частоту встречаемости повреждения крыла типа «вырезка» у межлинейного гибрида $\text{Bar} \times \text{vg}$ данный показатель увеличился в основном за счёт двустороннего повреждения (рис. 1). Динамика частоты встречаемости одностороннего повреждения после 12-го поколения отбора начала снижаться (от 16,6 в F_{12} до 2,1% в F_{24}). До 330-го поколения частота по данному показателю не превышала 14,4%. Суммарно частота встречаемости повреждения крыла к 24-му поколению достигла практически 100% (максимальное значение в F_{90} — 99,9%), а в дальнейшем только после F_{220} прослеживается тенденция к снижению (до 78,1% в F_{270}). Половых различий в динамике встречаемости повреждений крыла не обнаружено, но, начиная с F_{150} , доля самцов с «вырезками» всегда превышает таковую самок.

Для качественной характеристики повреждений в нашей лаборатории разработана методика определения характера повреждения путем подразделения их на типы или «морфы», которых было выделено 9. Картина качественного повреждения крыла носит явно закономерный характер. Первичный основной очаг повреждения приурочен к области первой задней ячейки, последовательно охватывая в ходе отбора субмаргинальную и вторую задние ячейки. Это свидетельству-

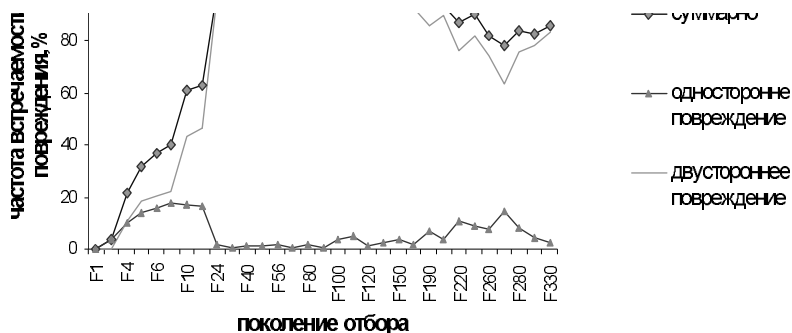


Рис. 1. Динамика частоты встречаемости повреждений крыла типа «вырезка» у межлинейного гибрида *Bar* × *vg* в ходе длительного отбора.

ет, что гибель клеток в ходе формирования крыла охватывает локальный участок. Эти данные хорошо согласуются с цитологической картиной апоптоза на уровне крылового диска мутантной линии *vestigial*. У линии *vestigial* размеры крылового диска меньше не только по сравнению с линией дикого типа и мутантной линией *Bar*, но и по сравнению с межлинейным гибридам (рис. 2).

Экспериментально установлена гетерозиготная природа по гену *vestigial* особей с повреждением крыла. Судя по нашим данным, это имеет место на протяжении первых 60–70 поколений. В 110-м поколении был осуществлен отбор на уменьшение частоты встречаемости повреждения крыла на протяжении 16-ти поколений (рис. 3). В ходе отбора особи с повреждением крыла появлялись с частотой от 0,7 до 3,9%.

У этих особей установлено отсутствие гетерозиготности по гену *vestigial*. Таким образом, повреждение крыла базировалось на каком-то новом наследственно обусловленном факторе. Дальнейшие исследования показали, что этот наследственный фактор локализован в X-хромосоме и, судя по ряду косвенных показателей, представляет из себя мутацию *scalloped*, фенотипическим проявлением которой является повреждение крыла типа «вырезка». Спонтанное возникновение мутации *scalloped*, проявление которой связано с повреждением крыла и фенотипически не отличимое от гетерозигот по *vestigial*, расширяет норму реакции по изучаемому нами признаку. В дальнейшем нами была выделена линия *scalloped* в «чистом» виде. Показано, что пенетрантность данной мутации составляет 65–75%. Представляло интерес выявить частоту

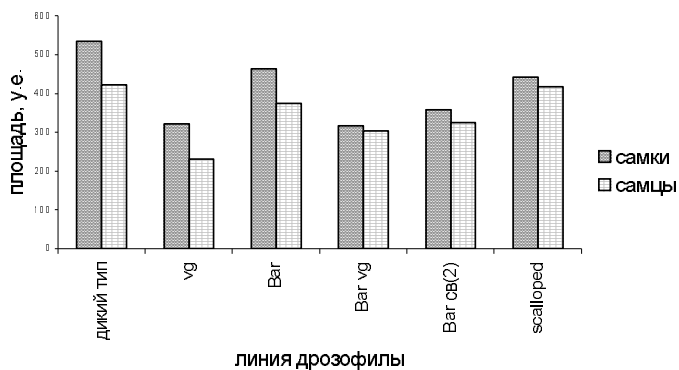


Рис. 2. Площадь дорзального мезоторакального диска в различных линиях дрозофилы.

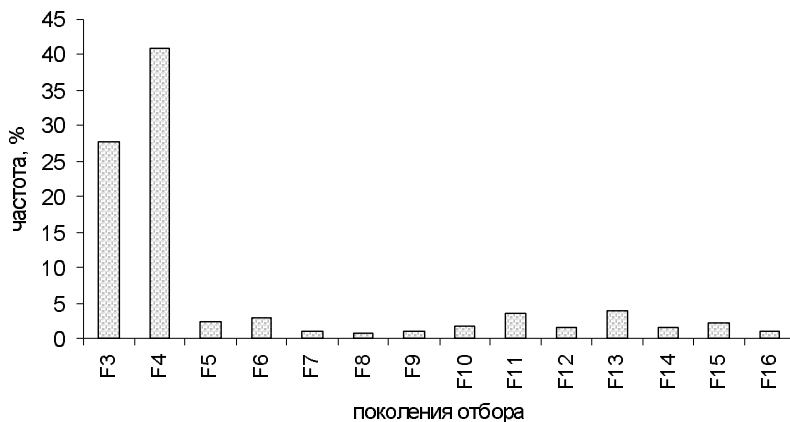


Рис. 3. Частота возникновения повреждения крыла в ряду поколений от скрещивания особей из линии F_{110} из сублинии Bar cb(2) без повреждения крыла.

встречаемости особей, гомозиготных по мутации *scalloped* среди особей с повреждением крыла в ряду поколений отбора. Экспериментально установлено, что в ходе отбора наблюдается процесс постепенного замещения гетерозиготных по гену *vestigial* особей с повреждением крыла на особей, несущих ген *scalloped* в гомозиготном состоянии. К 150 поколению генотип $vg+/vg+$ (то

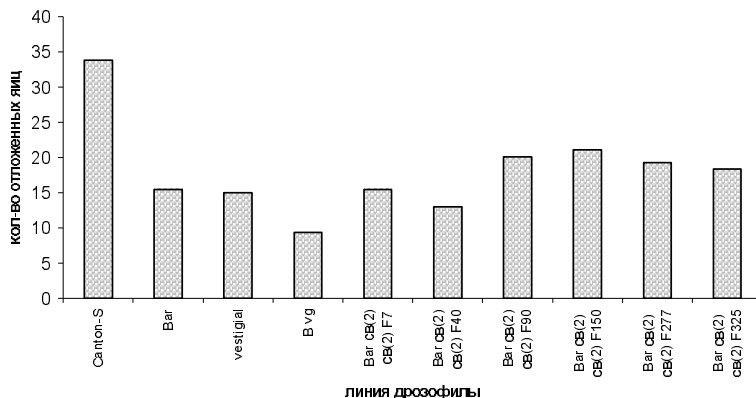


Рис. 4. Плодовитость различных линий дрозофилы и межлинейных гибридов от скрещивания *Bar* × *vg* в ходе отбора на частоту встречаемости повреждения крыла типа «вырезка».

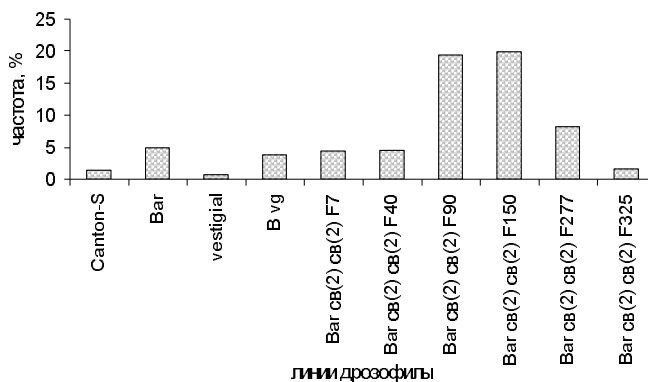


Рис. 5. Частота встречаемости поздних эмбриональных леталей у различных линий дрозофилы и межлинейных гибридов от скрещивания *Bar* × *vg* в ходе отбора на частоту встречаемости повреждения крыла типа «вырезка».

есть *sd*) составляет для *cb(2)* — 21%, для *cb(1)* — 57%, для (*б/в*) — 70%. В F_{280} соответственно, — 48, 83 и 100%. С учетом пенетрантности этой мутации можно объяснить снижение частоты встречаемости повреждения крыла в более поздних поколениях отбора.

Изменение генотипической среды в ходе длительного отбора было прослежено с использованием комплексного показателя генотоксического эффекта. В ряду поколений средняя индивидуальная плодовитость у мутантных линий Bar, vestigial и их межлинейных гибридов по сравнению с контролем существенно снижается (рис. 4), а частота встречаемости поздних эмбриональных леталей возрастает (от 4,3 в F₇ до 8,2% в F₂₇₇) (рис. 5).

Картина изменения морфогенеза крыла в ряду поколений, выявленная при проведении дискриминантного анализа по 24 показателям промеров крыла, согласуется с нашими экспериментальными данными по изменению генотипического состава.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДАННЫХ ДИСТАНЦИОННОГО ЗОНДИРОВАНИЯ В ИССЛЕДОВАНИЯХ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

С.И. Дровнина

Институт экологических проблем Севера УрО РАН, г. Архангельск

Дистанционный геотермический метод позволяет зафиксировать некоррелированный конвективный тепловой поток (НКТП), возникающий за счет тепломассопереноса по системам глубинных разломов, создающий различные по интенсивности локальные тепловые аномалии на поверхности и в приповерхностном слое Земли. На площади 5–10% от всей территории бореальной зоны Европейской части России конвективный вынос эндогенного тепла на три порядка превышает для этой территории максимальные значения кондуктивного теплового потока по результатам его определения в скважинах (Горный и др., 1999; Горный, Теплякова, 2001).

На основе анализа карты НКТП в пределах Моржегорского лесничества Березниковского лесхоза (кварталы № 28, 29, 45, 46, 61, 63, 64) П.С. Бурлаковым и В.В. Беляевым (2005) выделена Целезерская аномалия КТП, приуроченная к узлу пересечения разломов. За полевой сезон 2005 г. (июнь–август) собраны предварительные данные по эколого-ценотическому анализу флоры лесных биогеоценозов данной территории на основе маршрутного почвенно-типологического изучения массивов лесов Виноградовского района Архангельской области.

Нами выполнено 57 геоботанических описаний, по которым составлен общий флористический список. По фитоиндикационным шкалам Л.Г. Раменского проведена экологическая оценка изучаемой территории (Методические рекомендации..., 1987): по шкале увлажнения она относится к влажным лесам, расположенным на достаточно дренированных равнинах, а по шкале богатства

почв здесь преобладают небогатые мезотрофные слабокислые почвы. Наиболее богатые почвы встречаются в пределах оз. Целезеро и оз. Чашливое, расположенных в разных «тепловых зонах» по величине НКТП. По группе типов леса они относятся к одним секциям эколого-ценотических групп (зеленомошно-мелкотравной, зеленомошно-высокотравной и зеленомошно-кустарничковой) в классификации Л.Б. Заугольной. Среди сосудистых растений на территории озер Чашливое, Шидрозера и Целезеро встречены растения 31 из 36 семейств общего флористического списка изучаемых участков, 53 из 64 родов, 63 из 88 видов. По числу видов преобладают семейства Rosaceae (7 видов из 11 видов общего списка), Poaceae (5 видов из 7), Asteraceae (4 из 7), Ranunculaceae (4 из 6), Scrophulariaceae, Ericaceae, Rubiaceae и Pirolaceae; остальные семейства имеют небольшую видовую представленность. Главенствуют виды бореальной широтной фракции.

В.И. Горный и Т.И. Теплякова (2001) подчеркивают, что имеется высокая степень корреляции между местами произрастания редких видов или мест с высоким биоразнообразием с зонами конвективных потоков. Но их распространение авторы не связывают с каким-то определенным типом почв или особенностями рельефа. На территории оз. Чашливое и оз. Целезеро встречен *Lathyrus vernus* (L.) — неморальный вид. На всех участках, близких к «теплой» зоне по НКТП или расположенных непосредственно в ней (кроме оз. Чашливое и оз. Шидрозера, расположенных вне зоны) встречаются виды *Paris quadrifolia* L. и *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. бореально-неморальной географической группы. Среди редких и предлагаемых к охране видов бриофлоры области в районе исследования (территория оз. Чашливое) найден один — *Neckera pennata* Hedw., а лишнеофлоры — *Lobaria pulmonaria* Hoffm., что говорит об относительной ненарушенности лесов.

Требуется более детальное изучение лесных биогеоценозов в пределах оз. Целезеро и оз. Чашливое, расположенных в разных по величине НКТП зонах и имеющих по результатам анализа предварительных геоботанических данных не только черты сходства, но и отличия.

ЛИТЕРАТУРА

- Беляев В.В., Бурлаков П.С. О географическом распространении территорий с повышенным конвективным тепловым потоком (КТП) в Архангельской области и связи его с другими геоэкологическими параметрами // Экологические проблемы Севера: Межвуз. сб. науч. тр. Архангельск: Изд-во АГТУ, 2005. Вып. 8. С. 240–242.
- Горный В.И., Киселев А.В., Крицук С.Г. и др. Геологические аспекты экологической безопасности С.-Петербурга и Ленинградской области по данным дистанционного геотермического метода // Государственный доклад о состоянии окружаю-

щей среды в Санкт-Петербурге и Ленинградской области в 1998 году. Т. 2. СПб., 1999. С. 222–224.

Горный В.И., Теплякова Т.Е. О влиянии эндогенного тепла Земли на формирование в бореальной зоне локальных ареалов неморальной растительности // Докл. РАН. 2001. Т. 378. № 5. С. 1–2.

Методические рекомендации к экологической оценке природных угодий по растительному покрову. Архангельск. 1987. 34 с.

ПЕЧЕНОЧНИКИ ОКРЕСТНОСТЕЙ ОЗЕРА СИНДОРСКОЕ (РЕСПУБЛИКА КОМИ)

М.В. Дулин

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар

Материалом для настоящей работы послужили сборы печеночников, выполненные в окрестностях оз. Синдорское на территории комплексного флористического заказника «Синдорский» (Республика Коми, Княжпогостский р-н) в августе 2000 г. Обследовались различные типы лесов, прибрежно-водные и пионерные растительные сообщества. Было выполнено 17 бриофлористических описаний и собрано около 550 образцов печеночников.

В результате обработки коллекции составлен аннотированный список печеночников, включающий 68 видов и 2 разновидности, относящихся к 34 родам из 16 семейств. Названия видов даются по списку печеночников и антоцеротовых бывшего СССР (Konstantinova et al., 1992) с некоторыми поправками. Сравнение флоры печеночников окрестностей оз. Синдорское с другими локальными флорами, расположенными в подзоне средней тайги Республики Коми в окрестностях населенных пунктов Поруб-Кеповская (49 видов), Дон (63), Якша (69), Нижняя Омра (82), указывает на ее сравнительно высокое видовое разнообразие. Использование коэффициента общности Стюггена-Радулеску (r_{SR}) (Шмидт, 1984) показало, что наиболее близки по видовому составу флоре печеночников окрестностей оз. Синдорское флоры пос. Якша ($r_{SR} = -23,8$) и с. Дон ($r_{SR} = -21,0$). Причина высокого сходства обусловлена, с одной стороны, однородностью природных условий сравниваемых территорий (равнинный характер, значительная заболоченность, приблизительно равное число доступных для заселения местообитаний), а с другой — высокой степенью изученности флор.

В исследованной флоре отмечены сравнительно редкие индикаторные виды старовозрастных лесов — *Scapania apiculata*, *Crossocalyx hellerianus*, *Calypogeia suecica*, а также редкие, включенные в Красную Книгу Республики Коми (1998) печеночники — *Schistochilopsis laxa*, *Cephalozia macounii*,

Cephaloziella elachista, *Lophozia ascendens*, *Scapania scandica*. Выявлен новый для территории Республики Коми печеночник — *Harpanthus scutatus*.

Анализ флоры печеночников окрестностей оз. Синдорское показал, что ее основу образуют виды, принадлежащие к трем семействам: *Lophoziaceae*, *Cephaloziaceae*, *Scapaniaceae* (соответственно 18, 9, 7 видов). Значительное число видов семейства *Lophoziaceae* является особенностью флор печеночников Севера Голарктики, а *Cephaloziaceae* — особенностью равнинных флор. Среди родов в исследованной флоре лидируют *Scapania* и *Cephalozia* (по 7 видов).

Большинство представленных во флоре печеночников окрестностей оз. Синдорское видов характеризуются циркумполярным и почти циркумполярным распространением (всего 59 видов). Сравнительно много приоканатических видов (7 видов), что вероятно связано с влиянием второго по величине озера республики. Основу изученной флоры составляют арктобореально-монтажные и бореальные (соответственно 30 и 28) виды. В целом исследованная флора обладает характерной структурой для бореальных равнинных флор печеночников севера Европейской части России.

Большинство выявленных во флоре окрестностей оз. Синдорское видов печеночников по отношению к условиям увлажнения относятся к группе мезофитов (40 видов). Значительно число гигро-мезофитов и гигрофитов (по 11 видов), что обусловлено сильной заболоченностью территории.

Видовое разнообразие печеночников наиболее высоко в лесных сообществах, причем в лесах печеночники предпочитают поселяться на гниющей древесине, где и отмечается их наибольшее разнообразие.

ЛИТЕРАТУРА

- Красная книга Республики Коми. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. М., 1998. 528 с.
- Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.
- Konstantinova N.A., Potemkin A.D., Schljakov R.N. Check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of the former USSR // *Arctoa*. 1992. Vol. 1. P. 87–127.

ФИТОГЕННОЕ ПОЛЕ ДЕРЕВА В УСЛОВИЯХ ХИМИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

О.В. Дуля

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Антропогенная нагрузка изменяет биоценозы как прямым действием загрязнения на организмы, так и косвенным, через трансформацию взаимосвязей

между компонентами биоценоза (Воробейчик и др., 1994; Черненкова, 2002; Zvereva, Kozlov, 2004). В частности для лесных сообществ показана трансформация отношений между деревьями и живым напочвенным покровом под действием химического загрязнения (Демьянов, 1992; Смирнова, 1998; Zvereva, Kozlov, 2004).

Анализ данной проблемы удобен в терминах концепции фитогенного поля и биоразнообразия. Концепция фитогенного поля (ФП) была предложена в 1965 г. А.А. Урановым, который определил его как пространство, в пределах которого среда приобретает новые свойства, обусловленные присутствием в ней данной особи растения (Уранов, 1965). Одна из главных характеристик ФП — его напряженность, которая определяется аллелопатической активностью растения, степенью микробиотопической трансформации светового, температурного, питательного режимов, влажности, а при химическом загрязнении — перераспределением поступления токсических веществ за счет кроновых и стволовых потоков, и листового опада (Ястребов, 1996; Ипатов, Китрикова, 1999). Так, в результате уменьшения светового потока в ФП ели происходит элиминация вереска; из-за дефицита влаги и света — брусники, черники и зеленых мхов, кроме того, зеленые мхи негативно реагируют на большое количество опада, попадающее на их поверхность (Ипатов, Китрикова, 1999; Лебедева и др., 2006). В итоге растительность микробиотопов вблизи и вдали от дерева различается как качественно, так и количественно. И наоборот, если структура покрова внутри и снаружи ФП дерева не различается, можно сделать вывод о гомогенности тех или иных условий существования на исследуемом участке. Однако различия в обилии, видовой структуре и составе напочвенного покрова разных фитоценозов затрудняют прямое сравнение ФП их деревьев, что обусловлено необходимостью их «нивелирования» при анализе.

Большинство отечественных исследований ограничивается оценкой влияния дерева на растительность в пределах какого-либо одного варианта биотопа. Мало работ посвящено изменению средообразующей способности деревьев вдоль сильных средовых градиентов (например, техногенных). В условиях техногенного загрязнения растительность нижних ярусов лесных фитоценозов изменяется сильнее всего. Чувствительные к загрязнению виды угнетены или полностью выпадают из сообщества, что обычно приводит к увеличению монодоминантности. При кардинальных изменениях структуры живого напочвенного покрова редко анализируют закономерности модификации эдификаторной роли деревьев.

Работы, посвященные изменению ценотических отношений в условиях токсического стресса, малочисленны. В окрестностях никелеплавильного завода на Кольском полуострове Е.Л. Зверева и М.В. Козлов (Zvereva, Kozlov, 2004) констатировали смену влияния древостоя на рост и плодоношение кустарнич-

ковых видов с отрицательного на положительное. Однако это нельзя интерпретировать как увеличение или уменьшение собственно эдификаторной роли деревьев в сообществе при загрязнении. В.А. Демьяновым (1992) и Е.В. Смирновой (1998) возле этого же предприятия показано уменьшение эдификаторной роли сосны и ели, напряженности и радиуса их ФП. Оба автора описывая структуру нижних ярусов, указывают, что не только изменяется их видовой состав и обилие, но и увеличивается визуально регистрируемая мозаичность.

Цель данной работы — оценка изменения силы влияния деревьев первого яруса ельников-пихтарников и березняков на обилие и видовую структуру мохового и травяно-кустарничкового ярусов в градиенте влияния выбросов Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ). Выбор полигона исследования обусловлен его многосторонней изученностью, и одновременно тем, что проблема взаимоотношений между растительными компонентами возле данного источника пока не затрагивалась.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район исследования. Влияние Среднеуральского медеплавильного завода на прилежащие территории уже более 15 лет многосторонне и подробно изучалось уральскими учеными (Безель и др., 1994; Воробейчик и др., 1994; Кайгородова, Воробейчик, 1996 и др.). Исследуемая территория условно разделена на 4 зоны: зону техногенной пустыни (0,5–1 км от заводской территории), импактную (2–3 км), буферную (4–7 км) и фоновую (свыше 30 км). За основу зонирования традиционно взято состояние растительности.

До начала работы завода в 1940 г., предположительно, все участки имели сходный почвенный и растительный покровы. За период его функционирования благодаря высокому содержанию соединений тяжелых металлов и сернистого ангидрида в выбросах, концентрация многих элементов в почве и биоте прилежащих территорий значительно повысилась. Это привело к глубокой эрозии, обеднению почвы биогенами, оглеению, изменению строения почвенного профиля — в буферной и особенно импактной зонах появляются два новых горизонта: $A0_T$ — слой разросшегося мха до 5 см в высоту и $A0_L$ — слой листового и хвойного опада в результате угнетения его деструкции (Кайгородова, Воробейчик, 1996).

Материал и методы. В августе 2005 г. в окрестностях СУМЗа в ельниках-пихтарниках и березняках фоновой (ельник-пихтарник в 30, березняк в 20 км от завода), буферной (4 км) и импактной (1–2 км) зон проводили описания живого напочвенного покрова возле 25 сходных по жизненному состоянию и возрасту модельных деревьев в каждом биотопе и зоне, расположенных в пределах около 1 га. Критерий выбора модельного дерева — соседство с окном полога. У ствола, под проекцией края кроны и в окне располагали по три

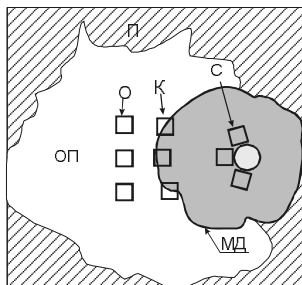


Рис. 1. Схема расположения площадок возле модельного дерева; МД — модельное дерево, П — полог леса, ОП — окно полога, С, К и О — линии площадок «ствол», «крона» и «окно».

геоботанические площадки 50×50 см на одинаковом расстоянии друг от друга — линии «ствол», «крона» и «окно» (рис. 1). На площадочках глазомерно определяли проективное покрытие каждого встреченного вида мохового и травяно-кустарничкового ярусов. Всего описания живого напочвенного покрова проведены возле 150 деревьев (на 1350 геоботанических площадках).

Анализ данных. Поскольку считается, что внутри ярусов взаимосвязь более тесная, чем между видами разных ярусов, то на данном этапе работы моховая и травяно-кустарничковая растительности анализировались независимо друг от друга. Напряженность принимали как разницу между растительностью внутри ФП и вне его. В большинстве моделей, описывающих изменения напряженности ФП с удалением от дерева ее максимум принят в пристволовой зоне, минимум — на периферии или за пределами кроны (Ястребов, 1996). С учетом этого использован показатель **относительной разницы обилия** растений в окне полога и у ствола каждого дерева: $D = (P_G - P_T) / (P_G + P_T)$, где D — относительная разница обилия, P_G и P_T — обилие в окне полога и у ствола дерева, соответственно.

Анализ дифференциации видового состава растительности по разным областям ФП проводили путем попарного сравнения видовых списков пристволовой, подкроновой и оконной линий возле каждого дерева. Получали по три значения **индекса видового несходства Чекановского-Сьеренсена** (дополнение до единицы индекса сходства), которые далее усредняли. Для оценки мозаичности напочвенного покрова во всем биотопе с помощью **индекса видового несходства Чекановского-Сьеренсена** попарно сравнивались списки видов всех одноименных микроместообитаний в пределах каждого исследуемого биотопа. Расчет индексов проводили с использованием специального пакета для оценки видового разнообразия EstimateS 7.5 (Colwell, 2005).

Доли влияния фиксированного фактора (положение относительно эдификатора) и случайного (местоположение дерева в биотопе) на пространственное распределение растений определяли способом Снедекора по результатам двухфакторного дисперсионного анализа ($Df_A=2$; $Df_B=24$; $N=225$), где Df_A и Df_B

— количество степеней свободы первого и второго факторов, соответственно, N — число повторностей (геоботанических площадок) в анализе (Лякин, 1990). Это позволило оценить вклад эдификатора (первый фактор) в формирование структуры растительности на фоне его общей неоднородности в биотопе, возникающей в силу случайных причин (второй фактор).

Сравнение средних значений показателей проводили с помощью рангового дисперсионного анализа Краскелла-Уоллиса ($H(Df, N); p$), где H — значение критерия сходства, Df — факториальное количество степеней свободы, N — число повторностей в анализе, p — достигнутый уровень значимости критерия. Статистические процедуры осуществляли в программе STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc., 2002).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Моховой покров. Растения исследованных площадок в фоновых биотопах принадлежат к 8 родам. С приближением к источнику загрязнения они замещаются единственным видом *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb., устойчивость которой к соединениям тяжелых металлов и высокой кислотности субстрата хорошо документирована (Гольдберг, 1997; Черненко, 2002). В буферной зоне в ельнике-пихтарнике *P. nutans* занимает $90 \pm 3\%$, в березняке — $63 \pm 6\%$ от обилия мхов. В импактной зоне — это уже абсолютный доминант в моховом ярусе ельника-пихтарника, а в березняке его доля составляет $93 \pm 3\%$.

С увеличением нагрузки происходит перераспределение мохового покрова относительно дерева (рис. 2, А) ($H(2, N=74)=15,1; p=0,0005$ для ельников-пихтарников и $H(2, N=74)=21,2; p<0,0001$ для березняков). При этом увеличение разницы на импактной территории по сравнению с фоновой можно считать свидетельством увеличения напряженности ФП для растений данного яруса. С приближением к заводу эдификаторная роль дерева в обоих вариантах биотопов значительно возрастает, тогда как пространственная неоднородность мохового покрова, обусловленная случайными причинами, почти не изменяется (рис. 3, Г).

Учитывая изменение видовой структуры, отметим, что в фоновых условиях мозаичность обусловлена разным, зачастую противоположным, отношением нескольких видов растений к эдификатору. Возможно, поэтому и пространственное распределение обилия мохового покрова вокруг деревьев в незагрязненных фитоценозах более равномерно. В загрязненных зонах, при полном или почти полном доминировании *P. nutans* размещение растений относительно ФП дерева определяется предпочтениями этого единственного вида. Из-за этого сравнение степени дифференциации мохового покрова по видовому составу относительно эдификатора в контрольных и загрязненных биотопах вряд ли информативно. Нельзя исключить и механизм изменения напряженности ФП, связанный с трансформацией конкурентных взаимоотношений

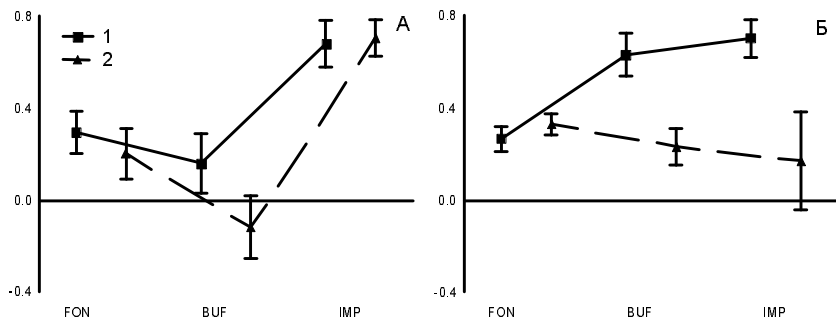


Рис. 2. Относительная разница обилия мохового (А) и травяно-кустарничкового (Б) ярусов между элементами ФП в фоновой (FON), буферной (BUF) и импактной (IMP) зонах нагрузки; вертикальные линии — стандартная ошибка среднего; 1 — ельники-пихтарники, 2 — березняки.

между моховым и травяно-кустарничковым ярусами при загрязнении, в результате изменения их обилия, структуры и жизненного состояния растений.

Травяно-кустарничковый ярус. С приближением к заводу обилие и видовое богатство травяно-кустарничкового яруса значительно снижаются ($H(2; N=225)=156,9; p<<0,0001$ и $H(2; N=225)=160; p<<0,0001$ соответственно для ельников-пихтарников; $H(2; N=225)=121,6; p<<0,0001$ и $H(2; N=225)=181,6; p<<0,0001$ соответственно для березняков) (таблица). Чаще всего на максимально загрязненной территории травянистые и кустарничковые виды не образуют сомкнутого яруса. Но во всех исследуемых биотопах растения тяготеют к открытым местообитаниям (рис. 2, Б). В условиях техногенной нагрузки

Таблица. Обилие и видовое богатство (среднее $\pm$ стандартная ошибка среднего) травяно-кустарничкового яруса в градиенте химического загрязнения

Зона нагрузки	Ельники-пихтарники			Березняки		
	ОПП	α	γ	ОПП	α	γ
Фоновая	64 ± 2.8	8.9 ± 0.4	86	58 ± 2.7	11.1 ± 0.4	92
Буферная	11 ± 1.5	2.5 ± 0.2	34	26 ± 1.7	2.7 ± 0.2	43
Импактная	2 ± 0.5	0.7 ± 0.1	11	11 ± 2.8	0.5 ± 0.1	6

Примечание: ОПП — общее проективное покрытие (%); α — среднее количество видов на одной площадке, γ — общее количество видов в биотопе

разница между обилием травяно-кустарничкового яруса в окнах и у стволов деревьев в ельниках-пихтарниках увеличивается ($H(2, N=74)=21,7; p<0,0001$). Это означает, что при химическом загрязнении и низкой конкуренции растения

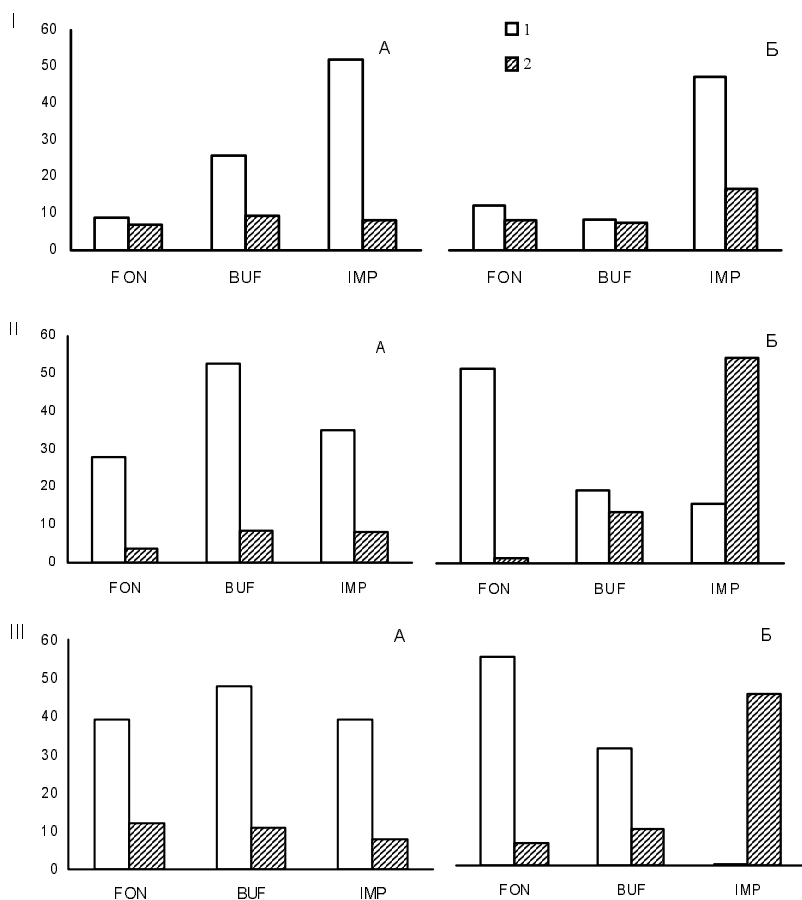


Рис. 3. Доли влияния (%) фитогенного поля дерева и участка биотопа на обилие мохового яруса (I), обилие (II) и α -разнообразие (III) травяно-кустарничкового яруса; факторы: 1 — положение относительно дерева, 2 — участок биотопа; А — ельники-пихтарники, Б — березняки; FON, BUF и IMP — фоновая, буферная и импактная зоны; данные предварительно преобразованы ($\ln(x+1)$).

почти не заселяют пристволовые участки. Вероятно, отличия обусловлены разницей между видовым составом растительности фоновых и загрязненных территорий.

Возможно, работают и другие механизмы. Предыдущие исследования показали, что в буферной и особенно в импактной зонах происходит угнетение деструкции листового опада (Воробейчик и др., 1994; Кайгородова, Воробейчик, 1996). Известно, что опад обычно скапливается под кроной дерева и отрицательно влияет на возобновление моховой и травянистой растительности (Ястребов, 1993; Лебедева и др., 2006). В березняках распределение растений относительно дерева не изменяется ($H(2, N=65)=1,1; p=0,6$).

Анализ долей фиксированного и случайного факторов в объяснении вариабельности пространственного распределения обилия в разных зонах загрязнения показывает, что в нарушенных березняках доля влияния эдификатора на размещение растений ниже. Это происходит на фоне резкого увеличения неоднородности растительного покрова: в импактной зоне проективное покрытие варьирует от 0 до 75%, в фоновой — от 44 до 78%. В ельниках-пихтарниках при приближении к заводу доля влияния эдификатора на размещение растений увеличивается (рис. 3, II).

Анализ видовой структуры. С увеличением загрязнения возрастает дифференциация травяно-кустарничкового яруса по видовому составу относительно центра ФП ($H(2, N=68)=1,7, p=0,42$ для ельников-пихтарников и $H(2, N=197)=6,9, p=0,03$ для березняков) (рис. 4, А). Возможных механизмов два: увеличивается разница условий на разном расстоянии от дерева, то есть средообразующая сила дерева, либо растительный покров при малом количестве видов и низком обилии (низкая конкуренция) четче реагирует на неизменное ФП эдификатора. Вероятно, оба механизма действуют совместно.

По результатам двухфакторного дисперсионного анализа доли обоих факторов в вариабельности видового богатства участков в ельниках-пихтарниках при приближении к заводу почти не изменяются. Иначе говоря, эдификаторное значение дерева остается высоким по сравнению со случайными причинами, формирующими мозаичность в биотопе (рис. 3, III А). В березняках аналогично ситуации с пространственным распределением обилия на фоне резкого увеличения гетерогенности участков по видовому составу, роль дерева меньше на загрязненных территориях (рис. 3, III Б), что, вероятно, связано с теми же причинами.

Полученные при сравнении одноименных микроместообитаний значения индекса несходства Чекановского-Сьеренсена также свидетельствуют о том, что живой напочвенный покров в березняках при загрязнении становится мозаичнее — разница между одноименными микроместообитаниями значительно увеличивается на загрязненной территории (рис. 4, Б). Индекс несходства меняет средние по биотопу значения от $53 \pm 0,4\%$ в фоновой зоне до $89 \pm 1\%$ у стен завода ($H(2, N=2439)=768; p < 0,0001$). В ельниках-пихтарни-

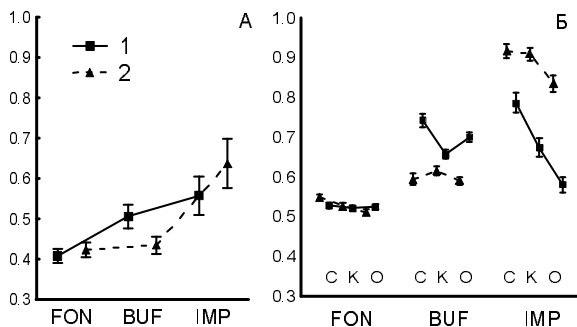


Рис. 4. Индекс видового несходства Чекановского-Сьеренсена травяно-кустарничкового яруса разных (А) и одноименных местообитаний (Б) в фоновой (FON) буферной (BUF) и импактной (IMP) зонах нагрузки; С, К и О — линии «ствол», «крона» и «окно»; вертикальные линии — стандартная ошибка среднего; 1 — ельники-пихтарники, 2 — березняки.

ках мозаичность изменяется не столь значительно: $53 \pm 0,3$ и $67 \pm 2\%$ соответственно ($H(2, N=2631)=252,2$; $p<0,0001$).

Разные области ФП дерева обычно вносят неодинаковый вклад в разнообразие напочвенного покрова биотопа ($H(2, 831 \leq N \leq 900)$, $p \leq 0,002$) (рис. 4, Б). Исключениями являются фоновый ельник-пихтарник и березняк буферной зоны ($H(2, N=900)$, $p=0,6$ и $H(2, N=639)$, $p=0,3$ соответственно). С приближением к источнику выбросов вклад пристволовых участков в мозаичность особенно увеличивается, то есть площадки, видовой состав которых в наибольшей степени обусловлен присутствием эдификатора, отличаются друг от друга более всего, в то время как растительность на открытых местообитаниях оказывается более однородной.

Таким образом, на основе анализа обилия наиболее выраженных в исследованном районе ярусов живого напочвенного покрова можно заключить, что напряженность ФП ели и пихты в условиях техногенной нагрузки возрастает. В березняках же в результате сочетанного действия токсической нагрузки и природных факторов происходит увеличение неоднородности условий произрастания и травяно-кустарничкового яруса во всем биотопе, что наряду с изреживанием древесного яруса приводит к снижению роли древостоя в формировании фитоценоза сообщества. Необходимо особо отметить, что в данной работе основной акцент сделан на изложение феноменологии изменений, а для раскрытия их механизмов нужен более глубокий анализ видовой структуры и взаимоотношений между компонентами живого напочвенного покрова, который предполагается осуществить в дальнейшем.

Автор выражает благодарность П.Г. Пищулину за содействие в проведении наблюдений, к.б.н. М.Р. Трубиной за советы при обсуждении результатов и научному руководителю д.б.н. Е.Л. Воробейчику за общую идею и помощь в анализе данных. Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 05–05–64703), научных школ (2006–РИ–112.0/001/337).

ЛИТЕРАТУРА

- Безель В.С., Большаков В.Н., Воробейчик Е.Л. Популяционная экотоксикология. М.: Наука, 1994. 80 с.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем: локальный уровень. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
- Гольдберг И.Л. Изменение мохового покрова южнотаежных лесов в условиях техногенного загрязнения // Экология. 1997. № 6. С. 468–470.
- Демьянов В.А. Ценотическая роль *Pinus sylvestris* L. в лесных сообществах Кольского севера в условиях техногенного загрязнения // Известия РАН. Сер. Биол. 1992. № 1. С. 52–57.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. СПб.: Изд-во СПбГУ, 1999. 316 с.
- Кайгородова С.Ю., Воробейчик Е.Л. Изменение некоторых свойств серых лесных почв под действием выбросов медеплавильного комбината // Экология. 1996. № 3. С. 187–193.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
- Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Ипатов В.С. Оценка влияния деревьев на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов в сосняке чернично-зеленомошном // Ботан. журн. 2006. Т. 91. № 2. С. 178–192.
- Смирнова Е.В. Влияние сосны и ели на формирование продукции растениями напочвенного покрова в условиях воздушного загрязнения на Кольском полуострове. URL: http://biodata.ecoinfo.ru/doc/arc/documents/2nd/1_2_ecos/1_2_10_urbanfile2.10.3doc.
- Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. Т.1. М., 1965. С. 251–254.
- Черненко Т.В. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М.: Наука, 2002. 191 с.
- Ястребов А.Б. Интерференция фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках // Ботан. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 54–64.
- Ястребов А.Б. Напряженность фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках // Экология. 1996. № 1. С. 3–9.
- Colwell R.K. 2005. URL: <http://www.purl.oclc.org/estimates>.
- StatSoft Inc. 2002. URL: <http://www.statsoft.com>.
- Zvereva E.L., Kozlov M.V. Facilitative Effects of Top-canopy Plants on Four Dwarf Shrub Species in Habitats Severely Disturbed by Pollution // Ecology. 2004. № 92. P. 288–296.

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА УРАЛЬСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ КОМПЛЕКСА *SAXIFRAGA CERNUA* L. — *S. SIBIRICA* L.

О.С. Дымшакова*, О.Е. Сушенцов**

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

** Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Важной характеристикой популяции является возрастной спектр, который представляет собой результат внутрипопуляционного распределения особей по возрастным состояниям. Соотношение возрастных групп в популяции дает представление об ее общем жизненном состоянии, способности к самовоспроизводству и перспективе развития.

В качестве модели для исследования использованы растения *Saxifraga cernua* и *S. sibirica* и растения гибридного происхождения между этими видами из популяций комплекса *Saxifraga cernua* — *S. sibirica* на Урале. Для описания онтогенеза камнеломки использовано 6 состояний: пропадаула (семя), ювенильное, имматурное, виргинильное, молодое генеративное, средневозрастное генеративное.

Обнаружено, что возрастные спектры во всех местообитаниях являются нормальными, неполночленными, с максимумом на группе прегенеративных растений.

При анализе географической изменчивости возрастной структуры предположено, что на возрастной спектр влияет видовая принадлежность, способ размножения и климатические условия (влажность, условия зимовки). Во всех популяциях наблюдается невысокая доля растений генеративного состояния. Это указывает на невысокую устойчивость популяций обоих видов и гибридов.

К ИЗУЧЕНИЮ БИОМАССЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОГОЗОВ НА ТЕРРИТОРИИ ВЯТСКО-КАМСКОГО КРАЯ

Г.Р. Дюкина

Удмуртский госуниверситет, г. Ижевск

Рогозы, как большинство прибрежно-водных растений, чувствительны к различным экологическим факторам, в том числе и к факторам антропогенного происхождения. Одним из параметров, демонстрирующих зависимость от условий произрастания, является надземная биомасса. Урожайность рогозов в значительной степени зависит от географического положения популяций, сезона вегетации, а также от многочисленных абиотических факторов. У корневищных растений выделяются 2 максимума, соответствующие периодам роста — летний

и осенний. Первый обусловлен ежегодным приростом общей массы, второй — оттоком питательных веществ в подземные органы. По данным Е.В. Мавродиёва (1997), оценки биологической продуктивности, приводимые разными авторами, с учетом выше сказанного, не сопоставимы между собой.

В течение летнего сезона 2005 г. нами изучалась биомасса четырёх обычных для территории Вятско-Камского края (ВКК) представителей рода *Typha* L.: *T. latifolia* L. (рогоз широколистный), *T. angustifolia* L. (рогоз узколистный), *T. intermedia* Schur (рогоз промежуточный), *T. × smirnovii* Е. Mavrodiev (рогоз Смирнова) и её зависимость от степени антропогенной нагрузки, обводнённости биотопа и гранулометрического состава субстрата.

Биомассу определяли методом укусов на пробных площадках, которые закладывали в равноценных по шкале обилия-покрытия Браун-Бланке участках сообществ. Укусы проводили с площади 0,25 м², все побеги изучаемых видов срезались у самого дна. Растения высушивали на воздухе до воздушно-сухого состояния, а затем измельчались. Воздушно-сухой вес смешанного образца фитомассы определяли с точностью до 0,01 г. Из полученных таким образом проб брали навески, которые высушивали в сушильном шкафу до абсолютно-сухого состояния при температуре 105°С (Папченко, 2003).

Наибольшую сырую фитомассу на изучаемой территории в период плодоношения для класса проективного покрытия 61–90% формирует рогоз широколистный (3,21–13,88 кг/м²), наименьшую — рогоз промежуточный (0,47–1,07 кг/м²). Биомасса рогоза узколистного варьирует в пределах от 2,31 до 7,45 кг/м², рогоз Смирнова — 3,17–5,52 кг/м².

С целью изучения зависимости биомассы *T. latifolia* и *T. angustifolia* от условий местообитания все исследованные экотопы были разделены на 3 класса:

- 1) естественные экотопы: мелководья водотоков и речных заводей, старицы, лесные озёра, мочажины болот;
- 2) антропогенно-трансформированные экотопы: нарушенные русла ручьёв и мелких речек, мелководья водохранилищ, прудов, запруды;
- 3) искусственные экотопы: каналы, канавы, кюветы, лужи вдоль дорог (эфемерные водоёмы), обводнённые карьеры.

Выявлено, что изученные виды тяготеют к антропогенным и искусственным экотопам, где способны формировать обширные заросли. Сравнительный анализ показал, что рогоз широколистный продуцирует больше биомассы на экотопах второго и третьего классов (абсолютно-сухая биомасса 2,23–6,81 кг/м²), чем в естественных (1,87–4,53), тогда как для рогоза узколистного такой зависимости не выявлено.

Популяции рогоза широколистного характеризуются большей толерантностью к фактору обводнённости и могут произрастать в условиях периодического обсыхания грунтов, характерного для антропогенно-трансформированных и искусственных экотопов. Рогоз узколистный более требователен к

условиям обводнения и, как правило, не выносит значительного осушения субстрата, произрастая чаще всего на экотопах с постоянным уровнем воды.

ФЕНОЛОГИЯ ВЕСЕННЕЙ МИГРАЦИИ И КОНЦЕНТРАЦИИ ПТИЦ В ОКРЕСТНОСТЯХ ГОРОДА ИЖЕВСКА (ПОЙМА РЕКИ ПОЗИМЬ)

О.В. Ежова, Г.Р. Лутфуллина

Удмуртский госуниверситет, г. Ижевск

Сезонные миграции птиц — важное явление в ландшафтах умеренной зоны. В местах концентрации птиц складывается особый миграционный тип динамики орнитофауны. Эти территории могут служить «модельными» площадками для слежения за особенностями сезонного перемещения птиц в регионе, а регулярное определение дат прилёта, сроков и интенсивности миграции — основа для мониторинга состояния окружающей среды.

Исследования проведены в пойме р. Позимь. Ежедневные учёты маршрутным методом в стандартных полосах обнаружения проводились с 11 марта по 20 мая 2004 г. и с 4 апреля по 24 мая 2005 г. Также использованы данные по фенологии прилёта птиц на исследуемую территорию, предоставленные Д.А. Адаховским, за 2001–2003 гг.

Пойма р. Позимь является местом обитания для 141 вида птиц, что составляет 64,4% орнитофауны Удмуртии, среди которых 129 перелётных. Особую значимость территория приобретает как место концентрации птиц.

Наиболее всего орнитофауна территории в период весенней миграции зависит от среднесуточной температуры воздуха (СТВ) и уровня воды в пойме. Коэффициент корреляции между СТВ и числом видов птиц составил 0,69 ($p < 0,05$), а между СТВ и численностью птиц — 0,31 ($p < 0,05$). Связь качественного и количественного состава орнитофауны от уровня воды в пойме — $r = 0,53$ и 0,52, соответственно ($p < 0,05$). Однако характер связи может быть различной, в зависимости от условий сезона. Наиболее зависимы от параметров среды птицы водно-болотного комплекса.

На основании сопряженности динамики качественного состава орнитофауны с сезонными изменениями среды выделяются 4 волны прилёта. Большинство видов птиц — в среднем 64,5% от числа общих мигрантов — прилетают в сходное фенологическое время на различные территории (проанализированы группы птиц, выделенные для Беловежской пуши (Гаврин, 1954), Казахстана (Сема, 1989), Санкт-Петербурга (Булыгин, Мартынов, 1992), Украины (Серебряков, 1980)).

ЛИТЕРАТУРА

- Бульгин Н.Е., Мартынов Е.Н. Фенологическая сопряжённость прилёта птиц с развитием растительности под Петербургом // *Экология и защита леса*. С-Пб: ЛТА, 1992. С. 47–52.
- Гаврин В.Ф. Сезонные миграции в Беловежской пуще и её окрестностях // Тез. докл. второй прибалтийской орнитологической конф. по проблеме миграций птиц. Таллин, 1954. С. 9–13.
- Сема А.М. Фенология перелётов птиц в Казахстане. Алма-Ата: Наука, 1989. 152 с.
- Серебряков В.В. Некоторые фенологические закономерности весенней миграции птиц на территории Украинской ССР: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Киев, 1980. 22 с.

ПТИЦЫ ТРАНСФОРМИРОВАННЫХ ЛАНДШАФТОВ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

А.А. Емцев

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Заболоченные междуречья северной тайги Западной Сибири подвержены техногенному воздействию. В результате освоения нефтяных и газовых месторождений, строительства городов, прокладки трубопроводов, дорог и линий электропередач (ЛЭП) происходит существенная трансформация природных ландшафтов. Нередки случаи нефтяного загрязнения. О влиянии этих факторов на птиц известно очень мало.

Цель работы — выявление специфики населения птиц трансформированных ландшафтов северной тайги Западной Сибири. Исследования проведены в 2004–2005 гг. В 2004 г. работы велись на севере Ханты-Мансийского и крайнем юге Ямало-Ненецкого округов в составе экспедиции под руководством профессора В.К. Рябцева. В 2005 г. (спорадично в 2002–2004 гг.) исследовался район г. Лянтора.

Прослежен характер распределения птиц на участках, подверженных наиболее сильному воздействию антропогенных факторов. Эти факторы могут играть как положительную, так и отрицательную роль.

Примером положительного воздействия может служить высокая численность отдельных видов птиц в районах, имеющих железные столбы ЛЭП, трубы которых используются ими для гнездования. Это обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe*), белая трясогузка (*Motacilla alba*), обыкновенная горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus*), домовый (*Passer domesticus*) и полевой (*P. montanus*) воробьи.

Наблюдается тяготение отдельных видов к измененным ландшафтам, хорошо выраженное на плоскобугристых комплексных болотах. К таким видам относятся: малый зуек (*Charadrius dubius*), перевозчик (*Actitis hypoleucos*) и желтая трясогузка (*Motacilla flava*). Остающиеся на месте вырубок открытые пространства привлекают некоторых хищников: черный коршун (*Milvus migrans*), чеглок (*Falco subbuteo*) и болотная сова (*Asio flammeus*). Велика роль свалок твердых бытовых отходов в прокорме сороки (*Pica pica*), серой вороны (*Corvus (corone) cornix*) и ворона (*Corvus corax*) в зимний период, концентрация которых здесь наибольшая. Кроме перечисленных видов, в другое время года на свалках встречаются черные коршуны, халеи (*Larus heuglini*), сирые чайки (*L. camus*) и др.

Неблагоприятное воздействие антропогенных ландшафтов выражено в сокращении численности определенных видов птиц, что объясняется нарушением среды обитания в результате ее хозяйственного освоения, браконьерством и беспокойством животных. Более всего это отражается на курообразных, среди которых высокую численность сохраняют белые куропатки (*Lagopus lagopus*) и тетерева (*Lyrurus tetrrix*). Наибольшая численность белых куропаток наблюдается на удаленных и недоступных для охотников участках верховых болот. Негативная роль антропогенных ландшафтов проявляется также в увеличении численности серой вороны, отмеченное за период с 2003 по 2005 гг. Вероятно, это связано с отсутствием или нерегулярным их отстрелом и довольно комфортными условиями зимовок, которые они проводят на свалках крупных городов.

В результате прямого контакта с нефтью при ее аварийных разливах наблюдается гибель птиц.

В целом, полученные нами результаты подтверждают аналогичные выводы других авторов.

КОЛОНИЗИРУЮЩИЙ ЭФФЕКТ БАКТЕРИЙ РОДА *ERWINIA* И ИХ РОЛЬ В ЗАЩИТЕ РАСТЕНИЙ ОТ ВОЗДЕЙСТВИЯ ФИТОПАТОГЕНА

Ю.П. Ермакова*, С.В. Чернышов**, Я.И. Бурьянов**

* Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

** Филиал Института биоорганической химии, г. Пуццино

Взаимоотношения между растениями и микроорганизмами могут носить разный характер. Фитопатогенные бактерии рода *Erwinia* относятся к числу наиболее агрессивных возбудителей заболеваний растений.

Erwinia carotovora sp. *carotovora* (*E. c. c.*) вызывает заболевание, называемое сырой гнилью, и поражает как вегетирующие растения картофеля, так и клубни в период хранения. В лаборатории Биотехнологии растений филиала Института биоорганической химии РАН (г. Пущино) был получен штамм S14–13 *E. c. c.*, несущий плазмиду pAM28 с геном *speA*, супрессирующим патогенность данного микроорганизма.

В ходе работы было установлено, что при обработке бактериальной суспензией *E. carotovora* S14–13 листьев и целых растений табака и картофеля возникла устойчивая ассоциация между растениями и бактериями. Это подтверждалось наличием на апикальных листьях жизнеспособных микроорганизмов. Повреждения и деградации растительной ткани при этом не происходило, что в данном случае свидетельствовало о явлении колонизации. Фенотипических отличий между колонизированными и контрольными листьями не было обнаружено.

Уже через сутки после заражения колонизированных и контрольных неколонизированных листьев табака и картофеля патогенным штаммом *E. carotovora* B15 на контрольных листьях было замечено разрушение ткани мезофилла. Процесс деградации был ассоциирован с проводящими пучками листа, поскольку первоначально распространение инфекции происходило вдоль крупных, а затем и мелких жилок. Через несколько дней наступало полное разрушение растительной ткани. Колонизированные листья при этом оставались без фенотипических изменений.

На следующем этапе работы было установлено, что данная закономерность распространяется и на целые растения. Растения инфицировали клетками патогенного штамма эрвиний B15. Через сутки на контрольных растениях и картофеля и табака было заметно распространение инфекции по стеблю. На колонизированных растениях распространения инфекции не наблюдалось. Было отмечено, что на контрольных растениях картофеля процесс развития патогена происходил с большей скоростью, чем на табаке. Таким образом защитный эффект был явно продемонстрирован бактерий-колонизаторов. Возможным его механизмом являются, вероятнее всего, конкурентные взаимоотношения между различными популяциями микроорганизмов одного вида, претендующими на одну экологическую нишу. Поскольку проблема защиты растений наряду с повышением их урожайности является одной из центральных для сельского хозяйства, результаты проделанной работы позволяют рассчитывать на развитие новой ветви в технологии защиты растений, основанной на конструировании «обезоруженных» штаммов фитопатогенных микроорганизмов. Предлагаемый нами метод может выступать в качестве потенциально возможного и альтернативного способа защиты сельскохозяйственных и иных растений.

РОД *HIPPOCHAETE* MILDE (EQUISETACEAE) ВО ФЛОРЕ ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ

А.С. Ершова

Курганский госуниверситет

Цель работы — уточнение характера распространения и экологической приуроченности хвощей рода *Hippochaete* зауральской флоры: *H. ramosissimum* (Desf) Bruhin, *H. scirpoides* (Michx.) Farw., *H. hyemalis* (L.) Bruhin и гибрида *H. × moorei* (Newm.) Skoda. Используются материалы собственных сборов и гербарная коллекция Курганского университета.

Степной евразийско-африканский вид *H. ramosissimum* в Зауралье редок и приурочен к степным местообитаниям субмеридиональной Тургайской ложбины (долины Тобола) южнее широты г. Кургана. Местонахождения: окраина сухого бора в долине Тобола у пос. Искра Звериноголовского района, степной берег р. Тобол у с. Усть-Уйское и севернее г. Кургана за пос. Рябково, на сыром песке по краю затопленных водой старых песчаных карьеров в сосновом бору. В 2005 г. вид отмечен в тополиной роще близ пос. Тополя южнее г. Кургана и в лесопосадках сосны у песчаных карьеров севернее с. Старый Просвет. Одной из особенностей экологии вида на северном пределе распространения в Зауралье является то, что он обитает на остепненных участках по краю боров долины Тобола.

Широко распространен в Зауралье *H. hyemale*. Наиболее надежный признак для его диагностики — микроструктура поверхности стебля (у *H. ramosissimum* — кремнеземные бугорки на ребрах стебля в форме сплошных поперечно исчерченных линий, у *H. hyemale* — парные кремнеземные бугорки на ребрах). Другие морфологические признаки, нередко используемые для диагностики этих видов (толщина стебля, число ортотропных побегов, длина заостренного окончания стробила и т.д.) не всегда надежны и варьируют в зависимости от условий местообитания.

В местах контакта ареалов *H. ramosissimum* и *H. hyemale* скрещиваются с образованием *H. × moorei*, который в Южном Зауралье редок и приурочен к местообитаниям долины Тобола и его притоков. Растения, сочетающие признаки *H. ramosissimum* и *H. hyemale*, отмечены в Курганской области в пяти пунктах: сухие окраины боров у пос. Искра Звериноголовского района, в 6 км северо-западнее с. Усть-Уйское Целинного района, на степном склоне правого берега р. Утяк у с. Лесниково Кетовского района, по окраинам песчаных карьеров под г. Курганом («Голубые озера») и у с. Ст. Просвет.

Редкий для Южного Зауралья вид *H. scirpoides* приурочен к местообитаниям долин Тобола и его притоков, где проходит южная граница ареала это-

го вида в Зауралье. *H. scirpoides* встречается в ельниках, зеленомошных борах, в сырых пойменных мелколиственных лесах. В Курганской обл. известен из семи точек севернее 54° 50' с.ш.

БАЛАНС ЧИСЛЕННОСТИ ПРИРОДНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ И РАСТЕНИЙ, ВЫРАЩЕННЫХ В ИСКУССТВЕННЫХ ПОСАДКАХ

Т.В. Жуйкова, М.С. Мазурин, Е.С. Зинина, И.М. Белоусова

Нишнетагильская государственная социально-педагогическая академия

Исследования баланса численности природных ценопопуляций *T. officinale* s.l. проводили в полевые сезоны 2001–2003 гг. в районе крупного промышленного центра (г. Нижний Тагил). В трех ценопопуляциях (фоновая — суммарная токсическая нагрузка равна 1,0 отн. ед.; буферная — 6,5 отн. ед.; импактная — 33,0 отн. ед.) было заложено по 9 учетных площадок размером 0,25 м². На каждой площадке маркировалось по 20 растений одуванчика, у которых один раз в 14 дней определялось возрастное состояние и фиксировалась гибель. В полевые сезоны 2004–2005 гг. велось аналогичное наблюдение за поколением F₁, выращенным в условиях агрофона. Выделение онтогенетических состояний *T. officinale* s.l. основывалось на диагнозах и ключах, разработанных И.М. Ермаковой (1983).

Установлено, что физическая плотность в природных ценопопуляциях варьирует от 14 до 29 шт./0,25 м². По мере возрастания химического загрязнения участков происходит увеличение данного показателя. В посадках на площади на 0,25 м² было высеяно в среднем по 25 штук семян одуванчика, что соответствовало средней плотности на участках в природных ценопопуляциях. Однако в силу высокой смертности плотность оказалась значительно ниже природной (5–9 шт./0,25 м²). В посадках отмечено незначительное увеличение показателя в вариантах с буферных участков.

Для общей характеристики динамики плотности была рассчитана лабильность баланса популяции (Заугольнова, 1977). Показатели в природных ценопопуляциях и на агрофоне значимо не различаются. Лабильность баланса не зависит от химического загрязнения на участках и от мест формирования семенного потомства. Исключение составляет буферный участок, на котором в природных условия значения баланса численности ниже, чем на агрофоне.

Баланс численности в пределах каждой возрастной группы определяется числом особей, перешедших в следующую возрастную группу, числом особей, поступивших из другой возрастной группы, числом отмерших осо-

бей. Показано, что в природных ценопопуляциях *T. officinale* s.l., независимо от мест их произрастания, баланс численности в каждой возрастной группе в большей степени определен процессами элиминации особей, чем онтогенетическим развитием. Исключение составляет группа ювенильных растений на импактном участке. В условиях агрофона отмирание особей наиболее явно происходит в группе ювенильных и имматурных растений. В последующих возрастных группах доминируют процессы перехода. Таким образом, в условиях агрофона не зависимо от мест формирования потомства по мере индивидуального развития растений наблюдается снижение смертности в каждой возрастной группе и повышение скорости перехода в следующее онтогенетическое состояние.

Интегральным показателем динамических процессов возрастного состава ценопопуляций, позволяющим судить о его темпах перестройки, выступает специфическая скорость развития (Жукова, 1987). Этот показатель у природной популяции на порядок ниже, чем у микрогруппировок в условиях агрофона. В природных условиях специфическая скорость развития возрастает с увеличением загрязнения на участках. В условиях агрофона микрогруппировки фоновой, буферной и импактной выборок развиваются с одинаковой скоростью не зависимо от мест формирования потомства.

Работа выполнена по тематическому плану научно-исследовательских работ НТГСПА (задание Федерального агентства по образованию в 2005 г.).

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРЫ ЛИСТА *FILIPENDULA* *ULMARIA* (L.) MAXIM В ЛЕСОСТЕПНОМ ЗАУРАЛЬЕ

Л.Г. Завьялова

Курганский госуниверситет

Один из методов оценки среды при проведении экологического мониторинга — фитоиндикационные исследования. Данная работа предпринята с целью выявления видов растений-индикаторов, наиболее перспективных при слежении за состоянием биогеоценозов. В качестве объекта для многолетнего мониторинга берёзового леса был выбран *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.

Исследования проводили в удалённых ценопопуляциях, обитающих в однотипных экологических условиях (разреженный берёзовый лес). Изучали структуру окончивших рост листьев средней части генеративного побега.

Сравнительный анализ общей и сопряжённой изменчивости у *F. ulmaria* показал специфику варьирования признаков. Так, в одной цено-

популяции (ЦП-1) значения толщины палисадной ткани и коэффициента палисадности сильно скоррелированы и имеют высокий уровень детерминированности. В другой ценопопуляции (ЦП-2) — значения этих показателей заметно ниже, что, возможно, связано с ранним завершением формирования структур в онтогенезе.

Рост листьев в толщину лучше выражен у растений ЦП-2, а латеральный рост — в ЦП-1. Средние значения толщины пластинки составляют 141 и 101 мкм соответственно в ЦП-2 и ЦП-1, а площадь листочка — 816 и 1104 мм². Значения устьичного индекса равны 10,07% (ЦП-2) и 6,90% (ЦП-1). Большой размер и количество клеток палисадной ткани на одну клетку верхней эпидермы у листьев ЦП-2 по сравнению с ЦП-1 можно было бы объяснить большой освещенностью. Однако в очень рыхлой губчатой ткани наблюдались клетки с отростками, что присуще сциофитам (таких клеток нет в листьях растений из ЦП-1).

На данном этапе работы предполагается, что анатомические признаки у растений *F. ulmaria* из двух ценопопуляций зависят от особенностей микрорельефа и почвы.

ЧИСЛЕННОСТЬ КРЯКВЫ (*ANAS PLATHYRYNCHOS* L.) МАЛЫХ РЕК ГОРОДА ПЕРМИ

А.В. Зубрицкий, Е.А. Шемякина, А.С. Ширпужева

Пермский госуниверситет

Цель исследования — выявить динамику численности крякв, зимующих на малых реках г. Перми. Зимовка крякв в городе впервые была отмечена в 1998 г. Учеты зимующих крякв проводились еженедельно с 30 октября 2005 г. по 6 апреля 2006 г. на четырех постоянных точках: р. Данилиха (2 точки), р. Егошиха, Мотовилихинский пруд. Максимальная численность птиц была отмечена на р. Данилиха в период сильного понижения температуры воздуха (таблица). На других точках птицы исчезли в начале декабря в связи с замерзанием водоемов.

В период зимовки птиц подкармливают горожане. Возможно, в рацион крякв входят также водные беспозвоночные. Во всех учетах самцы преобладают над самками. Так как имеются сообщения о встречах вблизи отточек учета в гнездовой период самок с выводками, то можно предположить, что в г. Перми происходит постепенная урбанизация кряквы и формирование оседлой популяции этого вида.

Таблица. Динамика численности крякв на р. Данилиха (экз.)

Место учета	Год и дата учета							
	2005			2006				
	30 октября	12 ноября	24 декабря	23 января	16 февраля	26 февраля	10 марта	6 апреля
р. Данилиха (1)	6	5	12	32	68	28	17	6
р. Данилиха (2)	12	20	17	0	0	60	20	6
Мотовилихин- ский пруд	38	29	0	0	0	0	0	0
Р. Егошиха	4	4	0	0	0	0	0	0
t °C воздуха	+ 12	+5	-8	-26	-15	-7	-11	+2

АНАЛИЗ КРАНИАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ПОЛЕВОК ГРУППЫ *MICROTUS ARVALIS* НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ДИВЕРГЕНЦИИ

С.В. Зыков

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Представители группы *Microtus arvalis* заметно дивергировали по кариотипам при сохранении морфологического сходства, что затрудняет их диагностику по экстерьерным признакам, традиционно используемым при определении полевок. Виды группы этой группы представляют интерес не только с точки зрения проблем диагностики. Они являются перспективным объектом для изучения взаимосвязи генетической и морфологической эволюции как одной из актуальных проблем биологии (Малыгин, 1983; Мейер, Дитятев, 1989; Мейер и др., 1996).

Цель работы: провести сравнительно-морфологический анализ краниальных признаков некоторых видов полевок группы *M. arvalis* (*M. (Microtus) ilaeus*, *M. (M.) transcasicus*, *M. (M.) arvalis*, *M. (M.) rossiaemeridionalis*) и определить соотношение морфологических различий с современными представлениями о филогении данной группы, основанной на результатах цитогенетических и молекулярно-генетических исследований.

В качестве внешней группы в анализ включен *M. (Sumeriomys) socialis*. В работе использовались оцифрованные изображения черепов полевок из коллекций ИЭРиЖ УрО РАН (*Microtus arvalis*, n=65, *M. rossiaemeridionalis*, n=73) и Зоологического музея МГУ (*M. ilaeus*, n=4, *M. transcasicus*, n=11, *M. socialis*, n=5). Промеры черепа (рис. 1) снимались с цифровых фотографий в

программе TPSdig. Статистическая обработка данных проводилась в пакете программ Statistica 5.5 (StatSoft Inc., 2001).

Для сравнения используемых выборок и оценки степени различий между изучаемыми видами по признакам краниального скелета, использовался шаговый дискриминантный анализ. Полученное распределение особей в пространстве первой и второй дискриминантных функций (рис. 2) показывает высокий уровень различий изучаемых видов.

В направлении первой дискриминантной оси наблюдается деление всех видов на две группы: первая — *Microtus ilaeus* и *M. transcaspicus*, вторая — *M. arvalis*, *M. socialis* и *M. rossiaemeridionalis*. Учитывая степень корреляции признаков с первой канонической осью, можно утверждать, что в направлении от первой ко второй группе происходит уменьшение размеров черепа. Кроме того, по значениям стандартизованных коэффициентов дискриминантных переменных выявляются различия в пропорциях черепа рассматриваемых видов: от первой ко второй группе увеличение длины резцовых отверстий, длины жевательной поверхности верхнего зубного ряда (4), длины верхней диастемы (11) и некоторых промеров мозгового черепа (8, 14, 16) проявляется в большей степени, чем увеличение других признаков.

По второй дискриминантной оси наблюдается отделение взятой в качестве внешней группы *M. socialis* от всех полевок группы *M. arvalis*. В направлении этой оси наблюдается уменьшение диастемы нижней челюсти (25) при увеличении ее высоты в области отростков (19), уменьшение длины резцовых отверстий (6), увеличение мозгового отдела, а также уменьшение выраженности заглазничных бугорков. Для определения количественных различий между выборками исследуемых видов в пространстве дискриминантных осей были вычислены d^2 -расстояния Махаланобиса (рис. 3).

Наиболее сходными по морфологии краниального скелета оказались пара *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (14, 7) и пара *Microtus ilaeus* и *M. transcaspicus* (32, 5). Различия между этими парами видов имеют значения порядка 120. *M. socialis* наибольшее сходство проявляет с *M. rossiaemeridionalis* (63), а наименьшее — с *M. transcaspicus* (191).

Систематика и филогения группы «arvalis» в настоящее время базируется в основном на цитогенетических данных. По морфологии и количеству хромосом показана высокая степень сходства *M. rossiaemeridionalis* и *M. transcaspicus*, а также *M. ilaeus* и *M. transcaspicus*. Показан большой уровень различий по карiotипам обыкновенной и восточноевропейской полевок, что расходится с результатами анализа морфологии краниального скелета данных видов. Однако с помощью молекулярно-генетических методов получены данные, которые хорошо соотносятся с оценкой степени сходства данных видов по морфологии краниального скелета. Исследования митохондриальной ДНК

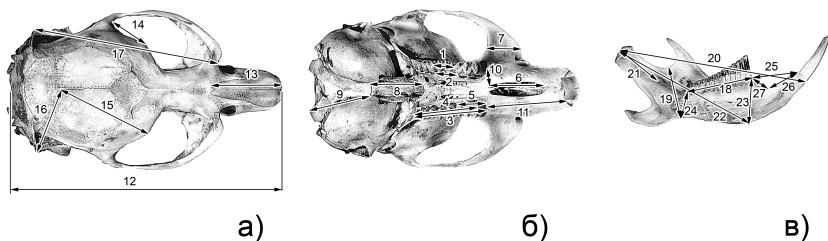


Рис. 1. Схема промеров: а) верхняя проекция черепа, б) нижняя проекция черепа, в) лингвальная проекция нижней челюсти.

по цитохрому *b* показали, что наибольшее сходство наблюдается у *M. rossiaemeridionalis* и *M. arvalis*. Илийская полевка наиболее обособлена от закаспийской, восточноевропейской и обыкновенной полевок. По результатам молекулярно-генетического анализа общественная полевка сильно отличается от всех полевок группы *M. arvalis* (Mazurok et al., 2001; Jaarola et al., 2004).

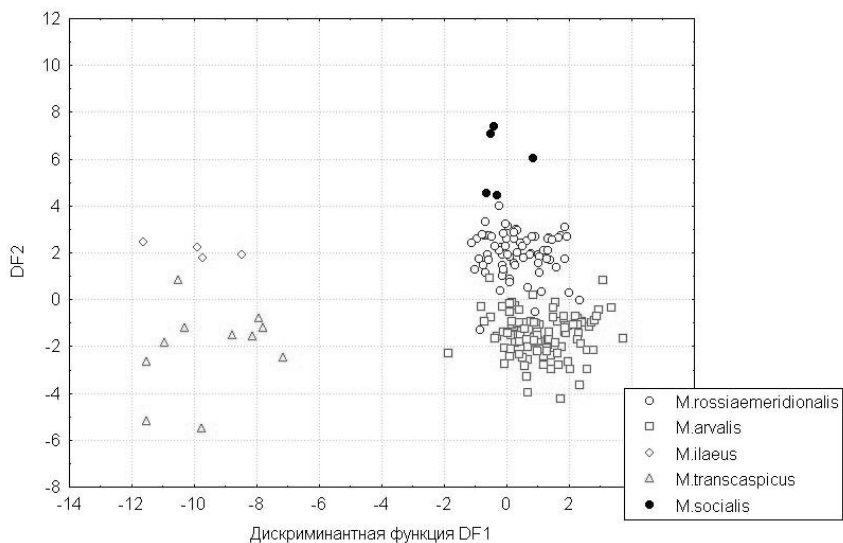


Рис. 2. Распределение изучаемых видов в координатах первой и второй дискриминантных функций.

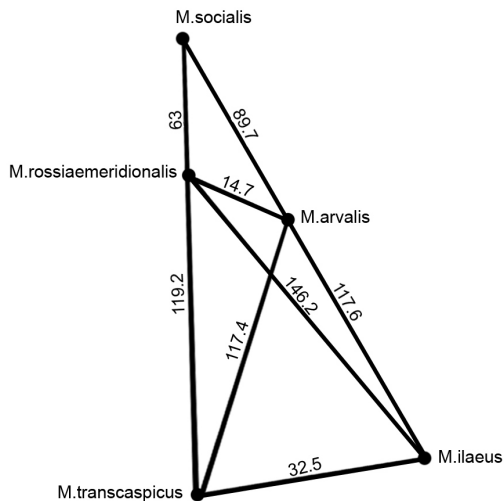


Рис. 3. Граф и степень сходства изучаемых видов (d^F -расстояния Махаланобиса).

ВЫВОДЫ

1. Полученные данные о морфологических различиях в пределах группы *M. arvalis* хорошо согласуются с результатами молекулярно-генетического анализа. Следовательно, наряду с цитогенетическими и молекулярно-генетическими методами построения филогенетических связей внутри группы *M. arvalis* могут использоваться и результаты исследования морфологии краниального скелета.

2. Показана высокая степень дифференциации видов внутри группы *M. arvalis* как по пропорциям, так и по абсолютным размерным характеристикам черепа. Наиболее сходными по морфологии краниального скелета являются *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis*. *Microtus ilaeus* и *M. transcaspicus* отличаются от *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* большими размерами черепа.

Автор выражает искреннюю благодарность коллективу Зоологического музея МГУ за предоставленный материал и помощь при работе с коллекциями; Чепракову М.И. — за проведение отловов и предоставление материала; сотрудникам группы популяционной цитогенетики ИЭРиЖ УрО РАН — за кариотипирование материала; своему научному руководителю Бородину А.В., Марковой Е.А. и Струковой Т.В. — за всестороннюю помощь при обсуждении результатов и написании работы.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 04-04-96124) и ФЦНТП развития системы ведущих научных школ (2006-Ри-112.0/001/337).

ЛИТЕРАТУРА

- Малыгин В.М. Систематика обыкновенных полевков. М.: Наука, 1983. 207 с.
- Мейер М.Н., Дитятев А.Э. Применение линейного дискриминантного анализа в диагностике видов-двойников обыкновенной полевки (Rodentia, *Microtus*) // Зоол. журн. 1989. Т. 68. № 7. С. 119–129.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабили С.И., Саблина О.В. Серые полевки (подрод *Microtus*) фауны России и сопредельных территорий. СПб., 1996. 319 с.
- Mazurok N.A., Rubtsova N.V., Isaenko A.A. et al. Comparative chromosome and mitochondrial DNA analyses and phylogenetic relationships within common voles (*Microtus*, Arvicolidae) // Chromosome Res. 2001. Vol. 9. № 2. P. 107–120.
- Jaarola M., Martinkova N., Гындыз I. et al. Molecular phylogeny of the speciose vole genus *Microtus* (Arvicolinae, Rodentia) inferred from mitochondrial DNA sequences // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2004. Vol. 33 P. 647–663.

РАЗНООБРАЗИЕ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КЛЮЧЕВОГО УЧАСТКА ИЛЬМЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Л.А. Иванова, Н.А. Стафеева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ильменский государственный заповедник (ИГЗ) находится на Южном Урале в подзоне предлесостепных сосновых и березовых лесов бореально-лесной зоны.

По результатам полевых исследований 2005 г. нами предпринята попытка оценки ценотического разнообразия лесной растительности Миассовского лесничества ИГЗ. Для этого была разработана классификация лесных сообществ обследованного участка на эколого-фитоценотической основе. Полученные результаты представлены в таблице.

В изученных ассоциациях встречено 25 редких и исчезающих видов растений, в том числе 6 эндемиков (*Anemonastrum biarmiensis*, *Cicerbita uralensis*, *Dianthus acicularis*, *Elymus viridiglumis*, *Oxytropis approximata*, *Silene baschkirorum*), 11 реликтов (*Actaea spicata*, *Artemisia frigida*, *A. sericea*, *Cerastium pauciflorum*, *Festuca pseudovina*, *Helictotrichon desertorum*, *Galium verum*, *Poa stepposa*, *Phleum phleoides*, *Veronica spicata*, *Vincetoxicum stepposum*) и 6 видов, занесенных в Красную книгу Челябинской области (*Elymus viridiglumis*, *Oxytropis approximata*, *Cypripedium guttatum*, *Epipactis atrorubens*, *Neottianthe cuculata*, *Neottia nidus-avis*). Наибольшее число редких и исчезающих видов растений отмечено в сосновых редколесьях бруснично-злаковых липайниковых на каменистых обнажениях.

Оценка видового разнообразия осуществлялась через показатель видовой насыщенности. Результаты представлены на рисунке.

ВЫВОДЫ

1. Лесная растительность обследованного участка представлена 14 ассоциациями, которые относятся к 9-и группам ассоциаций, 3-м формациям.

Таблица. Классификация лесной растительности Миассовского лесничества Ильменского государственного заповедника

Формации	Группы ассоциаций	Ассоциации
Светло-хвойные (сосновые и сосново-лиственничные) леса и редколесья	сосновые и лиственнично-сосновые редколесья	Лиственничное редколесье разнотравно-злаковое (<i>Larix sibirica</i> + <i>Pinus sylvestris</i> – <i>Calamagrostis arundinacea</i> + <i>Helictorichon desertorum</i> + <i>Artemisia sericea</i> + <i>Seseli libanotis</i>)
		Сосновое редколесье бруснично-злаковое лишайниковое на каменистых обнажениях (<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Vaccinium vitis-idaea</i> + <i>Poa angustifolia</i> + <i>Festuca pseudovina</i> – <i>Xantoparmelia somoensis</i> + <i>Rhizoplaca chrysoleuca</i> + <i>Cladonia</i> sp.)
	сосновые леса зеленомошные	Сосновый лес вейниково-бруснично-черничный зеленомошный (<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Calamagrostis arundinacea</i> + <i>Vaccinium vitis-idaea</i> + <i>V. myrtillis</i> – <i>Pleurozium schreberi</i> + <i>Hylocomium splendens</i>)
		Сосновый лес землянично-костянично-вейниковый зеленомошный (<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Fragaria vesca</i> + <i>Rubus saxatilis</i> + <i>Calamagrostis arundinacea</i> – <i>Pleurozium schreberi</i>)
	сосновые леса травяные	Сосновый лес разнотравно-вейниковый (<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Fragaria vesca</i> + <i>Aegopodium podagraria</i> + <i>Polygonatum odoratum</i> + <i>Rubus saxatilis</i> + <i>Carex lasiocarpa</i> + <i>Calamagrostis arundinacea</i>)
		Сосновый лес разнотравно-орляковый (<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Fragaria vesca</i> + <i>Rubus saxatilis</i> + <i>Calamagrostis arundinacea</i> + <i>Pteridium aquilinum</i>)
		Сосновый лес широколиственный (<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Aegopodium podagraria</i> + <i>Aconitum excelsum</i> + <i>Cacalia hastata</i> + <i>Delphinium elatum</i> + <i>Lysimachia vulgaris</i> + <i>Pulmonaria obscura</i>)
	сосновые леса сфагновые	Сосновый лес багульниково-сфагновый (<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Ledum palustre</i> – <i>Sphagnum magellanicum</i> + <i>Sp. warnstorffii</i>)

Продолжение таблицы

Формации	Группы ассоциаций	Ассоциации
Мелколиственные (березовые, осиновые и ольховые) леса	березовые и осиновые леса травяные (производные)	Березовый лес разнотравно-злаковый (<i>Betula pendula</i> – <i>Fragaria vesca</i> + <i>Aegopodium podagraria</i> + <i>Trifolium medium</i> + <i>Vicia sylvatica</i> + <i>Rubus saxatilis</i> + <i>Dactylis glomerata</i> + <i>Brachypodium pinnatum</i> + <i>Molinia coerulea</i> + <i>Poa nemoralis</i> + <i>Calamagrostis arundinacea</i>)
		Березово-осиновый лес разнотравно-орляковый (<i>Betula pendula</i> , <i>Populus tremula</i> – <i>Aegopodium podagraria</i> + <i>Rubus saxatilis</i> + <i>Calamagrostis arundinacea</i> + <i>Pteridium aquilinum</i>)
		Березовый и осиновый лес широколиственный (<i>Betula pendula</i> , <i>B. pubescens</i> , <i>Populus tremula</i> – <i>Aegopodium podagraria</i> + <i>Urtica dioica</i> + <i>Aconitum septentrionale</i> + <i>Heracleum sibiricum</i> + <i>Filipendula ulmaria</i>)
	березовые и осиновые леса травяно-болотные	Березовый лес осоковый (<i>Betula pubescens</i> – <i>Filipendula ulmaria</i> + <i>Phragmites australis</i> + <i>Equisetum pratense</i> + <i>Carex cespitosa</i> + <i>C. vesicaria</i> + <i>C. elongata</i>)
	черноольховые леса	Черноольховый лес папоротниковый (<i>Alnus glutinosa</i> – <i>Calla palustris</i> + <i>Dryopteris carthusiana</i> + <i>Matteuccia struthiopteris</i>)
Широколиственные (липовые) леса	липовые леса травяные	Липовый лес костянично-вейниковый (<i>Tilia cordata</i> – <i>Calamagrostis arundinacea</i> + <i>Rubus saxatilis</i>)

2. Лесные сообщества на исследуемой территории представлены как коренными сосновыми, лиственничными, березовыми, черноольховыми и липовыми лесами, так и производными от них березовыми и осиновыми лесами.

3. Наибольшей видовой насыщенностью отличаются сосновые леса землянично-костянично-вейниковые зеленомошные, разнотравно-вейниковые, разнотравно-орляковые. Наименьшей — сосновые редколесья бруснично-злаковые лишайниковые на каменистых обнажениях и березовые леса осоковые.

4. Наибольшее число эндемичных и реликтовых видов отмечено в сосновых редколесьях бруснично-злаковых лишайниковых на каменистых обнажениях.

Работа выполнена при поддержке грантов НШ-5551.2006.4 и РФФИ-05-04-48424.

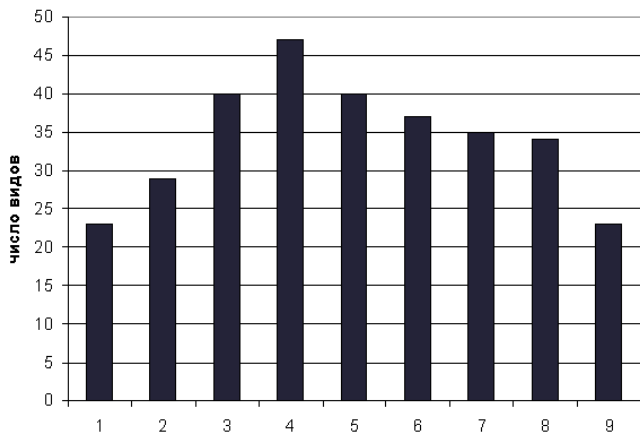


Рисунок. Видовая насыщенность выделенных ассоциаций:

- 1 — сосновое редколесье бруснично-злаковое лишайниковое на каменистых обнажениях;
 2 — сосновый лес вейниково-бруснично-черничный зеленомошный; 3 — сосновый лес
 землянично-костянично-вейниковый зеленомошный; 4 — сосновый лес разнотравно-
 вейниковый; 5 — сосновый лес разнотравно-орляковый; 6 — сосново-березовый и березовый
 лес разнотравно-вейниковый; 7 — березовый и осиновый лес разнотравно-орляковый;
 8 — березовый и осиновый лес широколиственный;
 9 — березовый лес осоковый.

ЛИТЕРАТУРА

Горчаковский П.Л., Золотарева Н.В., Коротеева Е.В., Подгаевская Е.Н. Фиторазнообразие
 Ильменского заповедника в системе охраны и мониторинга. Екатеринбург, 2005. 192 с.

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА МАКРОЗООБЕНТОСА РОДНИКОВЫХ РУЧЬЁВ (НА ПРИМЕРЕ ВОДОТОКОВ ГОЛИЦЫНСКОГО ЛЕСОПАРКА)

А.А. Ивановский

Пензенский госпедуниверситет

На оригинальном материале (24 количественные и полуколичественные пробы макрозообентоса), собранном в августе и октябре 2005 г. на территории Голицынского лесопарка (Нижнеломовский район Пензенской области), проанализирована структура сообщества макрозообентоса родников и родниковых ручьёв и закономерности её формирования.

В результате исследования нами обнаружено 60 видов макрозообентонтов. Из них 87% — насекомые. Они же доминируют и по участию в структуре сообществ (доля не насекомых составляет 21,6% суммарного метаболизма сообщества).

Большая часть видов (64,9%) относится к реофилам, 21,0% — к лимнофилам, прочие виды в той или иной степени эврибионтны. К родниковой и ручьевой фауне относятся 19 видов (33,3% видового состава). К собственно родниковой фауне принадлежит всего два вида — *Potamophylax nigricornis* (Trichoptera), доминирующий в некоторых типах сообществ, и *Threticus* sp. (Psychodidae), встреченный в единственной пробе. По жизненным формам преобладают фито-детрито-, детрито-фитофаги и фитофаги. В локальных сообществах доминируют *Potamophylax nigricornis* (19,2%), *Amphinemura sulcicollis* (9,8%), *Euglesa* sp. (8,5%), *Baetis rhodani* (7,7%), *Cnetha cornifera* (6,9%), *Dicranota bimaculata* (5,3%).

Методом Браун-Бланке выделено семь типов сообществ, лежащих в границах микрореокрена с переходом к макрореокрену (сообщества с доминированием *Baetis*) и лимнокрену (формирующемуся на мягких грунтах) по классификации родниковых сообществ (Чертопруд, 2006). Показаны основные факторы их дифференциации. Таковыми являются: гидрологические характеристики местообитания (водорасход, глубина водотока, скорость течения); особенности субстрата (тип, содержание и качество органического вещества). Определять дифференциацию сообществ эти факторы могут как в совокупности, так и независимо один от другого. Формирование того или иного типа сообщества или локального варианта сообщества связано не только с «макрофакторами» — гидрологическими характеристиками, особенностями субстрата, но и с «микрофакторами» (локальными факторами), которые не являются очевидными и в силу своего локального проявления (и вероятной уникальности) не измеряются и даже не регистрируются исследователем. Поэтому для возможно более полного выявления факторов формирования сообщества не следует заранее ограничивать их круг, работая с готовой, априорно созданной, их классификацией. Более продуктивным представляется «биоцентрический» подход: от характеристик сообществ — к факторам среды.

Нами показано, что для родниковых ручьёв характерно закономерное изменение экологической структуры сообществ при изменении водорасхода: при увеличении водорасхода происходит замещение родниковых и ручьевых видов на виды, характерные для малых рек, при общем росте доли реофильного компонента в структуре сообщества.

В распределении типов сообществ по продольному профилю родникового ручья мы отмечаем соответствие с положениями концепции речного континуума (Vannote et al., 1980): наблюдается закономерное изменение структуры сообществ параллельно изменению структуры транспортируемого водотоком органического вещества. Однако некоторые сообщества (например, *Euglesa* sp. — *Micropsectra* gr.

praecox), напротив, формируются в соответствии с концепцией динамики пятен (Townsend, 1989) вне зависимости от положения по продольному профилю.

ЛИТЕРАТУРА

- Чертопруд М.В., Родниковые сообщества макробентоса Московской области // Журн. общей биологии, 2006. (в печати).
- Townsend C.R. The patch dynamics concept of stream community ecology // J. N. Am. Benthol. Soc. 1989. Vol. 8. № 1. P. 36–50.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell I.R., Cushing C.E. The river continuum concept // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1980. Vol. 37. № 1. P. 130–137.

НОВЫЕ МАТЕРИАЛЫ ПО ФАУНЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПОЗДНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА И РАННЕГО ГОЛОЦЕНА НА ЗАПАДНОМ СКЛОНЕ СРЕДНЕГО УРАЛА

Е.П. Изварин

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Изучены костные остатки грызунов и мелких зайцеобразных (род *Ochotona* Link, 1795) из двух новых местонахождений: навес Светлый (р. Серга) и пещера Дыроватые Ребра-5 (р. Чусовая), которые расположены на западном склоне Среднего Урала. Результаты определения приведены в таблице.

Сопоставляя наш материал с данными Н.Г. Смирнова (1995) и Т.В. Фадеевой (2003), фауну из отложений пещеры Дыроватые Ребра-5 можно отнести к грегалисно-дикростониксному I типу ископаемых фаун мелких млекопитающих. Возраст этой фауны — первая половина позднеледникового (12 500–13 000 лет назад).

Фауны из горизонтов 6 и 10 отложений навеса Светлый следует отнести к грегалисно-экономусному типу, который описан только для северной части Среднего Урала (Фадеева, 2003). Время существования этой фауны — вторая половина бореального периода голоцена (8000–9000 лет назад).

ЛИТЕРАТУРА

- Смирнов Н.Г. Материалы к изучению исторической динамики разнообразия грызунов таежных районов Среднего Урала // Материалы по истории современной биоты Среднего Урала. Екатеринбург, 1995. С. 24–57.
- Фадеева Т.В. Мелкие млекопитающие Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцена // Четвертичная палеозоология на Урале: Сб. научных трудов. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2003. С. 133–146.

Таблица. Состав фаун и доли остатков видов мелких млекопитающих (%) в отложениях местонахождений Дыроватые ребра-5 и навес Светлый

Виды	Местонахождение, горизонт		
	Навес Светлый		Дыроватые Ребра-5
	горизонт 6 (50-60 см)	горизонт 10 (75-85 см)	
<i>Ochotona cf. pusilla</i>	1,2	1,7	1,7
<i>Marmota bobac</i>	0,0	0,0	0,2
<i>Sicista</i> sp.	6,1	1,7	0,2
<i>Apodemus cf. sylvaticus</i>	1,2	0,0	0,0
<i>Cricetulus migratorius</i>	0,0	1,7	5,0
<i>Cricetus cricetus</i>	1,2	1,7	0,0
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	2,4	0,0	0,0
<i>Cl. ex gr. rutilus-glareolus</i>	13,3	8,7	1,8
<i>Eolagurus luteus</i>	0,0	1,7	0,0
<i>Lagurus lagurus</i>	2,4	3,4	3,3
<i>Dicrostonyx</i> sp.	4,8	3,4	31,1
<i>Lemmini</i> gen.	2,4	1,7	0,0
<i>Lemmus sibiricus</i>	0,0	0,0	1,7
<i>Arvicola terrestris</i>	10,8	7,0	1,3
<i>Microtus agrestis</i>	12,0	13,8	2,7
<i>M. arvalis</i>	0,0	0,0	0,8
<i>M. gregalis</i>	26,5	29,3	45,5
<i>M. oeconomus</i>	15,7	24,2	4,7
Максимальное количество одноименных зубов (100%)	83	58	603
Общее количество зубов	301	218	3067

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *LUPINUS POLYPHYLLUS* LINDL. (FABACEAE)

Е.В. Кеслер

Курганский госуниверситет

Люпин многолистный (*Lupinus polyphyllus* Lindl.) — вид с декоративными свойствами, который может быть источником экологически чистого азота. Цель работы: изучение эколого-биологических особенностей люпи-

на многолистного. Задачи: 1) изучить возрастные состояния и особенности побеговой и корневой систем на разных этапах онтогенеза; 2) описать жизненную форму растения в генеративный период; 3) изучить эколого-анатомические особенности листьев генеративного побега. Исследования проведены в 2004–2005 гг. в условиях культуры (лесостепное Зауралье, Курганской области).

Особенности анатомического строения листа позволяют отнести люпин многолистный к экологической группе мезофитов (лист дорсовентральный с 2–3 слоями палисадной ткани и 4–5 слоями губчатой: ткани рыхлые, с большим (более 40%) объемом межклетников). Клетки верхней и нижней эпидермы близки по форме, листья амфистоматные, тип устьичного аппарата — аномоцитный (у растений с дорсовентральным типом строения листа амфистоматность встречается редко, но у люпина многолистного пластинка очень толстая, многослойная и формирование устьиц с обеих сторон пластинки необходимо для газообмена на ранних этапах роста листа, так как межклетники образуются позднее при разрастании пластинки). Кутикула выражена и толще на верхней стороне, чем на нижней. Трихомы длинные, на нижней эпидерме редкие. Данные признаки (амфистоматность, опушенность, наличие толстой кутикулы) свидетельствуют о ксероморфности. По всей вероятности, строение листа отражает как историю вида (*L. polyphyllus* родом из Средиземноморья, где климат теплый и влажный), так и современные условия произрастания (условия лесостепного Зауралья приводят к развитию отдельных признаков ксероморфности).

Надземные побеги *L. polyphyllus* развиваются по дициклическому типу. В первый год жизни формируется только розеточный побег и растения уходят под снег с зелеными листьями. Второй вегетационный период начинается с образования розетки из верхушечной почки. Период бутонизации начинается у главного побега на 2–3 недели раньше, чем у боковых. Цветение главного соцветия длится до 14 дней. Соцветие рацемозное (кисть). Кисте-стержневая корневая система образуется в первый год. Главный корень ветвится до третьего порядка, придаточные корни образуются на гипокотиле и первых узлах укороченного побега. К концу второго года жизни главный и боковые корни не различаются по размеру. Клубеньки образуются в первый год на боковых корнях, во второй год — на боковых и придаточных. Корневые шишки образуются на боковых корнях второго года жизни во второй половине лета.

Биологические особенности вида: жизненная форма — многолетнее коротко-корневищно-кистекорневое полурозеточное растение; главный побег — дициклический; нарастание корневища — симподиальное.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ СВОБОДНОЖИВУЩИХ НЕМАТОД В УСЛОВИЯХ РЕКИ СЫЛВЫ (БАССЕЙН КАМЫ)

А.С. Козлов

Пермский госуниверситет

Мейобентос является важным компонентом пресноводных экосистем. Свободноживущие нематоды — одна из основных групп эвмейобентоса, отличающаяся высоким видовым богатством и массовым развитием. Цель работы — изучение видового состава и сезонной динамики развития свободноживущих нематод р. Сылвы. Для этого с октября 2000 г. по сентябрь 2001 г. в среднем течении реки в районе заказника «Предуралье» было отобрано 16 количественных проб мейобентоса в рипали плеса и на перекате.

В мейобентосе рипали плеса обнаружены почти все характерные для пресноводной мейофауны группы организмов. Его среднегодовая биомасса составила 3,6 г/м² при среднегодовой численности 159,7 тыс. экз./м². По среднегодовой биомассе псевдомейобентос превосходит эвмейобентос в 5,5 раза при практически одинаковой численности. В эвмейобентосе рипали свободноживущие нематоды играют большую роль, составляя 29,4% его численности и 8,5% биомассы, уступая только низшим ракообразным, прежде всего, бентосным остракодам и ветвистоусым рачкам.

В р. Сылве в районе заказника «Предуралье» нами обнаружен 41 вид свободноживущих нематод, из них впервые для Сылвы отмечено 19 видов, для бассейна р. Камы — 6 видов. Всего к настоящему времени в нематодофауне р. Сылвы известен 61 вид.

В рипали плеса среди нематод доминируют *Dorylaimus stagnalis* Dujardin, 1848 и *Chromadorina viridis* (Linstow, 1876). Среднегодовая численность нематод рипали составила 25,3 тыс. экз./м² при биомассе 46,8 мг/м². В нематодофауне переката доминирующий комплекс представлен видами *Ch. viridis* и *Ironus ignavus* Bastian, 1865. Численность нематод в бентофауне переката в 1,8 раза выше, чем в рипали и составляет 44,5 тыс. экз./м², а биомасса в 1,3 раза ниже (39 мг/м²). Это связано с тем, что ведущую роль в нематодофауне рипали играют крупные полифаги, предпочитающие рыхлые грунты, а в нематодофауне переката — более мелкие виды, в основном характерные для перифитонных сообществ альгофаги.

Для мейобентоса рипали плеса в течение года были отмечены подъем численности и биомассы в октябре и максимум в июле (429 тыс. экз./м² и 8,5 г/м²). Достаточно высокие значения биомассы наблюдались также в феврале и в мае. Минимальное количественное развитие мейобентоса отмечено в январе

(50 тыс. экз./м² и 1,4 г/м²) и в сентябре. В сезонной динамике развития свободноживущих нематод рипали наблюдались подъемы численности в декабре и в сентябре и максимум в июне-июле (63 тыс. экз./м²). Наибольшие значения биомассы отмечены в октябре, в мае (максимум — 124,9 мг/м²) и в августе. Численность нематод в рипали плеса снижается в октябре, в январе (7,3 тыс. экз./м²) и в августе а биомасса — в ноябре (3,5 мг/м²), в феврале и в сентябре.

У *D. stagnalis* подъем численности связан с появлением множества мелких личинок, а последующие замедление роста численности и подъем биомассы — с постепенной гибелью червей и ростом выживших. У *Ch. viridis* изменения численности и биомассы сходны. У доминирующих видов нематод отмечено 3 генерации в год, совпадающие по времени с подъемами численности и биомассы. Высокая численность нематод рипали при невысокой биомассе в середине лета связана с массовым развитием видов, имеющих мелкие размеры. Таким образом, анализ сезонной динамики развития свободноживущих нематод позволил установить характер жизненных циклов доминирующих видов.

В дальнейшем планируется выяснение роли абиотических факторов (температурный режим, влияние паводков) в сезонной динамике развития свободноживущих нематод.

РОЛЬ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И СРЕДЫ В ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПРИРОДНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *TARAXACUM OFFICINALE* S.L. И РАСТЕНИЙ АГРОФОНА

С.А. Комарова, Т.В. Жуйкова, О.А. Северюхина

Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия

Большинство количественных признаков растений в значительной степени зависят от внешней среды. Генотип устанавливает пределы, в которых может протекать развитие организма; внешние факторы среды определяют модификации, развитие в рамках, установленных генотипом (Инге-Вечтомов, 1980). В связи с этим встает вопрос, какова роль наследственности и среды в формировании изменчивости количественных признаков морфологической структуры у апомиктичных видов, в условиях химического загрязнения.

Объект исследования — одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* s.l.) относится к семейству Asteraceae Dumort. (Определитель..., 1994) — агамоспермный триплоид (2n=24), апомикт (Doll, 1974). У апомиктов все дочерние растения наследуют свойства материнских. В качестве компонентов исследуемых ценопопуляций выделено два апомиктических комплекса (морфологи-

ческие формы): одуванчик Дальштедта (*T. off. f. dahlstedtii* Lindb. fil.) одуванчик гребенчатовидный (*T. off. f. pectinatiforme* Lindb. fil.).

В период 1996–2003 гг. проведено изучение морфологической структуры двух обозначенных форм одуванчика из природных ценопопуляций, расположенных в зоне химического загрязнения (г. Нижний Тагил, Средний Урал). Суммарная токсическая нагрузка от фонового к импактному участку изменялась от 1,0 до 33,0 отн. ед. В каждой ценопопуляции были сделаны промеры у 150–300 растений обеих форм одуванчика. В 2005 г. изучена морфологическая структура у поколения F_1 , полученного в условиях выровненного агрофона. Выборка — 390 растений, достигших средневозрастного состояния.

Для количественных признаков (число цветоносов и листьев) показана высокая степень изменчивости (коэффициент вариации (CV) более 30%). Мерные признаки (длина листа) более консервативны, характеризуются средней степенью изменчивости ($CV=10\text{--}30\%$).

Размах изменчивости количества цветоносов и листьев у растений обеих форм при выращивании в условиях выровненного агрофона шире, чем из природных ценопопуляций. Увеличение средних значений данных признаков в посадках сопровождается увеличением степени изменчивости. Для всех выборок (природных и искусственной) показано увеличение изменчивости указанных признаков в градиенте химического загрязнения. Однако зависимости между количеством цветоносов и условиями произрастания растений в естественных условиях, а также местом формирования семян при выращивании их на агрофоне не обнаружено. Аналогичная закономерность показана и для количества листьев.

Установлены различия в коэффициентах вариации между исследуемыми формами одуванчика. В естественных условиях изменчивость количества цветоносов во всех вариантах у *T. off. f. pectinatiforme* выше, чем у *T. off. f. dahlstedtii*. В посадках подобная картина по числу цветоносов наблюдается только у фонового потомства. Для количества листьев обнаружена обратная зависимость.

Для признака «длина листа» у растений из природных ценопопуляций и из посадок показана сходная степень изменчивости, однако средние значения данного показателя у обеих форм из природных ценопопуляций меньше, чем на агрофоне. Не установлено четкой зависимости коэффициентов вариации изученного признака от уровня загрязнения мест произрастания природных ценопопуляций и в разных вариантах посадки. Возможно, данный признак в большей мере зависит от освещенности участков. Прямой зависимости между средними значениями данного признака и степенью его варьирования не обнаружено. Например, прослеживается увеличение изменчивости признака с ростом химического загрязнения участков при уменьшении соответствующих средних значений. Данная закономерность установлена для *T. off. f. pectinatiforme* из природных ценопопуляций и для *T. off. f. dahlstedtii* из посадок. У фонового и импактного потомства *T. off. f. pectinatiforme*

в посадках длина листа одинаковая при абсолютном сходстве варьирования данного признака. Полагаем, что во всех изученных вариантах (в естественных ценопопуляциях и в искусственных посадках) присутствует всевозможный спектр растений с длинными и короткими листьями, однако отбор в природных популяциях идет в сторону последних, а в посадках преобладают растения с длинными листьями. Можно выделить ряд факторов, действующих на данный признак. Так, например, сходство в варьировании признака в данном случае может быть следствием близости степени освещенности участков. Данный фактор играет ведущую роль, обуславливая максимальную реализацию генотипа. Различия же в средних значениях говорят о присутствии лимитирующих (действующих на отбор) факторов, в качестве которых в данном случае может выступать содержание неорганических (в том числе, тяжелых металлов) и органических соединений в почвах.

Таким образом, адаптация природных ценопопуляций к условиям загрязнения идет по пути повышения гетерогенности признаков морфологической структуры растений. Данное свойство закрепляется и передается потомству. Поэтому изменчивость признаков «количество листьев» и «количество цветочных», возрастающая в природных ценопопуляциях при рассмотрении градиента химического загрязнения (фоновая — импактные), сохраняется и у потомства, выращенного в условиях выровненного агрофона.

Работа выполнена по тематическому плану научно-исследовательских работ НТГСПА (задание Федерального агентства по образованию в 2005 г.).

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФЕРМЕНТАТИВНОЙ АКТИВНОСТИ ПОЧВ ГОРОДА ИЖЕВСКА

А.С. Константинова

Удмуртский госуниверситет, г. Ижевск

Процесс почвообразования в крупных промышленных центрах проходит в условиях постоянного аэрогенного поступления загрязняющих веществ. В г. Ижевске наиболее значимыми загрязнителями воздуха и сопредельных сред являются предприятия черной металлургии, теплоэнергетики, машиностроения, в выбросах которых основным компонентом являются тяжелые металлы (ТМ). Поэтому представляется важным изучить влияния ТМ на биохимические показатели почвы, которые по мнению ряда авторов являются наиболее чувствительными и информативными.

Почвенные образцы (поверхностный слой 0–5 см) отобраны в августе 2005 г. на 20 площадках в 3-кратной повторности. Содержание ТМ, входящих в группу приоритетных загрязнителей (Cu, Zn, Pb), определяли инверсионным вольтамперометрическим и атомно-абсорбционным методами в вытяжке 1 н.

НС1. Определение активности ферментов выполняли по общепринятым методам (Звягинцев, 1991; Хазиев, 2004) в 3-кратной повторности.

На основании полученных результатов по содержанию ТМ в почве был рассчитан суммарный показатель загрязнения (Z_c), согласно которому в городе условно можно выделить две зоны: почвы центральной промышленной зоны ($ЦПЗ$) ($Z_c > 16$) и территории, удаленные от металлургического комплекса ($Z_c = 2-11$). Содержание Cu , Zn и Pb в почвах $ЦПЗ$ составило 40,6, 84,8 и 56,4 мг/кг соответственно, что превышает фоновые концентрации в 8, 4 и 7 раз. Данные почвы характеризуются средней обогащенностью каталазой (4,5 мл O_2 /г за 1 мин.), обедненностью инвертазой (5,3 мг глюкозы/г за 24 ч.) и высокой обеспеченностью уреазой (0,5–1,0 мг NH_3 /г за 3 ч.). Почвы удаленной территории характеризуются меньшим содержанием металлов (Cu — 15,8; Zn — 47,3 и Pb — 20,0 мг/кг). Они обеднены инвертазой и каталазой и характеризуются средней обеспеченностью уреазой. Коэффициенты корреляции в паре металл (Cu , Pb)-фермент (инвертаза, каталаза) составляют 0,5–0,6, а для уреазы — $R=0,3$ при $p<0,05$.

Отсутствие выраженного токсического эффекта может быть обусловлено тем, что за продолжительный период (240 лет) существования промышленного комплекса на территории г. Ижевска сформировались специфические микробоценозы, адаптировавшиеся к данному типу и уровню загрязнения. Возможно, высокая выработка ферментов является своего рода защитной реакцией биоты, выраженной в связывании металлов в хелатные комплексы, в результате чего их токсичное действие уменьшается.

АНАЛИЗ ДОЖДЕВЫХ ВЫЩЕЛАЧИВАНИЙ ИЗ КРОНЫ И КОРЫ ДЕРЕВЬЕВ КАК СПОСОБ ОЦЕНКИ СВОЙСТВ СУБСТРАТА ДЛЯ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ

Е.С. Корчиков

Самарский госуниверситет

Учёт особенностей химического состава коры деревьев важен для оценки влияния древесного субстрата на распределение и развитие эпифитных лишайников. Одной из характеристик коры является кислотность (pH), но понятие « pH субстрата эпифитов» шире, чем « pH коры». Дело в том, что говорить о pH вне водной фазы бессмысленно, а капельно-жидкая влага на стволах деревьев появляется только во время дождя или росы, зимой — при оттепелях, в форме тающего снега и представляет собой сложную, многокомпонентную жидкость, содержащую водорастворимые вещества, вымываемые из листьев, веток, эпифитных лишайников и коры. Она включает выделения на-

секомы, осаждённые листьями и ветвями пылевые частицы и др. Кроме того, на субстрат эпифитных лишайников оказывает существенное влияние состав собственно дождевой воды, существенно отличающейся от дистиллированной. Используемый метод лабораторного определения pH суточной водной вытяжки из коры (Тарасова и др., 1998) позволяет лишь приближённо охарактеризовать « pH коры», а анализ дождевых выщелачиваний из кроны и коры деревьев будет, на наш взгляд, точнее отражать реальную ситуацию.

Наши исследования проводились на территории Красносамарского лесничества (биомониторинговый стационар Самарского госуниверситета). В пределах поймы, первой надпойменной песчаной (арена) террасы реки Самары и склона от арены к пойме в лесных фитоценозах (осинники, березняки, липовые дубравы, искусственные сосняки) было выбрано 30 деревьев для длительного наблюдения (по 2 дерева каждой исследуемой породы в пойме, на арене, на склоне от арены к пойме). Изучались химические особенности стволов 5 пород деревьев: осины, берёзы повислой, сосны обыкновенной, дуба черешчатого, липы сердцевидной. Для получения дождевых выщелачиваний из кроны и коры на стволах деревьев на высоте 140 см были установлены водосборники из пластиковых бутылок с обрезанным дном (рис. 1).

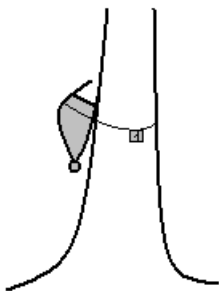


Рис. 1. Получение дождевых выщелачиваний с помощью водосборников (схема).

Водосборники привязывались к дереву верёвкой таким образом, что края верхней обрезанной части бутылки почти смыкались (для исключения попадания посторонних предметов). Для обеспечения более плотного прилегания стенки бутылки к коре дерева в последней делались неглубокие насечки.

Первичную фильтрацию жидкость проходила через приоткрытую крышку бутылки. Для каждого полученного образца измерялся объём и ряд показателей химического состава: кислотность, количество сухого остатка, доля в нём зольных элементов, концентрация ионов аммония — полуколичественным методом с реактивом Несслера по цветной шкале (Кавеленова, Кведер, 2006) и др.

Исследования показали, что значения pH дождевых смывов с коры одного и того же дерева сильно варьируют в течение летнего сезона (рис. 2). Оно возрастает с увеличением продолжительности засушливого периода из-за более прочной связи водорастворимых протоногенных компонентов коры с субстратом в результате разрушения их гидратной оболочки. Это повышение pH помечено на графиках стрелками для тех точек, которые получены после продолжительных (более 12 дней) периодов без дождей. Таким же образом выделялись точки после повторного (через сутки и менее) обильного дождя, так как кажущееся повышение pH в этом случае происходит за счёт существенного вымывания протоногенных компонентов коры ливнем накануне.

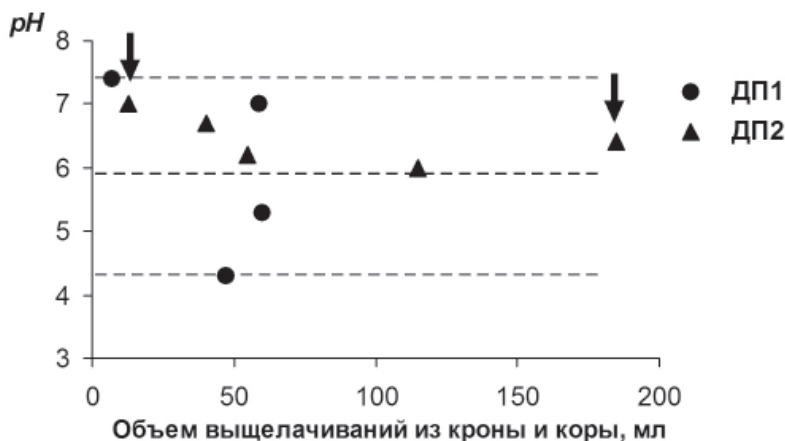


Рис. 2. Зависимость pH дождевых выщелачиваний со стволов дуба черешчатого от интенсивности дождя (ДП1 и ДП2 — два исследованных ствола дуба в пойме р. Самары; стрелки — кажущиеся повышенные значения pH).

Кислотность жидкости закономерно зависит от интенсивности дождя. При первых каплях дождя кислотность смывов с субстрата близка к нейтральной, иногда превышает её (до $pH=8,1$ у осины). Щелочная реакция выщелачиваний объяснима, в первую очередь, растворением в дождевых каплях газообразного аммиака, всегда имеющегося в воздухе лесных биогеоценозов (Волкова, 1994). При увеличении продолжительности дождя значение pH выщелачиваний падает, достигая видоспецифичного для каждой древесной породы минимума, а затем постепенно приближается к нейтральной. Отме-

ченная закономерность прослеживается для всех исследованных деревьев. В целом, pH дождевых выщелачиваний из кроны и коры в лесных сообществах Красносамарского лесного массива не выходит за пределы 4,3–7,8 (береза), 4,6–7,6 (дуб), 3,6–7,9 (липа), 5,9–8,1 (осина), 3,5–7,2 (сосна).

Кислотность выщелачиваний из кроны и коры зависит не только от породы дерева, но и от микроклиматических условий, в первую очередь, — от локальной влажности и температурного режима, определяющих интенсивность жизнедеятельности дереворазрушающих грибов, естественные метаболиты которых обуславливают закисление субстрата (Никитин, 1962). По всей видимости, значения pH субстрата меняются и по высоте ствола: от более низких показателей в основании ствола — к высоким на вершине. pH выщелачиваний ниже у более старых деревьев, дольше подвергавшихся действию грибов.

Среднее соотношение массы сухого остатка к его массе после озоления, равное 1,71 (при диапазоне изменчивости от 1,19 до 23,5), свидетельствует о почти двукратном превышении органических веществ над неорганическими в формировании дождевых выщелачиваний из кроны и коры. К органическим веществам, кроме метаболитов дереворазрушающих грибов, относятся выделения листьев, полисахариды коры, уроновые кислоты, а также экстрактивные вещества коры (танины, летучие масла, смоляные кислоты, гликозиды, органические азотистые соединения, сапонины, крахмал, алкалоиды, жирные оксикислоты), в небольших количествах переходящие в раствор из субстрата (Никитин, 1962). Из неорганических веществ следует назвать определяемые нами ионы аммония, являющиеся первичным продуктом распада белков и некоторых аминокислот (Ленинджер, 1985).

Установлено, что содержание NH_4^+ на поверхности коры значительно варьирует в течение летнего периода даже на одном и том же дереве и зависит от продолжительности засушливого периода, степени повреждения кроны вредителями, фазы развития последних. Из всех исследованных нами древесных пород выщелачивания из кроны и коры липы имели самое большое количество ионов аммония. Этот факт объясняется, с одной стороны, её видовой специфичностью как неустойчивой к избытку аммиака в воздухе и поэтому накапливающей в листьях ионы NH_4^+ без полного последующего использования (Волкова, 1994), а с другой, — значительным повреждением кроны насекомыми, так как механическое повреждение листьев усиливает выделение их метаболитов (Колесниченко, 1976).

ЛИТЕРАТУРА

- Волкова М.В. Эколого-физиологическое обоснование расчёта критических нагрузок аммиака для лесных насаждений Европейской территории России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1994. 21 с.

- Кавеленова Л.М., Кведер Л.В. Методы контроля за состоянием окружающей среды: Учебное пособие. Самара: Изд-во «Самарский университет», 2006. 100 с.
- Колесниченко М.В. Биохимические взаимодействия древесных растений. М.: Лесная пром-сть, 1976. 184 с.
- Ленинджер А.Л. Основы биохимии. М.: Мир, 1985. Т. 2. 368 с.
- Никитин Н.И. Химия древесины и целлюлозы. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 711 с.
- Тарасова В.Н., Степанова В.Н., Горшков В.В. Эпифитный лишайниковый покров и pH коры сосен в основных типах сосновых лесов средней Карелии // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков. СПб.: СПГУТД, 1998. Т. 2. С. 80–81.

АФИЛЛОФОРОИДНЫЕ МАКРОМИЦЕТЫ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ РЕСПУБЛИКИ КОМИ (ПОДЗОНА СРЕДНЕЙ ТАЙГИ)

Д.А. Косолапов

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар

Леса Республики Коми представляют собой особую ценность как хранилище видового разнообразия живых организмов. По некоторым данным, средняя лесистость Республики Коми очень высока и достигает 66%, а на юге возрастает до 80%. Всего же на долю лесных площадей (покрытые лесом площади, гари, вырубки, редины и т.д.) приходится около 77,5% территории республики. Около 80% всей лесопокрытой площади территории республики занимают хвойные леса, из которых 55% приходится на долю ельников.

В сложении биоты афиллофороидных макромицетов еловых лесов принимают участие 236 видов из 107 родов, 38 семейств и 22 порядков. Ельники обладают самой богатой микобиотой среди лесных формаций. Лидирующими по числу видов порядками, насчитывающими более 10 видов, являются Hyphodermatales (52 вида), Fomitopsidales (36), Hymenochaetales (22), Schizophyllales (17), Stereales (15), Coriariales, Xenasmatales и Phanerochaetales (по 11 видов). Только одним видом представлены порядки Aporpiales и Bondarzewiales. Наиболее крупными родами, слагающими биоту афиллофороидных макромицетов, в ельниках являются *Postia* (14 видов), *Phellinus* (13), *Skeletocutis* (11), *Hyphodontia* (10), *Tomentella* (7), *Antrodia*, *Peniophora* и *Phlebia* (по 6 видов), что свидетельствует о типично бореальных чертах данной микобиоты.

На основной лесообразующей породе — *Picea obovata* — в еловых лесах изученной территории отмечено наибольшее число видов — 148, из которых 28 видов зарегистрированы только на данной породе (*Anomoporia albolutescens*, *Hyphoderma sibiricum*, *Onnia tomentosa*, *Parmastomyces*

mollissimus, *Postia guttulata*, *Serpula himantiooides* и др.). Всего на хвойных породах встречается 164 вида, однако на остальных хвойных породах количество их не так значительно. Так, например, на сосне отмечено 63 вида, на пихте — 36, на лиственнице — 5.

Значительное обогащение микобиоты еловых лесов происходит за счет афиллофороидных макромицетов, которые развиваются на деревьях других пород, встречающихся в древостое и подлеске. К таким породам относятся *Abies sibirica*, *Populus tremula*, *Betula* spp., *Salix caprea* и *Sorbus aucuparia*.

Анализ афиллофороидных грибов по типам вызываемых ими гнилей в еловых лесах показал, что из 214 видов, для которых удалось установить тип гнили, 157 видов (73%) относятся к грибам белой гнили, а 57 видов (27%) вызывают бурую гниль. Это вполне характерно для таежных лесов с преобладанием хвойных пород.

По отношению к влажности в еловых лесах преобладают мезофилы — 121 вид (51% от общего числа видов отмеченных для данного сообщества). К гигрофилам относится — 69 (29%) видов, а на долю ксерофилов приходится 46 видов (20%). Такое распределение вполне характерно для еловых лесов, в которых наблюдается наиболее благоприятный гидротермический режим. При этом в еловых лесах наиболее распространены афиллофороидные грибы с мономитической и димитической гифальной системой — 153 (65%) и 63 (27%) вида соответственно, что также характерно для таежных лесов, в которых наблюдается большое количество крупномерного валежа на различных стадиях разложения.

Специфическими для еловых лесов являются 44 вида, что составляет около 19%: *Athelia subovata*, *Botryobasidium botryosum*, *Ceraceomyces violascens*, *Clavariadelphus sachalinensis*, *Diplomitoporus crustulinus*, *Hyphoderma sibiricum*, *Hyphodontia latitans*, *Hypochnicium lundellii*, *Ramaria abietina*, *Postia sericeomollis*, *Skeletocutis lilacina*, *Steccherinum nitidum*, *Sistotrema octosporum*, *Tubulicrinis medius* и другие.

ЛИТОФИЛЬНЫЕ ЛИШАЙНИКИ НА СИЛИКАТНЫХ ГОРНЫХ ПОРОДАХ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

М.В. Костицина, А.Г. Пауков

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

Эпилитные лишайники считаются более устойчивыми к антропогенному загрязнению по сравнению эпифитными видами (Perkins et al., 1980).

Меньшая чувствительность к загрязнителям и меньшая индикационная значимость эпилитов привели к тому, что изучение влияния загрязнений на эту группу лишайников проводилось явно недостаточно, и вызвало огромный разрыв в количестве накопленного материала по влиянию поллютантов на эпифиты и эпилиты.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили эпилитные лишайники на пироксенитах в г. Екатеринбурге (загрязненная зона) и на береговых скальных выходах р. Сысерть (Сысертский район Свердловской области) (фоновая зона). Описаны лишайниковые группировки на каменистом субстрате, взяты пробы пироксенитов, лишайников и коры сосен для определения накопления тяжелых металлов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Эпилитные лишайники поглощают загрязнители как из субстрата, так и из воздуха (большей частью с осадками), поэтому в качестве непрямого интегрального показателя загрязненности воздуха использовано загрязнение корки сосны. Содержание Pb и Cu в корке сосны в городе и фоновой зоне различается: в городе содержится большее количество загрязнителей (для Cu — в 2,5 раза). В тоже время в каменистом субстрате направление изменения этого показателя для двух металлов различалось: количество Cu в пироксенитах города на 40% выше, что может указывать на ее аэрогенное происхождение; содержание Pb в горной породе, наоборот, на фоновой территории в 9 раз выше, чем в городе. Это может отражать естественные различия в содержании этого металла в субстрате.

Таким образом, содержание Pb в горной породе и коре сосны независимы друг от друга; содержание Cu в образцах коры и горной породы коррелировано. Следовательно, лишайники могут получать разное количество Pb из осадков и из субстрата.

Лишайники не одинаково устойчивы к воздействию городских условий. Виды, увеличивающие проективное покрытие в городе: *Acarospora fuscata*, *Candelariella vitellina*, *Lecanora polytropa* и др. отнесены к толерантным. Умеренно толерантные произрастают, но не увеличивают обилия в городе: *Aspicilia cinerea*, *Physcia* spp., *Scoliciosporum umbrinum*, *Xanthoparmelia conspersa*. Чувствительные не встречаются в городе: *Heterodermia speciosa*, *Lecidella carpathica* и др.

Содержание металлов проанализировано в трех видах лишайников: накипных *Acarospora fuscata*, *Aspicilia cinerea* и листоватом *Xanthoparmelia conspersa*. Наибольшим содержанием металлов характеризуется *Acarospora*

fuscata, которая в городе содержит 119,15 мкг/г Pb и 356,04 мкг/г Cu. Это свидетельствует об отсутствии (по крайней мере для этого вида) связи чувствительности и способности поглощать поллютанты.

Содержание металлов в накипных лишайниках коррелирует с их концентрацией в коре сосны, в тоже время содержание Pb в *Xanthoparmelia conspersa* коррелирует с его концентрацией в горной породе, что противоречит начальному предположению о более тесной связи накипных лишайников с субстратным, а листоватых — с воздушным загрязнением.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 04-04-96131).

ЛИТЕРАТУРА

Perkins D.F., Millar R.O., Neep P.E. Accumulation of airborne fluoride by lichens in the vicinity of an aluminium reduction plant // Environ. Pollut. Ser. A. 1980. Vol. 21. P. 155–168.

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ В ГОРНОТАЕЖНЫХ БИОЦЕНОЗАХ СЕВЕРНОГО УРАЛА

Т.С. Костромина

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

Исследования проводились в подзоне северной тайги, в заповеднике «Дежневин камень». Данная работа основана на материале, собранном с помощью ловушек Малеза в двух высотных поясах — темной хвойной тайге и березовом криволесье (подгольцовый пояс).

Среди паразитических перепончатокрылых в обоих высотных поясах преобладают Ichneumonidae, но в криволесье их доля относительно других паразитических перепончатокрылых уменьшается (криволесье — 58%, тайга — 60%). Относительно других беспозвоночных доля Ichneumonidae, наоборот, возрастает (в криволесье — 9%, в тайге — 6%).

Среди Ichneumonidae преобладают подсемейства Tryphoninae (19,3% — криволесье, 17,2% — тайга), Cryptinae (18%), Stenopelmantinae (13,9% — криволесье, 18,2% — тайга), Campopleginae (15,8% — криволесье, 17,3% — тайга). По составу подсемейств подзона тайги богаче, в ней присутствуют Хоридиновые, Орфийевые, Асаенины. Кроме того, меняется обилие в некоторых подсемействах. В березовом криволесье возрастает доля Пимплиевых (4,4%), Банчиных (7,9%), Ортоцентринных (6,9%).

ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ЕЛИ СИБИРСКОЙ НА МАССИВЕ ИРЕМЕЛЬ (ЮЖНЫЙ УРАЛ)

Н.Б. Кошкина*, А.В. Горяева**, П.А. Монсеев*

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

**Уральский государственный лесотехнический университет,
г. Екатеринбург

Известно, что успешное семенное возобновление древесных растений на начальных стадиях развития (до 3–5 лет) возможно при сочетании трех условий: во-первых, достаточное продуцирование деревьями жизнеспособных семян; во-вторых, наличие подходящих для прорастания семян условий (температура, освещение, влажность почвы и др.); в-третьих, наличие благоприятных условий для роста, развития и выживания проростков и всходов после прорастания.

Цель исследования — изучить начальных этапов возобновления ели сибирской в меняющихся условиях экотона верхней границы леса Южного Урала. Для этого мы определили количество и качество семян ели сибирской, а также проследили за появлением и выживанием всходов в первые годы жизни.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Район исследований, массив Ирмель (1586 м над ур. м.): 54°30–34' с.ш. и 58°49–54' в.д., расположен в полосе наиболее высоких центральных возвышенностей Южного Урала. Верхнюю границу леса на высоте 1250–1365 м над ур. м. образует ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) с примесью березы извилистой (*Betula tortuosa* Ledeb.).

Для характеристики древостоя в 2002–2004 гг. на юго-западном склоне г. М. Ирмель и на северном склоне г. Б. Ирмель было заложено 18 пробных площадей размером 20х20 м по 3 в нижней (1250 м над ур. м.), средней (1300 м) и верхней (1355 м) частях границы леса. Осенью урожайного 2003 г. были собраны 762 шишки с 22 деревьев ели сибирской на юго-западном склоне г. М. Ирмель (в нижней, средней и верхней частях экотона). В августе 2004 г., в начале июня и августе 2005 г. в пределах пробных площадей был проведен учет всходов на 432 площадках (1х1 м).

В сентябре 2003 г. были установлены по 2 автономных температурных датчика (модель TBI32–20+50 StowAway Tidbit, Onset Computer corporation) в кроне дерева на высоте 2 м у ствола и на глубине 10 см в почве вне кроны) в верхней, средней и нижней частях экотона границы леса г. М. Ирмель. Измерения проводились каждый час до середины сентября 2005 г. На основе по-

лученных данных были вычислены средние температуры отдельных месяцев (рисунок).

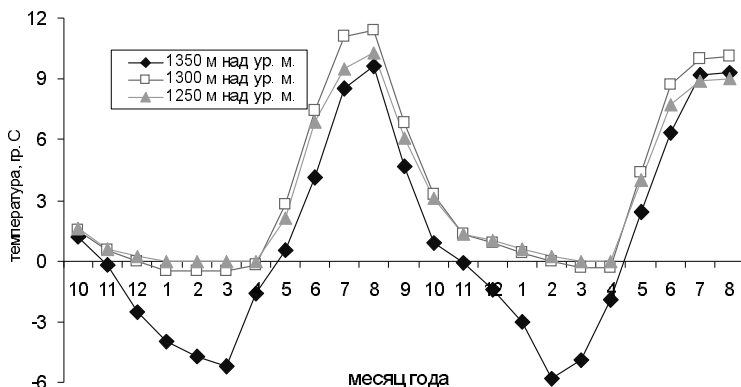


Рисунок. Среднемесячные температуры почвы (на глубине 10 см) в разных частях экотона верхней границы леса г. М. Ирмель в 2003–2005 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В экотоне верхней границы леса массива Ирмель в урожайный год на одном гектаре образуется от 50 тыс. до 15 млн. семян ели сибирской (таблица). Причем их количество уменьшается с увеличением высоты над уровнем моря, поскольку количество семян в шишках, число шишек на дереве и количество плодоносящих деревьев снижаются. В целом, от верхней части экотона к средней происходит резкое (в 2,5 раза) увеличение количества шишек на одном дереве, затем этот показатель изменяется в меньших пределах (увеличивается в 1,3 раза от средней к нижней части экотона).

В лабораторных условиях семена ели имеют всхожесть от 14% (в верхней части границы леса) до 34% (в нижней). Исходя из этого можно рассчитать, сколько семян из числа выпавших сможет прорасти, если не помешает живой напочвенный покров и если они не будут уничтожены грызунами или птицами. Наименьшее количество всходов — 7000 шт./га возможно в верхней части границы леса г. М. Ирмель. В остальных частях экотона их намного больше (от 1,8 до 5,1 млн. шт./га). В действительности количество всходов оказалось намного меньше.

Поскольку наши наблюдения проводились в августе 2004 г., то можно оценить лишь численность всходов к концу вегетационного сезона. Известно,

Таблица. Количество и качество семян ели сибирской, число проростков и их выживание в разных частях экотона границы леса массива Ирмель

Параметры	Вершина массива и высота над уровнем моря, м							
	Малый Ирмель					Большой Ирмель		
	1355	1325	1300	1275	1250	1365	1335	1290
Число деревьев с шишками, шт./га	39	139	259	237	330	64	370	352
Среднее количество шишек на дереве, шт.	95	116	233	254	295	102	170	316
Среднее количество семян в шишке в 2003 г., шт.	14	66	116	126	136	14	116	136
Количество семян в 2003 г. тыс. шт./га	50	1 124	6 987	7 592	13 232	90	7 296	15 145
Лабораторная всхожесть семян, %	14	21	27	31	34	14	27	34
Доля проростков 2004 г. от всего урожая семян 2003 г., %	0	0,04	0,27	0,58	0,63	0	0,38	0,13
Количество проростков появившихся в 2004 г., тыс. шт./га	0	0,4	18,5	44,2	83,3	0	27,7	19,2
Выживших всходов 2004 г. к июню 2005 г., тыс. шт./га (%)	0	0	0,8 (4,5)	1,5 (3,3)	2,7 (3,3)	0	5,6 (20,3)	1,3 (6,5)
Выживших всходов 2004 г. к сентябрю 2005 г., тыс. шт./га (%)	0	0	0,6 (3,4)	1,0 (2,4)	1,9 (2,3)	0	5,2 (18,8)	0,6 (3,3)
Количество проростков появившихся в 2005 г., тыс. шт./га	0	0	0,4	0,8	0,8	0	0	3,3
Средняя глубина снега в марте 2004 г., см	22	82	96	93	89	58	113	95

что количество всходов, достигнув максимума к середине сезона, затем начинает снижаться. Наибольшее число всходов зарегистрировано в нижней части экотона г. М. Ирмель — 83,3 тыс. шт./га. К средней части их количество уменьшается до 18,5 тыс. шт./га. На г. Б. Ирмель ситуация немного иная: к концу вегетационного сезона в средней части экотона всходов было немного больше (27,7 тыс. шт./га), чем в нижней части (19,2 тыс. шт./га). В верхней части экотона всходов не было обнаружено как на г. М. Ирмель, так и на г. Б. Ирмель.

Условия перезимовки для всходов ели явились весьма серьезным испытанием. Именно в этот период наблюдались наиболее высокие величины их отпада: в зимний период погибло 79,7–96,7% всходов в разных частях экотона. Во второй вегетационный сезон количество всходов снизилось еще на 1–2%.

В целом, в средней и нижней частях экотона верхней границы леса массива Ирмель естественное возобновление ели сибирской вполне обеспечено семенами. Однако наличие семян не обеспечивает успешного возобновления, что может быть связано либо с отрицательной ролью напочвенного покрова, либо с неблагоприятными климатическими условиями для развития всходов. Влияние типа напочвенного покрова нами рассматривалось, но сколько-нибудь значимых эффектов не было выявлено (поэтому эти данные в настоящем сообщении не представлены). По всей вероятности, решающее значение для успешности развития всходов имеют неблагоприятные климатические условия: низкие зимние температуры, вызывающие промерзание почвы, приводят к «выжиманию» всходов, к обмерзанию и разрывам корней.

В верхней части экотона границы леса всходы не были обнаружены. Очевидно, это может быть объяснено неспособностью деревьев производить семена в достаточном количестве и хорошего качества. Из-за неглубокого снежного покрова и низких зимних температур (см. рис.), вызывающих повреждение корневых систем, взрослые деревья в вегетационный период значительную часть ресурсов затрачивают на восстановление вегетативных органов, а не на репродуктивные процессы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Появление всходов ели сибирской в верхней части экотона верхней границы леса массива Ирмель прямо зависит от количества жизнеспособных семян. В средней и нижней частях экотона количество всходов определяется, в основном, условиями в период прорастания семян и последующего роста проростков и всходов.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЗАМКА РАКОВИНЫ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА SPHAERIIDAE (MOLLUSCA: BIVALVIA) И ЕЁ ПОТЕНЦИАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ БИОИНДИКАЦИИ

А.Н. Красногорова

Омский госпедуниверситет

Двустворчатые моллюски семейства Sphaeriidae Jeffreys, 1862 (шаровковые) широко распространены на юге Западной Сибири. Это обычный компонент бентоса пресных водоемов. К сожалению, имеющиеся в литературе сведения о видовом составе Sphaeriidae этого региона, их географическом распространении и экологии устарели и нуждаются в уточнении в связи с резким изменением системы данной группы организмов (Корнюшин, 1996; Старобо-

готов и др., 2004). Важнейшие диагностические признаки, используемые для определения видовой принадлежности шаровок, — это форма и пропорции раковины, а также строение замка раковины, представляющего собой набор выступов (зубов), форма и расположение которых видоспецифичны. Замок предназначен для точного совмещения створок раковины при их смыкании.

При изучении видового состава моллюсков семейства Sphaeriidae бассейна р. Иртыш в пределах Омской области нами были обнаружены различные аберрации замка раковин, вызванные, вероятно, загрязнением среды обитания моллюсков.

Для исследования этого явления нами были выбраны три наиболее массовых в Омской области вида шаровок: *Amesoda scaldiana* (Normand, 1844), *Sphaerium westerlundi* (Clessin in Westerlund, 1873) и *Sph. levinodis* (Westerlund, 1876). Все использованные материалы были собраны в 1997–2005 гг. сотрудниками Музея водных моллюсков Сибири (Омск, Педуниверситет) и хранятся в его коллекции. Водоемы, в которых были собраны моллюски, были разделены на две группы: условно чистые (расположенные в сельской местности, в отдалении от крупных источников загрязнения) и урбанизированные (расположенные вдоль федеральных автотрасс и в черте г. Омска). Строение замка исследовалось под бинокулярным микроскопом МБС-10, подсчитывалось количество раковин, несущих аберрации и аномалии в строении замка, определялись типы аберраций. Всего было обследовано 26 водоемов различного типа, просмотрено 334 экземпляра моллюсков сем. Sphaeriidae.

Было обнаружено, что не во всех выборках этих видов с территории Омской области замок соответствует типичному для вида состоянию. Так, в водоемах, расположенных в условно чистых районах, замок достаточно стабилен и соответствует типовым описаниям видов. У моллюсков, обитающих в водоемах, расположенных непосредственно возле автотрассы (в 25 км от г. Омска), и у моллюсков из водоемов, расположенных в черте г. Омска, в строении замка обнаружены существенные отклонения от типичного в форме изменения очертания зубов и их длины, пространственного расположения, появление дополнительных образований (рисунок). Частота встречаемости отклонений в строении замка составляет 100% (таблица).

Кардинальные зубы на обеих створках могут менять очертания, длину и пространственное расположение. Изменения основных латеральных зубов менее выражены, как правило, наблюдается разрастание вершины зуба, появление в верхней трети зуба выростов, изгибов, а так же жемчужных бляшек и коралловидных выростов.

Дополнительные латеральные зубы на левой створке развиваются в разной степени: от хорошо выраженных, как у типичных экземпляров, до полной редукции, причем можно обнаружить все переходы между этими состояниями. Чаще всего на латеральных зубах наблюдаются жемчужные образования.

Таблица. Частота встречаемости отклонений в строении двустворчатых моллюсков сем. *Sphaeriidae* в водоемах Омска и Омской области

Вид	Условно чистые местообитания		Урбанизированные местообитания	
	<i>n</i> *	частота аббераций, %	<i>n</i>	частота аббераций, %
<i>Sphaerium westerlundii</i>	45	0,0	53	100,0
<i>Sphaerium levinodis</i>	27	3,7%	57	100,0
<i>Amesoda scaldiana</i>	47	0,0	35	100,0

Примечание: * *n* – число исследованных раковин.

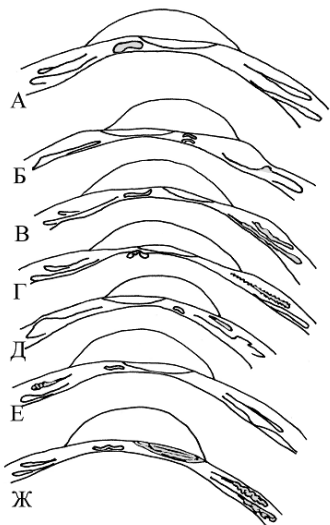


Рисунок. Абберации замка раковин *Sphaeriidae* из водоемов Омской области: разрастание вершины зуба (А); выросты в верхней трети зуба (Б); изгибы в верхней трети зуба (В); коралловидные выросты (Г); дополнительные латеральные зубы (Д); жемчужные образования на верхнем зубе (Е); жемчужные образования по всему зубу и морщинистость нимфы (Ж).

Они могут быть расположены на вершине зуба, в верхней трети, по всему зубу, либо у основания зуба. Реже встречается морщинистость нимфы.

Подобные абберации замка у видов двустворчатых моллюсков-сердцевидок (*Cardiidae*) наблюдались в Аральском море при перестройке гидрохимического режима в результате прогрессирующего осолонения при метаморфизации ионного состава. Частота аббераций была во много раз выше, чем в

выборках тех же видов из Каспийского и Черного морей (Андреева, 2000), что обуславливалось изменением химического состава воды.

Вероятно, наличие аномалий в строении замка — одного из основных диагностических признаков — может служить показателем загрязнения окружающей среды, а двустворчатых моллюсков сем. Sphaeriidae можно использовать в качестве биоиндикаторов загрязнения окружающей среды.

Метод очень прост и не требует больших затрат. Отклонение в строении замка хорошо прослеживается на особях размером не менее 6 мм. На какое именно загрязняющее вещество имеет место эта реакция — ответить пока сложно. Можно только предполагать, что поскольку водоемы расположены возле крупных автотрасс, это, вероятно, реакция на повышенное содержание свинца в воде и грунте.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреева С.И. Современные Cerastoderma (Bivalvia, Cardiidae) Аральского моря: Систематика, изменчивость, эволюция. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2000. 236 с.
- Корнюшин А.В. Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea Палеарктики: фауна, систематика, филогения. Киев, 1996. 175 с.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Спб.: Наука, 2004. Т. 6. С. 9–492.

ИССЛЕДОВАНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ, ОБИТАЮЩЕЙ В ЗОНЕ ВУРСА, МЕТОДАМИ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ

Ю.В. Крашанинина*, М.В. Чибиряк**

* Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

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

Анализ соответствия между организмами и средой — одна из центральных проблем современной биологии (Реализация ..., 2003). При изучении морфологической изменчивости широко применяются методы геометрической морфометрии, которые позволяют сравнивать объекты по их форме. Объектом исследования выбрана нижняя челюсть — сложная морфологическая структура, сформированная различными морфогенетическими компонентами различного эмбриологического происхождения (Atchley, 1993).

Цель: исследование особенностей морфологии нижней челюсти малой лесной мыши (*Sylviaemus uralensis* Pallas 1811), обитающей в зоне ВУРСа.

Задачи: 1) изучить изменчивость формы нижней челюсти малой лесной мыши с помощью методов геометрической морфометрии; 2) выявить закономерности изменчивости формы нижней челюсти под воздействием повышенного радиационного фона при различных уровнях численности популяций.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала проведен в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа. В работе использован материал, собранный во второй половине августа 2003–2005 гг. Отлов проходил на двух участках: контрольном и импактном участках с уровнем радиационного загрязнения 1000 Ки/км² (Крашанинина и др., 2005).

В исследовании использованы 122 экземпляра правых нижних челюстей малой лесной мыши. Изображения лингвальной стороны нижних челюстей сканировали с помощью HP 4470C с разрешением 1200 dpi. Метки размещали и их координаты оцифровывали с помощью экранного дигитайзера TPSDig (Rohlf, 2001). Для характеристики формы нижней челюсти использованы 16 меток (Павлинов, 2000; Klingenberg et al., 2003), обозначенные порядковыми номерами. Усредненная конфигурация, у которой суммарные отличия по меткам от всех элементов в выборке минимальны, была вычислена в программе TPSSuper методом суперимпозиции. При вычислении относительных деформаций (Павлинов, Микешина, 2002) использовали программы TPSrelw (Rohlf, 2001) и APS. Исходные координаты экземпляров нормировали относительно эталонной конфигурации с помощью метода прокрустового наложения. Статистическую обработку проводили с помощью программы Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для описания предварительных результатов использован визуальный анализ эллипсоидов рассеивания вокруг меток (Павлинов, 2000). Наиболее изменчивым является положение венечного отростка (метки 5, 6), а также положение нижнего края углового отростка (метка 12). Изменчивость формы нижней челюсти в импактной выборке в целом ниже (рис. 1). Наибольшие различия наблюдаются в резцовой области и по длине зубного ряда. Вероятно, это связано с влиянием радиации как лимитирующего фактора при развитии животного.

По значениям собственных чисел относительных деформаций можно судить о приходящихся на деформации долях дисперсии, соответствующих суммарным различиям между эталоном и всеми формами (Павлинов, Микешина, 2002). 100-%ная деформация, рассчитанная с помощью программы APS, приходится на первые пять относительных деформаций. Первые три составляют более 86%.

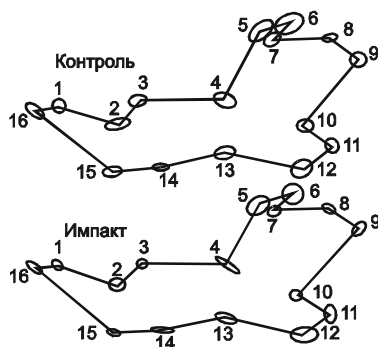


Рис. 1. Дисперсии вокруг меток на «усредненной» форме нижней челюсти малой лесной мыши из контрольной и импактной выборок.

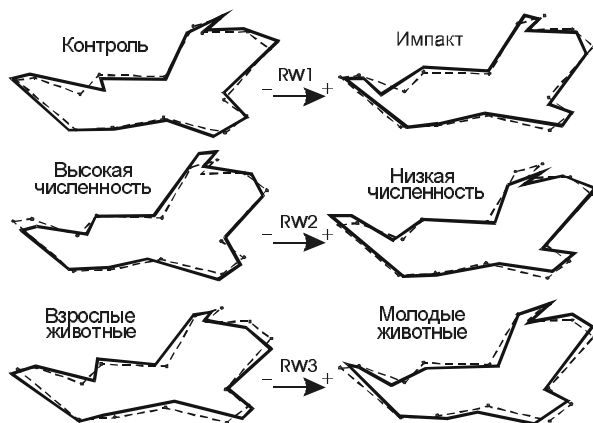


Рис. 2. Изменение формы нижней челюсти по градиентам первой (RW1), второй (RW2) и третьей (RW3) относительных деформаций. Пунктиром показан консенсус.

На первую относительную деформацию (RW) приходится 40,0% полной дисперсии (рис. 2). Эта деформация отражает компоненту, характеризующую влияние повышенного радиационного фона. Минимальная конфигурация соответствует контрольной, максимальная — импактной выборке. Под действи-

ем радиационной нагрузки при календарно более коротких сроках развития челюсть животных характеризуется некоторой «ювенильностью» по сравнению с контролем. Вторая относительная деформация обуславливает изменение формы нижней челюсти от массивной формы к тонкой грацильной. На ее долю приходится 32,6% полной деформации. Эта деформация характеризует хронографическую компоненту, связанную с динамикой численности животных в разные годы. Ее минимум приходится на высокую численность, а максимум — на низкую. На третью компоненту приходится 13,4%, она отражает возрастную изменчивость формы нижней челюсти и проявляется в трансформации формы от молодой к взрослой.

При дискриминантном анализе формы нижней челюсти (рис. 3) был получен высокий уровень дистанций между группами, что позволяет надежно классифицировать объекты. В разные годы устойчиво сохраняется размах различий между импактной и контрольной выборками. Дисперсия значений 2005 г. на обоих участках характеризуется большим разбросом и вытянутостью по второй оси ($DFC2$) в отличие от 2003 и 2004 гг. Доля правильного определения для всех групп достаточно высока и в среднем составляет 90,98% (табл. 1). Наименьшая доля (60%) правильной классификации наблюдается в год депрес-

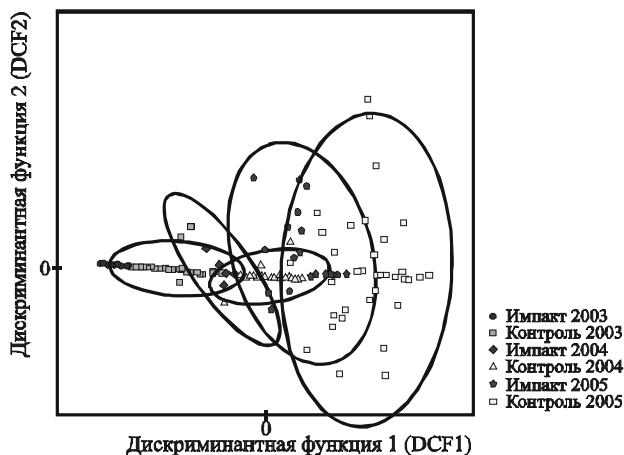


Рис. 3. Результаты дискриминантного анализа формы нижней челюсти малой лесной мыши по значениям первых пяти относительных деформаций (RW), влияние ВУРСа и хронографических различий.

Таблица 1. Правильность классификации особей сравниваемых групп малой лесной мыши на основе дискриминантных функций

Группа, год, объем выборки	Доля правильных определений	Кол-во особей в предполагаемых группах					
		импактная 2003	контрольная 2003	импактная 2004	контрольная 2004	импактная 2005	контрольная 2005
импактная 2003 ($n=10$)	100,00	10	0	0	0	0	0
контрольная 2003 ($n=30$)	83,33	3	25	1	1	0	0
импактная 2004 ($n=5$)	60,00	0	0	3	2	0	0
контрольная 2004 ($n=22$)	95,45	0	0	0	21	1	0
импактная 2005 ($n=19$)	84,21	0	0	0	2	16	1
контрольная 2005 ($n=36$)	100,00	0	0	0	0	0	36
Всего	90,98	13	25	4	26	17	37

Таблица 2. Значения центроидов при дискриминантном анализе формы нижней челюсти малой лесной мыши

Группа	DCF1	DCF2	DCF3
импактная 2003	-7,92811	1,68859	-0,20602
контрольная 2003	-4,70361	0,06643	0,04253
импактная 2004	-2,02076	-1,15310	0,29659
контрольная 2004	-0,12725	-1,24865	0,68250
импактная 2005	1,98982	-0,76707	-1,22240
контрольная 2005	5,43017	0,80365	0,20866
Дисперсия	12,16994	0,08884	0,00296
Доля дисперсии, %	99,25	99,97	1,00
Каноническая корреляция	0,961285	0,285647	0,054286
Лямбда-критерий	0,069530	0,915699	0,997053
Уровень значимости	0,000000	0,247261	0,951585

сии (2004 г.) на импактном участке и связана с резким понижением численности животных (5 особей), часть из которых, возможно, — иммигранты.

Основная доля дисперсии, характеризующей межгрупповые различия, приходится на первую дискриминантную каноническую функцию (DF1) — 99,25%. Вдоль второй и третьей дискриминантных функций различия оказались недостоверными (табл. 2).

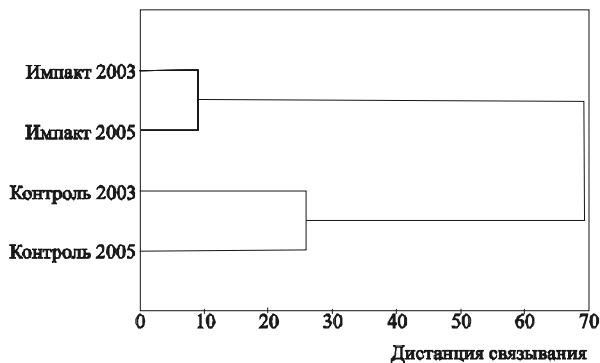


Рис. 4. Результаты кластерного анализа формы нижней челюсти малой лесной мыши, выборки 2003 и 2005 гг.

Кластерный анализ для выборок 2003 и 2005 гг., проведённый методом невзвешенной попарной связи по средним значениям UPGMA на основе матрицы обобщенных d^2 -расстояний Махаланобиса, показал, что чётко выделяются два кластера: один включает контрольные выборки, второй — импактные (рис. 4).

ВЫВОДЫ

1. Изменчивость формы нижней челюсти малой лесной мыши в импактной зоне ВУРСа заметно меньше, чем при отсутствии радиационной нагрузки. Возможно, это связано с воздействием радиации как лимитирующего фактора при развитии животного. 2. При сравнении формы нижней челюсти особей из контрольных и импактных выборок за три года выявлено высокое влияние двух факторов изменчивости: во-первых, фактора повышенного радиационного фона, и, во-вторых, хронографического фактора, обусловленного сменой фаз численности животных.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ-Урал №04–04–96100.

ЛИТЕРАТУРА

- Крашанинина Ю.В., Чибиряк М.В., Шалагина Е.А. Сравнение биоразнообразия и популяционной структуры грызунов, обитающих в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа. // Экология: от генов до экосистем. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2005. С. 130–134.
- Павлинов И.Я. Геометрическая морфометрия черепа мышевидных грызунов (Mammalia, Rodentia): связь формы черепа с пищевой специализацией // Журн. общ. биол. 2000. Т. 61. № 6. С. 583–600 с.

- Павлинов И. Я., Микешина Н. Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 6. С. 473–493.
- Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих / Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К. и др. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2003. 232 с.
- Atchly W.R. Genetic and developmental aspect of variability in the mammalian mandible / J. Hanken and B.K. Hall (eds.). The Skull. Chicago: University of Chicago Press, 1993. 247 p.
- Klingenberg C.H., Mebus K., Auffray J-C. Developmental integration in a complex structure: how distinct are modules in the mouse mandible? // Blackwell Publishing, Inc, 2003. Vol. 5. № 5. P. 522–531.
- Rohlf F. J. TPSdig. version 1.23 N. Y. State Univ. at Stony Brook. 2001 (program).

МАТЕРИАЛЫ К ФАУНЕ КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПОЗДНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА И ГОЛОЦЕНА ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ

Ю.Э. Кропачева*, А.И. Улитко**

*Уральский госуниверситет, Екатеринбург

**Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

В данной работе исследованы костные остатки крупных млекопитающих из карстовых местонахождений Южного Зауралья. Все обнаруженные виды были объединены по размерным, экологическим и зональным характеристикам. Зональные группы: *гипербореиная* — донской заяц, пещерный медведь, пещерная гиена, пещерный лев, мамонт, широкопалая лошадь, шерстистый носорог, первобытный бизон; *степная* — сурок, светлый хорь, корсак, сайга, дикая лошадь; *лесная* — горностаи, россомаха, бурый медведь, благородный олень, лось, косуля; *тундровая* — песец; *интразональные околотовные* — бобр, выдра; *полизональная* — заяц-беляк, ласка, лисица, барсук, северный олень. Размерно-экологические группы: среднеразмерные растительноядные — gen. *Castor*, *Marmota*, *Lepus*; крупные растительноядные — gen. *Mammuthus*, *Equus*, *Coelodonta*, *Cervus*, *Capreolus*, *Alces*, *Rangifer*, *Bison*, *Saiga*; мелкие плотоядные — gen. *Mustela*; среднеразмерные и крупные хищные — gen. *Alopex*, *Vulpes*, *Gulo*, *Meles*, *Lutra*, *Canis*, *Ursus*, *Crocota*, *Panthera*.

Во всех размерно-экологических группах (кроме группы мелких хищных, общее число остатков которых незначительно), доля остатков степных видов наибольшая (рисунок) в полярноуральское время (ПУВ) и снижается к субат-

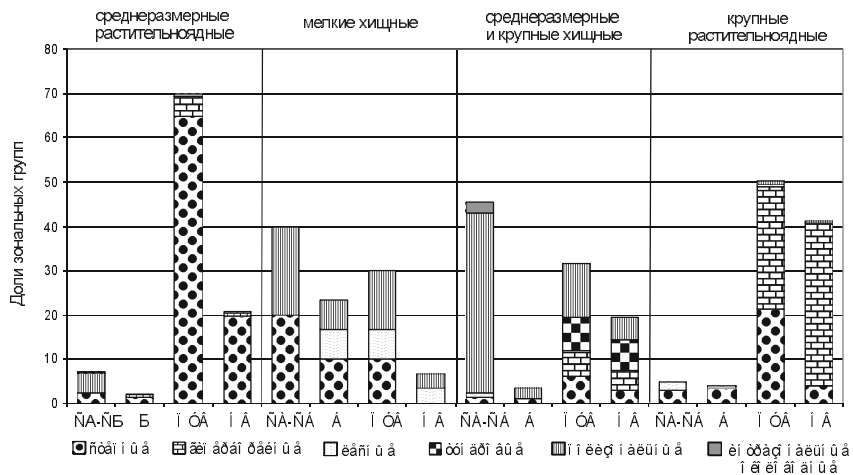


Рисунок. Динамика долей остатков крупных млекопитающих разных зональных групп в зависимости от их размеров и экологических характеристик (поздний плейстоцен — голоцен).

лантику-суббореалу (СА-СБ). В группе крупных растительноядных и средне-размерных-крупных хищных виды гипербореинного (позднеплейстоценового) комплекса присутствуют в невянское время (НВ) и в ПУВ. При этом доля остатков среди крупных растительноядных снижается от НВ к ПУВ, а доля в группе хищных не изменяется. Среди среднеразмерных растительноядных доля остатков гипербореинной группы (представленной единственным видом — донским зайцем) достигает наибольшего значения в ПУВ, при этом в бореальном периоде (Б) донской заяц еще присутствует. Остатки песка (тундровая группа) обнаружены только в НВ и ПУВ (поздний плейстоцен). Доля остатков лесных и интразональных околотовных видов остается малой на протяжении всего исследуемого периода во всех размерных группах. Среди средних и крупных хищных наибольшая доля полизональных видов приходится на СА-СБ. На такое соотношение, возможно, повлияла тафономия одного из местонахождений, из которого происходит большинство костей лисицы. В группе среднеразмерных растительноядных полизональный вид (заяц-беляк) присутствует только в отложениях СА-СБ. Динамика долей остатков разных экологических групп среди мелких хищников подробно не рассматривается, в связи с незначительным количеством костного материала.

Работа проводится в рамках гранта РФФИ № 05-04-48675.

ИМИТАЦИОННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ СООБЩЕСТВ МЕДОНОСНЫХ ПЧЕЛ (*APIS MELLIFERA*)

А.В. Кудряков

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

Медоносные пчелы (*Apis Mellifera*) являются общественными насекомыми, для которых характерны высокая степень самоорганизации и сложные формы социального поведения. Среди них: согласованная координация труда, существование очень гибких механизмов саморегуляции, способность оценки состояния колонии и окружающей среды, а также принятие оптимальных решений на основе этой оценки. Эти аспекты представляют интерес с точки зрения общих принципов организации и функционирования живых систем и интенсивно исследуются за рубежом, в том числе методом прямого (имитационного) моделирования. Однако большинство существующих моделей сосредоточены на каком-то одном виде деятельности, либо являются чисто описательными (DeGrandi-Hoffman et al., 1989).

Настоящая работа развивает программу, начатую ранее (Кудряков, 2006), целью которой является исследование структурной организации и принципов функционирования социальных пчел. Особенность предлагаемой модели состоит в том, что в ней рассматриваются не только фактические, но и виртуальные режимы жизнедеятельности. Этот подход позволяет выявлять целевые принципы оптимальности, которые обуславливают все существующие формы поведения.

1. ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

Модель выполнена согласно принципам системного анализа, то есть имеет иерархическую объектно-ориентированную структуру. Эта структура соответствует уровням организации моделируемой системы. На самом верхнем уровне задается структура окружающей среды (ее основные свойства: средняя дневная температура воздуха; интенсивность выделения нектара и пыльцы в радиусе эффективного лета пчел) и наличие любого количества пчелиных семей.

На следующем иерархическом уровне описывается структура семей (рис. 1), которая состоит из:

1) матки (*queen*), откладывающей яйца, личинок (*larvae*) и основных классов рабочих пчел: пчел-кормилиц (*nurses*) и летных пчел (*foragers*); поскольку функция, выполняемая рабочей пчелой, зависит преимущественно от ее возраста (Таранов, 1961), то в модели принят возрастной принцип разделения труда (Кудряков, 2006);

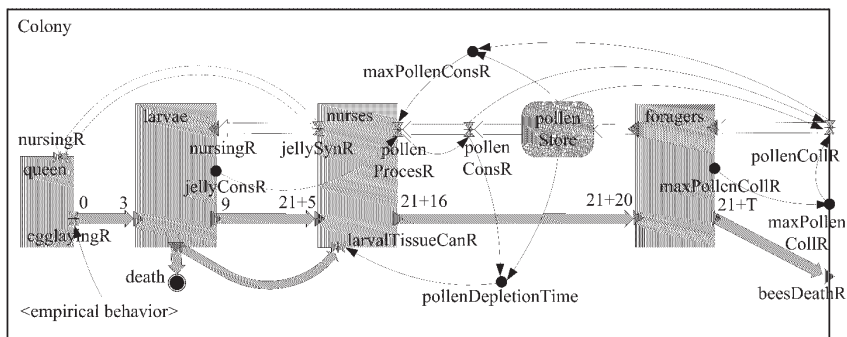


Рис. 1. Модель пчелиной семьи (класса Colony).

2) потока пчел (темные широкие стрелки), переходящих по мере взросления из одной функциональной группы в другую; числа указывают задержку в днях от начала онтогенеза; промежуточные фазы развития опущены;

3) потока белкового корма (светлые широкие стрелки), который поступает из внешней среды в виде пыльцы благодаря работе фуражиров; пыльца складывается во временных запасах (*pollenStore*) на случай перерывов в летной работе и, параллельно с этим, расходуется на нужды семьи; основным потребителем пыльцы — кормилицы, которые перерабатывают ее в молочко для кормления личинок и матки;

4) механизмов внутриколониальной саморегуляции (петли обратной связи, см. рис. 1); основные из этих механизмов — регуляция яйценоскости матки, интенсивности каннибализма и сбора корма.

Функциональная зависимость между переменными, характеризующими состояние семьи, обозначена на рис. 1 тонкими стрелками; вентили обозначают переменные, которые регулируют потоки; кружочки — другие переменные состояния. За каждым графическим элементом модели стоит алгебраическое или дифференциальное уравнение.

Интенсивность яйцекладки. Зависит от очень большого количества факторов, но в итоге проявляет закономерную сезонную динамику, общую для всех пчелиных семей (Кудряков, 2006). Принцип регуляции яйцекладки (*eggLayingR*) тестируется в модели на эмпирической зависимости (Газизов, 2003).

Регуляция сбора корма. Пчелы собирают два вида корма: нектар и пыльцу. Сбор пыльцы является одной из наиболее приоритетных и сложных функций в семье. Пыльца необходима для репродуктивной функции семьи, поэтому интенсивность ее сбора положительно зависит от количества воспитываемых личинок (Free, 1967; Dreller et al., 1999). С другой стороны, на сбор

пыльцы влияет абсолютный уровень ее запасов в гнезде: при истощении запасов интенсивность сбора повышается, а при пополнении или искусственном добавлении — уменьшается (Free, Williams, 1971; Dreller et al., 1999). Существует некоторый оптимальный уровень запасов пыльцы, который семьи стараются поддерживать у себя в гнезде (Fewell, Winston, 1992). Этот уровень зависит от силы семьи (Fewell, Winston, 1992; Schmickl, Crailsheim, 2002), либо, что более вероятно, — от количества выкармливаемых личинок (скорости потребления пыльцы *pollenConsR*).

В экспериментах обычно исследовалось влияние какого-то одного фактора (при неизвестном другом), поэтому моделирование их совместного действия на функцию сбора пыльцы представляется совершенно нетривиальной задачей. В модели принимается, что при полном истощении запасов пыльцы (*pollenStore* на рис. 1), для сбора пыльцы (*pollenCollR*) может быть задействован весь пыльцесобирательный потенциал семьи (*maxPollenCollR*), который определяется количеством летных пчел. При биологически предпочитаемом уровне запасов пыльцы, который принят в модели фиксированным и равным 1,5 кг, сбор пыльцы уравнивается ее расходом (*pollenConsR* на рис. 1). Промежуточные значения *pollenCollR* связаны линейной убывающей зависимостью.

В модели считается, что сбор пыльцы имеет больший приоритет, чем сбор нектара, поскольку без пыльцы невозможен рост семьи и, в конечном счете, интенсивный сбор нектара во время главного медосбора. Помимо колониальной регуляции, сбор корма зависит от факторов внешней среды. Например, с понижением температуры эффективность фуражировки снижается. Принимается, что при температуре ниже 12°C собирательная активность прекращается, хотя физически лет пчел возможен и при 5°C (Еськов, 1990).

Регуляция каннибализма личинок. Имеются исследования (Woyke, 1977; Schmickl, Crailsheim, 2001), убедительно подтверждающие существование каннибализма у пчел, однако о механизмах регуляции этого процесса почти ничего не известно. Каннибализм является реакцией семьи на наступление неблагоприятных условий, представляющих угрозу для нормального выкармливания личинок, например, в случае критического сокращения запасов пыльцы из-за длительной нелетной погоды. В модели предполагается, что семьи умеют оценивать время, на которое должно хватить текущих запасов пыльцы (*pollenDepletionTime* на рис. 1) и инициируют каннибализм, если это время станет меньше некоторой биологически предпочитаемой критической величины. Это не противоречит работам (Schmickl, Crailsheim, 2001, 2002), из анализа которых можно заключить, что критическое время инициации каннибализма равно приблизительно 5 дням.

Интенсивность каннибализма в модели (*larvalTissueCanR* на рис. 1) определяется как скорость поедания личиночной ткани [г/день], которая возрас-

тает при уменьшении *pollenDepletionTime* по степенному закону. При этом учитывается, что личинки разных возрастов могут поедаться с различной степенью предпочтения. Первоначально использовался экспериментальный факт, что наиболее выгодно поедать средневозрастных личинок (Woyke, 1977; Schmickl, Crailsheim, 2001), однако затем этот вывод был установлен средствами самой модели. Кроме этого, в предварительных экспериментах с моделью был обнаружен каннибализм нового типа. Он может возникать в случае недостатка пчел-кормилиц, вызванного неблагоприятными условиями в прошлом. Регуляция интенсивности каннибализма этого типа осуществляется в модели по степени загруженности кормилиц воспитанием личинок и подчиняется аналогичному степенному закону.

Структура нижележащего уровня. Классы *Larvae*, *Nurses*, *Foragers* имеют внутреннюю структуру, аналогичную структуре класса *Colony*, и реализуют самые низкоуровневые процессы: взросление и потребление молочка личинками, их гибель или каннибализация со стороны кормилиц, биосинтез молочка кормилицами и фуражировка за кормом. Потребление молочка (*jellyConsR* на рис. 1) вычисляется по приросту биомассы личинок с конверсионным фактором = 1,4 (Crailsheim, 1990). Масса личинки в зависимости от ее возраста аппроксимируется степенной возрастающей функцией по экспериментальным данным (Wang, 1965). Расход пыльцы на приготовление единицы молочка вычислялся уравниванием многочисленных опытных данных (Babendreier et al., 2004), и составил 0,78 массовых доли при среднем содержании белка в пыльце около 17%. Выкармливающая способность пчелы-кормилицы (максимальная скорость биосинтеза молочка) из литературы неизвестна, ее нижняя оценка ($\approx 0,06$ мг/мин) находилась из того факта, что на одну кормилицу может приходиться максимум 2–2,5 средневозрастных личинки (Газизов, 2003).

Принималось, что один фуражир совершает за день в среднем 5 рейсов за пыльцой при массе обножки 15 мг (Fewell, Winston, 1992), за нектаром — 10 рейсов в день при массе приносимого нектара 40 мг (Таранов, 1961; Харченко, Рындин, 2003).

Моделирование погоды. Наиболее важный для развития пчелиных семей погодный фактор — температура воздуха (Еськов, 1990). Моделирование этого фактора основывалось на анализе реальных температурных данных, доступных с сервера погоды <http://meteo.infospace.ru> для различных климатических регионов России за несколько последних лет. Сезонная составляющая температурного ряда хорошо аппроксимируется гармонической функцией $<T(t)> = a \sin(2\pi t / b + c) + d$, где t — время в днях от начала года, $b=365,25$ дней, $c=-1,75$, а параметры a , d характеризуют конкретную климатическую зону. Анализ показал, что для моделирования случайных колебаний температуры $\Delta T(t)$ около сезонного тренда подходит простейшая

модель дискретного марковского случайного процесса (авторегрессии первого порядка) с нормальной функцией распределения и экспоненциальной автоковариационной функцией (Быков, 1971). Средняя дневная температура воздуха $T(t)$ генерируется в модели с шагом в один день по следующему конечному алгоритму:

$$\Delta T(t) = e^{-1/\tau_0} \cdot \Delta T(t-1) + \sigma \sqrt{1 - e^{-2/\tau_0}} \cdot \xi_{normal}(0, 1),$$

$$T(t) = \min(T(t), T(t) + \Delta T(t)),$$

где σ — стандартное отклонение колебаний температуры, τ_0 — корреляционный масштаб, $\xi_{normal}(0, 1)$ — нормальный белый шум с нулевым средним и единичной дисперсией. Параметры модели оценивались в приближении эргодичности методом наименьших квадратов. Для республики Башкирия $a = (17, 1 \pm 0, 2)^\circ\text{C}$, $d = (6, 6 \pm 0, 1)^\circ\text{C}$, $\sigma = (4, 8 \pm 0, 1)^\circ\text{C}$, $\tau_0 = (4, 1 \pm 0, 2)$ дня. Для других областей средней полосы России получались сходные значения.

2. РЕЗУЛЬТАТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для проведения экспериментов с моделью была использована современная среда имитационного моделирования AnyLogic 5.3.1, XJ Technologies, <http://www.xjtek.com/> (Карпов, 2005). В качестве среды обитания пчел была выбрана территория Южного Урала (Башкирия) с главным медосбором, приходящимся на 2–4 неделю июля (преимущественно с липы). В эту среду помещалось несколько наблюдаемых семей, каждый прогон модели соответствовал одному сезону развития. Все семьи имели типичную форму кривой сезонной динамики яйценоскости матки (Газизов, 2003; Кудряков, 2006). Интенсивности сбора (выделения) пыльцы и нектара имели также типичный вид (Газизов, 2003; Харченко, Рындин, 2003). Каждая семья на начало марта имела 1,5 кг пыльцы (перги).

Эксперимент 1. Проводилось всестороннее наблюдение за динамикой сезонного развития семей с целью выявления их внутреннего режима функционирования. Рисунки 2 и 3 демонстрируют типичную картину.

Видно, что зимние запасы пыльцы кончаются уже примерно к середине апреля, однако как раз в это время обычно расцветают первые пыльники (Газизов, 2003). Поэтому в случае наступления теплой летней погоды, что обычно случается к началу мая, семьи очень быстро набирают свою силу, принося ежедневно до 300 г пыльцы (см. рис. 2). Поскольку молодых летных пчел к этому времени еще не очень много (~ 30% всех летных пчел), то особая роль в весеннем развитии семей принадлежит старым перезимовавшим пчелам. Было установлено (парный W-критерий Уилкоксона, $p < 10^{-6}$, $n = 80$) положительное влияние этих пчел весной на все последующее развитие се-

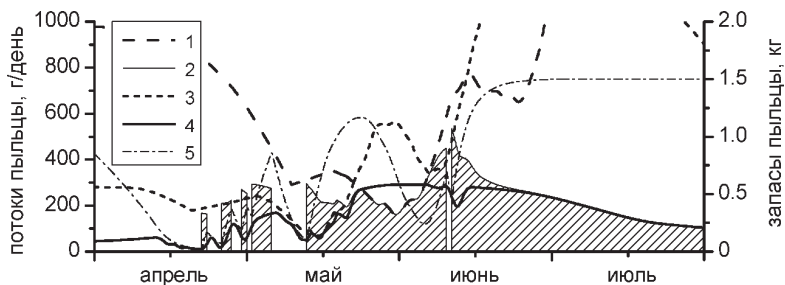


Рис. 2. Внутренний режим развития семьи: 1 — максимальная пыльцесобирающая способность пчел; 2 (заштриховано под кривой) — фактическая интенсивность сбора пыльцы, провалы вызваны плохой погодой; 3 — максимальная скорость переработки пыльцы кормилицами; 4 — интенсивность расхода пыльцы для выкармливания личинок; 5 — запасы пыльцы в гнезде.

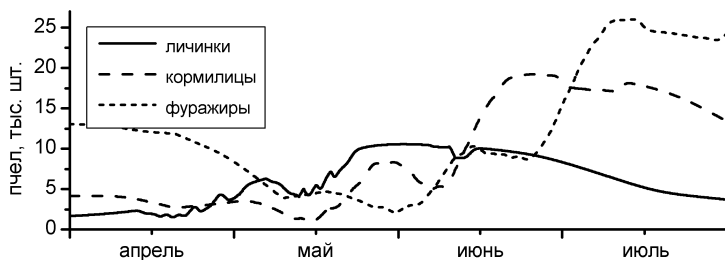


Рис. 3. Функционально-возрастной состав семьи.

мьи: количество всех погибших личинок уменьшалось в среднем на 26%, а количество собранного меда в июле увеличивалось на 17% по сравнению с семьями, у которых старые летные пчелы были изъяты.

В случае затяжных холодов семьи могут прибегать к каннибализму (см. рис. 2), что сокращает расходы на кормление и высвобождает дополнительное количество белка, содержащегося в личиночной ткани, для выкармливания оставшихся личинок. В отсутствии каннибализма погибает гораздо больше личинок ($p < 10^{-6}$, $n=80$), в результате чего семьи собирают в среднем в 4 раза меньше нектара. Однако вынужденный каннибализм не остается без последствий: в будущем это приводит к снижению сначала числа кормилиц, а затем и фуражиров. В результате этого кормилицы, работающие в мае — начале июня с мак-

симальной нагрузкой, могут не справляться с выработкой молочка, и семьи могут быть вынуждены вновь сокращать количество личинок. Все это, в свою очередь, так же приводит к отдаленным последствиям для семьи и т.д.

Примерно к концу мая — началу июня матка развивает наивысшую яйцекладку (Газизов, 2003; Кудряков, 2006). Очень важно, что яйца, откладываемые маткой именно в это время, разовьются к июлю в фуражиров, которые будут принимать непосредственное участие в главном медосборе (Кудряков, 2006). Интенсивность яйцекладки и успех онтогенеза отложенных яиц зависят от биологического потенциала семей, который, как демонстрирует рис. 2, определяется всей предыдущей историей развития: погодными условиями, интенсивностью яйцекладки, кормообеспеченностью и начальной силой семей еще ранней весной.

Эксперимент 2. С целью более детального исследования закономерностей сезонной динамики яйценоскости и принципов ее регулирования, был проведен дополнительный эксперимент. Исследовалась продуктивность семей с различной интенсивностью яйцекладки. В качестве образцовой кривой динамики яйценоскости использовалась кривая, типичная для маток средней полосы (Газизов, 2003), но варьировался масштаб этой кривой с тем условием, что яйценоскость не должна превышать физиологических возможностей матки (около 2000 яиц/день).

Оказалось, что продуктивность семей естественно возрастает с увеличением интенсивности яйцекладки, но уменьшается после превышения некоторого порога (рис. 4). Это обусловлено повышением риска гибели личинок, связанного с влиянием погодных факторов. Существует оптимальный уровень интенсивности яйцекладки, при котором медосбор семей в среднем максимален. Интересно, что фактическая интенсивность яйцекладки оказалась близкой к оптимальной (в пределах 20%). Неполное соответствие может свидетельствовать о существовании у сообществ медоносных пчел дополнительных механизмов авторегуляции и стратегий выживания, повышающих их адаптивные возможности, которые не были учтены в модели. И, действительно, известно, что в экстремальных ситуациях семьи могут проявлять более гибкое распределение труда (Haydak, 1963; Seeley, 1982), выкармливать расплод за счет белковых запасов собственного тела (Таранов, 1961), изменять режим кормления (Schmickl et al., 2003), инициировать досрочное завершение личиночной стадии (Schmickl, Crailsheim, 2001) и т.д. Все это повышает выживаемость расплода, и позволяет вести более интенсивную яйцекладку при той же смертности (правая ветвь и максимум $\cap$ -образной кривой 1a на рис. 4 смещаются вправо вверх к кривой 1b, кривая 2a опускается к кривой 2b). При этом яйцекладка проявляет принцип максимума: стремится к максимальной интенсивности, но не превышает физиологических возможностей кормилиц, за пределами которых смертность растет даже при идеальной погоде (кривая 2b

на рис. 4). Это приводит к максимальной скорости репродукции (максимальному медосбору в будущем) при минимальных затратах (смертности).

Результат подтверждает выводы, сделанные ранее, что семьи позволяют матке откладывать лишь столько яиц, сколько они смогут воспитать в будущем (Таранов, 1961) при идеальной погоде. Кратковременное ухудшение погоды не сокращает яйцекладку (Schmickl et al., 2003) и можно показать на модели, что это действительно рациональная стратегия.

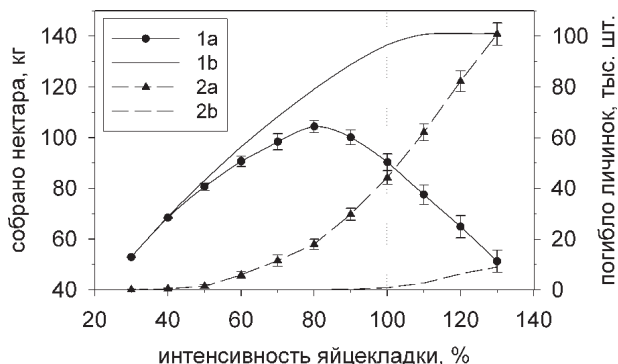


Рис. 4. Влияние интенсивности яйцекладки на исход развития семей к концу сезона: 1 — среднее количество собранного нектара, 2 — среднее число погибших личинок с учетом (а) и без учета (б) погодных условий ($n=20-170$). За 100% интенсивность яйцекладки (отмечено вертикальной линией) принята фактически развиваемая яйцекладка (Газизов, 2003).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Моделирование позволило исследовать внутренние закономерности функционирования социальных пчел в сложных меняющихся условиях окружающей среды. Показано, что яйцекладка (скорость репродукции) является закономерным, управляемым процессом; установлен принцип регуляции этого процесса; выявлена величина, которая при этом максимизируется (критерий оптимальности). Установлено, что другие стратегии также реализуют этот критерий.

ЛИТЕРАТУРА

- Быков В.В. Цифровое моделирование в статистической радиотехнике. М.: Советское Радио, 1971. 328 с.
- Газизов Р.И. Вывод пчелиных маток. Уфа: Гилем, 2003. 136 с.

- Еськов Е.К. Экология медоносной пчелы. М.: Росагропромиздат, 1990. 221 с.
- Карпов Ю. Имитационное моделирование систем. Введение в моделирование с AnyLogic 5. СПб.: БХВ-Петербург, 2005. 400 с.
- Кудряков А.В. Простая модель функционально-возрастного состава пчелиных семей и некоторые ее приложения // Известия Самарского НЦ РАН. 2006. № 1 (в печати).
- Таранов Г.Ф. Биология пчелиной семьи. М.: Сельхозгиз, 1961. 336 с.
- Харченко Н.А., Рындин В.Е. Пчеловодство. М.: Академия, 2003. 368 с.
- Babendreier D., Kalberer N., et al. Pollen consumption in honey bee larvae: a step forward in the risk assessment of transgenic plants // *Apidologie*. 2004. Vol. 35. P. 293–300.
- Crailsheim K. The protein balance of the honey bee worker // *Apidologie*. 1990. Vol. 21. P. 417–429.
- DeGrandi-Hoffman G., Roth S. A., Loper G. L., Erickson E. H. BEEPOP: a honeybee population dynamics simulation model // *Ecol. Modelling*. 1989. Vol. 45. P. 133–150.
- Dreller C., Page R.E., Fondrk M.K. Regulation of pollen foraging in honeybee colonies: effect of young brood, stored pollen, and empty space // *Behav. Ecol. Sociobiol*. 1999. Vol. 45. P. 227–233.
- Fewell J.H., Winston M.L. Colony state and regulation of pollen foraging in the honey bee, *Apis Mellifera* L. // *Behav. Ecol. Sociobiol*. 1992. Vol. 30. P. 387–393.
- Free J.B. Factors determining the collection of pollen by honeybee foragers // *Animal Behav*. 1967. Vol. 15. P. 134–144.
- Free J.B., Williams I.H. The effect of giving pollen and pollen supplement to honeybee colonies on the amount of pollen collected // *J. Apic. Res*. 1971. Vol. 10. P. 87–90.
- Haydak M.H. Age of nurse bees and brood rearing // *J. Apic. Res*. 1963. Vol. 2. P. 101–103.
- Schmickl T., Crailsheim K. Cannibalism and early capping: strategy of honeybee colonies in times of experimental pollen shortages // *J. of Comp. Physiol. A*. 2001. Vol. 187. P. 541–547.
- Schmickl T., Crailsheim K. How honeybees (*Apis Mellifera* L.) change their broodcare behaviour in response to non-foraging conditions and poor pollen conditions // *Behav. Ecol. Sociobiol*. 2002. Vol. 51. P. 415–425.
- Schmickl T., Blaschon B., Gurmman B., Crailsheim K. Collective and individual nursing investment in the queen and in young and old honeybee larvae during foraging and non-foraging periods // *Insectes Sociaux*. 2003. Vol. 50. P. 174–184.
- Seeley T.D. Adaptive significance of the age polyethism schedule in honeybee colonies // *Behav. Ecol. Sociobiol*. 1982. Vol. 11. P. 287–293.
- Wang D. Growth rates of young queen and worker honeybee larvae // *J. Apic. Res*. 1965. Vol. 4. P. 3–5.
- Woyke J. Cannibalism and brood rearing efficiency in the honeybee // *J. Apic. Res*. 1977. Vol. 16. P. 84–94.

ЧТО ВЛИЯЕТ НА РАДИАЛЬНЫЙ ПРИРОСТ ДЕРЕВЬЕВ В УСЛОВИЯХ СУХОГО КЛИМАТА?

В.В. Кукарских

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

В условиях холодного климата северных и высокогорных районов Урала лимитирующее влияние на рост древесных растений оказывают температуры июня и июля. Степная зона Южного Урала характеризуется тёплым, сухим климатом. Так чем же определяется величина радиального прироста в этих условиях?

Исследования проводились в степной зоне Оренбургской области. Материал по ольхе черной (*Alnus glutinosa* L.) и тополию черному (*Populus nigra* L.) собран в поймах рек Губерля и Чебакла. Материал по сосне обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Аландском и Болотовском островных борах на северо-востоке области.

Материал обработан по общепринятой для дендроклиматического анализа методике (Шиятов и др., 2000). Для анализа связи величины радиального прироста с температурным режимом и количеством осадков были использованы метеорологические данные станции Адамовка (с 1937 по 1986 гг.). Оценка связи радиального прироста с климатическими переменными осуществлялась с помощью функций отклика. Дендроклиматический анализ хронологии по тополию черному не проводился, поскольку она имела низкий коэффициент чувствительности (0,16), что свидетельствует о слабом климатическом сигнале.

Анализ функций отклика показал, что величина радиального прироста ольхи зависит от климатических условий ($R^2=0,39$). Значимая отрицательная связь с осадками мая (рис. 1), по-видимому, связана с гидрологическим режимом реки, когда увеличение осадков в мае может продлить период затопления поймы, вызывая ингибирование процессов дыхания и замедление роста деревьев.

На радиальный прироста сосны главным образом влияют гидротермические условия вегетационного периода (май-июль, см. рис. 1), этими переменными объясняется более половины изменчивости величины прироста ($R^2=0,77$ и $0,72$ для Аландского и Болотовска соответственно). Различия в функциях отклика сосны из разных точек сбора, по нашему мнению, связаны с экологическими особенностями произрастания деревьев. Сосны Аландского бора произрастают на маломощных слаборазвитых почвах с низкой влагоемкостью. В связи с этим осадки сильнее влияют на величину прироста. Болотовский бор представляет собой сомкнутый лесной массив на развитых

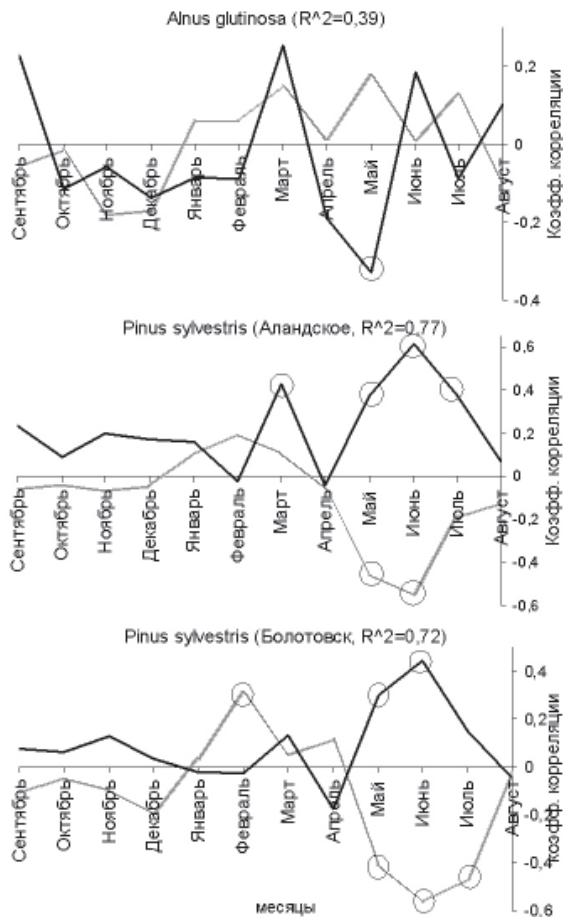


Рис. 1. Функции отклика радиального прироста ольхи черной и сосны обыкновенной на температуру воздуха (серая линия) и количество осадков (черная линия). Значимые коэффициенты выделены кружками.

почвах, что способствует высокой влагоемкости почв, поэтому во второй половине лета лимитирующим фактором становится температура воздуха.

Таким образом, в отличие от северных и высокогорных регионов Урала, где радиальный рост лимитируется температурой воздуха всего лишь нескольких недель июня-июля, в степной зоне Южного Урала радиальный прирост

сосны обыкновенной определяется целым набором климатических параметров: температурой воздуха и количеством осадков более длительного периода времени (май-июль). Кроме того, величина прироста зависит от микроклиматических условий произрастания деревьев. Прирост лиственных видов содержит более слабый климатический сигнал, однако может отражать особенности гидрологического режима рек.

Работа поддержана грантом Конкурса научных проектов молодых ученых и аспирантов УрО РАН за 2006 г.

ЛИТЕРАТУРА

Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В. и др. Методы дендрохронологии. Ч. 1. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации. Красноярск, 2000. 80 с.

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ В ПРЕДЕЛАХ ПЕНЗЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

М.С. Куликовский*, С.В. Ларин**

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

*** Пензенский госпе́дуниверситет*

Детального изучения флоры диатомовых водорослей в пределах Пензенской области до настоящего времени не проводилось. Единственное сообщение о диатомовых водорослях области имеется в работе В.С. Доктуровского (1925), который изучал их в торфянике под Пензой. Он описал 60 видов и внутривидовых таксонов, большинство из которых сведены в настоящее время в синонимы. Собственные исследования были начаты в 2000 г. Куликовским М.С. (2001) и продолжены Лариным С.В.

Целью нашей работы было изучение флоры диатомовых водорослей Приволжской возвышенности в пределах Пензенской области, выявление типичных для них местообитаний и встречаемости видов. Актуальность исследования обусловлена важной ролью диатомовых в функционировании водных экосистем и их индикаторными свойствами. Индикация загрязнения водоемов особенно важна в условиях возрастающего антропогенного воздействия для оценки нагрузки на среду и возможностей её оптимизации.

Пробы диатомей отбирали из планктона, перифитона и бентоса. Всего обработано 200 проб из бассейна р. Суры. При определении видов использовали методы электронной микроскопии, современные атласы-определители

ли и систематические обзоры (Определитель ..., 1951; Генкал, 1992; и др.). Изученные биотопы принадлежали к следующим группам: постоянные водотоки, искусственные стоячие водоемы, старичные озера, временные водоемы. Исследование разнотипных биотопов важно не только для понимания их функционирования, но и для выявления генезиса флоры региона и флоры отдельных водоемов и водотоков (Макарова, 1986). Для каждой группы выделяли типичные виды.

Всего на территории Пензенской области выявлено 266 видов (292 таксона, учитывая внутривидовые) диатомовых водорослей, относящихся к 2 классам, 4 порядкам, 16 семействам, 59 родам. Класс *Centrophyceae* включает 2 порядка, 4 семейства (25% от всей флоры), 6 родов (10,2%), 17 видов (6,4%). Наибольшее количество видов (7) — в роде *Stephanodiscus*, за ним следует род *Aulacoseira* (4 вида), *Cyclotella* (3) и *Cyclostephanos*, *Melosira*, *Thalassiosira* (по 1). Класс *Pennatophyceae* включает 2 порядка, 13 семейств (81,3%), 53 рода (89,8%) и 249 видов (93,6%), занимает доминирующее положение по количеству выявленных таксонов во флоре Пензенской области. По числу видов являются доминирующими такие роды как *Nitzschia* (40), *Navicula* (38), *Fragilaria* (17), *Pinnularia* (13).

Для речных систем Приволжской возвышенности характерны следующие реофильные виды *Cocconeis placentula* Ehrenberg, *Cymatopleura solea* (Breb.) W. Smith, *Gomphonema angustatum* Ehrenberg, *Navicula cuspidata* (Kützting) Kützting, *N. cryptocephala* Kützting, *N. lanceolata* (C. Agardh) Ehrenberg, *N. radiosa* Kützting, *Nitzschia acicularis* (Kützting) W. Smith. Для искусственных стоячих водоемов типичны: *Stephanodiscus agassizensis* Hak. & Kling, *Diatoma anceps* (Ehrenberg) Kirchner, *Fragilaria bicapitata* Mayer, *F. capucina* var. *capucina* et var. *rumpens* (Kützting) Lange-Bertalot, *F. construens* (Ehrenberg) Grunow, *F. ulna* var. *acus* (Kützting) Lange-Bertalot, *Meridion circulare* var. *constrictum* (Ralfs) Van Heurck, *Frustulia vulgaris* (Thw.) De Toni, *Navicula joubaudii* German, *N. libonensis* Schoeman, *N. cf. similis* Krasske, *Pinnularia anglica* Krammer, *P. subrupestris* Krammer, *P. undula* (Schum.) Krammer, *Amphora pediculus* (Kützting) Grunow, *Cymbella microcephala* Grunow, *C. minuta* Hilse ex Rabenhorst, *Surirella minuta* Brebisson. Для старичных озер — *Cyclotella atomus* Hustedt, *Stauroneis phoenicenteron* (Nitzsch) Ehrenberg, *Epithemia frickei* Krammer, *E. turgida* (Ehrenberg) Kützting, *Nitzschia vermicularis* (Kützting) Hantzsch, *Surirella lapponica* A. Cleve. Для временных водоемов — *Pinnularia legumiformis* Krammer, *Caloneis bacillum* (Grunow) Cleve, *Nitzschia communis* Rabenhorst. Самый богатый видовой состав (примерно 64,4% флоры региона) выявлен в реках. Беднее всего флора временных водоемов.

Для изучаемого региона выявлены не только типичные, но и редкие виды. Выявление редких видов организмов важно не только для их охраны,

но и для уточнения особенностей той или иной изучаемой флоры. При установлении степени редкости опирались на данные по распространению диатомовых в пределах изучаемого региона и сравнивали их с результатами исследований в пределах СНГ (Свирид, 2000; Шкундина, Салимова, 2003) и центральной Европы (Lange-Bertalot, 1996, 1998). В соответствии с экологической характеристикой (Lange-Bertalot, 1996), в числе редких отмечены: *Fistulifera saprophila* (L.-B. & Bonik) L.-B. (приурочена к высоко мезотрофным вплоть до эвтрофных, водоемам); *Fallacia tenera* (Hustedt) D. G. Mann (галлофил); *Luticola pseudonivalis* Bock (аэрофил); *Hygropetra balfouriana* (Grunow) Krammer & L.-B. (олиготроф). Данные по экологии *Sellaphora joubaudii* (Germain) Kobayasi & Mayama, *S. weinzierlii* Schimanski, *Pinnularia globiceps* Greg. в литературе отсутствуют.

Fistulifera saprophila — вид впервые описан для флоры России, обнаружен нами в р. Ночка Лунинского района. Это космополит, развивающийся в водоемах с качеством воды от бетамезасапробной до полиасапробной.

Sellaphora joubaudii — вид впервые приводится для альгофлоры России. Обнаружен в бентосе Сурского водохранилища. Сведений о распространении *S. joubaudii* мало вследствие плохой дифференциации вида от *S. semimulum* при использовании световой микроскопии. Встречается в водоемах от олиго- до бетамезосапробных, на часто орошаемых водой поверхностях камней вместе с другими устойчивыми к пересыханию диатомеями — *Navicula gallica*, *Nitzschia amphibia*.

Sellaphora weinzierlii — вид ранее обнаружен в России только в Горьковском водохранилище, в Европе известен из небольших водоемов центральной Франции в окрестностях города Эрланген, «экстремально редкий» вид (Lange-Bertalot, 1996). Нами обнаружен в Пензенской области р. Синемутка бассейна Хопра.

Luticola pseudonivalis — аэрофильный вид, отмеченный в р. Суре в районе Терновки, по-видимому, единственная достоверная находка в России. В Европе описан из нескольких горных озер, «экстремально редкий» вид.

Hygropetra balfouriana — «экстремально редкий» для Европы, в России характерен для водоемов архипелага Новая Земля. Нами встречен в р. Гончары.

Наибольшую долю во флоре Приволжской возвышенности занимают бетамезосапробные организмы, наименьшую — галофильные и олигосапробные диатомовые.

Исследования 2005–2006 гг. позволили значительно расширить флористический список диатомовых водорослей Пензенской области. По сравнению с ранее приводимыми данными (Куликовский, 2001), дополнительно выявлены 75 видов (90 — с внутривидовыми таксонами).

ЛИТЕРАТУРА

- Генкал С.И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб, 1992. 127 с.
- Доктуровский В.С. О торфяниках Пензенской губернии // Тр. по изучению заповедников. М.: Отдел охраны природы Главнауки НКП, 1925. Вып. 3. С. 56–83.
- Куликовский М.С. К вопросу о флоре и экологии диатомовых водорослей (Bacillariophyta) Пензенской области // Агроном. наука в нач. XXI в. Пенза: ПГСХА. 2001. С. 224–225.
- Макарова И.В. Классификация диатомовых водорослей на современном этапе и проблемы построения их филогенетической системы // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 6. С. 713–722.
- Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. Диатомовые водоросли. М., 1951. 619 с.
- Свирид А. А. Диатомовые водоросли озер Березинского биосферного заповедника. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 2000. 20 с.
- Шкундина Ф. Б., Салимова Г. М. Редкие виды водорослей месторождения «Минеральный канал» и реки Усолка // Охрана растительного и животного мира Поволжья и сопредельных территорий. Пенза, 2003. С. 59–61.
- Lange-Bertalot H. Rote Liste der limnischen Kieselalgen (Bacillariophyta) Deutschlands, Schriften-R. f. Vegeyayionscunde. 1996. H. 28. S. 663–678.
- Lange-Bertalot H. A first ecological evaluation of the diatom flora in Central Europe: species diversity, selective human interactions and the need for habitat protection // Oceanological Studies. 1998. № 2. P. 5–12.

НОВЫЕ АЦИДОФИЛЬНЫЕ МЕТАНОТРОФЫ

О.В. Лагутина*, К.В. Смирнова, Ю.А. Троценко****

*Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

**Институт биохимии и физиологии микроорганизмов РАН, Пушчинский госуниверситет, г. Пушchino

Из болотистых почв Тайланда и Германии выделены новые ацидофильные метанотрофные штаммы — SAK и H2. Клетки штамма SAK имеют грушевидную форму, а штамма H2 — синусоидную, размером 0,6–1 мкм. Штамм H2 образует капсулу, а штамм SAK — выросты на клеточной поверхности, напоминающие трубочки *Methylocystis echinoides*. Рост штаммов SAK и H2 сопровождается образованием экзополисахарида (0,0015 и 0,003 мг/мл соответственно). Кроме того, штамм SAK выделяет в среду белок (0,004 мг/мл).

Энзимологический анализ выявил активности метанмонооксигеназы и дегидрогеназ метанола, формальдегида (ФМС, НАД⁺) и формиата (ФМС,

НАД⁺). Наличие оксипируватредуктазы, серин-глиоксилатаминотрансферазы и малил-КоА-лиазы свидетельствует о том, что углерод ассимилируется на уровне формальдегида и CO₂ через сериновый путь. Оба штамма обладают полным набором ферментов цикла Кребса. Отличительными особенностями метаболизма данных штаммов является наличие дегидрогеназ глюкозо-6-фосфата и 6-фосфоглюконата, пируваткиназы, а также изоцитратлиазы. Данные бактерии ассимилируют аммонийный азот через глутаматный цикл (ГС/ГО-ГАТ), активность глутаматдегидрогеназы не выявлена.

С использованием функциональных праймеров A189f, mb661r, mmoX1 2008f, mmoX2 2376r получены ПЦР-продукты соответствующей длины (525 и 450 п.о.), что свидетельствует о наличии мембрансвязанной и растворимой форм ММО у штаммов H2 и САК. Филогенетический анализ последовательностей генов 16S рРНК выявил 97% сходства изучаемых штаммов с *Methylocystis* sp. KS7 и *Methylosinus trichosporium* SM6.

ПАЛИНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЫХЛЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ПЕЩЕРЫ СЫРТИНСКАЯ (ЮЖНОЕ ЗАУРАЛЬЕ)

Е.Г. Лаптева

Московский госуниверситет

Пещера Сыртинская (52°55' с.ш., 58°46' в.д.) находится на территории Южного Зауралья в пределах известняковых выходов на левом берегу р. Большой Кизил — правого притока р. Урал в 7 км западнее п. Сыртинский (Абзелиловский район, Башкортостан). Эта пещера является уникальным палеоэкологическим объектом степного Южного Зауралья — физико-географического района восточных предгорий Урала, где довольно редко встречаются карстовые полости с многослойной толщей позднелейстоценовых отложений.

Для территории Южного Зауралья известны фрагментарные палеоботанические данные, полученные Т.Д. Боярской (1964). При палинологическом изучении аллювиальных, озерных и озерно-болотных отложений ею выделены отдельные фазы в развитии растительности позднего плейстоцена. Но отсутствие данных по абсолютному и относительному датированию изученных отложений затрудняет применение этих результатов для составления детальных палеоклиматических и фитоценотических построений.

Нами выполнен спорово-пыльцевой анализ рыхлых отложений Сыртинской пещеры. Полученные палинологические материалы позволили не толь-

ко реконструировать ландшафтно-климатические условия ряда этапов поздне-неоплейстоценового времени, но и уточнить имеющиеся стратиграфические данные для Южного Зауралья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Лабораторная обработка проб для палинологического анализа проводилась по стандартной методике (Гричук, Заклинская, 1948). Всего было проанализировано 20 образцов, и получено 15 репрезентативных палиноспектров, в которых насчитано более 200 зерен пыльцы и спор. При низкой насыщенности палиноостатков в препарате просматривался весь имеющийся мацерат. Расчет результатов спорово-пыльцевого анализа проводили групповым способом, где доля каждой группы рассчитывалась от общей суммы пыльцы и спор, встреченных в образце, а процентное количество отдельного компонента вычислялось от суммы пыльцевых зерен или спор соответствующей группы. Вмещающие отложения карстовой полости датированы как методом относительных датировок по микротериологическому материалу, так и радиоуглеродным методом абсолютного датирования.

Методические вопросы интерпретации палиноспектров. Для целей интерпретации ископаемых палиноспектров был проведен сбор и анализ проб современных осадков различных экотопов Южного Зауралья.

Полученные нами и опубликованные ранее материалы по палиноспектрам современных осадков Южного Зауралья (Лаптева, 2003) показали, что субфоссильные спорово-пыльцевые спектры водораздельных участков адекватно отражают зональные и локальные особенности господствующих разнотравно-дерновинных степей.

Современная растительность территории Южного Зауралья — настоящие разнотравно-дерновиннозлаковые степи, господствующие в условиях современного умеренно-континентального климата. Для исследуемого района характерна холодная зима, средняя температура января -17°C , и теплое лето, средняя температура июля $+19^{\circ}\text{C}$. Количество безморозных дней 105–110. Среднегодовое количество осадков 265–315 мм, из них летом — 150–185 мм (Урал и Приуралье, 1968).

Согласно ботанико-географическому районированию эти степи относятся к Причерноморско-Казахстанской подобласти степной зоны Евразии, Заволжско-Казахстанской степной провинции, Зауральско-Тургайской (Западноказахстанской) степной подпровинции (Степи ..., 1991). В травостое водоразделов преобладают злаки (виды осяницы, ковылей, мятликов). Разнотравье в этих степях обильное и богатое по видовому составу. На некоторых участках выходов материнских пород, встречаются каменистые степи со слабо развитым травостоем. В его составе встречаются как горностепные ксерофиты (ва-

силек сибирский, гониолимон красивый), так и виды, характерные для луговых и дерновинно-разнотравных степей.

В пределах данной территории в долинах и шлейфах склонов встречаются кустарниковые заросли из вишни степной, караганы кустарниковой, спиреи зверобоелистной, миндаля низкого. Травостой представлен луговым степным разнотравьем.

Небольшие участки лесной растительности встречаются в виде островных лесков и в поймах рек. В их состав входят береза бородавчатая и пушистая (*Betula pendula* и *B. pubescens*), тополь (*Populus nigrum*), изредка сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*). Из кустарников наиболее обычны ива, смородина черная, жимолость татарская, шиповник, боярышник кроваво-красный, черемуха, а также бобовник, спирея и вишня степная (Урал и Приуралье, 1968; Степи ..., 1991).

В составе изученных нами субфоссильных палиноспектров сумма пыльцы травянистых растений составляет в среднем около 75%, и доминирует пыльца Asteraceae (6,5–11,7%), Poaceae (3,7–6,9%) и *Artemisia* (8,1–14,2%). В значительном количестве представлена пыльца Rosaceae (1,9–4,5%) и Fabaceae (1,2–4,8%). Обращает на себя внимание тот факт, что в спектрах содержится заметное количество пыльцы Chenopodiaceae (в среднем до 10%), тогда как в растительном покрове района исследования на долю видов приходится около 1%. Большое количество пыльцы Chenopodiaceae, а также *Artemisia*, можно объяснить высокой пыльцевой продуктивностью и ветроопыляемостью этих растений, следовательно, часть их пыльцы, скорее всего, является заносной.

Во всех изученных субфоссильных спорово-пыльцевых спектрах в группе древесной пыльцы преобладают пыльцевые зерна *Pinus sylvestris* (6,5–14,4%) и *Betula* sec. *Albae* (6,3–10,8%). Вероятнее всего, факт значительного количества пыльцы этих древесных растений связан с близким расположением Уральской горной системы, которая оказывает значительное влияние на атмосферную циркуляцию. Практически круглогодичное господство юго-западных и западных ветров обуславливает засорение палиноспектров пыльцой березы и сосны, приносимой, возможно, с горных предлесостепных сосновых и березовых лесов восточных склонов Южного Урала. Господствующие перемещение воздушных масс западного направления как в холодный период, так и теплый связано с воздействием западного отрога азорского антициклона (Климатический справочник..., 1966).

При сравнении состава современных палиноспектров с составом продуцирующих растительных сообществ отмечено практически полное совпадение доли пыльцы Poaceae, Rosaceae, Fabaceae и Asteraceae количественному участию этих семейств в растительности. Наименьшее соответствие зональному типу растительности отмечено в палиноспектрах растительности поймы реки Большой Кизил, в которых отмечено повышенное содержание пыльцы практически всех деревьев и кустарников (суммарно до 25%), что, видимо, связано с влия-

нием непосредственно произрастающих в пойме деревьев (березы, иногда сосны) и кустарников (ольхи, черемухи, бобовника, жимолости и шиповника).

В целом при сопоставлении геоботанических и палинологических данных заметно различие между составом растительности и спорово-пыльцевых спектров, несмотря на то, что основные доминанты растительного покрова и индикаторы локальных условий определены в субрецентных спектрах в относительно большом количестве. Рассмотренные особенности степных субфоссильных палиноспектров Южного Зауралья учитывались нами при проведении палеогеографических реконструкций.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В разрезе отложений пещеры Сыртинская выделено пять литологических слоев (рисунок), общая мощность отложений которых составила около 3 м (Кузьмина, 2004). Для всех литологических слоев характерно наличие костного материала крупных и мелких млекопитающих, анализ которого был выполнен Е.А. Кузьминой и А.И. Улитко.

Результаты палинологического изучения рыхлых отложений пещеры представлены на спорово-пыльцевой диаграмме (см. рисунок). Согласно полученным палинологическим данным для периода формирования изученной толщи осадков, возможно, были характерны седиментационные перерывы, которые фиксируются резкими незакономерными изменениями в составе палиноспектров. Особенно четко это фиксируется между этапами накопления отложений слоев 4 и 3 и слоев 2 и 1.

Состав ископаемой палинофлоры. В целом в составе палинофлоры отмечено более 50 таксонов разных рангов. В группе пыльцы деревьев и кустарников определены пыльцевые зерна следующих родов и видов: ели (*Picea* sp.), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), березы (*Betula* sect. *Albae*, в том числе *B. pendula* и *B. pubescens*), карликовой березы (*B. nana*), ольховника (*Alnaster fruticosus*), ольхи (*Alnus* sp.), липы сердцелистной (*Tilia cordata*) и вяза (*Ulmus* sp.).

Пыльца трав и кустарничков принадлежит не менее 35 таксонам в ранге видов, родов и семейств: Poaceae, Cyperaceae, *Ephedra* sp., *Artemisia* sp., Chenopodiaceae (в т.ч. *Atriplex* sp., *Kochia* sp., *Salsola* sp. и др.), Apiaceae, Rubiaceae, Rosaceae (в т.ч. *Sanguisorba* sp. и *Rubus chamaemorus*), Brassicaceae, *Plantago* sp., Fabaceae, Ranunculaceae (в т.ч. *Ranunculus* sp. и *Thalictrum* sp.), Lamiaceae, Polygonaceae (в т.ч. *Rumex* sp. и *Polygonum* cf. *viviparum*), *Valeriana* sp., Dipsacaceae (в т.ч. *Knautia* sp. и *Scabiosa* sp.), *Geranium* sp., Plumbaginaceae (в т.ч. *Limonium* sp. и *Goniolimon* sp.), Caryophyllaceae, Asteraceae (в т.ч. *Cirsium* sp., *Aster* sp., *Centaurea* sp. и др.), Cichoriaceae (*Scorsonera* sp., *Tragopogon* sp. и др.), *Urtica* sp., *Typha* sp.

Самой немногочисленной является группа спор высших споровых растений — мхов (Bryales и *Sphagnum* sp.), папоротников (Polypodiaceae,

Dryopteris filix-mas, *Athyrium filix-femina*, *Asplenium* sp.) и плаунов (*Lycopodium* sp. и *Diphazium alpinum*).

Палиноспектры отложений слоев 2–5 содержат микроостатки тундровой (*B. nana*, *Alnaster fruticosus*, *Rubus chamaemorus*, *Polygonum* cf. *viviparum*, *Diphazium alpinum*), бореально-лесной (*Picea* sp., *Pinus sylvestris*, *Betula* sect. *Albae*) и степной (Poaceae, *Ephedra* sp., виды Chenopodiaceae, Dipsacaceae, Plumbaginaceae, Cichoriaceae) флор. Автохтонное совмещение остатков этих типов свидетельствует о перигляциальном характере растительности, господствовавшей в исследуемое время за границами ледниковых покровов и в более суровом климате, чем современный климат в данном районе (Гричук, 1969; Лавренко, 1981). Палиноспектры этих слоев по преобладанию степных элементов можно отнести к перигляциальным спектрам степного типа (Болиховская, 2005). Полученные перигляциальные палиноспектры не только не близки по составу субфоссильным спорово-пыльцевым спектрам исследуемого района, но и не имеют аналогов среди огромного количества изученных субфоссильных спорово-пыльцевых спектров, отражающих состав современной межледниковой растительности (Гричук, 1942; Заклинская, 1946; Боярская, 1964; Березовчук, 1988; Болиховская, 1995; и др.).

Климато-фитоценотические реконструкции. Согласно полученным палинологическим данным, а также результатам микропалеонтологического анализа и радиоуглеродного датирования (Кузьмина, 2004), установлено, что большая часть изученной толщи отложений (слои 2–5) пещеры Сыртинская сформировалась в период позднего неоплейстоцена (позднего плейстоцена по зарубежным схемам), отвечающий невяньскому (каргинскому, средневалдайскому) мегаинтерстадиалу и полярноуральскому (сарганскому, поздневалдайскому) оледенению (Стратиграфическая схема Урала..., 1997).

Невяньский мегаинтерстадиал охарактеризован палинозонами 1 и 2, которые соответствуют двум климато-фитоценотическим фазам в развитии растительности.

Палинозона 1 отвечает времени формирования слоя 5. Это был период сурового климата, когда преобладали перигляциальные степные ландшафты, отличавшиеся господством злаковых ценозов и березово-сосновых колковых лесов с участием ели. В спектрах рассматриваемой палинозоны при высоком содержании пыльцы травяно-кустарничковых растений доля пыльцы древесно-кустарничковых пород достигает 30%. На широко распространенных эродированных склонах и каменистых незадернованных участках были распространены полынно-маревые сообщества с участием представителей семейства цикориевых (Cichoriaceae).

Палинозона 2 (слой 4) отражает заметное похолодание в течение невяньского времени. Об этом свидетельствует увеличение количества пыльцы кар-

ликовой березки (*Betula nana*) и ольховника (*Alnaster fruticosus*), а также присутствие спор плауна альпийского (*Diphazium alpinum*). В целом в растительном покрове перигляциальных степей преобладали разнотравно-злаковые ценозы, а в полынно-маревых группировках возросло обилие видов *Cichoriaceae*. Заметное расширение лесных массивов в пределах перигляциальных степных ландшафтов, главным образом еловых редколесий, обусловлено ростом влажности и продвижением лесов на юг. На это указывает значительное содержание пыльцы *Picea* sp. (более 50%) в составе группы деревьев и кустарников. Реконструируемая фаза, согласно радиоуглеродными датами для слоя 4 — >34 395 (ИЭМЭЖ-1375), >34 582 (ИЭМЭЖ-1373), соответствует лохподгортскому (леясциемскому) похолоданию (36–29 тыс. лет назад) каргинского (средневалдайского) мегаинтерстадиала Западной Сибири (Русской равнины) (Арсланов, 1992; Волкова и др., 2002).

Согласно материалам литологического и палинологического изучения отложений пещеры и радиоуглеродным данным, формирование слоев 3 и 2 позднеленоплетстоценовой толщи происходило, скорее всего, после длительного седиментационного перерыва. Поэтому палинологические данные для заключительного потепления невянского мегаинтерстадиала не получены.

Палинозоны 3 и 4 характеризуют ландшафтно-климатические условия осадконакопления слоев 3 и 2, осуществлявшегося во время полярноуральского (сарганского, поздневалдайского) оледенения. В период накопления этих отложений произошли заметные изменения в растительном покрове, отвечающие сменам нескольких подстадий полярноуральского холодного этапа.

Палинозоны 3а-3в (слой 3) в целом характеризуют господство перигляциальных степных ландшафтов. Установлено три климато-фитоценотические фазы, отражающие разную степень участия в растительном покрове представителей тундровой, степной и бореально-лесной флоры. Палинозона 3а отвечает фазе господства разнотравно-злаковых и полынно-маревых сообществ с зарослями криофитных кустарников (*Betula nana*, *Alnaster fruticosus*) и минимальным участием в формировании растительного покрова островных березово-сосновых и еловых редколесий (доля пыльцы древесных пород менее 5%) в стадию наиболее суровых климатических условий в период максимума полярноуральского оледенения. Согласно радиоуглеродным датам — 23 617±267 (ИЭМЭЖ-1334), 22 050±200 (СОАН-5133) и 17 160±190 (СОАН-5132) лет назад, эта стадия сопоставима с гыдано-караульско-салехардо-увальской (бологовско-едровской) стадией (25–17 тыс. лет назад) сарганского (поздневалдайского-осташковского) оледенения (Арсланов, 1992; Волкова и др., 2002).

Палинозона 3б соответствует фазе увеличения в растительном покрове формаций еловых редколесий (доля пыльцы *Picea* sp. — более 45%) и сосново-березовых колок, что указывает на повышение влажности климата. Пали-

нозона 3в характеризует фазу сокращения лесных массивов при аридизации климата, поскольку в растительном покрове заметную роль стали играть ксерофитные злаковые с эфедрой (*Ephedra* sp.) и полынно-маревые сообщества.

Палинозоны 4а-4в (слой 4) отражают дальнейшую трансформацию перигляциальных степных ландшафтов в виде трех климато-фитоценологических фаз.

Палинозона 4а отвечает фазе господства перигляциальных разнотравно-злаковых степей со значительными формациями еловых редколесий и березово-сосновых островных лесов, увеличивших свои массивы при повышенном влагообеспечении. Палинозона 4б характеризует фазу сокращения роли древесно-кустарниковых растений в растительном покрове во время значительной аридизации климата, что обусловило широкое распространение полынных сообществ с участием эфедры. Об этом свидетельствует увеличение пыльцы *Artemisia* sp. — до 11% и *Ephedra* sp. — более 5%. Вышеописанные две фазы сопоставимы с ньяпан-сопкейской (вепсовской, лужской) стадией (15–13 тыс. лет назад) сартанского (поздневалдайского) оледенения (Арсланов, 1992; Болиховская, 1995; Волкова и др., 2002), где первая фаза (4а) характеризует криогипотическую подстадию, а вторая (4б) — криоксеротическую подстадию, датированую радиоуглеродным методом $13\,990 \pm 340$ (СОАН-5134) тыс. лет назад.

Палинозона 4в отражает незначительное расширение лесных массивов за счет развития сосновых островных лесов с примесью березы и незначительных по площади еловых редколесий (увеличение доли пыльцы древесно-кустарниковых пород до 8%). В травянистом покрове господствовали злаково-разнотравные сообщества при незначительном вкраплении полынных группировок. Широкое распространение на эродированных, засоленных и каменистых участках получили сообщества с участием видов маревых (*Atriplex* sp., *Kochia* sp., *Salsola* sp. и др.).

Палинологические данные характеризующие этапы перехода от ледникового климата полярноуральского оледенения к межледниковому климату голоцена не получены. Исходя из материалов литологического и палинологического анализа отложений пещеры Сыртинская, формирование слоя 1, отвечающего голоценовому периоду осадконакопления, происходило после длительного седиментационного перерыва. Он фиксируется резким незакономерным изменением в составе выделенных палиноспектров.

Палинозона 5 (слой 1) характеризует развитие растительности в голоценовое время. Однако подробное климато-фитоценологическое расчленение данных отложений не может быть выполнено из-за недостаточного объема полученного материала. Имеющиеся палинологические данные, вероятно, отвечают господству лесостепных ландшафтов в наиболее влажный и теплый климатический этап, поскольку значительно расширились лесные

массивы, главным образом сосновые и березовые колковые леса с вкраплением широколиственных пород (*Ulmus* sp. и *Tilia cordata*) и участием лесных папоротников (*Dryopteris filix-mas*, *Athyrium filix-femina*) в травяном покрове. Об этом свидетельствует высокое содержание пыльцы древесных пород (до 30–50%) и значительная доля спор высших споровых растений (до 10%).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, впервые для территории Южного Зауралья по результатам палинологического изучения рыхлых отложений карстовых полостей получены достаточно подробные реконструкции климато-фитоценотических сукцессий второй половины позднего неоплейстоцена. При детальном палиностратиграфическом расчленении разреза пещеры Сыртинская установлено, что большая часть изученной толщи отложений (слои 2–5) сформировалась в период позднего неоплейстоцена, отвечающий невяньскому (каргинскому, средневалдайскому) и полярноуральскому (сартанскому, поздневалдайскому) горизонтам.

Невяньскому мегаинтерстадиалу соответствуют криоксеротическая (слой 5) и криогигротическая (слой 4) подстадии. Последняя характеризует значительное похолодание и соответствует лохподгортскому похолоданию (36–29 тыс. лет назад) каргинского мегаинтерстадиала в Западной Сибири и леяспиевскому похолоданию средневалдайского мегаинтерстадиала на территории Русской равнины.

Полярноуральский стадиал охарактеризован тремя криоксеротическими (палинозоны 3а, 3в, 4б) и тремя криогигротическими подстадиями (палинозоны 3б, 4а и 4в), отражающими шесть климато-фитоценотических фаз изменения ландшафтно-климатических условий. Наиболее суровые климатические условия максимума полярноуральского оледенения отражает криоксеротическая стадия (палинозона 3а), коррелятная гыдано-караульско-салехардо-увальской стадии (25–17 тыс. лет назад) сартанского оледенения Западной Сибири и бологовско-едровской стадии поздневалдайского оледенения Русской равнины. Характеризующие вторую половину полярноуральского оледенения криогигротическая (палинозона 4а) и криоксеротическая (палинозона 4б) подстадии сопоставимы с ньяпан-сопкейской стадией (15–13 тыс. лет назад) сартанского оледенения Западной Сибири и вепсовской (лужской) стадией поздневалдайского оледенения Русской равнины оледенения.

При анализе особенностей выделенных климато-фитоценотических сукцессий, характеризующих изменения ландшафтно-климатических условий второй половины позднего неоплейстоцена, установлено, что на тер-

ритории Южного Зауралья в суровом ледниковом климате позднего неоплейстоцена господствовали перигляциальные степные ландшафты, которые претерпевали трансформацию при изменении влаго- и теплообеспеченности в отдельные стадии. О доминировании степных ландшафтов свидетельствуют и микропалеонтологические данные, которые указывают на существование фауны степного типа (Кузьмина, 2004). Во время стадий аридизации климата в охарактеризованные этапы позднего неоплейстоцена на водораздельных участках преобладали разнотравно-злаковые и по-лыннно-злаковые сообщества со значительным участием эфедры. Островные березово-сосновые леса и еловые редколесья произрастали в низинах, балках и поймах рек. На эродированных, засоленных и каменистых участках были широко распространены сообщества с участием видов маревых. При увеличении гумидности климата происходило заметное расширение лесных массивов. В сообществах плакорных участков увеличивалось разнообразие разнотравья.

Выделенные детальные климато-фитоценотические фазы изменения растительности второй половины позднего неоплейстоцена по палинологическому изучению отложений пещеры Сыртинская в значительной степени согласуются с ландшафтно-климатическими реконструкциями по близлежащим районам Северного Казахстана (Нурмамбетов, 1990) и Западной Сибири (Волкова и др., 2002).

Продолжение палинологических исследований новейших отложений Южного Зауралья будет способствовать детальной реставрации летописи изменения палеогеографических условий в плейстоцене всего Уральского региона как связующего звена между природой Западной Сибири и Восточно-Европейской равнины.

Автор выражает глубокую признательность научному руководителю в.н.с., д.г.н. Н.С. Болиховской за обсуждение полученного материала и ценные замечания; коллегам ИЭРиЖ УрО РАН, оказавшим помощь в процессе исследований: заведующему лабораторией исторической экологии чл.-корр. Н.Г. Смирнову, м.н.с. Е.А. Кузьминой и инженеру А.И. Улитко за предоставление палеотериологических и радиоуглеродных данных, а также материала для палинологического анализа по пещере Сыртинская, н.с., к.б.н. Н.В. Золотаревой за помощь в определении гербарного материала по флоре Южного Зауралья.

ЛИТЕРАТУРА

- Арсланов Х.А. Геохронологическая шкала позднего неоплейстоцена Русской равнины // Геохронология четвертичного периода. М.: Наука, 1992. С. 10–19.

- Березовчук Л.С. Исследование субрецентных спектров Урало-Кинельского междуречья. Саратов, 1988. 19 с.
- Болиховская Н.С. Основные закономерности развития растительности и климата Восточно-Европейской равнины в последние 900 тысяч лет // Горизонты географии. К 100-летию К.К. Маркова. М.: Географический факультет МГУ, 2005. С. 159–181.
- Болиховская Н.С. Эволюция лёссово-почвенной формации Северной Евразии. М.: изд-во МГУ, 1995. 270 с.
- Боярская Т.Д. Развитие растительности Урала и Сибири в четвертичном периоде (на примере восточного склона Урала, бассейнов Ангары и Алдана). Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 1964. 20 с.
- Волкова В.С., Архипов С.А., Бабушкин А.Е. и др. Стратиграфия нефтегазоносных бассейнов Сибири. Кайнозой Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «ГЕО», 2002. 246 с.
- Гричук В.П. Опыт характеристики состава пыльцы в современных отложениях различных зон европейской части СССР // Проблемы физ. геогр. 1942. Вып. XI. С. 101–129.
- Гричук В.П. Гляциальные флоры и их классификация // Последний ледниковый покров на северо-западе европейской части СССР. М.: Наука, 1969. С. 57–70.
- Гричук В.П., Заклинская Е.Д. Анализ ископаемых пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. М.: Географгиз, 1948. 224 с.
- Заклинская Е. Д. Сопоставление состава растительности с продуцируемой ею пыльцой на примере участка в районе ст. Ак-куль Акмолинской области. Бюлл. МОИП. 1946. Отд. геологии. Т. XXI, № 5. С. 85–94.
- Климатологический справочник СССР. Вып. 9. Пермская, Свердловская, Челябинская, Курганская области и Башкирская АССР. Ч. III. Ветер. Л.: Гидрометеорологическое изд-во, 1966. 196 с.
- Кузьмина Е.А. Позднеплейстоценовые и голоценовые сообщества мелких млекопитающих из пещерных местонахождений Южного Зауралья // Четвертичная палеозоология на Урале. Екатеринбург, 2004. С. 193–210.
- Лавренко Е.М. О растительности плейстоценовых перигляциальных степей СССР // Ботан. ж. 1981. Т. 66, № 3. С. 313–328.
- Лаптева Е.Г. Соотношение субрецентных спорово-пыльцевых спектров и степной растительности различных экотопов Южного Зауралья // Проблемы глобальной и региональной экологии: Материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2003. С. 112–115.
- Нурмамбетов Э.И. Черты палеогеографии Северного Казахстана в позднем плейстоцене и голоцене // Четвертичный период: методы исследования, стратиграфия и экология. Тез. VII Всесоюз. совещ. Т. 3. Таллин, 1990. С. 25–26.
- Степи Евразии /Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И. Л.: Наука, 1991. 146 с.

Стратиграфическая схема Урала (мезозой, кайнозой). Принята IV Уральским межвед. стратигр. совещ. 20 апреля 1990 г. и утв. межд. стратигр. комитетом России. Екатеринбург: УГСЭ, 1997.

Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968. 462 с.

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ОРХИДНЫХ В ИЛЬМЕНСКОМ ГОСУДАРСТВЕННОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

С.А. Лесина

Ильменский государственный заповедник УрО РАН, г. Миасс

На Южном Урале, территория которого интенсивно трансформируется, орхидные являются редкими исчезающими видами растений. Они занесены в Красные Книги РСФСР, Среднего Урала и в список редких и исчезающих растений Урала (Горчаковский, Шурова, 1982). В последнее время в литературе отмечены случаи исчезновения некоторых местообитаний растений, принадлежащих к семейству ятрышниковых, и сильное сокращение их численности, особенно вблизи городов. В связи с этим представляет интерес выявление характерных местообитаний орхидных, изучение структуры их популяций на эталонных территориях и территориях, подверженных антропогенной нагрузке, и стационарное наблюдение за динамикой популяций.

Исследования проводились в Ильменском государственном заповеднике, который расположен в предгорьях восточного макросклона Южного Урала и на сопредельной территории в бассейне реки Миасс на территории Челябинской области.

В заповеднике произрастает 21 вид растений, относящихся к семейству орхидных, из 38 видов, произрастающих на Урале. Длиннокорневищные травянистые многолетники: *Cypripedium guttatum* Sw. Короткорневищные: *Corallorrhiza trifida* Chatel., *Cypripedium calceolus* L., *C. macranthon* Sw., *C. ventricosum* Sw., *Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh) Schult., *E. helleborine* (L.) Crantz., *Goodiera repens* (L.) R.Br., *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze., *Spiranthes amoena* (Brieb.) Spreng., бесхлорофильный корневищный *Neottia nidus-avis* (L.) L.C. Rich. Корнеклубневые: *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo., *D. hebridensis* (Wilmott) Aver., *D. longifolia* (L. Neum.) Aver (*D. baltica* (Klinge) Orlova), *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter, *Orchis militaris* L., *O. ustulata* L., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Liparis loeselii* (L.) L.C. Rich., *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. (*Microstylis monophyllos* (L.) Lindl.).

Наиболее благоприятными условиями для произрастания *Cypripedium calceolus* являются вторичные березовые леса, которые широко представлены на озере Большое Миассово и Ишкуль. Наиболее многочисленные популяции *Cypripedium guttatum* произрастают в сосновых зеленомошных лесах.

ПРОБЛЕМА СОХРАНЕНИЯ И ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ МЕДОНОСНЫХ ПЧЕЛ

В.Ю. Липатов, И.И. Паршаков

Пермский госпедуниверситет

Нарушение биоценозов приводит к изменению видового разнообразия, вплоть до исчезновения видов. Медоносные пчелы — неотъемлемая часть биоценозов, поэтому проблема их сохранения — проблема сохранения биоразнообразия. В естественных биоценозах Пермского края обитают медоносные пчелы среднерусской расы прикамской популяции (Петухов, 1995) или темной европейской лесной пчелы *Apis mellifera mellifera*.

Существует множество форм сохранения биологического разнообразия флоры и фауны. В Пермском крае в 2001 г. создан апидологический заказник «Малиновый хутор». Территория площадью около 5242 га является первым в Пермском Приуралье заказником для сохранения генофонда природной части популяции среднерусских пчел. Медоносная база заказника включает 84 вида медоносных растений. Это позволяет обеспечить нормальное развитие пчелиных семей в ранневесенний и весенне-летний период, сделать запасы углеводного и белкового кормов в летний, обеспечить поддерживающий взятки в позднелетний и осенний периоды (Ковалев, 1959).

Природная популяция медоносных пчел среднерусской расы *Apis mellifera m.*, сохранившаяся в заказнике, уникальна. Пчелы «Малинового хутора» имеют достоверные отличия по морфологическим, эколого-этологическим и хозяйственно-полезным признакам от других известных групп среднерусской расы. Они адаптированы к суровым условиям обитания севера ареала, отличаются высокой зимостойкостью, способностью переносить низкие температуры на протяжении длительного периода (до 7 месяцев), низким уровнем накопления непереваренных остатков в ректуме, высокой летной активностью в период обильного нектаровыделения. Их генофонд поддерживался естественным отбором. По морфометрическим признакам медоносные пчелы прикамской популяции отличаются от башкирской бортовой пчелы.

При изучении естественных построек медоносных пчел получены следующие данные: диаметр вписанной окружности в верхней части пчелиных ячеек составляет $4,95 \pm 0,02$ мм при размахе колебаний от 4,60 до 5,60 мм; в нижней части тех же ячеек — $5,37 \pm 0,012$ мм (размах 5,00–5,70 мм); диаметр вписанной окружности трутневых ячеек в их верхней части — $6,62 \pm 0,05$ мм (размах 5,00 до 5,70 мм), в нижней — $6,98 \pm 0,04$ мм (размах 6,75–7,25 мм). Наши оценки размеров сот отличаются от оценок, приводимых Е.К. Еськовым (2005).

Экспедиционные исследования позволили выявить места обитания пчел. Пчелиные семьи, обитающие на территории заказника, встречаются в дуплах лиственных деревьев, чаще всего липах. Заселение искусственных жилищ составило 70%.

Медоносные пчелы прикамской популяции как уникальная природная составляющая биологического разнообразия Прикамья требуют изучения. Исчезновение пчел приведет к нарушению устойчивости биоценозов и понижению продуктивности энтомофильных культур природных ландшафтов. Охрана естественной части популяции *Apis mellifera m.* позволяет поддерживать их генетическое разнообразие на территории Пермского края.

АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ ФОРМЫ М³ КРАСНО-СЕРОЙ ПОЛЕВКИ НА УРАЛЕ МЕТОДАМИ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ

А.В. Лунев*, А.Г. Васильев**

*Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия,

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

Изменчивость третьего верхнего щечного зуба М³ у красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus* Sundevall, 1846) по сравнению с другими близкими представителями рода *Clethrionomys* выражена в меньшей степени (Смирнов и др., 1986). Вид широко распространен и на востоке ареала встречается в самых разнообразных биотопах, но на Урале от Приполярного до Южного Урала является петрофилом и обычно встречается в горных биотопах, предпочитая зону каменистых россыпей (курумов) на границе леса (Большаков, Бердюгин, 2002). Ранее Р. Гатри (Guthrie, 1965, 1971) высказал гипотезу, согласно которой, чем более насыщены конкурентами биотопы, в которых обитают грызуны, тем менее изменчивы их зубы, что может быть связано со специализацией форм. На островах, где конкурентов мало или они отсутствуют, изменчивость зубов грызунов была выше, чем в многокомпонентных сообществах на материке. В свете гипо-

тезы Гатри можно предполагать, что у красно-серой полевки на Урале изменчивость M^3 может снизиться из-за специализации вида и его узкой биотопической приуроченности. На Среднем Урале в Висимском заповеднике, где перепад высот невелик, красно-серая полевка проникает в лесные биотопы и встречается в более разнообразных стациях, чем в горах Приполярного и Южного Урала. Исходя из этого, можно было ожидать, что в Висимском заповеднике разнообразие морфотипов зубов и их изменчивость должны быть выше по сравнению с крайними северными и южными форпостными популяциями. В этой связи целью работы было изучение изменчивости строения M^3 красно-серой полевки на Урале в свете гипотезы Гатри с использованием методов многомерной геометрической морфометрии. Геометрическая морфометрия позволяет исключать размерную компоненту изменчивости и анализировать изменения формы биологических объектов (Rohlf, 1998; Павлинов, 1999). При этом важно было также соотнести между собой проявления разных составляющих компонент изменчивости зуба: географической, половой и размерной.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили серии правых зубов из коллекций черепов красно-серой полевки, хранящихся в Зоологическом музее ИЭРЖ УрО РАН и коллекциях лаборатории экологических основ изменчивости и биоразнообразия животных. Сравнивали выборки, собранные в летние месяцы на Приполярном Урале — г. Красный Камень (сборы В.С. Балахонова — 1975–1976 гг., а также К.И. Бердюгина и А.В. Судбина — 1977 г.), на Южном Урале — г. Иремель (сборы О.Ф. Садыкова — 1978, 1979 гг.) и из Висимского государственного природного биосферного заповедника (сборы К.И. Бердюгина — 1975, 1977 г.). Изучены 249 правых изображений рисунка жевательной поверхности M^3 , оцифровку которых проводили фотоаппаратом Nikon CoolPix-4500 через бинокулярный микроскоп МБС-2. Для описания изменчивости формы зубов использовали 30 меток (landmarks), расставленных в узлах гомологичных структур зуба с помощью программы экранного дигитайзера TpsDig (Rohlf, 2004). Для суперимпозиции (наложения объектов) применили метод Прокрустова анализа. При оценке общего размера объекта использовали размер центроида — квадратного корня из суммы квадратов расстояний от центра тяжести объекта до меток. При проецировании многомерных частных ординат объектов на касательную (тангенциальную) плоскость к сфере так называемого Кендаллова пространства (при $\alpha = 0$), вычисляли новые проекции ординат (относительные деформации — relative warps) вдоль главных компонент формы (PCS — principal

component shape). Все расчеты проведены с помощью программ TpsRelw (Rohlf, 2005), а также Statistica 5.5. Предварительно оценили связь относительных деформаций с размерами, возрастом и полом с использованием коэффициентов ранговой корреляции Спирмена. При многомерном сравнении объектов разных групп по вычисленным значениям относительных деформаций применяли метод дискриминантного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По 30 меткам вычислили 56 главных компонент формы (PCS) зуба. Среди них выявили 20 главных компонент, объясняющих 84,4% общей дисперсии, которые по критерию Джолиффа могут рассматриваться как интерпретируемые. Предварительный анализ выявил для первой относительной деформации по компоненте формы RW1:X связь с размерами и возрастом животных (на нее приходится 23,75% общей дисперсии), а для второй относительной деформации по компоненте RW2:X связь с полом (8,12%). Крайние (экстремумные) изображения M^3 для этих двух компонент приведены на рисунке.

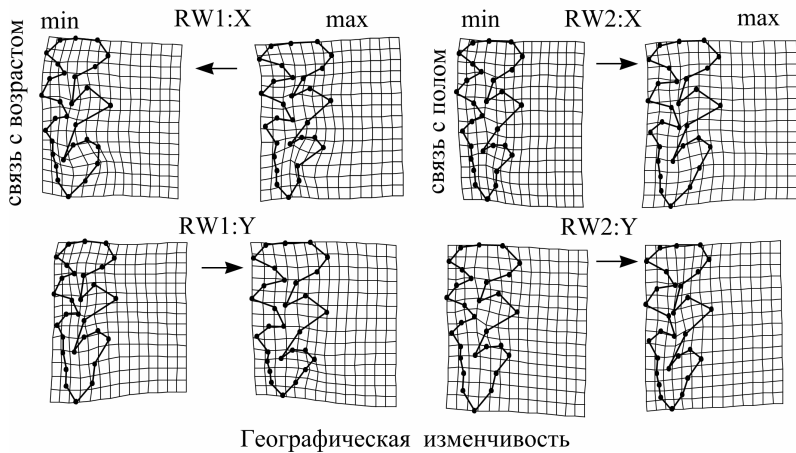


Рисунок. Сравнение крайних (экстремумных) пар конфигураций M^3 для четырех главных компонент формы (RW1:X, RW1:Y, RW2:X, RW2:Y).

Возрастные изменения проявляются в упрощении строения талонуса от конфигурации forma *typica* до f. *simplex* по классификации Рерига и Бернера, удлинении зуба и сужении передней непарной петли с усилением округлости выступающих углов (см. рис., левое верхнее изображение). Половые различия

проявляются в некотором упрощении талонуса и сужении перемычек между дентиновыми полями у самок (см. рис., правое верхнее изображение). Вклад компонент, связанных с полом, составил 12,63% от общей дисперсии. Связь с полом при этом выражена слабо (коэффициенты корреляции Спирмена колеблются от $r_s = 0,13$ при $p < 0,040$ до $r_s = 0,16$ при $p < 0,011$). Тем не менее, мы исключили размерно-возрастную и связанные с полом компоненты из анализа. Поэтому оставшиеся 15 главных компонент формы M^3 (48,02% дисперсии) могут быть интерпретированы как изменчивость, не связанная с размерами, возрастом и полом. Из оставшихся компонент наибольший вклад в межгрупповую изменчивость вносят $RW1:Y$ и $RW2:Y$ (см. рис., нижний ряд). Вдоль оси $RW1:Y$ наблюдается вытягивание зуба в длину, сужение передней непарной петли, намечается третий лингвальный входящий угол и наблюдается некоторое заострение талонуса в нижней его части. Такие зубы характерны для северной популяции красно-серой полевки Приполярного Урала (см. рис., левое нижнее изображение). У южных полевок, обитающих на г. Ирмель, наблюдаются противоположные черты строения зуба: он имеет укороченный и округлый снизу талонус, расширенную и несколько уплощенную сверху переднюю непарную петлю. Вдоль оси $RW2:Y$ проявляются различия в форме M^3 между северной и более южными — висимской и ирмельской популяциями. Если у северных зверьков входящие углы выражены меньше и просветы между треугольниками относительно широки, за счет чего дентиновые поля часто сливаются в общее пространство, то у южных, напротив, входящие углы с лингвальной и буккальной сторон зуба углублены и их вершины сильно смещены вниз, а противолежащие края эмали в области перемычек между треугольниками сближаются, образуя несколько замкнутых дентиновых полей (см. рис., справа внизу).

Сочетание обеих тенденций изменения формы M^3 обеспечивает проявление отчетливой географической изменчивости. При этом наиболее своеобразными по форме жевательной поверхности зуба являются северная популяция с г. Красный Камень и южная ирмельская, а промежуточное положение занимает висимская популяция.

Результаты дискриминантного анализа по значениям оставшихся 15 первых главных компонент формы M^3 самцов и самок трех географически удаленных популяций: северной — г. Красный Камень, центральной — Висимский заповедник и южной — г. Ирмель приведены в таблице. Сравнивая значения центроидов выборок и учитывая их знаки, легко заметить, что вдоль первой дискриминантной канонической переменной ($DCF1$) проявляются географические различия: северные выборки имеют положительный знак, а центральные и южные — отрицательный, причем выборки из Висимского заповедника занимают промежуточное положение между северными и южными. Инте-

ресно заметить, что размах половых различий в форме M^3 — половой диморфизм, несмотря на удаление четырех компонент, связанных с полом, проявился вдоль DCF1 в северной популяции; слабее различия между самцами и самками выражены в Висимском заповеднике и не выявлены в южной популяции.

Таблица. Центроиды выборок самцов и самок из северной, центральной и южной популяций красно-серой полевки, вычисленные при дискриминантном анализе значений относительных деформаций (relative warps) M^3 по 15 главным компонентам формы

Выборка	Дискриминантная функция			
	DCF1	DCF2	DCF3	DCF4
Красный Камень, самки	0,798	0,234	-0,497	-0,347
Красный Камень, самцы	1,544	0,425	0,361	0,217
Висимский заповедник, самки	-0,378	-0,807	0,371	-0,365
Висимский заповедник, самцы	-0,176	-1,045	-0,246	0,390
Иремель, самки	-0,930	0,768	-0,111	-0,001
Иремель, самцы	-0,914	0,922	0,137	0,151
Дисперсия	0,7826	0,5931	0,1072	0,0874
Доля дисперсии, %	48,31	36,61	6,62	5,4
Число степеней свободы	75	56	39	24
Уровень значимости	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p = 0,041$	$p = 0,142$

Вдоль второй дискриминантной функции (DCF2) резко уклоняются выборки из Висимского заповедника, центроиды которых имеют отрицательный знак (возможно, эти особенности связаны с низкоречьем). Интерпретировать смысл третьей оси нам не удалось, а вдоль четвертой переменной межгрупповые различия оказались статистически недостоверными (судя по чередованию знаков центроидов, вдоль нее проявляются остаточные различия между полами, которые, следует трактовать лишь как тенденцию).

Некоторая специфика формы M^3 красно-серой полевки Висимского заповедника может быть обусловлена более ранним началом размножения в условиях низкоречий Среднего Урала и большей продолжительностью роста и развития соответствующих генераций зверьков (и их зубов) по сравнению с горными северной и южной популяциями вида на Урале. Установлено, что размер центроида M^3 в популяции красно-серой полевки Висимского заповедника оказался достоверно больше ($H = 20,13$; $n = 249$; $p < 0,001$), чем в северной и южной популяциях, которые по этому параметру были сходными. Ве-

личины сумм дисперсий по 20 первым главным компонентам формы во всех географических точках близки, а в выборке из Висимского заповедника общая изменчивость формы контура M^3 оказалась даже несколько ниже, чем в обеих форпостных популяциях, что на первый взгляд противоречит гипотезе Гатри. В то же время мы провели подсчет числа и частот морфотипов M^3 , используя традиционные подходы (Большаков и др., 1980). Оказалось, что число морфотипов и их разнообразие действительно выше в Висимском заповеднике. В Висимском заповеднике встречено 16 морфотипов, а в северной и южной популяциях соответственно 9 и 8. В Висимском заповеднике обнаружено шесть специфичных морфотипов, в иремельской популяции — один, а на Приполярном Урале специфичных морфотипов не было найдено. Индекс разнообразия Шеннона по проявлениям морфотипической изменчивости для Висимского заповедника составил $H = 2,222$ и значимо ($p < 0,001$) был выше, чем в северной (1,579) и южной (1,624) популяциях, различия между которыми не проявились ($p = 0,655$).

Поскольку число морфотипов зубов и их разнообразие оказались в низкорегии Висимского заповедника значимо выше, чем в других горных группировках, можно заключить, что наши данные в целом не противоречат гипотезе Гатри. Поэтому методы геометрической морфометрии существенно дополняют, но не заменяют методов классического изучения морфотипической изменчивости зубов полевок.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (04–04–48352) и ФЦНТП развития системы ведущих научных школ (2006-РП-112.0/001/337).

ЛИТЕРАТУРА

- Большаков В.Н., Бердюгин К.И. Современные процессы в зоокомпоненте горных экосистем на примере Урала // Экологические проблемы горных территорий. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2002. С. 114–116.
- Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 140 с.
- Павлинов И.Я. Анализ изменчивости формы третьего верхнего коренного зуба у скальных полевок рода *Alticola* (Cricetidae) методами геометрической морфометрии // Зоол. журн. 1999. Т. 78. № 1. С. 78–83.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 144 с.
- Guthrie R.D. Variability in characters undergoing rapid evolution, an analysis of *Microtus* molars // Evolution. 1965. Vol. 19. № 2. P. 214–233.
- Guthrie R.D. Factors regulating the evolution of microtine tooth complexity // Z. Saugetierk. 1971. Bd. 36. № 1. S. 37–54.
- Rohlf F.J. On application of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny // Syst. Biol. 1998. Vol. 47. № 1. P. 147–158.

Rohlf F.J. TpsDig. Version 1.40. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. 2004 (program).

Rohlf F.J. Relative warps. Version 1.42. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. 2005 (program).

ПОЗДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВАЯ И ГОЛОЦЕНОВАЯ ФАУНА НАСЕКОМОЯДНЫХ ПЕРМСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ (НА ПРИМЕРЕ ГРОТА РАСИК И ПЕЩЕРЫ ВЕРХНЕГУБАХИНСКАЯ)

Е.Г. Максимова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Позднеплейстоценовая и голоценовая фауна мелких млекопитающих Пермского Предуралья изучена подробно (Фадеева, 2003). Однако при анализе фауны мелких млекопитающих обычно не учитывают данные по насекомоядным, ввиду сложности идентификации их остатков. Цель работы: охарактеризовать фауну землероек Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене.

Материалом для исследования послужила коллекция насекомоядных из позднеплейстоценовых и голоценовых отложений пещеры Верхнегубахинская и грота Расик лаборатории исторической экологии ИЭРиЖ УрО РАН. Для грота Расик имеются радиоуглеродные даты: горизонт 21 — $12\,680 \pm 180$ лет назад (ГИН-10569), горизонт 27 — $13\,330 \pm 120$ лет назад (ГИН-10567). Возраст остальных отложений определяли на основании данных по грызунам. Исследовано около 200 нижних челюстей бурозубок (сем. Soricidae) и их фрагментов; 128 определены до вида. Определение землероек проводили по методике М.В. Зайцева (Zaitsev, 1998). В случаях, когда идентификация остатков была затруднена, применяли методы многомерной статистики — факторный и дискриминантный анализы.

В результате анализа остатков насекомоядных из данных местонахождений выявлено 6 видов бурозубок: обыкновенная (*Sorex araneus* L.), равнозубая (*S. isodon* Turov), тундряная (*S. tundrensis* Meit.), средняя (*S. caecutiens* Laxm.), малая (*S. minutus* L.) и обыкновенная кутора (*Neomys fodiens* Pennant), то есть все виды землероек, обитающих на территории Пермского Предуралья в настоящее время.

В позднем плейстоцене (14,0–10,3 тыс. лет назад) среди определенных до вида бурозубок доминирует тундряная бурозубка (около 50%). Доля каждого из остальных видов мала и не превышает 9%. Наряду с современными, присутствуют ископаемые формы *S. cf. tundrensis*, *S. cf. caecutiens* (по 2%).

В раннеголоценовых (10,2–8,0 тыс. лет назад) отложениях также преобладают остатки тундряной бурозубки (36%). В среднем и позднем голоцене (от 8,0 тыс. лет назад до современности) при доминировании группы крупнораз-

мерных бурозубок *S. ex. gr. araneus — isodon* (54 и 66% соответственно) наблюдается постепенное уменьшение доли остатков *S. tundrensis* и возрастание доли остатков *S. caecutiens* (до 15% в позднем голоцене).

Анализ фауны грызунов этих местонахождений выявил, что в позднем плейстоцене преобладали криоксерофильные виды (копытный лемминг, узко-черепная полевка), а в течение голоцена постепенно увеличивалась доля лесных видов, в первую очередь представителей р. *Clethrionomys* (Фадеева, 2003). В то же время известно, что в современных сообществах тундрная бурозубка тяготеет к открытым и полукрытым местообитаниям, а средняя, равнозубая и малая — к разным типам лесной растительности (Воронов, 1993).

Таким образом, результаты работы не противоречат данным по формированию позднелайстоценовой и голоценовой фауны мелких млекопитающих Пермского Предуралья, полученных при анализе грызунов.

Автор благодарит Т.В. Фадееву за предоставленные материалы.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 05–04–48675 и программы развития ведущих научных школ РФ, проект 2006-РП-112.0/001/337.

ЛИТЕРАТУРА

- Воронов Г.А. География мелких млекопитающих южной тайги Приуралья, Средней Сибири и Дальнего Востока (антропогенная динамика фауны и населения). Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 1993. 223 с.
- Фадеева Т.В. Мелкие млекопитающие Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене // Четвертичная палеозоология на Урале: Сб. науч. тр. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2003. С. 133–146.
- Zaitsev M. Late Anthropogene Insectivora from the South Urals with a Special Reference to Diagnostics of Red-Toothed Shrews of the genus *Sorex* // Illinois State Museum Scientific Papers. 1998. Vol. 27. P. 145–158.

ОБРАЗОВАНИЕ СН-БЕЛКОВ КАК ОТВЕТНАЯ РЕАКЦИЯ ПОГРУЖЕННЫХ И ПЛАВАЮЩИХ ГИДРОФИТОВ НА ДЕЙСТВИЕ МЕДИ, КАДМИЯ И НИКЕЛЯ

М.Г. Малева, Г.Ф. Некрасова, О.И. Новачек

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

С ростом антропогенного воздействия на природную среду вопрос о накоплении тяжелых металлов (ТМ) во всех звеньях водных экосистем приобретает все большее значение. Высшие водные растения являются важными

компонентами гидробиоценозов и играют существенную роль в очистке водоемов от поллютантов (Попов, Браяловская, 2000; Микрякова, 2002). Повышенные концентрации ТМ подавляют рост и жизнеспособность гидрофитов, нарушая физиолого-биохимические процессы в клетках, что, в конечном счете, может привести к гибели растений (Золотухина, Гавриленко, 1989; Prasad et al., 2001). Современные методы мониторинга предусматривают оценку не только изменения численности тест-объектов, но и предполагают использование показателей более низких уровней — тканевого, клеточного, биохимического, что позволяет на ранних этапах выявить повреждающее действие токсиантов. Актуальным подходом к оценке устойчивости растений к ТМ является изучение синтеза металлсвязывающих низкомолекулярных белков и пептидов, обогащенных тиоловыми группами.

Целью наших исследований было изучение действия меди, кадмия и никеля на синтез металлсвязывающих защитных SH-белков в листьях погруженных и плавающих гидрофитов.

Исследования проведены в модельных опытах, что позволяет выделить действие отдельных ионов на физиолого-биохимические параметры гидрофитов и оценить видоспецифичность по отношению к тому или иному металлу. В качестве объектов исследования были выбраны четыре вида погруженных (*Elodea canadensis* Michx., *Lemna trisulca* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Potamogeton lucens* L.) и три вида плавающих (*Hydrocharis morsus-ranae* L., *Lemna gibba* L., *Potamogeton natans* L.) гидрофитов, собранных из условно чистых природных местообитаний в течение трех летних полевых сезонов, когда растения находились преимущественно в фазе цветения. Растения выращивали в течение пяти дней на 5% среде Хогланда-Арнона I при естественном освещении. В питательную среду добавляли сульфаты Cu^{2+} , Cd^{2+} и Ni^{2+} в концентрации 0,25 мг/л по металлу. Контролем служили варианты без добавления металла. Концентрация металлов была подобрана экспериментальным путем, чтобы исключить быстрый токсический эффект, приводящий к гибели растений. Мембранно-связанные белки выделяли с помощью 0,1% раствора тритона X-100. Определяли содержание растворимых и мембранно-связанных белков (по: Shakterle, Pollack, 1973) и количество SH-групп в белках определяли (по: Ellman, 1959). Содержание металлов в белках определяли методом атомно-абсорбционной спектроскопии на приборе AAS Vario 6, Analytik Jena, после мокрого озоления 70% HNO_3 (осч). На рисунках представлены средние арифметические значения из трех биологических повторностей и их стандартные ошибки. Для сравнения показателей использовали непараметрический критерий Мана-Уитни. Выявленные различия достоверны при $p < 0,05$.

Обнаружено, что погруженные гидрофиты накапливали на белках в 2–6 раз больше Cu^{2+} , Cd^{2+} и Ni^{2+} по сравнению с плавающими (рис. 1). Наиболее

активно связывались с растворимыми и мембранными белками ионы меди (рис. 1 а), причем у гидатофитов основное количество металлов приходилось на растворимый белок, за исключением *P. lucens*. У плейстофитов наблюдалось преобладание Cu^{2+} на мембранно-связанных белках. Кадмий в основном аккумуляровался на растворимых белках (рис. 1 б). Отмечено значительное накопление никеля на мембранно-связанных белках у ряда погруженных и плавающих растений (рис. 1 в). Исключение составили *E. canadensis* и *C. demersum*. Кроме того, обнаружены различия среди гидатофитов по участию отдельных типов белка в связывании ТМ. Наибольшей способностью накапливать металлы в растворимых белках обладали *E. canadensis* и *C. demersum* (до 0,94 мкг/мг белка), на мембранно-связанных — *P. lucens* (до 0,73 мкг/мг белка).

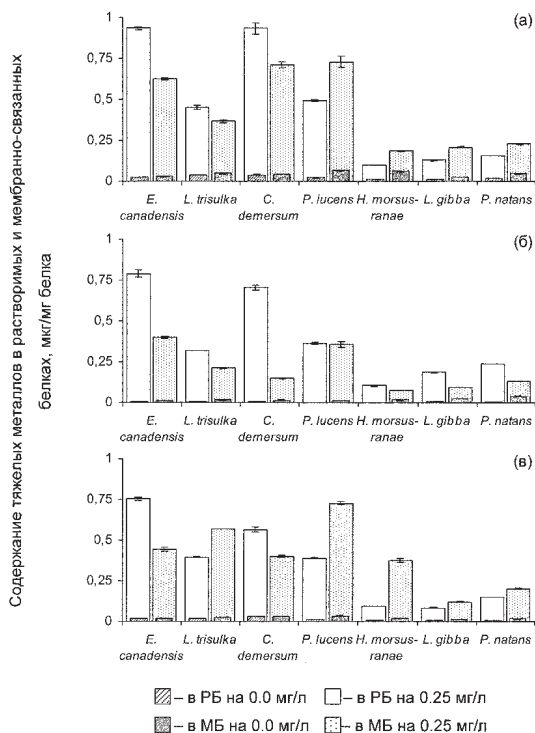


Рис. 1. Содержание тяжелых металлов в растворимых (РБ) и мембранно-связанных (МБ) белках листьев гидрофитов, выращенных на средах с добавлением Cu^{2+} (а), Cd^{2+} (б) и Ni^{2+} (в) в концентрации 0,25 мг/л. Контроль — растения, выращенные на среде без добавления металлов (0,0 мг/л).

Известно, что тиоловые группы, содержащиеся в клетке, эффективно связывают ионы ТМ (Феник и др., 1995; Cobbett, 2000). При проникновении металлов в растение возможно индуцирование синтеза SH-белков и низкомолекулярных небелковых соединений, таких как глутатион (Hall, 2002).

Количество SH-групп (см. рис. 2) в растворимых и мембранно-связанных белках коррелировало с содержанием опытных ионов ($r=0,70-0,99$, $n=9$, $p<0,05$). Синтез SH-групп в белках у погруженных гидрофитов происходил активнее, чем у плавающих. Особенно четко эта картина представлена в случае инкубирования с Cu^{2+} . Под влиянием Cd^{2+} и Ni^{2+} увеличение количества SH-групп в белках происходило в меньшей степени. Вероятно, это связано с высокой токсичностью меди и более выраженной ответной реакцией растений.

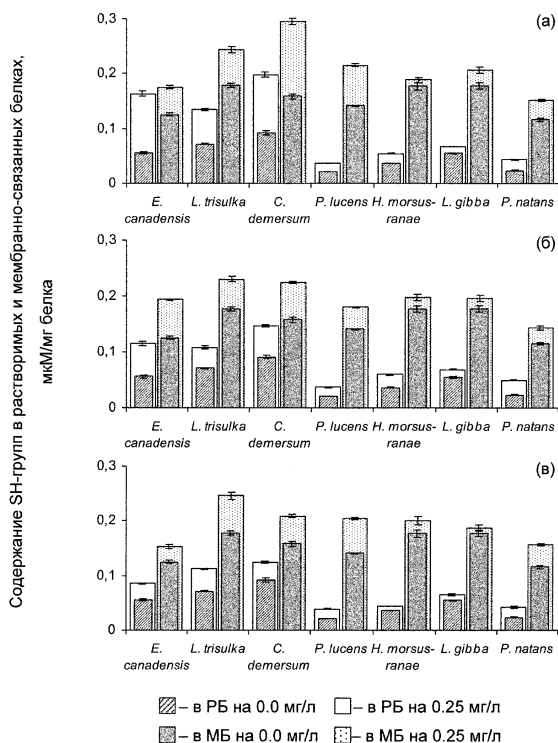


Рис. 2. Содержание SH-групп в растворимых (РБ) и мембранно-связанных (МБ) белках листьев гидрофитов (обозначения см. подпись к рис. 1).

Таким образом, в листьях погруженных и плавающих гидрофитов под действием Cu^{2+} , Cd^{2+} и Ni^{2+} происходило образование повышенного количества SH-групп в растворимых и мембранно-связанных белках, участвующих в связывании ТМ.

ЛИТЕРАТУРА

- Золотухина Е.Ю., Гавриленко Е.Е. Тяжелые металлы в водных растениях. Аккумуляция и токсичность // Биологич. науки. 1989. № 9. С. 93–106.
- Микрякова Т.Ф. Накопление тяжелых металлов макрофитами в условиях различного уровня загрязнения водной среды // Водн. ресурсы. 2002. Т. 29. № 2. С. 253–255.
- Попов А.Н., Браяловская В.Л. Применение водных макрофитов для очистки поверхностных вод от ионов металлов // Водн. хоз. России. 2000. Т. 2. № 3. С. 268–274.
- Феник С.И., Трофимьяк Т.Б., Блюм Я.Б. Механизмы формирования устойчивости растений к тяжелым металлам // Усп. совр. биол. 1995. Т. 115. Вып. 3. С. 261–275.
- Cobbett C.S. Phytochelatins and their roles in heavy metal detoxification // Plant Physiol. 2000. Vol. 123. P. 825–832.
- Ellman G.L. Tissue sulfhydryl groups // Arch. Biochem. Biophys. 1959. Vol. 82. P. 70–77.
- Hall J.L. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance // J. Exper. Bot. 2002. Vol. 53. № 366. P. 1–11.
- Prasad M.N.V., Malec P., Waloszek et al. Physiological responses of *Lemna trisulca* L. (duckweed) to cadmium and copper bioaccumulation // Plant Sci. 2001. Vol. 161. P. 881–889.
- Shakterle T.R., Pollack R.L. A simplified method for the quantities assay of small amounts of protein in biological material // Analytic. Bioch. 1973. Vol. 51. № 2. P. 654–655.

ПАРЦИАЛЬНАЯ ФЛОРА МАТЕРИКОВЫХ ЛУГОВ ПОДЗОНЫ ЮЖНОЙ ТАЙГИ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ И ПОДЗОНЫ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

С.Ю. Маракулина

Институт Биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар

Материковые луга Республики Коми достаточно хорошо исследованы (Болотова, 1954; Котелина, Дулесова, 1976; Мартыненко, 1989). В то же время на настоящий момент относительно слабо изученными остаются луговые сообщества соседнего региона — Кировской области (Василевич, 1954; Ерохин, 2003). В 2005 г. нами начата инвентаризация флоры материковых лугов Кировской области преимущественно в Оричевском и Слободском, а также Тужинском, Арбажском, Советском, Юрьянском и Кирово-Чепецком районах. Всего сделано

166 стандартных геоботанических описаний (Василевич, 1983) на пробных площадях размером 100 м².

Полученные данные позволили составить список парциальной флоры лугов и выполнить анализ видового состава сосудистых растений луговых сообществ подзоны южной тайги. Для сравнения использованы имеющиеся в литературе (Мартыненко, 1989) сведения о флористических комплексах суходольных лугов подзоны средней тайги Республики Коми (бассейн р. Луза).

Таксономический анализ парциальной флоры лугов подзон южной тайги Кировской области и средней тайги юго-запада Республики Коми показал, что список сосудистых растений материковых лугов включает 201 и 167 видов из 125 и 96 родов и 36 и 32 семейств соответственно. Наибольшим видовым разнообразием на сравниваемых лугах отличаются семейства Asteraceae (38 и 26 видов соответственно) и Poaceae (19 и 21 вид). Эти же семейства содержат и наибольшее число родов (27 и 19; 14 и 13). Наиболее крупный по численности видов в сравниваемых флорах род — *Carex* (по 9 видов).

В результате географического анализа было установлено, что на водоразделах Кировской области, так же как и юго-запада Республики Коми, повсеместно и абсолютно преобладают виды бореальной широтной группы (71 и 79% соответственно): *Achillea millefolium*, *Centaurea phrygia* и др. Специфической материковых лугов Республики Коми является наличие в парциальной флоре гипоарктического вида — *Rubus arcticus*. Наибольшую роль в сложении сообществ травянистых многолетников сравниваемых лугов играют виды долготной группы с евразийскими ареалами (49 и 50% соответственно): *Achillea millefolium*, *Festuca pratensis*, *Agrostis tenuis* и др.

Данные ценотического анализа свидетельствуют, что и в Кировской области, и в Республике Коми, на лугах абсолютно преобладают виды лугового ценопита (59 и 65% соответственно). Одной из отличительных особенностей парциальной флоры материковых лугов подзоны южной тайги Кировской области является значительная доля (31 против 14% в юго-западной части Республики Коми) сорных растений. Характерной чертой водораздельных лугов Республики Коми служит присутствие (5%) болотных видов (*Juncus filiformis*, *Equisetum palustre*). Экологический анализ сравниваемых парциальных флор выявил, что по отношению к фактору плодородия почв преобладают эумезотрофы: *Centaurea jacea*, *Galium mollugo* и др., на долю которых приходится 42–40% от общего числа видов. По отношению к фактору увлажнения в изученных сообществах почти повсеместно преобладают мезофиты: *Campanula patula*, *Leontodon autumnalis* и др., составляющие 45–47%.

Таким образом, проведенный сравнительный анализ флористических комплексов материковых лугов центра Кировской области и юго-запада Республики Коми показал их определенное сходство. Общность флор материко-

вых лугов двух регионов подтверждает значение коэффициента сходства Жаккара, равное 0,6. Такое относительно невысокое сходство связано, прежде всего, с присутствием в парциальной флоре Кировской области значительного числа сорных (*Centaurea cyamus*, *Cirsium arvense*, *Galeopsis speciosa* и др.) растений, обусловленное формированием исследованных лугов на месте заброшенных сельскохозяйственных угодий. Кроме того, во флоре бассейна р. Луза отмечено большее числа лесных и болотных (характерных только для этой территории) видов. Выявленные отличия мы связываем и с более южным географическим положением Кировской области, а также разной степенью освоенности луговых фитоценозов сравниваемых территорий.

ЛИТЕРАТУРА

- Болотова В.М. Луга // Производительные силы Коми АССР: Растительный мир. М., Л., 1954. Т. 3, Ч. 1. С. 226–262.
- Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 247 с.
- Василевич И.П. Пойменные луга окрестностей г. Кирова и пути их улучшения. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киров, 1954. 18 с.
- Ерохин В.В. Флора и растительность суходольных лугов правобережья реки Вятки в нижнем ее течении. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2003. 20 с.
- Котелина Н.С., Дулесова К.Н. Формирование луговых травостоев в таежной зоне // Вопросы северного луговодства. Сыктывкар, 1976. С. 47–59.
- Мартыненко В.А. Флористический состав кормовых угодий Европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1989. 136 с.

ЭТОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КАК ПРОЯВЛЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

М.В. Матанцева, С.А. Симонов

Удмуртский государственный университет, г. Ижевск

Данное сообщение основано на материалах, полученных при изучении локальных поселений славков (птиц рода *Sylvia*). Результаты этих исследований оказались весьма примечательными, и часть из них позволила детально рассмотреть вопросы этологии славков и по-новому взглянуть на проблему биоразнообразия, что и послужило отправной точкой для написания данной статьи.

Одной из важнейших целей исследований было изучение поведения 4 видов славков: черноголовой (*Sylvia atricapilla*), садовой (*S. borin*), серой (*S. communis*) и славки-завирушки (*S. curruca*) в их локальных поселениях. Для достижения

данной цели необходимо было решить следующие задачи: 1) изучить территориальное поведение славков на участке исследований; 2) изучить их гнездовое поведение; 3) проследить послегнездовые перемещения молодых особей.

Исследования проводились в окрестностях стационара «Рыбачий» ЗИН РАН, расположенном на территории одноименного поселка на Куршской косе Балтийского моря в 2003 - 2005 гг. Основной участок исследований (стационар и его ближайшее окружение) представлял собой сложную мозаику выделов биотопов различных типов общей площадью около 7 га. Часть исследований проводилась в крупных массивах смешанных лесов в окрестностях поселка Рыбачий.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Основным методом исследований было ежедневное наблюдение за индивидуально мечеными птицами. Мечение проводили стандартными алюминиевыми кольцами и индивидуальными наборами цветных пластиковых колец, а в период активных послегнездовых перемещений — радиопередатчиками Holohil Systems Ltd. Территориальность изучали методом точечного картирования (Odum, Kuenzler, 1955). Также изучали гнездовую биологию славков, определяли успешность размножения. Послегнездовые перемещения молодых особей в возрасте от 30 до 50 дней отслеживали методом радиотелеметрии: слежение за птицами осуществляли с помощью приемника TRX-1000 Wildlife Materials Inc. и 4-х элементной антенны Yagi; методом биангуляции определяли местоположение птицы. Работали с картами с применением программ Arc View GIS 3.2 с приложением Home Range, Adobe Photoshop CS Version 8.0, Corel Draw Version 11.

Всего проведено более 4600 ч наблюдений за индивидуально мечеными птицами, зафиксировано свыше 14 000 регистраций территориальных перемещений, найдено 89 гнезд и 270 набросов (иногда не совсем верно называемых «заготовками гнезд»), помечена 541 особь, при помощи радиопрослеживания лоцировано более 4000 мест нахождения молодых птиц во время послегнездовых перемещений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате исследований выявлено широкое этологическое разнообразие, проявляемое в поселениях славков в следующих аспектах: 1) разнообразии вариантов выбора местообитаний; 2) разнообразии вариантов территориального поведения; 3) разнообразии вариантов гнездового поведения; 4) отсутствие единой для всех особей поведенческой программы послегнездовых перемещений молодых птиц.

Разнообразие вариантов выбора местообитаний

Заметим, что условия участка исследований нельзя назвать типичными для изучаемых видов, особенно для черноголовой славки и славки-завируш-

ки (Зацепина, 1977; Holzinger, 1990; Payevsky, 1999; Рябицев, 2001). Лишь небольшую часть участка можно считать гнездопригодной для них. Поэтому по территории стационара славки распределялись неравномерно (рис. 1): в первую очередь представители каждого вида выбирали наиболее характерные для них местообитания, но при увеличении плотности заселения участка более поздно прилетевшие особи селились в нехарактерных для вида условиях. При этом наличие разнообразных вариантов выбора местообитаний имеет большое значение как для особей разных видов, позволяя им более равномерно рассредоточиться по участку, так и для особей одного вида, предоставляя возможность заселения участка поздно прилетевшим особям при условии занятости всех благоприятных местообитаний.

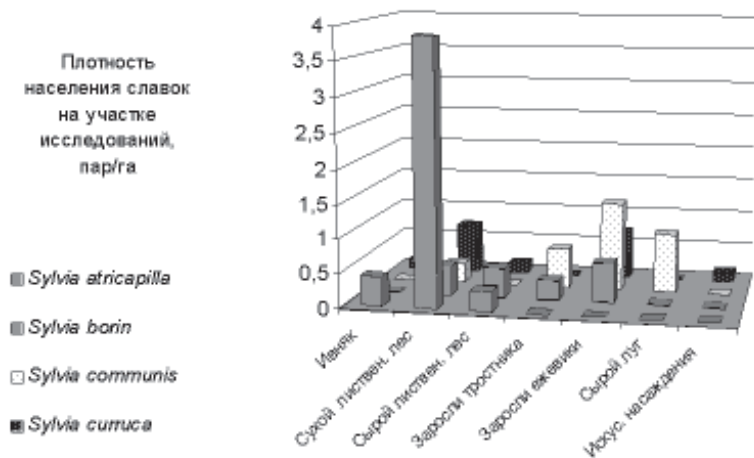


Рис. 1. Локальная гнездовая плотность славок в 2003–2005 гг.

Разнообразие вариантов территориального поведения

Славки считаются типично территориальными видами и в характерных для них местообитаниях с достаточным количеством гнездопригодных мест демонстрируют строго территориальное поведение. Такое поведение, прежде всего, выражается в наличии обособленных друг от друга токовых территорий разных самцов, в песенном маркировании и охране границ этих территорий (Howard, 1914, 1920; цит. по Благосклонов, 1991; Бардин, 1977; Рябицев, 1993). Но в условиях высокой социальной напряженности, возникающей вследствие дефицита гнездопригодных мест, имело место изменение типич-

ного территориального поведения. Например, были обычны случаи перекрытия соседних территорий по горизонтали. Во многих случаях перекрытия территорий по горизонтали наблюдалось их разделение по вертикали: один из самцов-соседей пел на большей высоте от земли, а другой — на меньшей. Неоднократно отмечались случаи мирного соседства двух самцов, находящихся как на разных, так и на одних и тех же стадиях гнездового цикла, даже при условии полного перекрытия их территорий.

Таким образом, поведение самцов одного вида могло различаться по активности, продолжительности и срокам пения вплоть до полного отсутствия песенной активности отдельных особей даже при условии их гнездования на участке (рис. 2). Результаты, аналогичные этим, были получены также в ходе проведения исследований в Кировской области в 1982–1997 гг. (Зубцовский, Матанцев, 1992; Зубцовский и др., 2006).

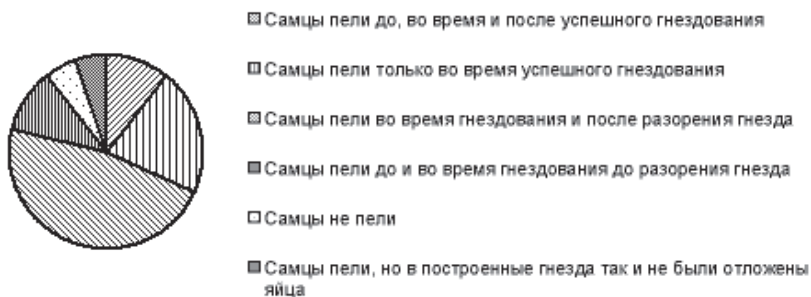


Рис. 2. Варианты поведения самцов черноголовых славков, гнездящихся на участке исследований в 2003–2005 гг.

Наличие такого широкого разнообразия вариантов территориального поведения на настоящий момент не совсем ясно. Например, не ясно, как образуются пары в тех случаях, когда самцы не поют. Давно устоялось мнение, что пение самцов является необходимым условием для формирования пар, так как самка летит на голос поющего самца, уже занявшего территорию (Промитов, 1956; Зацепина, 1977; Payevsky, 1999). Мы допускаем возможность формирования пары еще до прилета птиц на территорию гнездования (во время миграции или, во всяком случае, до занятия гнездового участка). Подтверждением этого предположения является регистрация 4 фактов появления на участке уже сформированных пар славков (две пары славков-завирушек в 2003 г., одна пара серых славков и одна пара славков-завирушек в 2004 г.). Самцы в описанных случаях не пели.

Заметим, что если бы славки могли проявлять исключительно характерное для видов поведение, предельная плотность гнездования их на участке исследований (рис. 3) была бы гораздо ниже наблюдаемой, так как значительная часть сообщества не смогла бы заселить его, поскольку оказалась бы в ситуации, в которой не возможно реализовать все аспекты территориального поведения. Исходя из этого, вариабельность территориального поведения, в частности снижение песенной активности, можно рассматривать как адаптивный поведенческий ответ части сообщества, направленный на максимальную реализацию репродуктивных возможностей особей при дефиците гнездопригодных мест.

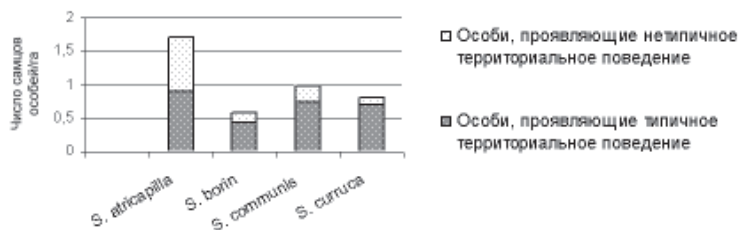


Рис. 3. Вклад в плотность населения славков на участке исследований особей, проявляющих типичное и нетипичное территориальное поведение.

Разнообразие вариантов гнездового поведения

Обычно гнездовое поведение высоко стереотипно. Тем не менее, на участке исследований мы наблюдали разные варианты его проявления.

Разнообразие вариантов построения набросов. Обнаружено, что некоторые набросы славки вили очень плотно, аккуратно, «тщательно». Они были устойчивы к ветру и дождю. Именно такие набросы достраивали до гнезд. Другие набросы отличались небрежностью постройки, были рыхлыми. Такие набросы быстро разрушались под действием ветра и дождя, из них никогда не достраивали гнезда. Обычно по характеру найденного наброса можно было сразу установить, существует ли вероятность того, что он впоследствии даст гнездо (рис. 4).

Таким образом, славки изначально строили неравнозначные набросы. Это явление никем до нас не описывалось, и мы выдвинули ряд гипотез о возможной роли набросов в гнездовой биологии славков (Матанцева, 2006), часть из которых осязнана в данной работе. Мы полагаем, что энергозатратный процесс построения аккуратных, плотных набросов оправдывается тем, что такие набросы создаются для возможного достраивания их до гнезд, а также, вероятно, выполняют защитную функцию, отвлекая на себя внимание хищников. Построение неаккуратных и непрочных набросов (по-видимому, не предназначенных для достра-

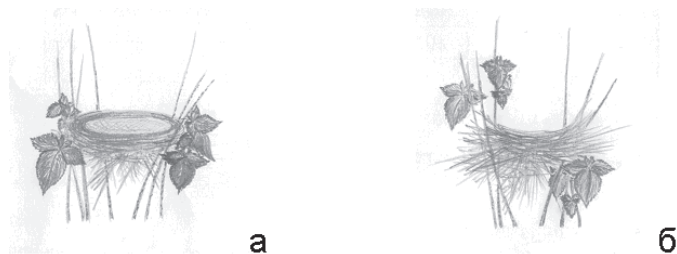


Рис. 4. Внешний вид «тицательно» (а) и «небрежно» (б) выполненного набросов серой славки.

ивания до гнезд) требует меньших энергетических затрат. Вероятно, они могут играть сигнальную роль: привлекать самку и маркировать территорию.

Разнообразие вариантов расположения набросов. Также было выявлено, что для размещения набросов птицами использовался более широкий видовой спектр растений, чем для гнезд. Другими словами, славки строили набросы как на растениях, которые использовались для размещения гнезд, так и на тех растениях, которые для размещения гнезд не использовались никогда (рис. 5). Мы считаем, что избыточность вариантов размещения набросов гарантирует возможность выбора наиболее удачного места для гнезда и, как следствие, успешное гнездование птиц в нестабильной среде.

Разнообразие вариантов расположения гнезд. Преимущественно на контролируемом участке славки гнездились в характерных для каждого вида местах. Но было отмечено, что при дефиците типичных мест гнездования некоторые пары размещали гнезда в иных местах. Например, известно тяготение славки-завирушки к густой хвойной поросли и стремление прятать гнезда в «очень укромных уголках» (Зацепина, 1977; Рябицев, 2001), что подтвердилось нашими наблюдениями в сплошных смешанных лесах на разных участках Куршской косы. Однако в условиях стационара славки-завирушки нередко гнездились даже в зарослях тростника и в небольших кустах ивы и снежноягодника, где их гнезда были хорошо заметны и практически не укрыты.

Таким образом, разнообразие вариантов размещения гнезд представителями одного вида позволило им более плотно заселить участок и дало возможность гнездования даже тем особям, которые прилетели позже и не успели занять типичные для вида места гнездования.

Разнообразие вариантов участия партнеров в насиживании яиц и согревании птенцов. Участие самцов в дневном насиживании яиц и согревании маленьких птенцов обнаружено только у черноголовой славки и славки-завирушки.

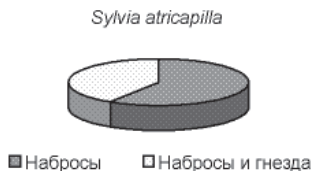


Рис. 5. Соотношение числа видов растений, используемых для размещения гнезд и набросов черноголовых славков.

ки. У садовых и серых славков на гнездах были замечены только самки. В большинстве пар на гнездах сидели преимущественно самки, но во многих парах значительную часть дневного насиживания принимали на себя самцы (рис. 6). При этом для славков-завирушек было отмечено, что сидят на гнездах те самцы, которые не покоят на данном этапе гнездового цикла. Таким образом, часть самцов в поселении славков-завирушек были активны и продолжали опевать территории, а те самцы, которые не проявляли территориальной активности, участвовали в заботе о потомстве наравне с самками. В сложившейся ситуации даже внешне пассивные (непоющие) самцы вносили значительный вклад в поддержание стабильности поселения. Такое распределение ролей позволяет всем самцам сообщества максимально реализовывать свои репродуктивные функции.

Черноголовые славки имели несколько иную стратегию: они не пели в то время дня, когда сидели на гнездах, но в то время, когда их на гнездах сменяли самки, они возобновляли свою песенную активность. В любом случае, разнообразие вариантов участия партнеров в насиживании яиц и согревании птенцов также имеет особое значение.

Таким образом, все многообразие вариантов гнездового поведения славков направлено на максимальную реализацию репродуктивного потенциала особей в различных условиях среды.

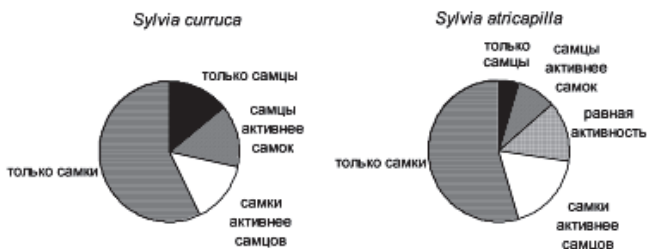


Рис. 6. Соотношение долей участия в разных парах самцов и самок в насиживании яиц и согревании птенцов в дневное время.

*Отсутствие единой для всех особей поведенческой программы
послегнездовых перемещений молодых птиц*

По данным литературы (Дольник, 1975; Соколов и др., 1987), перемещения дальних мигрантов (к которым относят и славков) на начальных этапах послегнездовой дисперсии не имеют четкой направленности на популяционном уровне, однако каждая птица выбирает определенное направление на некоторый промежуток времени. Действительно, результаты наших исследований показали, что послегнездовые перемещения молодых славков в возрасте 30–50 дней (на изучаемых нами этапах предмиграционного периода) еще не характеризовались наличием среднего компасного направления (Симонов, Матанцева, 2006). Более того, в ходе наших исследований было установлено, что перемещения особей в целом носили высоко индивидуальный характер. Особи различались по активности и дальности перемещений, по частоте смены периодов высокой и низкой активности. В качестве примера на рисунке 7 представлены варианты изменения активности перемещений разных особей.

Полученные данные позволяют предположить, что выбор направления и дальности перемещений молодых славков являлся случайным и определялся индивидуальными качествами птиц, особенностями ландшафта, погодными условиями. Разнообразие вариантов поведения во время послегнездовых перемещений является предпосылкой к распаду выводков, утрате связи между отдельными особями одной семьи и, как следствие, к их рассредоточению.

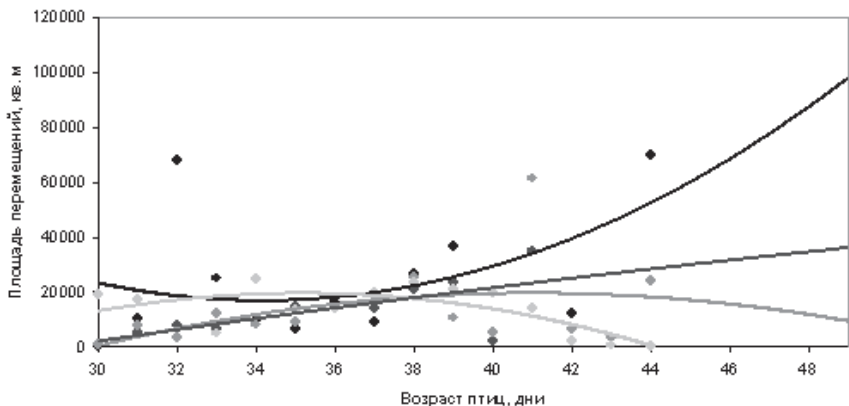


Рис. 7. Разнообразие вариантов изменения активности послегнездовых перемещений разных особей черноголовых славков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, все зарегистрированные нами аспекты проявления этологического разнообразия служат сохранению стабильности локальных поселений славков, так как направлены на приспособление к меняющимся условиям среды. Мы считаем, что этологическое разнообразие является одним из проявлений биоразнообразия — залога сохранения целостности и стабильности любой биосистемы. Поэтому при изучении каких бы то ни было биосистем, значительное место в которых принадлежит животным, необходимо учитывать особенности их поведения и помнить о том, что весомый вклад в сохранение стабильности этих биосистем может вносить фактор этологического разнообразия.

ЛИТЕРАТУРА

- Бардин А.В. Метод меченых особей в исследовании территориального поведения птиц (вопросы терминологии) // Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов: Вильнюс: «Моклас». 1977. С. 49–55.
- Благосклонов К.Н. Гнездование и привлечение птиц в сады и парки. М.: Изд-во МГУ, 1991. 251 с.
- Дольник В.Р. Миграционное состояние птиц. М.: Наука, 1975. 398 с.
- Зацепина Р.А. Семейство славковые Sylviidae // Птицы Волжско-Камского края: Воробьиные. М.: Наука, 1977. С. 94–132.
- Зубцовский Н.Е., Матанцев В.А. Итоги орнитологических исследований кафедры зоологии за последнее десятилетие // Вестник Удмуртского ун-та. 1992. № 3. С. 101–106.
- Зубцовский Н.Е., Матанцев В.А., Матанцева М.В. Этологическая лабильность птиц рода *Sylvia* как механизм обеспечения стабильности локальных популяций // Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тез. XII Междунар. орнитологической конф. Северной Евразии. Ставрополь: Изд-во СГУ, 2006. С. 227–228.
- Матанцева М.В. Территориальное поведение птиц рода *Sylvia* в мозаичной среде // Тез. докл. XXXIII итоговой студенческой науч. конф. Ижевск: УдГУ, 2005. С. 117–118.
- Промптов А.Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 311 с.
- Рябицев В.К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука, 1993. 405 с.
- Рябицев В.К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: справочник-определитель. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2001. 608 с.
- Симонов С.А., Матанцева М.В. Некоторые аспекты послегнездовой дисперсии птиц рода *Sylvia* на Куршской косе // Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тез. XII Междунар. орнитологической конф. Северной Евразии. Ставрополь: Изд-во СГУ, 2006. С. 479–480.

- Соколов Л.В., Высоцкий В.Г., Бардин А.В. Послегнездовая дисперсия мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) на Куршской косе // Труды Зоол. Ин-та АН СССР. 1987. Т. 136. С. 126–135.
- Holzinger J. Monchsgrasmucke *Sylvia atricapilla* Brutvogel auf dem Pellopones // J. Ornithol. 1990. Vol. 131. № 2. P. 167–171.
- Odum E., Kuenzler R. Measurement of territory and home range size in birds // Auk. 1955, Vol. 72. № 2. P. 128–137.
- Payevsky V.A. Breeding biology, morphometrics, and population dynamics of *Sylvia* warblers in the Eastern Baltic // Avian. Ecol. Behav. 1999. Vol. 2. P. 19–50.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ЭТОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛОКАЛЬНЫХ ПОСЕЛЕНИЙ ПЕНОЧКИ-ВЕСНИЧКИ В СПЛОШНЫХ И ОСТРОВНЫХ ЛЕСАХ КИЛЬМЕЗСКОГО РАЙОНА КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Т.А. Миронова

Удмуртский госуниверситет, г. Ижевск

К настоящему времени почти повсеместно в результате сведения лесных массивов сформировалась так называемая пятнистая среда. Понять характер и направленность изменений, происходящих в популяциях птиц в такой среде, можно на примере конкретных фоновых видов, одним из которых является пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus* L.).

Цель данной работы — сравнение пространственно-этологической структуры поселений пеночки-веснички в сплошных и островных лесах. Исходя из цели поставлены следующие задачи: 1) изучить формирование и динамику пространственной структуры поселений пеночки-веснички в различных лесных местообитаниях; 2) провести сравнительное изучение территориального поведения в островных и в сплошных лесах; 3) выявить факторы, влияющие на площадь токовой территории веснички.

Для изучения структуры токовых территорий был применен метод точечного картирования (Odum, Kuenzler, 1955). В процессе работы отмечались все поющие птицы и особенности их поведения. Отлов птиц производился паутинными сетями. Для индивидуального мечения использовались стандартные алюминиевые кольца и цветные кольца из пластика. Статистическая обработка данных проводилась методами корреляционного и дисперсионного анализов.

Собственные исследования проводились с мая по июль в 2004 и 2005 гг. в островном массиве площадью 2 га. Он располагается среди сельскохозяй-

ственных полей в 500 метрах от плакорного леса в Кильмезском районе Кировской области. Колок представляет собой участок смешанного леса с преобладанием березы. Проведено 608 часов наблюдений, в ходе которых зарегистрировано 34 вида птиц (18 из них гнездящиеся), окольцовано 160 особей, найдено и описано 27 гнезд. Всего заполнено 64 карты посещения участка, отмечено 911 территориальных перемещений веснички. Кроме того, был проведен анализ данных, полученных студентами кафедры экологии животных с 1982 по 1997 гг. в колках площадью от 0,08 до 3,1 га. С учетом этих данных было закартировано и прослежено изменение в течение гнездового сезона 88 территорий пеночки-веснички. Территории описаны по 19 параметрам.

Численность пеночки-веснички в изучаемых колках претерпевала ежегодные изменения. В колках площадью менее 1 га с увеличением площади увеличивались численность и количество пар. Однако в колках площадью более 1 га такой зависимости не наблюдалось. Среднее значение плотности поселений составило 1,94 пар/га. Наибольшая плотность наблюдалась в колках площадью менее 1 га. Плотность возрастала с уменьшением площади ($r = -0,56$; $p = 0,00005$).

Среднее значение площади токовой территории составило 0,138 га. При этом в колках площадью менее 1 га это значение составило 0,072 га, а в колках площадью более 1 га — 0,175 га. В течение гнездового цикла токовые территории уменьшались и все больше удалялись от гнезда. При увеличении плотности поселений площадь токовой территории уменьшалась ($r = -0,42$; $p = 0,003$).

При исследовании влияния различных факторов на площадь токовой территории обнаружилось, что многие из них коррелируют между собой. Наиболее значительной оказалась корреляция многих факторов с площадью колка. Площадь токовых территорий веснички определялась площадью островных лесов, сомкнутостью крон, долей пихты и ели в первом и втором ярусах, долей кустарников в третьем ярусе и высотой основного яруса ($p < 0,05$). В колках наименьшей площади наибольшее значение имели площади островных лесов, доля пихты и ели в первом ярусе, доля кустарников в третьем ярусе и ширина островного леса.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ АЛЛОЗИМНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ (*APODEMUS* (S.) *URALENSIS* PALLAS) НА ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕГО УРАЛА

М.В. Модоров, Е.В. Антонова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Использование аллозимных маркеров позволяет четко разделять симпатрические виды рода *Apodemus* (Межжерин, 1990; Лавренченко, Лихнова, 1995

и др.). Это наблюдение привело к широкомасштабному применению методов аллозимного анализа при решении спорных вопросов систематики рода лесных мышей (Межжерин, Зыков, 1991; Filippucci et al., 2002 и др.). Территория Среднего Урала не вошла в зону исследований систематиков, поскольку в этом районе обитает два вида данного рода — *Apodemus (S.) uralensis* Pallas, 1811 и *A. agrarius* Pallas, 1771 (Пантелеев, 1998), хорошо различимых по морфологии. Работы, направленные на решение проблем внутривидовой систематики малой лесной мыши, также обошли вниманием изучаемую нами территорию (Богданов, 2004). Цель данной работы — изучение уровня аллозимной изменчивости и генетической обособленности популяций малой лесной мыши на территории Среднего Урала.

Материалом для работы послужили животные, отловленные на территории национального парка «Припышминские боры» (28 особей), природного парка «Оленьи ручьи» (14), Ботанического сада УрО РАН (16) и биологической станции УрГУ (11). Изоферментный анализ проводили на почках согласно принятым методикам (Ульянова и др., 2004). Исследованы следующие ферментные системы: AAT (Е.С. 2.6.1.1) — 2 локуса, 6-PGDH (Е.С. 1.1.1.44), G-6PDH (Е.С. 1.1.1.49), LDH (Е.С. 1.1.1.27) — 2 локуса, SOD (Е.С. 1.15.1.1) — 2 локуса, IDH (Е.С. 1.1.1.42) — 1 локус, DIA (Е.С. 1.6.99.1) — 2 локуса, ME (Е.С. 1.1.1.40) — 2 локуса, MDH (Е.С. 1.1.1.37) — 2 локуса. Локус считали полиморфным, если частота встречаемости гетерозигот была больше 5%. Межпопуляционные различия выявляли при помощи коэффициентов генетических расстояний (Nei, 1973). Статистическая обработка данных проведена в программах BIOSYS-2 (Swofford, Selander, 1981) и STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc., 2001).

Из 15 изученных локусов полиморфным оказался один — 6-Pgdh, он был представлен двумя аллелями. Остальные локусы — мономорфны, редких аллелей в них не обнаружено. При расчете теоретически ожидаемых частот генотипов было установлено, что во всех популяциях их соотношение не отклоняется от соотношения, рассчитанного по правилу Харди-Вайнберга (таблица). Стандартная ошибка показателей гетерозиготности (H_o и H_e) равна им, поэтому делать какие-либо выводы на основе этих значений преждевременно.

Наиболее близкими в генетическом отношении были популяции из заповедных территорий «Оленьи ручьи» и «Припышминские боры» ($D=0,00001$). Близка к ним и популяция «Ботанический сад» ($D=0,0007$). Дальше от этих трех популяций на дендрограмме расположена выборка «Биостанция», однако генетическое расстояние невелико ($D=0,019$). Таким образом, данные популяции генетически близки и могут быть объединены в одну при сопоставлении с выборками из других районов ареала.

В результате анализа литературных данных (Межжерин, 1987, 1990; Межжерин, Зыков, 1991; Межжерин, Михайленко, 1991; Лавренченко, Лихно-

Таблица. Значения основных показателей генетического полиморфизма в популяциях малой лесной мыши

Популяция	Аллели		Критерии оценки			
	2	3	χ^2	p	H_0	H_e
Биостанция	0,136	0,864	0,175	0,675	0,018	0,016
Оленьи ручьи	0,714	0,286	0,002	0,961	0,029	0,028
Ботанический сад	0,563	0,438	1,173	0,279	0,025	0,034
Припышминские боры	0,714	0,286	0,584	0,445	0,024	0,028

Примечание. 2 — частота «быстрого» аллеля локуса 6-Pgdh, 3 — частота «медленного» аллеля, χ^2 — отклонение распределения генотипов от ожидаемого на основании принципа Харди-Вайнберга, p — уровень значимости, средняя гетерозиготность (H_0 — наблюдаемая, H_e — ожидаемая).

ва, 1995; Filippucci et al., 2002; Богданов, 2004) оказалось, что иногда авторы объединяли одну или несколько популяций, рассматривая их как единую совокупность особей. Мы анализировали данные разных авторов только по тем выборкам, в которых число особей превышало 10 экземпляров. Поскольку идея разделения *Apodemus (S.) uralensis* на несколько видов (Орлов и др., 1996) не получила всеобщего признания (Челомина и др., 1998; Павлинов, 2003; Богданов, 2004), мы использовали данные обо всех популяциях вида *Apodemus (S.) uralensis*, а также его синонима *A. microps* (Богданов, 2001). Отметим, что унификация результатов аллозимного анализа, полученных разными авторами, — процесс творческий. Однако сравнение возможно, так как обширные участки ареала вида были описаны едиными коллективами. Допускаем, что частота аллелей географически близких выборок схожа.

Сравнение данных по 15 локусам, рассматриваемых в нашей работе, с литературными данными показало, что 8 из них были мономорфными, причем Ldh-2, Sod-1, Me-2, G-6Pdh, Mdh-1 имели редкие аллели (< 5%), а Sod-2, Mdh-2, Dia-2 — абсолютно мономорфны. У 6 локусов (Aat-1,2, Ldh-1, Idh-1, Me-1, Dia-1) полиморфизм проявляется лишь в одной из изученных популяций. Локус 6-Pgdh изменчив на значительной части ареала вида. Он представлен двумя распространенными и двумя редкими (их частота не превышает 2,4%) аллелями. Для иллюстрации изменчивости 6-Pgdh была составлена карта-схема (рис. 1).

Расселение вида, по-видимому, шло с территории Восточной Европы (Богданов, 2004), поэтому можно ожидать, что генетическое разнообразие



Рис. 1. Карта частот аллелей 6-Pgdh малой лесной мыши из разных частей ареала.

Цифрами обозначены частоты аллелей из работ: 1 — Filippucci et al., 2002 (N=105), 2 и 3 — Богданов, 2005 (N=86 и N=35 соответственно), 4 — Межжгерин, Зыков, 1991 (N=39), 5 — Межжгерин, 1990 (N=10), 6 — Лавренченко, Лихнова, 1995 (N=62), 7 — Межжгерин, 1987 (N=23), 8 — наши данные, объединенные для 4 популяций (N=69), 9 и 10 — Межжгерин, Михайленко, 1991 (Молдавия и Вост. Украина, N=82; Кабардино-Балкария, N=14). Знаком «?» обозначен аллель, частота которого менее 20%. Буквами обозначены территории отловов в работах следующих авторов: А — Filippucci et al., 2002; В и С — Богданов, 2005; D — территория наших отловов. Римскими цифрами обозначены аллели с разной анодной подвижностью: I — наиболее «быстрый», II — «быстрый», III — «медленный», IV — «наиболее медленный».

восточных популяции будет ниже, чем западных. Возможно, это утверждение справедливо для выборок с Алтая и Средней Азии, относимой А.С. Богдановым к азиатской «расе», в которых произошло полное вытеснение одного из распространенных аллелей локуса 6-Pgdh. В нашей объединенной выборке такого вытеснения мы не наблюдали (рис. 2), поэтому предполагаем, что на территории Среднего Урала обитает европейская или некая новая, еще не описанная «раса» (Орлов и др., 1996) малой лесной мыши.

Авторы выражают благодарность к.б.н. В.Л. Семерикову и к.б.н. А.С. Богданову за помощь в постановке методики, к.б.н. К.И. Бердугину и А.И.

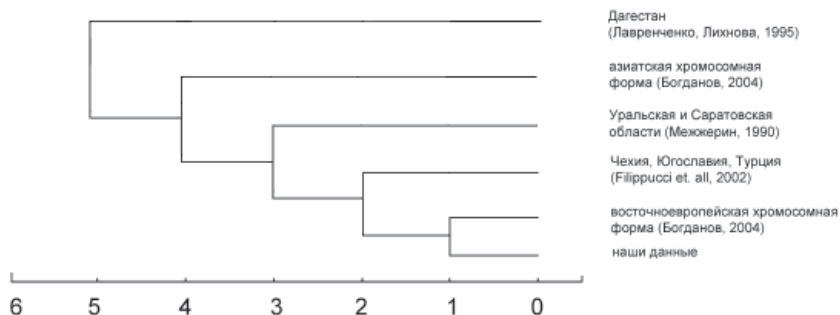


Рис. 2. Результаты кластерного анализа: дендрограмма построена с использованием невзвешенных парно-групповых средних на основании частот встречаемости аллелей 15 локусов малой лесной мыши.

Улитко за помощь при проведении полевых работ, а также д.б.н. В.Н. Позолотиной за помощь на всех этапах работы.

Работы выполнены при финансовой поддержке программы развития ведущих научных школ (проект 2006-РП-112.0/001/337).

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ПО СТРУКТУРЕ И СУТОЧНОЙ ДИНАМИКЕ НАСЕЛЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ТРАВСТОЯ В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ВЫБРОСАМИ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО КОМБИНАТА

А.В. Нестерков

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Данная работа посвящена анализу структуры и суточной динамики населения хортобионтов в условиях техногенного загрязнения. Сбор материала произведен на двух участках, расположенных на разном удалении к западу от Среднеуральского медеплавильного завода (г. Ревда Свердловской обл.): в импактной (1,5 км от завода) и фоновой (30 км) зонах. В каждой зоне заложили по 3 пробные площадки, представляющие собой луговые местообитания. Хортобионтов учитывали кошением энтомологическим сачком (диаметр 0,2 м), каждая проба включала 20 взмахов. Укосы производили круглосуточно, в течение трех дней (с 21 по 24 августа 2004 г.), через каждые 4 часа (в 24.00, 04.00, 08.00, 12.00, 16.00 и 20.00) одновременно трое учетчиков, регулярно

сменявших рабочие участки. Всего собрано 81 932 экземпляра (41 298 — в импактной и 40 634 — в фоновой зонах) из 107 проб (53 — в импактной и 54 — в фоновой зонах). Общий список составил 55 таксонов ранга отрядов, подотрядов и семейств. Дальнейший анализ произведен для ряда наиболее обильных групп, как таксономических, так и сборных.

Обилие модельных групп (табл. 1) существенно различается в разных зонах: коллемболы, хищные клопы, жуки-фитофаги и пауки преобладают в фоновой, а цикадки, клопы-фитофаги и двукрылые — в импактной. Несмотря

Таблица 1. Обилие (экз./пробу) модельных групп в зонах с разной техногенной нагрузкой

Группа	Зона нагрузки		Критерий Манна-Уитни, $U(1;105)$	p -уровень
	фоновая	импактная		
коллемболы	225,89±24,25	108,75±19,74	752,50	<<0,001
цикадки	99,96±12,84	166,09±20,01	1022,00	0,0108
клопы хищные	15,30±2,25	2,30±0,53	328,00	<<0,001
клопы-фитофаги	15,24±1,96	26,26±2,71	785,50	0,0001
жуки-фитофаги	13,94±1,41	6,47±0,89	751,50	<<0,001
двукрылые	41,56±5,65	251,30±20,51	96,50	<<0,001
пауки	73,35±5,72	50,96±7,55	864,00	0,0004
прочие группы	267,24±22,76	167,06±18,66	864,50	0,0004

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа влияния времени суток на обилие модельных групп в зонах с разной техногенной нагрузкой

группа	зона нагрузки			
	фоновая		импактная	
	$F(5,45)$	p -уровень	$F(5,45)$	p -уровень
коллемболы	1,58	0,19	6,19	<<0,001
цикадки	1,89	0,11	1,73	0,15
клопы хищные	1,25	0,30	1,75	0,14
клопы-фитофаги	0,89	0,49	0,42	0,83
жуки-фитофаги	5,16	<<0,001	1,07	0,39
двукрылые	2,97	0,02	8,61	<<0,001
пауки	3,78	0,01	10,10	<<0,001

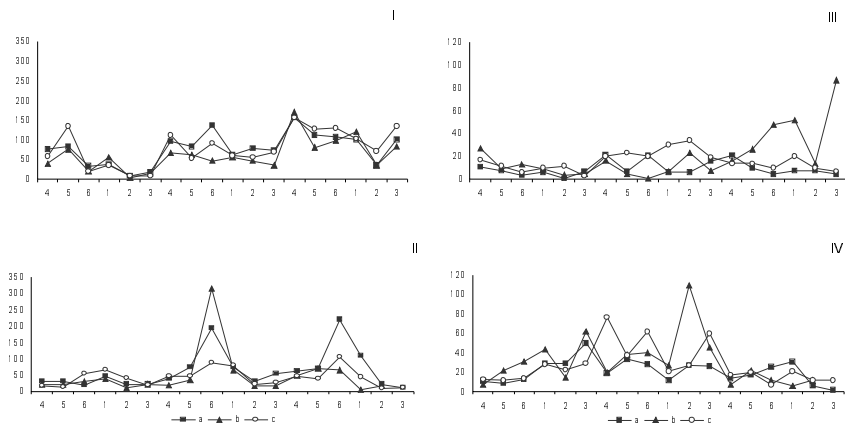


Рисунок. Суточная динамика обилия (экз./пробу) пауков (I — в фоновой, II — в импактной зонах) и клопов-фитофагов (III — в фоновой, IV — в импактной зонах): a, b и c — пробные площадки; по оси абсцисс — время суток: 1 = 24.00 ч., 2 = 04.00 ч., 3 = 08.00 ч., 4 = 12.00 ч., 5 = 16.00 ч., 6 = 20.00 ч..

ря на это, общее обилие в зонах соотносимо (779,21 экз./пробу — в импактной и 752,48 — в фоновой).

В отдельных случаях фактор времени суток оказывает большое влияние на динамику численности модельных групп (табл. 2). Так, для двукрылых и пауков он значим в обеих зонах; для коллембол — только в импактной, для жуков-фитофагов — только в фоновой зоне. Для прочих модельных групп зависимость обилия от времени суток не выявлена.

В качестве примера суточная динамика визуализирована для группы, демонстрирующей её в обеих зонах (пауки), и группы, не проявляющей ни в одной из зон (клопы-фитофаги).

Четкого соответствия пиков и спадов численности модельных групп на площадках в большинстве случаев не наблюдается. Тем не менее, однозначные выводы на данном этапе обработки материала делать рано. Очевидно, что помимо рассмотренных, существует много неучтенных факторов, влияющих на структуру комплекса хортобионтов. Их выявление предполагается осуществлять в дальнейших исследованиях.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (04-04-96104) и программы развития системы ведущих научных школ (проект 2006-РП-112.0/001/337).

ФИТОИНДИКАЦИЯ ЗАГРЯЗНЕНИЙ ВОЗДУХА ГОРОДСКИХ ТЕРРИТОРИЙ

М.С. Новикова*, В.А. Артемьева**, Д.А. Свиридова**

*МОУ «СОШ № 4», г. Миасс

**ГОУ СПО «МАМТ», г. Миасс

Задачи работы: 1) определение состояния окружающей среды г. Миасса с использованием, во-первых, методов лишеноиндикации на основе индекса чистоты воздуха (ИЧВ) и, во-вторых, комплекса признаков хвойных; 2) оценка разрешающих возможностей данных методов.

В северном, центральном и южном районах г. Миасса заложены и описаны 23 пробные площади.

Выявлен 21 вид эпифитных лишайников, относящиеся к 12 родам. На изученных пробных площадях наиболее часто встречаются представители родов *Hypogymnia* и *Parmelia*. В всех выделенных на основании ИЧВ зонах загрязнения встречаются рода *Parmelia*, *Evernia*, *Melanelia*, *Xanthoria* и *Physcia*. Не выявлены таксоны, которые могут однозначно диагностировать предел стрессирующего фактора (концентрация SO_2 в воздухе). Анализ встречаемости видов на пробных площадях показал изменение присутствия групп видов 1в градиенте загрязнения. Например, от зоны I (концентрация $\text{SO}_2=250\text{--}300\text{ мкг/м}^3$) к зоне III (80–140 мкг/м^3) частота встречаемости видов родов: *Hypogymnia* и *Melanelia* возрастает. По одному виду отмечено на пробных площадках с концентрацией CO 14,2–45,0 мкг/м^3 (превышение ПДК в 9 раз). Максимальное число видов лишайников (7–9) соответствует III зоне (концентрация CO 1,6 мкг/м^3 ; ИЧВ 26,0–27,7).

Для определения состояния *Pinus silvestris* L. регистрировались 12 параметров состояния фотосинтетического аппарата. Установлено, что с возрастанием уровня загрязнения происходит уменьшение длины хвои, возрастание веса хвои, увеличение числа некрозов. Наибольший размах колебаний веса хвои выявлены при наибольшем загрязнении.

В ходе работ две пробы хвои сосны были отобраны на участках, для которых оценки чистоты воздуха отсутствовали. Предполагалось на основании анализа биометрических признаков хвои сделать прогноз о качестве воздуха. Однако полученные результаты позволяют сделать заключение о невысокой разрешающей способности использованных экспресс-методов анализа уровня загрязнения воздуха.

Работа выполнена при содействии Миасского управления по экологии и природопользованию под руководством П.Е. Брусянина.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ МЕДИЦИНСКИХ ПИЯВОК (*HIRUDO MEDICINALIS* L.) ИЗ ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ И ВЫРАЩЕННЫХ В ИСКУССТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ БИОФАБРИКИ

Е.С. Нохрина *, Е.А. Басмаджян **, Л.В. Черная **, Л.А. Ковальчук **

* Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

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

В настоящее время в медицине все чаще используется нетрадиционный высокоэффективный метод лечения — гирудотерапия. Для лечения пригодны только половозрелые особи *Hirudo medicinalis* L. В естественных условиях пиявки питаются кровью представителей всех классов позвоночных, отдавая предпочтение лягушкам и млекопитающим, и достигают половозрелости на третий год жизни. В лабораторных условиях (на биофабриках) в результате применения эффективных способов кормления (при содержании их в банках с отстоянной водой и регулярном кормлении кровью с бойни) можно вырастить половозрелую медицинскую пиявку за 12–18 месяцев (Лукин, 1976).

В связи с ростом спроса на медицинскую пиявку происходит и ее интенсивный отлов из естественных водоемов. Поэтому сравнительные исследования физиологического состояния медицинской пиявки из природных популяций и выращенных в искусственных условиях сегодня чрезвычайно актуальны.

В экспериментах использовали половозрелых особей медицинской пиявки, отловленных в Тамбовской области и выращенных на Балаковской биофабрике (Саратовская область). Определение энергетического обмена пиявок проводили по потреблению кислорода с помощью газоанализатора МН-5130. Уровень накопления Cu, Zn, Pb и Cd (мкг/г сырого веса) в тканях пиявок определяли методом атомной абсорбции на спектрофотометре ААС-3 (Хавезов, Цалев, 1983) после обработки проб методом «мокрого» озоления (Никаноров и др., 1993).

Установлено, что пиявки, выращенные в искусственных условиях на биофабрике, интенсивнее потребляют кислород, чем пиявки из природных популяций. Уровень энергетического обмена голодных пиявок с биофабрики превышает интенсивность потребления кислорода сытых пиявок в семь раз.

Обнаружено, что уровень содержания Cu, Zn, Pb в тканях медицинской пиявки из природной популяции не превышает концентраций этих тяжелых металлов у кровососущих пиявок из фоновых водоемов (Никаноров и др., 1993), при этом медицинские пиявки из природной популяции не накаплива-

ют Cd. Пиявки, выращенные на биофабрике, отличаются достоверно более высоким содержанием всех исследованных микроэлементов, причем фоновым значениям соответствует только содержание Cu в тканях этих пиявок, а концентрации Zn, Pb и Cd соответствуют концентрациям этих токсикантов у пиявок из загрязненных водоемов (Ковальчук, Черная, 2002).

Высокий уровень микроэлементного обмена у пиявок с биофабрики, вероятно, определяется как качеством воды, в которой содержатся пиявки, так и качеством и количеством крови крупного рогатого скота, которой они питаются. Высокий уровень энергетического обмена способствует более интенсивной и эффективной биоаккумуляции ксенобиотиков. Следует заметить, что на биоаккумуляцию тяжелых металлов возраст пиявок не влияет, а определяющими факторами являются условия обитания (содержания) и качество потребляемого корма.

ЛИТЕРАТУРА

- Ковальчук Л. А., Черная Л. В. Особенности аккумуляции тяжелых цветных металлов тканями пиявок, обитающих в водоемах Среднего Урала // Экологические проблемы горных территорий. Екатеринбург, 2002. С. 262–266.
- Лукин Е. И. Пиявки пресных и солоноватых водоемов. В серии: Фауна СССР. Пиявки. Т.1. Л.: Наука, 1976, 484 с.
- Никаноров А.М., Жулидов А.В., Емец В.М. Тяжелые металлы в организмах ветлендов России. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. 283 с.
- Хавезов И., Цалев Д. Атомно-абсорбционный анализ: Пер. с болг. Г. А. Шейниной / Под ред. С. З. Яковлевой. Л.: Химия, 1983. 144 с.

ВЛИЯНИЕ СТРУКТУРЫ МЕСТООБИТАНИЙ НА ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ОРНИТОЦЕНОЗОВ

А.В. Обухов

Удмуртский госуниверситет, г. Ижевск

В настоящее время, в связи с усилением антропогенной трансформации ландшафтов, вопросы, касающиеся оценки и сохранения видового разнообразия, являются весьма актуальными. Вопрос о видовом разнообразии птиц на сегодняшний день довольно хорошо изучен и неплохо освещен в литературе. Однако большой интерес представляют данные по новым районам исследования, а также использование новых методических подходов.

Цель работы: оценить роль биотопических факторов в определении видового разнообразия орнитоценозов. Для достижения цели необходимо было

решить следующие задачи: 1) выявить на исследуемом участке различные биотопические выделы; 2) выделить участки с большим и малым видовым разнообразием; 3) описать выбранные выделы и участки с различными уровнями видового разнообразия; 4) выявить структуру населения птиц на исследуемом участке; 5) определить уровни видового разнообразия в различных биотопах исследуемого участка; 6) выявить факторы, имеющие наибольшее значение в определении видового разнообразия орнитоценозов.

Исследования проводились в Кильмезском районе Кировской области вблизи границы с Удмуртской Республикой в весенне-летние сезоны 2004–2005 гг. На учетной площадке (18 га), заложенной в массиве пойменного смешанного леса, были выделены структурно различающихся участки и произведено их детальное описание. На этих участках выявлялись видовой состав и плотность населения птиц. Учеты проводили методом картографирования (Приедниекс и др., 1986).

Распределение птиц в пределах лесного массива было крайне неравномерным. Участки с высокими уровнями видового разнообразия и плотности населения птиц чередовались с участками, на которых данные показатели были очень низки.

На исследуемой площадке было выявлено пять участков с высоким уровнем видового разнообразия и пять участков с низким. Участки с высоким уровнем видового разнообразия орнитоценозов ($H=1,73-2,37$) характеризовались большим разнообразием деревьев и кустарников, средними значениями суммарной сомкнутости крон, высокой фаунностью, наличием большого количества дупел, высоким и густым травянистым покровом. Участки с минимальными значениями видового разнообразия ($H=0-1,39$) отличались бедностью структуры фитоценозов: упрощенной ярусной структурой, преобладанием в основном ярусе растительности темнохвойных видов деревьев (пихта, ель) и липы, незначительной высотой основного яруса растительности. Суммарная сомкнутость крон на этих участках превышала среднее значение и достигала 90%. Почти все участки с низким уровнем видового разнообразия характеризовались низкими значениями фаунности, малым количеством дупел или их отсутствием, а также бедным травянистым покровом.

Таким образом, наибольшее значение в определении видового разнообразия орнитоценозов исследуемого участка имели тип и состав древостоя основного яруса растительности, степень сомкнутости полога различных ярусов растительности, высота деревьев основного яруса, степень развития яруса подроста и подлеска, наличие мест пригодных для размещения гнезд. Интегральным фактором, влияющим на видовое разнообразие орнитоценозов исследуемого участка, являлась сложность структуры фитоценозов.

ИЗУЧЕНИЕ МЕХАНИЗМОВ МЕТАБОЛИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ В ОРГАНИЗМЕ *APODEMUS (SYLVAEMUS) URALENSIS*, ОБИТАЮЩЕЙ НА ТЕРРИТОРИИ ВУРСА

Н.А. Орехова, Л.Н. Расина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Резистентность физиологического состояния к антропогенным воздействиям формируется генетически обусловленными гомеостатическими взаимосвязями и во многом определяется способностью организма регулировать уровень окислительного метаболизма в системе взаимоотношений углеводного и липидного обмена.

Цель работы: изучение метаболических изменений и механизмов их регуляции в организме *Apodemus (Sylvaemus) uralensis*, длительно обитающей на радиационно-загрязненной территории ВУРСа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования — сеголетки малой лесной мыши, не принимавшие участия в размножении, обитающие на контрольной и радиационно-загрязненной территории Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа) с уровнем активности почвы по радиостронцию 0,2 Ки/км² и 500 Ки/км² соответственно. Органы и ткани, подлежащие изучению: сердце, надпочечники, печень, плазма периферической крови.

Метаболические изменения исследовали по: 1) состоянию липидного обмена с помощью определения содержания общих липидов фосфованилиновым методом (Zollner, Kirsch, 1962; Knicht et al., 1972) и вторичных продуктов перекисного окисления липидов в реакции с тиобарбитуровой кислотой (ТБК-АП) (Стальная, 1978); 2) уровню углеводного обмена путем определения содержания гликогена в печени колориметрическим методом (Krisman, 1962).

Статистическая обработка данных проведена с использованием пакетов прикладных программ STATISTICA и STATGRAPHICS.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Окислительный метаболизм относится к одной из ключевых характеристик острого и низкоинтенсивного лучевого воздействий на клетки, ткани и организм в целом. Процесс перекисного окисления липидов биологических мембран определяет патологический эффект, сдерживание этого процесса принадлежит антиоксидантной системе. Липидному обмену отводится ведущая роль в

регуляции окислительного метаболизма, поскольку липиды в качестве субстрата окисления являются источником токсических продуктов, пластических веществ для синтеза энергии и гормонов. Углеводный обмен регулирует интенсивность окислительных процессов, в результате чего детерминирует пути поддержания энергетического баланса в организме.

Исследуемые органы и ткани животных «чистой» и загрязненной территорий адекватно отражают происходящие в результате длительного действия радиации изменения обмена.

Липидный обмен в сердце животных из зоны ВУРСа характеризуется увеличением количества продуктов перекисного окисления липидов (ТБК-АП) до 127% от контроля (рис. 1) при незначительном снижении (до 92%) содержания общих липидов. Это может быть обусловлено активацией β -окисления жирных кислот, участвующих в АТФ-обеспечении нормально функционирующего миокарда, и свидетельствует о повышении его сократительной функции за счет некоторого усиления энергообразования и снижении восстановления количества липидов в структуре биомембран (Bing, 1954; Владимиров, 1972; Меерсон, 1978; Макарова, Чернов и др., 2005).

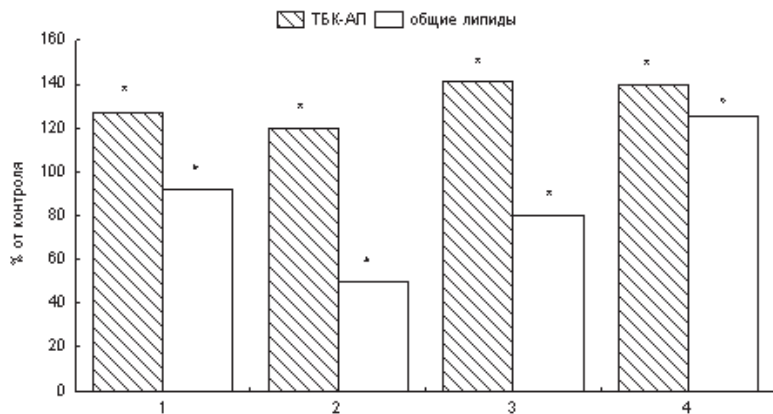


Рис. 1. Изменения липидного обмена в организме малой лесной мыши, обитающей на радиационно-загрязненной территории (* — $p < 0,05$): 1 — сердце, 2 — надпочечники, 3 — печень, 4 — плазма крови.

В надпочечниках, являющихся регулятором белкового, липидного, углеводного и водно-солевого обмена в организме, повышение у животных с импактного участка уровня продуктов перекисного окисления липидов до 120%

и значительное (до 50%) снижение содержания общих липидов характеризуют увеличение количества липидов, вовлеченных в синтез стероидных гормонов, что указывает на повышение секреторной функции коры надпочечников (Панин, 1983; Бохински, 1987).

В печени, как основном депо липидов организма, у хронически облучаемых животных до 80% снижено содержание липидов. Это связывают с активацией липолитических ферментов, регулируемой секреторной функцией надпочечников (Киршенблат, 1971). Параллельное усиление процессов перекисного окисления липидов, на которое указывает повышение до 140% содержания ТБК-АП, характеризует повышение проницаемости биомембран и изменение их регуляторной функции (Demorponlos et al., 1980).

В плазме периферической крови повышен до 125% уровень общих липидов за счет усиления транспортной функции печени, что свидетельствует о более высоком уровне липидного обмена в организме. Он детерминирует усиление процессов перекисного окисления липидов, которое мы наблюдаем по увеличению до 122% содержания ТБК-АП в плазме. Одинаковый масштаб выраженности этих взаимозависимых и параллельно протекающих процессов в организме отражает степень функционирования антиоксидантной системы, соответствующую уровню окислительных процессов.

Уровень углеводного обмена в организме также более высокий, поскольку почти до 50% (рис. 2) снижено содержание гликогена в печени, возможно, в результате его окислительного распада и вовлечения продуктов окисления в энергообразующие процессы.

Вместе с тем распределение животных в изучаемой выборке показывает увеличение неоднородности индивидуальной реакции особей на обитание

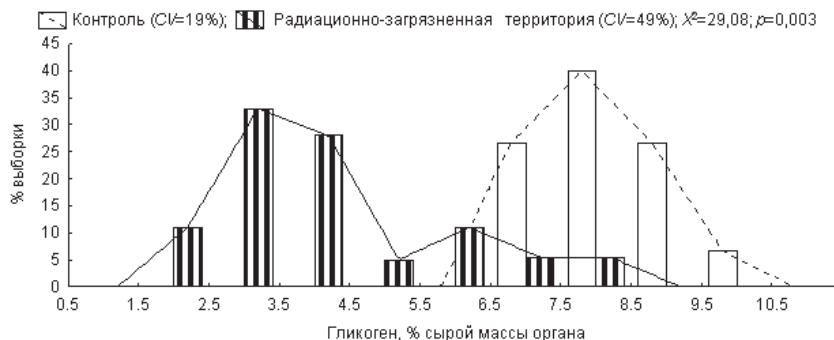


Рис. 2. Содержание гликогена в печени малой лесной мыши.

в радиационной среде. Около 20% особей имеет более высокое содержание гликогена в печени. Следовательно, углеводный обмен в их организме направлен не на рост окислительных метаболитов, как источников энергии, а на формирование более экономичного механизма использования гликогена.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У малой лесной мыши, обитающей на радиационно-загрязненной территории ВУРСа, установлены биохимические изменения метаболических процессов. Они формируют физиологическое состояние, отличающееся повышением уровня окислительного метаболизма липидов и углеводов в органах и тканях. Изменения сопровождаются увеличением функциональной активности сердца вследствие возрастания окислительного распада липидов, как субстрата энергообразования; секреторной функции коры надпочечников из-за увеличения количества липидов, вовлеченных в синтез стероидных гормонов; транспортной функции печени вследствие повышенной потребности в продуктах окисления, как субстрата для возросших пластических и энергетических процессов.

Повышенный уровень окислительного метаболизма не сбалансирован с восстановлением в печени уровня липидов и гликогена, являющихся пластическими и энергетическими ресурсами, и направлен на истощение функциональных резервов организма.

ЗАПАСЫ НАПОЧВЕННОЙ МОРТМАССЫ НА ВЫРУБКАХ РАЗЛИЧНОГО ВОЗРАСТА В СОСНЯКАХ ЛИШАЙНИКОВЫХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ

А.В. Папов

Институт леса СО РАН, г. Красноярск

Увеличение концентрации углекислого газа в атмосфере и ожидаемые в этой связи изменения глобального климата активизировали исследование планетарной роли лесных экосистем как мощного резервуара аккумуляции атмосферного углерода. Таежные (бореальные) леса, основные площади которых сосредоточены в России и Канаде (соответственно 60 и 30% от общей площади тайги Евразии и Северной Америки), покрывают порядка 20 млн. км² земной поверхности. Эти экосистемы, характеризующиеся высокой организованностью, возобновляемостью и длительными периодами удержания углерода, играют важную роль в качестве модулятора глобального климата и «стока CO₂» в процессах секвестрирования атмосферного углерода.

Рубки главного пользования (в частности сплошнолесосечные рубки) — один из наиболее значимых факторов, влияющих на углеродный баланс лесных экосистем бореальной зоны. После рубки, помимо значительного снижения фотосинтетической ассимиляции углерода, большое количество мертвого органического вещества (в виде порубочных остатков и свежего опада) попадает на поверхность почвы. С потерей экранирующего эффекта древесного полога солнечные лучи беспрепятственно достигают поверхности почвы и существенно изменяют гидротермический режим нарушенной территории. На вырубках, по сравнению с лесом, температура почвы и приземного слоя воздуха выше, а поступление влаги с атмосферными осадками превышает ее расход на испарение и транспирацию, тем самым создавая возможность избыточного увлажнения (Орфанитский, Орфанитская, 1971). Ввиду того, что температура и влажность являются факторами, непосредственно влияющими на интенсивность биогенных окислительных процессов, их увеличение и совместная обусловленность может способствовать интенсификации процессов биоразложения (Орфанитский, Орфанитская, 1971; Yanai et al., 2000, 2003). При разложении часть мертвого органического материала последовательно трансформируется в подгоризонты ферментации (*OF*) и гумификации (*OH*) или переходит в растворимое состояние и перемещается в почву, но большая часть (до 70–80%) минерализуется и в виде CO_2 возвращается в атмосферу. Ситуация усугубляется тем, что вследствие суровых климатических условий и замедленных биологических процессов лесовосстановление в бореальной зоне занимает многие десятилетия, порой до нескольких сотен лет (Векшин и др., 2001; Куваев и др., 2001; Ильчуков, 2003).

Известно, что в Красноярском крае ежегодно вырубается около 50 тыс. га лесов (Векшин и др., 2001). В результате интенсивных рубок в лесах Сибири за последнее десятилетие накопилось более 10 млн. га вырубок. Все это может нарушить сложившееся равновесие природных процессов и повлиять на изменения углеродного обмена наземных экосистем с атмосферой в локальном и даже в глобальном масштабе.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами исследований являлись сплошные вырубки в сосняках липайниковых средней тайге Центральной Сибири на разных стадиях послерубочной сукцессии: три — свежих, три — пятилетней давности и три участка, со времени рубки которых прошло 15 лет. Район исследований находится в междуречье рек Хойба и Тугулан в северной части Тугуланской котловины Западно-Сибирской низменности (Туруханский район Красноярского края). Геоморфология, литология и климат района способствуют сильному развитию болот. Заболоченность территории местами достигает 80%, составляя в среднем 55–60% (Wirth et al., 1999; Lloyd et al., 2002).

Для изучения послерубочной сукцессии использован хронологический подход. Суть его заключается в том, что участки на разных этапах сукцессионного процесса представляются как различные фазы восстановления нарушенной экосистемы (Yanai et al., 2000).

Для оценки запасов порубочных остатков и органического вещества лесной подстилки была использована методика, предложенная Ван-Вагнером, а затем усовершенствованная Брауном и Мак Реем (Валендик и др., 2000). Был проведен подсчет числа пересечений порубочных остатков диаметрами от 0,7 до 2,5 см и от 2,5 до 7,5 см вдоль сторон равносторонних 15-метровых треугольников. Для порубочных остатков более диаметром 7,5 см фиксировали диаметр и состояние древесины по степени разложения. В вычислениях использовали упрощенные формулы Брауна (M — запас порубочных остатков, n — число пересечений, d — диаметр, N — число трансект, l — длина трансекты):

$M = 1,825 \, n \, c / N \, l$ — для частиц диаметром 0,7–2,5 см;

$M = 14,52 \, n \, c / N \, l$ — 2,5–7,5 см;

$M = 4,656 \, \Sigma d^2 \, c / N \, l$ — более 7,5 см для неразложившейся древесины;

$M = 3,492 \, \Sigma d^2 \, c / N \, l$ — более 7,5 см для разлагающейся древесины.

Число таких треугольников составляло не менее четырех для каждой вырубki. Вдоль трансект отбирали образцы лесной подстилки на площадках размером 0,20 x 0,25 м, которые в дальнейшем разбирали по фракциям, высушивали до абсолютно сухого состояния и взвешивали.

Из-за высокой гетерогенности нарушенной территории, запасы порубочных остатков (с целью корректировки формул и более точной оценки) рассчитывались как средневзвешенная величина с учетом процентного соотношения площадей основных технологических элементов вырубки от общей площади.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Установлено, что спустя 15 лет после рубки общая масса порубочных остатков сокращается на 80% (с 31,3 до 6,24 т/га) (рис. 1). Это согласуется с литературными данными. Так, в одной работе отмечалось, что около 85% порубочных остатков разлагается в течение 15 лет после рубки (Yanai, 2000), а в другой (Arthur et al., 1993) было обнаружено сокращение массы порубочных остатков на 90% через 23 года после начала сукцессионного процесса. Запасы древесных остатков диаметром 2,5–7,5 см уменьшились с 10,35 до 2,71 т/га, а крупномерных — с 15,62 до 1,08 т/га (на 74 и 90% соответственно).

Некоторое увеличение (на 22,6%) запасов тонкомерных древесных частиц на вырубках 5-летней давности, а также и то, что снижение их запаса за 15 лет послерубочной сукцессии составило всего 53% (с 5,37 до 2,52 т/га), следует приписывать тому, что крупномерные порубочные остатки в ходе распада подвергаются процессам фрагментации, внося постоянный вклад в

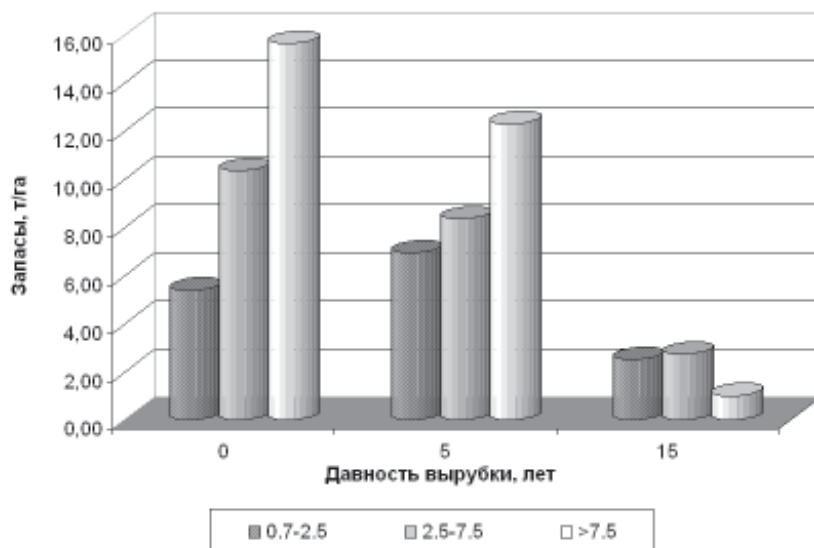


Рис. 1. Запасы порубочных остатков на вырубках.

запас мелких древесных частиц. Этим же, отчасти, можно объяснить и столь значительное снижение запасов крупномерных остатков. По литературным данным, в результате фрагментации (физической: сила тяжести, влияние ветра, широкая амплитуда температур и влажности и т.д.; или биологической: действие насекомых, микроорганизмов и грибов) теряется от 25 до 50% массы древесных остатков и около 10% переходит в растворимое состояние и перемещается в почву (Mackensen et al., 1999). Разложение древесины в крупных колодах, находящихся на поверхности, происходит, главным образом, за счет деятельности базидиальных грибов при участии сопутствующих им комплексов бактерий и микромицетов. Скорость этого разложения зависит от соотношения в древесине лигнина, целлюлозы и гемицеллюлозы. При этом в атмосферу выделяются углеродсодержащие газы, главным образом CO_2 , а нелетучая органика поступает со стоком воды в почву, оказывая влияние на структуру и функционирование микробиоценозов. Наиболее активными деструкторами древесных остатков для данной зоны являются афиллофоровые грибы (Сорокин и др., 2003).

Органическое вещество почв имеет большое значение для трофических и гидрологических циклов, лесной продуктивности и углеродного запаса (Yanai et al.,

2003). По сравнению с другими компонентами лесных экосистем почвы являются наибольшим пулом углерода. При этом лесная подстилка, образуя особый биогеоценологический горизонт, богатый органическим веществом, является наиболее динамичной частью органического материала почвы. Масса органического вещества подстилки зависит от комплекса абиотических и фитоценологических факторов. Рубки главного пользования значительно трансформируют микроклиматические условия, оказывая влияние на запасы, структуру и функции лесной подстилки.

В литературе представлено достаточно данных о запасах органического вещества лесной подстилки в течение послерубочной сукцессии. В первые годы после рубки происходит уменьшение запасов лесной подстилки; за первые несколько лет теряется около 24% органического вещества (Yanai et al., 2003). В 1977–80 гг. Ковингтоном (Covington) была получена кривая запасов органического вещества, которую впоследствии назвали «экосистемной парадигмой Ковингтона», согласно которой масса лесной подстилки резко снижается с течением времени и за первые 18–20 лет сукцессии теряется порядка 50% органического вещества (Yanai et al., 2000, 2003).

По нашим данным, запасы органического вещества лесной подстилки на вырубках 15-летней давности значительно ниже, чем на свежих (разница составила 58,5%) (рис. 2). Подобное снижение является результатом совместного влияния двух первичных факторов, обусловленных изменением гидротермических условий после рубки: интенсификацией деструкционных процессов и уменьшением количества опада, необходимого для дальнейшей трансформации в лесную подстилку.

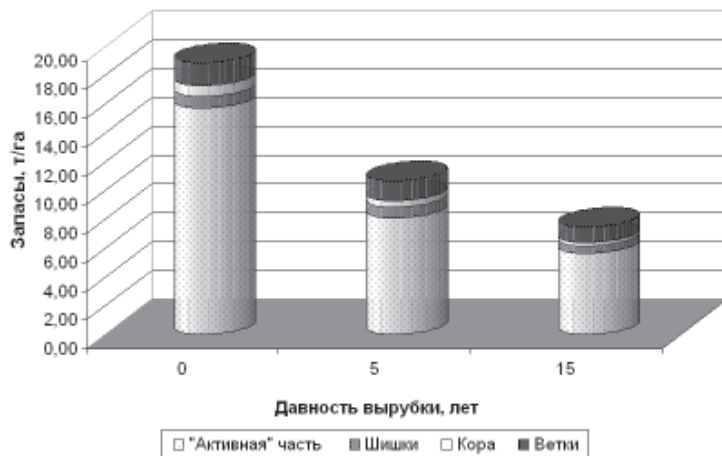


Рис. 2. Запасы и фракционный состав лесной подстилки.

Ввиду того, что опад и отпад являются источниками пополнения лесной подстилки, состав подстилки в видовом и фракционном соотношении в основном соответствует составу опада. Скорость разложения органического вещества связана с фракционным составом. Выделяют «активную» (наиболее динамичную) часть верхнего слоя подстилки (или опада), состоящую из быстро разлагающихся компонентов (хвоя, листья и т.д.) и «неактивную», включающую в себя медленно разлагающиеся ветки, кору, шишки (Постолаке, 1976).

Согласно нашим данным, запасы «активной» части подстилки, то есть ее наименее лигнифицированной и легко утилизируемой микроорганизмами части, через 15 лет после рубки сократились на 65% (с 15,66 до 5,56 т/га) (см. рис. 2). В «неактивной» части подстилки наименее подверглись деструкции шишки (с 0,86 до 0,55 т/га) и ветки (с 1,62 до 1,11 т/га), уменьшение запасов которых составило 36 и 32% соответственно. В большей степени подвергается деструкции кора, снижение запасов которой достигало 62% (с 0,71 до 0,21 т/га). Однако стоит отметить, что уменьшение запасов веток могло быть недооценено вследствие процессов частичной фрагментации и перехода в лесную подстилку крупномерных древесных остатков.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта МНТЦ 2770.

ЛИТЕРАТУРА

- Валендик Э.Н., Векшин В.Н., Верховец С.В. и др. Управляемый огонь на вырубках в темнохвойных лесах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2000. 209 с.
- Векшин В.Н., Бельков В.В., Овчинников Ф.М. и др. Анализ особенностей восстановления лесов в Красноярском крае // Эколого-экономические проблемы Восточно-Сибирского региона. Красноярск, 2001. 210 с.
- Ильчуков С.В. Динамика структуры лесного покрова на сплошных вырубках. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 119 с.
- Куваев В.Б., Шахин Д.А., Роденков А.Н., Телеснина В.М. Естественное восстановление сосновых лесов среднего Енисея после рубок. Москва, 2001. 313 с.
- Орфанитский Ю.А., Орфанитская В.Г. Почвенные условия таежных вырубок. М.: Лесная пром-сть, 1971. 96 с.
- Постолаке Г.Г. Лесная подстилка в круговороте веществ. Кишинев: Штиинца, 1976. 178 с.
- Сорокин Н.Д., Прокушкин С.Г., Пашенова Н.В. и др. Микробиологическая трансформация растительных остатков и динамика углерода в бореальных лесах Сибири // Лесоведение, 2003. № 5. С.18–24.
- Arthur M.A., Tritton L.M., Fahey T.J. Dead bole mass and nutrients remaining 23 years after clear-felling of a northern hardwood forest // Can. J. For. Res. 1993. Vol. 23. P. 1298–1305.
- Lloyd J., Shibistova O., Zolotukhine D. et al. Seasonal and spatial variations in the photosynthetic productivity and carbon balance of a central Siberian pine forest // Tellus. 2002. 54 B. P. 590–610.

- Mackensen J., Bauhus J. The decay of coarse woody debris // National carbon accounting system technical report, 1999. № 6. 51 p.
- Wirth C., Shulze E.-D., Shulze W. et al. Above-ground biomass and structure of pristine Siberian Scots pine forests as controlled by competition and fire // Oecologia. 1999. Vol. 121. N 1. P. 66–80.
- Yanai R.D., Arthur M. A., Siccama T.G., Federer C.A. Challenges of measuring forest floor organic matter dynamics: Repeated measures from a chronosequence // For. Ecol. Man. 2000. Vol. 138. P. 273–283.
- Yanai R.D., Currie W.S., Goodale C.L. Soil carbon dynamics after forest harvest: an ecosystem paradigm reconsidered // Ecosystems. 2003. Vol. 6. P. 197–212.

ВРЕМЕННОЕ ДЕПОНИРОВАНИЕ И РЕУТИЛИЗАЦИЯ АССИМИЛЯТОВ КАК ФАКТОРЫ АККЛИМАЦИИ РАСТЕНИЙ К УСЛОВИЯМ ВЕГЕТАЦИОННОГО СЕЗОНА

И.В. Парасочка

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

Формирование продукции растениями — сложный интегрированный процесс. Связи фотосинтеза, роста, дыхания, транспорта и перераспределения веществ сложны и неоднозначны. Они зависят от времени жизни и отмирания различных органов, их акцепторной силы в определенную фазу онтогенеза. Максимальная продуктивность растений достигается при длительной и эффективной работе фотосинтетического аппарата, которая возможна лишь в оптимальных условиях среды. При менее благоприятных условиях особую роль играет скорость прохождения этапов органогенеза и механизмы разобщения фотосинтеза и роста, повышающие надежность донорно-акцепторной системы растения. Одним из таких механизмов является процесс временного депонирования и реутилизации веществ.

Целью работы было изучение роли реутилизации веществ соломины в процессе формирования колоса у злаков и влияния погодных условий на этот процесс.

Исследования проводили в 2001–2003 гг. Объект — *Hordeum vulgare* L., сорт Дина. Были изучены особенности онтогенеза, химический состав и перераспределение ^{14}C -фотоассимилятов и экзогенной ^{14}C -глюкозы между углеводными фракциями в разных органах растений. Утилизацию фотоассимилятов и экзогенной ^{14}C -глюкозы оценивали по результатам радиохимического анализа (Киселева, Каминская, 1998).

Быстрые темпы онтогенеза наблюдались в 2003 г., медленнее всего развитие шло в 2001 г., что во многом определялось погодными условиями. В 2001 г. температура июля была минимальной ($17,8^{\circ}\text{C}$) за весь рассматриваемый период, а зна-

чение гидротермического коэффициента, характеризующего условия увлажнения, — максимальным (0,88, 0,56 и 0,64, соответственно в 2001, 2002 и 2003 гг.). Эти различия пришлись на чувствительную к погодным условиям стадию налива зерна и повлияли на длительность функционирования фотосинтетического аппарата. Это определило особенности распределения биомассы на финальной стадии развития ячменя (биомасса главного побега составила в 2001 г. 1941 ± 126 мг; а в 2003 — 1751 ± 229 мг; биомасса зерновок, соответственно, 858 ± 46 и 718 ± 91 мг).

Потребность отдельных органов в ассимилятах оценивали по изменению скорости накопления биомассы. Обнаружено, что у ячменя оптимальный для фотосинтеза и накопления пластических веществ период не совпадает с периодом налива и созревания зерна. Поэтому у растений существует промежуточный акцептор ассимилятов, накапливающий запасные вещества в период максимальной фотосинтетической активности. Об использовании в процессе генеративного развития углерода, запасенного на ранних стадиях, свидетельствует факт накопления в зерновках ^{14}C , фиксированного до цветения. Согласно данным по скорости роста и изменению химического состава, таким акцептором является соломина, главным образом ее нижние междоузлия. На ранних стадиях развития зерновок наблюдается увеличение биомассы этих междоузлий, в них растет содержание полимерных углеводных фракций. На стадии молочно-восковой спелости рост зерновок продолжается, верхние листья начинают желтеть, а в солоmine уменьшается количество фруктозанов и структурных полисахаридов. Участие этих фракций в реутилизации подтверждаются опытами по утилизации ^{14}C -фотоассимилятов. Степень реутилизации не остается постоянной величиной. На завершающих этапах онтогенеза в 2002 и 2003 гг. наблюдали снижение биомассы соломины на 13,7% и 10,8% соответственно. В 2001 г. снижения биомассы соломины не происходило, что свидетельствует о зависимости степени вторичной мобилизации веществ от погодных условий. Подобная пластичность донорно-акцепторной системы позволяет растениям оптимально адаптировать свой жизненный цикл и продукционный процесс к изменению условий внешней среды.

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НОВОГО ТЕРМОТОЛЕРАНТНОГО ШТАММА SE48

Н.А. Пахарукова *, И.С. Цыренжапова **, Ю.А. Троценко **

** Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург*

*** Институт биохимии и физиологии микроорганизмов РАН, г. Пущино*

Метанотрофы — уникальная группа бактерий, использующих метан в качестве единственного источника углерода и энергии. Метанотрофы широ-

ко распространены в природе и играют важную роль в круговороте органического вещества и снижении парникового эффекта. В последнее десятилетие внимание исследователей привлекают термофильные и термотолерантные метанотрофы в связи с возможным биотехнологическим применением.

Штамм Se48 выделен из донных отложений термального источника Сея (Республика Бурятия) с температурой воды в месте отбора пробы +48° С и $pH=7,2$.

Штамм Se48 представлен граммотрицательными вибриоидами (1,2–2,7х0,7–1,2 мкм). В цитоплазме клеток обнаружены гранулы поли-β-гидроксibuтирата и периферически расположенные внутрицитоплазматические мембраны II типа. Для клеток штамма характерно наличие капсулы. Оптимальная температура для роста штамма Se48 — 37° С, максимальная — 45° С. Таким образом, штамм является термотолерантным метанотрофом, что соответствует температуре природного местообитания.

Штамм Se48 ассимилирует углерод сериновым путем. Присутствие активности α-кетоглутаратдегидрогеназы свидетельствует о наличии полного цикла трикарбоновых кислот. Штамм ассимилирует аммоний через глутаматный цикл. Пентозофосфатный путь отсутствует.

В составе жирных кислот штамма Se48 преобладают мононенасыщенные октадеценовые кислоты C18:1ω9c (60%) и C18:1ω7c (33%).

На основании сравнения транслированных аминокислотных последовательностей гена *ptaA* штамм Se48 предварительно отнесен к виду *Methylocystis echinoides* (98% идентичности).

Таким образом, штамм Se48 является первым термотолерантным метанотрофом II морфотипа α-подкласса Proteobacteria, выделенным из термального источника.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ ОС-ПОЛИСТ (HYMENOPTERA, VESPIDAE, POLISTES) КУРГАНСКОЙ ОБЛАСТИ

И.А. Пеканова

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

Осы рода *Polistes* (Hymenoptera, Vespidae) демонстрируют высокую изменчивость окраски и рисунка покровов. Широкое распространение видов этого рода делает их удобным объектом для изучения биологии и микроэволюционных процессов. В нашей работе впервые приводятся сведения по биологии осполист Зауралья, которые могут послужить основой для дальнейшей работы.

Сбор материала проводился в августе 2005 г. в Кетовском районе Курганской области (окрестности с. Сычёво и ст. Введенское). В районе исследования было най-

дено два вида полист: *Polistes nimpha* Christ и *Polistes bighumis* L. Всего было собрано 986 экземпляров ос. Сбор гнезд (семей) производился в вечерние и утренние часы, сбор отдельных экземпляров проводился днем с растений сем. Зонтичных (Ariaceae) и лютички обыкновенной *Linaria vulgaris* (Scrophulariaceae). Изменчивость окраски покровов исследована по схеме, предложенной Л.Ю. Русиной с соавторами (2005).

Обнаруженные нами 34 гнезда *P. nimpha* в с. Сычёво располагались под крышами надворных построек. Большинство семей к моменту сбора уже подошли к завершению своего годового цикла, то есть вывелись самки-основательницы будущего года и самцы. Гнезда *P. bighumis* располагались на высохших стеблях растений. Площадь осмотренного во время поисков участка составила около 2 км², однако было найдено только 4 гнезда. Все гнезда к моменту сбора уже закончили свой годовой цикл, поскольку число особей в гнездах было незначительным, ни в одном не было расплода.

У обоих видов обнаружена изменчивость окраски различных участков тела. У самок *P. nimpha* изменчивость отмечена на клипеусе, мезонотуме, 1–6 тергитах, 2–6 стернитах. У самцов *P. nimpha* отмечена изменчивость на мезонотуме, 1–7 тергитах, 2–6 стернитах. У самок *P. bighumis* изменчивость отмечена на клипеусе, мезонотуме, 2 и 6 тергитах. У самцов *P. bighumis* — на мезонотуме, 1–7 тергитах, 2–6 стернитах. *P. bighumis* имеет более меланизированные покровы, чем *P. nimpha*, и окрашен менее разнообразно. Самцы у обоих видов имеют более светлые и разнообразные рисунки, чем самки.

У *P. bighumis* признаки окраски на разных частях тела варьируют относительно независимо друг от друга. Для *P. nimpha*, наоборот, отмечается высокая степень сопряженности признаков окраски разных частей тела.

Сравнение выборок *P. nimpha*, собранных разными способами, показало их высокое сходство по всем изученным признакам. Сходны также выборки ос из разных мест (с. Сычево и ст. Введенское). Самки и самцы во всех этих выборках значимо не различаются. Таким образом, сборы, полученные разными методами, по частотам вариаций окраски достоверно не различаются. Укосы так же хорошо отражают фенотипический состав популяции, как и сбор ос непосредственно на гнездах. Оба этих метода вполне пригодны для исследований популяций полист. Высокое сходство ос из с. Сычево и ст. Введенское свидетельствует о принадлежности их к одной популяции.

Автор выражает огромную признательность Л.Ю. Русиной за помощь в определении видов полист.

ЛИТЕРАТУРА

- Русина Л.Ю., Фирман Л.А., Скороход О.В., Гилев А.В. Географическая и хронографическая изменчивость окраски в популяции *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1767) (Hymenoptera, Vespidae) // Кавказский энтомологический бюллетень. 2005. Т. 1. № 2. С. 179–188.

ПОЗДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЕ КРУПНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ КАМСКОГО ПРИУРАЛЬЯ

Н.А. Пластеева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Для характеристики териофауны Камского Приуралья в позднем плейстоцене использовались материалы из 36 местонахождений пещерного типа, 27 из которых расположены в бассейне рек Чаньва, Косьва и Усьва, и 9 местонахождений — в бассейне р. Чусовая. Все локальные фауны в соответствии с радиоуглеродными датами были сгруппированы по трем хроноэтапам: невьянский интерстадиал (58–25 тыс. лет назад), максимум полярноуральского времени (24–17 тыс. лет назад), позднеледниковье

Таблица. Распространение некоторых таксонов млекопитающих на территории Камского Приуралья в течение позднего плейстоцена

Виды	Время, тысяч лет назад		
	58-25	24-17	17-10,2
<i>Lepus tanaiticus</i> – Донской заяц	+	+	+
<i>Marmota bobak</i> – Сурок степной	+	+	+
<i>Castor fiber</i> – Бобр речной	+	-	+
<i>Canis lupus</i> – Волк	+	+	+
<i>Alopex lagopus</i> – Песец	+	+	+
<i>Vulpes vulpes</i> – Лисица	+	+	+
<i>Ursus arctos</i> – Медведь бурый	+	+	+
<i>Ursus spelaeus</i> – Большой пещерный медведь	+	+	-
<i>Ursus savini</i> – Малый пещерный медведь	+	+	-
<i>Martes sp.</i> – род Куница	+	+	+
<i>Gulo gulo</i> – Росомаха	+	-	+
<i>Mustela erminea</i> – Горностай	+	+	+
<i>Mustela eversmanni</i> – Хорь светлый	+	+	+
<i>p. Meles</i> – Барсук	+	-	-
<i>Crocuta spelaea</i> – Пещерная гиена	+	-	-
<i>Panthera spelaea</i> – Пещерный лев	+	+	+
<i>Lynx lynx</i> – Рысь	-	-	+
<i>Mammuthus primigenius</i> – Шерстистый мамонт	+	+	+
<i>Equus sp.</i> – род Лошадь	+	+	+
<i>Coelodonta antiquitatis</i> – Волосатый носорог	+	+	+
<i>Cervus elaphus</i> – благородный олень	+	-	-
<i>Alces alces</i> – Лось	+	+	+
<i>Rangifer tarandus</i> – Северный олень	+	+	+
<i>Bison priscus</i> – Бизон	+	+	+
<i>Saiga tatarica</i> – Сайга	+	+	+
<i>Ovibos pallantis</i> – Овцебык	-	+	+

(17–10,2 тыс. лет назад). Видовые списки териофаун для каждого хроно-периода (таблица) составлялись на основании имеющегося (фактического) материала и литературных данных.

В позднелейстоценовых отложениях пещер Камского Приуралья обнаружены костные остатки представителей 23 родов млекопитающих. Основную часть из них составляют виды, широко распространенные в позднем плейстоцене на всей территории Евразии.

В результате анализа состава териофаун основных хроноэтапов позднего плейстоцена виды млекопитающих были отнесены к трем категориям: 1) виды, полностью вымершие на всей территории своего ареала в позднем плейстоцене (большой и малый пещерные медведи); 2) виды, обитавшие на территории Камского Приуралья лишь в определенные периоды позднего плейстоцена (благородный олень, пещерная гиена и барсук — в невяньское время; рысь, которая появилась на этой территории в позднеледниковье; овцебык — в максимум оледенения); 3) виды, обитавшие на рассматриваемой территории весь поздний плейстоцен (лисица, волк, горноста́й, бурый медведь, лось, пещерный лев, мамонт, бизон, носорог, донской заяц, песец, су-рок, сайга, северный олень, представители рода *Martes*).

МИКСОМИЦЕТЫ В ГРАДИЕНТЕ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Б.С. Плотников

Уральский госуниверситет, Екатеринбург

Миксомицеты — группа гетеротрофных простейших, отличающихся наличием в жизненном цикле двух подвижных трофических стадий и одной неподвижной расселительной. Миксомицеты встречаются повсеместно на разлагающихся растительных остатках, являясь неотъемлемой частью практически любого наземного биоценоза. В настоящей работе сообщаются результаты исследования видового состава и экологических предпочтений миксомицетов в градиенте техногенного загрязнения в окрестностях Среднеуральского меддеплавильного завода (СУМЗ), город Ревда Свердловской области. Основные выбросы завода — тяжелые металлы (Cu, Zn, Pb) и SO₂. Сбор материала проводился маршрутным методом на территориях примыкающих к заводу с запада (направление против господствующих ветров), в 5 зонах удаления от завода: 1 и 2 км (импактная зона), 4 и 7 км (буферная зона) и более чем 20 км от СУМЗ (контрольная зона).

В окрестностях СУМЗ выявлено 99 видов, относящихся к 5 порядкам, 10 семействам, 28 родам. Таким образом, в биоте окрестностей СУМЗ представлены все существующие порядки и семейства миксомицетов. Показатели систематического разнообразия можно представить следующим образом: видовая насыщенность рода — 3,5, семейства — 9,9 и родовая насыщенность семейства — 2,8. Для зоны 4 км от СУМЗа обнаружено 66 видов, для контрольной зоны — 52 вида, для зоны 7 км от СУМЗа — 47 видов, для зоны 2 км от СУМЗа — 66 видов, для зоны 1 км от СУМЗа — наименьшее число — 43 вида. Ведущими по разнообразию группами являются порядки *Trichiales* и *Physarales* и семейства *Trichiaceae* и *Physaraceae*.

Отдельные систематические группы по-разному реагируют на загрязнение. Порядок *Liceales* заметно увеличивает разнообразие на импактных территориях (1–2 км от завода) и уменьшает — в контрольной зоне. А порядок *Physarales* (и семейство *Physaraceae*), напротив, уменьшают разнообразие на удалении 1 км и заметно увеличивают на контрольной территории. Предположительно, это можно связать с физиологическими особенностями представителей порядка *Physaraceae*, для которых характерно отложение извести в структурах спорофора: возможно, что по мере приближения к заводу происходит вымывание Са из мертвой древесины за счет влияния кислотных дождей. Логично предположить, что представители порядка *Liceales*, являясь толерантными, занимают освободившуюся нишу.

Выявлены следующие экологические группы миксомицетов окрестностей СУМЗа: ксилофильные (93 вида), кортикулоидные (41), подстилочные (10), бриофильные (10), микофильные (10). Два вида из 99 встречались на всех видах субстратов: *Trichia favoginea* и *Arcyria cinerea*. Облигатно подстилочных, бриофильных и микофильных видов не выявлено.

Ксилофильные виды. 53 вида являются облигатно ксилофильными, остальные 40 ксилофильных видов встречались на других типах субстрата. Основными видами древесных растений, на которых формируются плодовые тела миксомицетов, являются пихта и ель, однако следует отметить высокую встречаемость миксомицетов на древесине осины на удалении 2 км и на древесине березы на удалениях 4 и 7 км.

Кортикулоидные виды. Четыре вида являются облигатно кортикулоидными (остальные 37 видов встречались на других типах субстрата), кроме того, два вида встречались на коре чаще, чем другие: *Trichia contorta* (4 образца из 7 найдены на коре) и *Trichia varia* (8 образцов из 20). По мере приближения к источнику загрязнения отмечено увеличение доли кортикулоидных видов (в 2–4 раза), что можно связать с замедлением разложения древесины на загрязненных территориях.

О ПРИЧИНАХ ИЗМЕНЕНИЙ В ОРНИТОФАУНЕ ЛЕСОСТЕПНОГО ЗАУРАЛЬЯ

В.Е. Поляков

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Данная работа является продолжением исследований фауны водных и околоводных птиц лесостепного Зауралья (Поляков, 2005). На основе собственных и литературных данных проанализированы изменения, которые произошли в фауне водных и околоводных птиц Зауралья во второй половине XX в. Из всего списка видов (105) выбыли семь — это пролетные и залетные виды; появилось также семь новых видов — шесть залетных и пролетных; один вид найден на гнездовании. Вместе с тем, 11 из 56 гнездящихся видов сократили численность и распространение, а восемь видов расширили гнездовые ареалы и увеличили численность. Последняя группа полностью состоит из «южных» видов, гнездовые ареалы которых до 1980-х гг. находились в степной зоне.

Цель работы — выявление и анализ природных факторов, обусловивших изменения фауны водных и околоводных птиц лесостепного Зауралья.

Из-за недостатка фаунистических сведений с большей части региона до 1980-х гг. было сложно проследить процесс и сроки изменений в распространении и численности птиц и связать эти изменения с погодными условиями и режимом увлажнения на протяжении XX в. Собственный материал по фауне собран в мае-июне 2002–2005 гг. на территории Курганской области во время экспедиционно-полевых работ под руководством В.К. Рябицева и В.В. Тарасова.

Выделяют следующие основные причины изменений в распространении и численности животных (Формозов, 1981): 1) изменения кормовых условий; 2) появление или исчезновение гнездовых и кормовых биотопов; 3) изменения погоды отдельных сезонов или длительные изменения климата. Проявление этих причин может быть обусловлено природными и антропогенными факторами. В случае с водными и околоводными птицами антропогенные факторы повлияли на сокращение численности и исчезновение обитателей лугово-степных биотопов и охотничье-промысловых видов. Положительного влияния антропогенных факторов (увеличение численности и пределов распространения) на водных и околоводных птиц не выявлено.

Мнения исследователей о продолжительности наблюдаемых изменений ареалов и их причинах разделились. Одни авторы считают расширение границ гнездовых ареалов и увеличение численности степных видов водных и околоводных птиц в лесостепной зоне пульсацией, обусловленной природными факторами, в частности колебаниями уровня воды в озерах (Гордиенко, 2004).

По прогнозам Н.С. Гордиенко эти птицы исчезнут из лесостепи в ближайшие несколько лет вместе с понижением уровня воды в большинстве озер. В то же время предполагается, что направленные долговременные изменения границ ареалов связаны только с антропогенной трансформацией биотопов (Бутьев, 2006). Другими авторами (Формозов, 1981; Давыгора, 2001) в качестве основных причин не только пульсаций, но и изменений границ ареалов, выделяются изменения климата и режима увлажнения. Наблюдаемое в настоящее время расселение рассматривается как восстановление орнитофауны, обедненной в результате плейстоценовых оледенений или более поздних холодных периодов (Белик, 2001).

В нашем исследовании пульсация северной границы ареала доказана только у красноносого нырка (*Netta rufina*). Она связана с колебаниями уровня воды в озерах лесостепного Зауралья. В периоды, когда большинство озер находятся на стадии высокого уровня, красноносый нырок спорадично распространен и гнездится в лесостепном Зауралье (Шварц и др., 1951; Азаров, Иванов, 1981; наши данные). Его регистрировали вплоть до северной границы региона. В то же время при низком уровне воды и пересыхании озер красноносый нырок исчезает из лесостепи (Блинова, Блинов, 1997).

Появление и увеличение численности «южных» видов в регионе, например, кудрявого пеликана (*Pelecanus crispus*), большой белой цапли (*Casmerodius albus*), ходулочника (*Himantopus himantopus*), черноголового хохотуна (*Larus ichthyæetus*) и некоторых других, одновременное исчезновение «северных» видов: турпана (*Melanitta fusca*), лутка (*Mergellus albellis*), фифи (*Tringa glareola*) и дупеля (*Gallinago media*), вероятно, относится к динамике ареалов. На протяжении XX в. не выявлено чередования появления и исчезновения этих видов в лесостепном Зауралье. Эти изменения фауны могут быть обусловлены многовековыми изменениями климатических параметров и режима увлажнения — сменой холодной и влажной эпохи на теплую и сухую (Кривенко, 1991). Однако значение климата для птиц не столь однозначно. Поскольку птицы как теплокровные животные слабо реагируют на изменения температуры, они не зависят от прямого воздействия этого фактора. С другой стороны, для трансформации биотопов, связанной с изменениями климата, необходимо намного больше времени, нежели то, за которое происходят наблюдаемые изменения в орнитофауне. Возможно, расселению южных видов способствует изменение сроков наступления весны и лета, что позволяет этим птицам в определенные сроки начинать гнездовой сезон при наличии подходящих гнездовых биотопов. Установлено, что в конце XX в. ускорились сроки прихода весны и лета в средней полосе России. Это проявляется в смещении дат перехода температуры через пороговые значения 0, 5 и 10°C, повы-

шении среднемесячной температуры апреля, изменении фенологических параметров (Соловьев, 2005).

Наше предположение о том, что сдвиг границ ареалов к северу происходит вследствие ухудшения условий на прежних местах гнездования (засухи и исчезновения озер в степной зоне), не подтверждается. Выявлена синхронность колебаний уровня воды в водоемах степной и лесостепной зон (рисунок). А залеты южных видов птиц на север лесостепной зоны регистрировали именно при высоких уровнях воды в водоемах. Таким образом, происходит не перераспределение птиц по территории, а расширение гнездовых ареалов при благоприятных условиях для размножения.

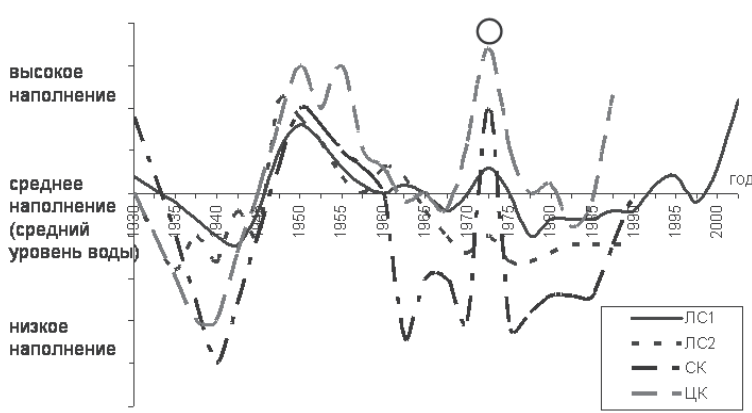


Рисунок. Динамика уровня воды в озерах лесостепной и степной зон юга Западной Сибири. Кружком отмечены залеты степных видов (большой белой цапли *Casmerodius albus* и огаря *Tadorna ferruginea*) на север лесостепной зоны. ЛС1 — оз. Аргаяш, окрестности Челябинска; ЛС2 — оз. Чаны, Новосибирская обл.; СК — озера Тургайской долины; ЦК — озера Тенгиз и Кургальджин, Центральный Казахстан.

Вопрос о том, как долго сложившаяся ситуация сохранится во времени, остается открытым. Возможны два варианта развития событий. В первом из них, предложенным Н.С. Гордиенко (2004) «южные» виды исчезнут из лесостепи вместе с понижением уровня воды и переходом большинства озер к засушливой стадии через 5–10 лет. Тогда численность этих видов птиц сократится на постоянных местах гнездования в степной зоне, и они исчезнут из лесостепи — с периферии ареалов. Во втором случае новые виды будут при-

существовать в фауне на всем протяжении теплого периода многовекового климатического цикла (Кривенко, 1991).

К настоящему времени можно сделать следующие выводы. 1) Антропогенные факторы обусловили сокращение ареалов видов открытых биотопов (лугов, степей), подверженных антропогенной трансформации, а также охотничье-промысловых видов. Не установлено связи антропогенных факторов с расширением границ гнездовых ареалов водных и околоводных птиц на север. 2) Северная граница ареала красноносого нырка пульсирует вместе с колебанием уровня воды в водоемах лесостепного Зауралья. 3) Существует синхронность колебаний уровня воды в водоемах лесостепной и степной зон. 4) Сроки расселения степных видов птиц в лесостепь (также как и залеты в середине XX в.) совпадают с высоким уровнем воды в большинстве озер обеих зон. Таким образом, расселение не связано с ухудшением условий на прежних местах гнездования. Однако эти процессы могут быть обусловлены общими тенденциями аридизации климата на протяжении XX в.

ЛИТЕРАТУРА

- Азаров В.И., Иванов Г.К. Редкие животные Тюменской области. Свердловск, 1981. 112 с.
- Белик В.П. Масштабные трансформации восточноевропейской авифауны в XX в. и их вероятные причины // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. (XI Орнит. конфер.). Казань: Изд-во «Матбугат-йоты», 2001. С. 75–77.
- Блинова Т.К., Блинов В.Н. Птицы Южного Зауралья: лесостепь и степь. Т. 1. Фаунистический обзор и охрана птиц. Новосибирск: Наука. Сиб. Предприятие РАН, 1997. 296 с.
- Бутьев В.Т. Динамика ареалов птиц и орнитогеографическое районирование // Орнитологические исследования в Северной Евразии. Ставрополь: Изд-во СГУ, 2006. С. 104–105.
- Давыгора А.В. Некоторые тенденции долговременных изменений авифауны степей Южного Урала // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. (XI Орнит. конфер.). Казань: Изд-во «Матбугат-йоты», 2001. С. 204–205.
- Гордиенко Н.С. Динамика фауны, населения и распространения водно-болотных птиц южного Урала и Северного Казахстана в условиях внутривековых гидроклиматических колебаний // Сибирская зоологическая конференция. Новосибирск, 2004. С. 122–123.
- Кривенко В.Г. Водоплавающие птицы и их охрана. М.: Агропромиздат, 1991. 271 с.
- Поляков В.Е. Тенденции изменения фауны водных и околоводных птиц лесостепного Зауралья во второй половине XX в. // Экология: от генов до экосистем. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2005. С. 222–226.

- Соловьев А.Н. Биота и климат в XX столетии. Региональная фенология. М., 2005. 286 с.
- Формозов А.Н. Проблемы экологии и географии животных: (Сборник статей). М.: Наука, 1981. 352 с.
- Шварц С.С., Павлинин В.Н., Данилов Н.Н. Животный мир Урала: наземные позвоночные. Свердловск, 1951. 176 с.

ОСОБЕННОСТИ СОСТОЯНИЯ ЯИЧНИКОВ КЛЫКАЧЕЙ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ АНТАРКТИКИ В ПРЕДНЕРЕСТОВЫЙ ПЕРИОД

С.В. Пьянова

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, г. Москва

Клыкачи — самый крупный и важный промысловый объект юго-восточной Антарктики, поэтому комплексный анализ состояния их популяции важен для разработки стратегии рациональной эксплуатации запасов. Сегодня их репродуктивные характеристики изучены недостаточно.

Цель работы — сравнительное изучение морфо-физиологических особенностей состояния яичников антарктического (*Dissostichus mawsoni*) и патагонского (*D. eleginoides*) клыкачей в преднерестовый период. Материал был собран и зафиксирован в период морских исследований в различное время. Патагонский клыкач был выловлен в октябре-ноябре 1986 г. в районе о. Южная Георгия на судне «Медвежий». Антарктический клыкач — в декабре-марте 2004–2005 гг. в м. Росса во время промыслового рейса судна «Янтарь» сотрудником ВНИРО Петровым А.И. Проведен полный биологический анализ антарктического клыкача и гистологический анализ 13 особей патагонского и 21 особи антарктического клыкача по стандартной методике. Микросрезы изучали на компьютерной системе анализа изображений. Состояние гонад описывали по данным В.Л. Юхова (1982). Основные биологические характеристики исследованных рыб представлены в таблице.

Особи обоих видов клыкачей в период лова находились в преднерестовом состоянии; их яичники достигли III стадии зрелости, являющейся наиболее продолжительной для всех нототеноидных рыб (Методические ..., 1983).

Гистологический анализ выявил признаки асинхронности развития ооцитов в период трофоплазматического роста у двух видов рыб. В яичниках присутствуют ооциты трех размерных групп: две генерации вителлогенных ооцитов и цитоплазматические ооциты резервного фонда. В ооцитах лидирующей

группы идет активный вителлогенез и созревание. У самок антарктического клыкача выявлена тенденция увеличения гонадо-соматического индекса (ГСИ) вдвое от декабря к марту (рис. 1), что связано с удвоением размеров гонад к моменту завершения трофоплазматического роста ооцитов. Среди пойманных в декабре-марте особей у 9,5% рыб яичники находились на III ранней стадии зрелости, у 47,6% рыб — на III поздней стадии зрелости, а у 42,9% самок гонады достигли III-IV стадии зрелости. У антарктического клыкача ооциты всех трех размерных групп достоверно крупнее, чем у патагонского (рис. 2).

Таблица. Основные биологические характеристики клыкачей Антарктики

Характеристика	Вид	
	<i>Dissostichus eleginoides</i>	<i>Dissostichus mawsoni</i>
Район вылова	юго-запад Атлантики, шельф о. Южная Георгия	юго-запад Тихого океана, м. Росса
Сроки вылова	октябрь-ноябрь	декабрь-март
Нерестовый период	май-июль	июнь-август
Длина самок, см	100-110	146,19±2,69 *
Возраст, макс/средний, лет	22 / 9-16	31 / 7-25
Плодовитость, тыс икринок	238-545	103-550
ГСИ самок, %	—	2,61±0,36 *
Диаметр лидирующих ооцитов, мкм	412,79±18,27 *	629,91±18,54 *
Источник	Захаров, Фолкина, 1976; Юхов, 1982; Kock, 1992; Shust et al., 1990	Андряшев, 1979; Gon, Heemstra, 1990; Шуст, 1992

Примечание: * — наши данные.

Из-за выявленного несоответствия визуально определенной стадии зрелости реальному состоянию ооцитов в яичнике, для правильной оценки стадий зрелости гонад клыкача определены гистологические критерии:

Стадии зрелости	Гистологические критерии
III ранняя	вакуолизация цитоплазмы, редкие мелкие гранулы желтка, ядро расположено в центре
III поздняя	желточные гранулы заполняют цитоплазму ооцита, жировые вакуоли диффузные, ядро не выявляется
III-IV	желточные гранулы сливаются в гомогенные образования, жировые вакуоли многочисленные, ядро не выявляется
IV	желток полностью гомогенный, жировые капли диффузные, ядро не выявляется

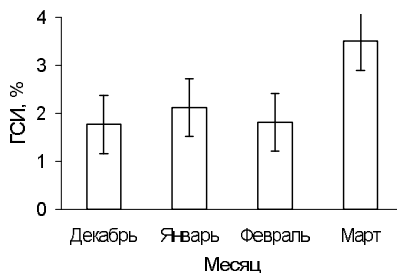


Рисунок 1. Изменение ГСИ антарктического клыкача в период лова.

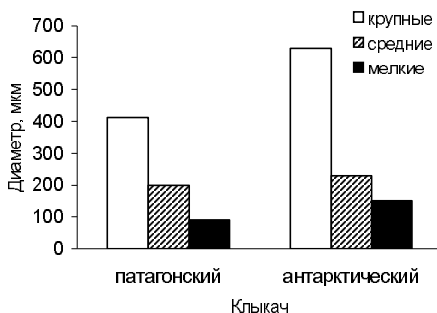


Рисунок 2. Размеры ооцитов у клыкачей в период лова.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Особи обоих видов клыкачей юго-восточной Антарктики в периоды лова находились в периоде активного трофоплазматического роста и созревания ооцитов в яичниках. У обоих видов рыб выявлен асинхронный тип вителлогенеза с одновременным развитием двух порций желтковых ооцитов в яичнике. У антарктического клыкача ооциты крупнее, чем у патагонского.

Полученные данные являются частью комплексных исследований половых циклов клыкачей Антарктики.

ЛИТЕРАТУРА

- Андряшев А.П. К вопросу о вертикальном распределении морской донной фауны // Биологические ресурсы мирового океана. М.: Наука, 1979. С. 117–138.
- Захаров Г.П., Фролкина Ж.А. Некоторые данные о распределении и биологии патагонского клыкача юго-западной Атлантики // Биологические рыбохозяйственные исследования в Атлантическом океане. Тр. АтлантНИРО. Калининград, 1976. С. 143–150.

- Методические указания по сбору и первичной обработке ихтиологических материалов в водах Антарктики. М.: ВНИРО-АтлантНИРО, 1983. 53 с.
- Шуст К.В. Рыбы и рыбные ресурсы Антарктики. М.: Изд-во ВНИРО, 1998. 163 с.
- Юхов В.Л. 1982. Антарктический клыкач. М.: Наука, 1982. 114 с.
- Gon O., Heemstra. Fishes of the Souther Ocean. Grahamstown: Smith Inst. Ichthyology, 1990. 462 p.
- Kock K.-H. Antarctic fish fisheries. Cambridge University Press, 1992. 359 p.
- Shust K.V., Gasukov P.S., Dorovskich R.V., Kenzhin B.A. The state of *Dissostichus cleginoides* Smitt stock and TAC for 1990–91 in subarea 48.3 (South Georgia) // Australia: Hobart. CCAMLR. Document W G-FSA-90/34. 1990. P. 1–27.

ХРОМОСОМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ У *MICROTUS ARVALIS* ИЗ ЛАБОРАТОРНОЙ КОЛОНИИ: РЕПРОДУКТИВНЫЕ, ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ФЕНОТИПИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

С.Б. Ракитин

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

У *Microtus arvalis* наблюдается полиморфизм по перичесентрической инверсии в 5-ой аутосоме, представленной субтелоцентриком (*St*) или акроцентриком (*A*) с явным преобладанием субтелоцентрического варианта по всему ареалу. К примеру, в уральских популяциях частота акроцентрика очень низка (в среднем 3,2%) и не обнаруживает достоверных межпопуляционных и межгодовых отличий (Гилева и др., 2005). Вероятно, у обыкновенной полевки на Урале имеет место стабильный хромосомный полиморфизм при чрезвычайно низкой частоте редкого варианта, отражающей баланс противоположно направленных селективно значимых факторов. В поисках причин этого явления в условиях лабораторной колонии у обыкновенных полевков, полиморфных по 5-ой аутосоме, были исследованы некоторые репродуктивные, цитогенетические и экофенотипические характеристики, а также особенности сегрегации 5-ой аутосомы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основателями лабораторной колонии обыкновенной полевки (форма «obscurus», $2n = 46$, $NF_A = 68$) послужили 4 самца и 10 самок, 7 из которых были пойманы беременными и родили 9 детенышей, впоследствии участвовавших в размножении. Животные были отловлены на территории биостанции Уральского госуниверситета (окрестности г. Дзуреченск Свердловской области). Всего для

целей работы в условиях виварного разведения было получено более 1700 животных. Для изучения репродуктивных характеристик исследовано 230 пометов от 86 пар животных. Влияние сезона и порядкового номера помета на параметры размножения оказалось статистически незначимым, что позволило объединить для анализа все пометы (Ракитин, 2004). Размножавшихся животных забивали для кариотипирования после 2–3 пометов. Сегрегация 5-ой пары хромосом была исследована в 159 пометах, полученных от скрещиваний четырех типов. Для изучения геномной нестабильности были приготовлены препараты метафазных хромосом из костного мозга 80–100-дневных полевок. Всего на наличие структурных aberrаций хромосом, пробелов, анеуплоидии и полиплоидии было проанализировано 3500 клеток от 70 полевок (по 50 клеток от каждой). У всех полевок изучены стандартные экзотипические характеристики.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

Интегральной оценкой репродуктивного успеха родительской пары полевок послужило среднее число доживших до 20-дневного возраста детенышей за 1 месяц (R). Этот параметр учитывает размер помета, промежуток времени между пометами и смертность в постнатальном онтогенезе до перехода к самостоятельному образу жизни в 20-дневном возрасте. Результаты, полученные для 4-х типов скрещиваний, существенно различаются, причем основной вклад в различия вносит кариотип самки. Статистическая значимость этого эффекта была продемонстрирована с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (перекрестный план с одной пустой ячейкой) (табл.1). С помощью метода контрастов было показано, что при скрещивании самок, имеющих одинаковый состав пары № 5, R не зависит от кариотипа самца ($p=0,141-0,684$), а различия между R самок с разными кариотипами значимы ($p=0,010-5 \times 10^{-5}$), причем интегральный репродуктивный успех самок снижался по мере увеличения числа акроцентриков в паре № 5. Важно убедиться, что это снижение не связано с возрастающим в ряду поколений уровнем инбридности. В результате двухфакторного дисперсионного анализа (факторы: «кариотип самки» и «номер поколения») не было выявлено зависимости R от номера поколения ($F=1,37$; $df=2/77$; $p=0,261$), так как материал был получен в основном в 3–5 поколениях, когда уровень инбридинга был еще невысок.

По тому же плану дисперсионного анализа (с одной пустой ячейкой) была оценена значимость различий по показателям, использованным при вычислении R . По размеру помета ситуация в основном такая же, как в случае R — он не зависит от кариотипа самца ($p=0,115-0,664$), но зависит от кариотипа самки ($p=0,005-1 \times 10^{-7}$), исключая скрещивание самка $StA \times$ самец AA , где средняя величина помета была ниже, чем в вариантах самка $StA \times$ самец $StSt$ и самка $StA \times$ самец StA ($p=0,008$). Достоверный эффект кариотипа самца

обнаружен только для промежутка времени между пометами, отражающего интенсивность размножения, причем значимы различия лишь между скрещиванием самка *AA*×самец *StA* и остальными вариантами ($p=1\times10^{-6}$).

Между всеми вариантами скрещиваний не обнаружено различий по смертности в раннем постнатальном онтогенезе. Несмотря на то, что пре- и постнатальная гибель детенышей была выражена в долях, анализ был проведен по той же схеме без преобразований (Quinn, Keough, 2003). Логично предположить, что различия по *R* носителей разных вариантов гетероморфной хромосомы зависят от численности помета при рождении. Однако по числу желтых тел беременности и эмбриональным потерям значимые различия отсутствовали, лишь у гомозигот по акроцентрику эмбриональная гибель была заметно выше, но число изученных самок не позволяет сделать однозначный вывод (см. табл. 1). Тем не менее, ясно, что снижение численности помета у гетеро- и гомозиготных по акроцентрику самок не связано с уменьшением числа овулирующих яйцеклеток.

Таким образом, носители редкого акроцентрического варианта 5-ой хромосомы, проявляя достаточно сильно пониженную репродуктивную способность (особенно самки), теоретически должны были бы элиминироваться из природных популяций обыкновенной полевки, однако год от года они встречаются со стабильной частотой. В поисках факторов, компенсирующих снижение приспособленности, были исследованы фенотипические характеристики полевок, различающихся по морфологии хромосом 5-ой пары: вес в первые дни после рождения, вес, длина тела и индекс ступни в три месяца, а также частота хромосомных нарушений в костном мозге 80–100-дневных полевок. При изучении связи этих показателей с кариотипом необходимо учитывать возможное влияние пола и сезона рождения животных, величину помета, показанное для многих грызунов из лабораторных колоний (Покровский, Большаков, 1979). Дисперсионный анализ с факторами «пол», «сезон рождения» и «кариотип» выявил статистическую значимость первых двух факторов. Носители разных вариантов хромосомы № 5 независимо от возраста оказались сходными по весу и длине тела, но индекс ступни у них различался на 5% уровне значимости ($p=0,048$). Отсутствие различий по весу у трехдневных детенышей с разными кариотипами согласуется с тем, что в раннем постнатальном онтогенезе смертность потомков от скрещиваний всех типов была сходной. Увеличение индекса ступни у гетерозигот и гомозигот по акроцентрику указывает на тенденцию к замедлению скорости роста, но окончательный вывод лимитирован малым числом гомозигот по акроцентрику. Таким образом, постнатальное развитие у носителей редкого варианта 5-ой хромосомы происходит без видимых нарушений.

В результате исследования уровня хромосомных нарушений в соматических клетках 80–100-дневных полевок оказалось, что у гетерозигот значения всех

Таблица 1. Репродуктивные характеристики обыкновенных полевок, гомо- и гетерозиготных по аутосоме № 5

Тип скрещивания	Число родителских пар	Средний репродуктивный успех пары	Средний промежуток времени между пометами, дни	Средний размер помета при рождении *	Гибель до 20-ти дневного возраста, % *	Среднее число желтых тел **	Эмбриональная смертность, % **
самка $StSt$ × самец $StSt$	23	1,87	56,5	4,14 (70)	25,52 (70)	4,69 (16)	10,7 (16)
самка $StSt$ × самец StA	12	2,17	54,7	4,44 (25)	20,72 (25)	4,67 (9)	21,4 (9)
самка $StSt$ × самец AA	3	2,70	50,4	5,13 (8)	19,51 (8)	4,40 (5)	9,1 (5)
самка StA × самец $StSt$	19	1,71	67,5	3,40 (52)	14,12 (52)	4,60 (10)	30,4 (10)
самка StA × самец StA	19	1,68	56,1	3,34 (53)	10,73 (53)	5,14 (7)	13,0 (7)
самка StA × самец AA	4	1,10	47,3	2,18 (11)	25,00 (11)	5,40 (5)	18,5 (5)
самка AA × самец $StSt$	4	0,50	79,8	1,75 (8)	28,57 (8)	5,33 (3)	50,0 (3)
самка AA × самец StA	2	0,18	184,0	1,33 (3)	50,00 (3)	6,00 (1)	50,0 (1)
F кариотип самки (df ; p)		7,89 (1/77; 0,006)	0,10 (1/77; 0,755)	37,11 (1/222; 4×10^{-9})	0,10 (1/222; 0,769)	0,61 (1/48; 0,439)	0,83 (1/48; 0,366)
F кариотип самца (df ; p)		0,01 (1/77; 0,915)	6,51 (1/77; 0,013)	0,03 (1/222; 0,861)	6×10^{-5} (1/222; 0,994)	0,21 (1/48; 0,650)	0,08 (1/48; 0,776)

Примечание: * – в скобках указано число помётов; ** – в скобках указано число исследованных самок.

трех изученных параметров ниже, чем у гомозигот обоих типов. Значимы лишь межгрупповые различия по пробелам. Последние данные о единой природе пробелов и структурных хромосомных aberrаций делают правомерным объединение их в один показатель (Paz-y-Mino et al., 2002), по которому гетерозиготные и гомозиготные животные различаются ($G=16,06$; $df=4$; $p=0,003$). Иными словами, повышенная стабильность генома у гетерозигот по аутосоме № 5, возможно, дает им определенное селективное преимущество, способствуя поддержанию полиморфизма по инверсии.

Сегрегация 5-ой пары хромосом была исследована в 159 пометах, полученных от скрещиваний 4-х типов (табл. 2). Часть детенышей к моменту кариотипирования погибала, однако данные по полным и неполным пометам были объединены, так как различия между ними по частотам разных кариотипов были статистически незначимы при всех типах скрещиваний. Из табл. 2 видно, что в потомстве от этих скрещиваний число гомо- и гетерозигот по акроцентрику в большинстве случаев превышает ожидаемые величины. Суммированная по всем вариантам скрещиваний доля акроцентрика у полевок из лабораторной колонии (0,42) превышает ожидаемую при случайной сегрегации (0,38), особенно в полных пометах (0,48 и 0,42 соответственно).

Таблица 2. Сегрегация гетероморфной хромосомы № 5 у обыкновенной полевки

Тип скрещивания	Тип помета	Число пометов	Число детенышей с кариотипами *			χ^2 (df; p)**	χ^2 (df; p)***
			<i>StSt</i>	<i>StA</i>	<i>AA</i>		
<i>самка StA</i> × <i>самец StA</i>	полный	20	11 (16)	33 (32)	20 (16)	5,80 (2; 0,055)	1,20 (2; 0,549)
	неполный	38	16 (14,5)	34 (29)	8 (14,5)		
<i>самка StSt</i> × <i>самец StA</i>	полный	6	6 (9,5)	13 (9,5)	—	2,06 (1; 0,151)	0,56 (1; 0,454)
	неполный	21	23 (22,5)	22 (22,5)	—		
<i>самка StA</i> × <i>самец StSt</i>	полный	17	18 (23)	28 (23)	—	1,23 (1; 0,267)	11,67 (1; 0,0006)
	неполный	41	17 (29,5)	42 (29,5)	—		
<i>самка StA</i> × <i>самец AA</i>	полный	6	—	8 (8)	8 (8)	2,61 (1; 0,106)	1,09 (1; 0,296)
	неполный	10	—	1 (3,5)	6 (3,5)		

Примечание: * — в скобках указаны ожидаемые значения; ** — тест на однородность полных и неполных пометов по частотам гомо- и гетерокариотипов; *** — тест на соответствие наблюдаемых и ожидаемых частот детенышей с разными кариотипами.

Маловероятно, что это связано с использованием неполных пометов, где могла произойти избирательная элиминация носителей субтелоцентрика, так

как использование в этом случае только полных пометов лишь повышает оценку суммарного эффекта. Отклонение от менделевского наследования гетероморфных гомологов может происходить, как на презиготических, так и на постзиготических стадиях. Вероятнее всего, у обыкновенной полевки избирательная эмбриональная и ранняя постнатальная гибель не оказали влияния на трансмиссию вариантов гетероморфной хромосомы. Однако у млекопитающих достаточно широко распространен мейотический драйв, связанный с оогенезом у гетерозигот, когда подвергающийся драйву элемент преимущественно попадает в яйцеклетку, а не в направительные тельца (Villena, Sapienza, 2001). Из табл. 2 видно, что у обыкновенной полевки наиболее заметный и высоко достоверный драйв акроцентрика наблюдался при скрещивании гетерозиготных самок с гомозиготными по субтелоцентрику самцами.

Таким образом, мейотический драйв в пользу акроцентрика существенно компенсирует пониженную плодовитость его носителей и способствует сохранению инверсионного полиморфизма в популяциях обыкновенной полевки. Вероятно, существуют и другие факторы, обладающие компенсирующим эффектом, такие как повышенный геномный гомеостаз гетерозигот.

Автор искренне благодарен д.б.н. Э.А. Гилевой за всестороннюю помощь и поддержку в ходе работы и М.С. Шляпниковой за разведение животных в виварии. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 05–04–48373) и программы развития ведущих научных школ РФ (проект 2006-РП-112.0.001/337).

ЛИТЕРАТУРА

- Гилева Э.А., Ялковская Л.Э., Полявина О.В. Большаков В.Н. Полевки группы *Microtus arvalis* на Урале: геномная нестабильность и хромосомный полиморфизм // ДАН. 2005. Т. 405. № 5. С. 699–701.
- Покровский А.В., Большаков В.Н. Экспериментальная экология полевок. М.: Наука, 1979. 148 с.
- Ракитин С.Б. Геномная нестабильность и репродуктивные характеристики у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) в связи с аутосомным полиморфизмом // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Академкнига, 2004. С. 198–204.
- Pardo-Manuel de Villena F., Sapienza C. Female meiosis drives karyotypic evolution in mammals // Genetics. 2001. Vol. 159. № 3. P. 1179–1189.
- Paz-y-Mino C., Davalos M.V., Sanchez M.E. et al. Should gaps be included in chromosomal aberration analysis? Evidence based on the comet assay // Mutat. Res. 2002. Vol. 516. № 1–2. P. 57–61.7
- Quinn G.P., Keough M. J. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2003. 537 p.

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ЗОЛООТВАЛОВ НИЖНЕТУРИНСКОЙ ГРЭС

Е.А. Раков

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

Цель работы: изучить особенности растительного покрова разновозрастных золоотвалов Нижнетуринской ГРЭС (НТГРЭС). Задачи: дать систематическую и биоэкологическую характеристики флор золоотвалов; изучить особенности пространственной структуры фитоценозов; установить сформированность микосимбиотрофных связей.

На золоотвале № 2 (возраст 37–40 лет) произрастает 85 видов сосудистых растений из 65 родов и 23 семейств; на золоотвале № 3 (13–15 лет) — 45 видов из 38 родов и 15 семейств. Десять ведущих семейств включают 65 видов растений (80% видового состава) и 39 видов (87%) соответственно. Среди ведущих семейств на золоотвале № 2 первое место по числу видов занимают Asteraceae, второе — Salicaceae, третье — Poaceae, на золоотвале № 3 первое место занимает Asteraceae, второе — Fabaceae, а третье — Poaceae и Salicaceae.

Парциальные флоры золоотвалов НТГРЭС представлены, преимущественно, многолетними видами (№ 2 — 79, № 3 — 78%). В структуре флор преобладают травы со стержневой корневой системой (> 20%). На золоотвале № 2 после стержнекорневых трав второе место занимают корневищные, а на золоотвале № 3 — короткокорневищные, ползучие травы. Анализ структуры флоры по экоморфам показал, что имеют преимущество мезофитные виды, по жизненным формам Раункиера на золоотвале № 2 лидирующее положение занимают гемикриптофиты (32%), на золоотвале № 3 — гемикриптофиты и фанерофиты (по 24%). По способу распространения плодов и семян ведущее положение занимают анемохорные виды.

По ценотической принадлежности распределение следующее: луговые виды занимают лидирующее положение на обоих золоотвалах (от 18 до 28%), велико и количество сорно-рудеральных видов. На более молодом золоотвале № 3 растет примерно равное количество луговых, сорно-рудеральных и лесных видов. Анализ географической структуры парциальных флор показал, что среди широтных групп преобладают бореальные (56–60%) со значительной долей полизональных. Среди долготных групп преобладает евроазиатская. Затем следуют циркумполярные виды. Коэффициент видовой общности Жаккара для двух исследуемых флор равен 0,37.

В формирующихся фитоценозах чаще всего встречается *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. (95 — на золоотвале № 2 и 83% — на золоотвале № 3).

Помимо этого на золоотвале № 2 высока встречаемость *Achillea millefolium* L., *Trifolium pratense* L., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub., а на золоотвале № 3 — *Betula pendula* Roth., *Tussilago farfara* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. Анализ проективного покрытия позволил установить стадию сингенеза (по Курочкиной, Вухер, 1987): золоотвал № 2 — стадия фитоценоза, золоотвал № 3 — стадия сложной растительной группировки.

Исследование микосимбиотрофизма на золоотвалах продемонстрировало, что большинство изученных видов растений являются микотрофными (11 — на золоотвале № 2 и 20 — на золоотвале № 3). Микотрофность в большинстве случаев определена как слабая и в одном случае — как средняя. Микотрофность растений на участках самозарастания на «чистой» золе выше, чем таковая на участках с нанесением почвогрунта и внесением удобрений. На золоотвале № 2 наиболее микотрофны мезоксерофиты, менее — мезофиты, самая низкая микотрофность наблюдается у ксеромезофитов. На золоотвале № 3 картина иная: наиболее микотрофны мезофиты, а наименее — мезоксерофиты.

НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ ПОЗДНЕЧЕТВЕРТИЧНОЙ ФАУНЫ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

Т.А. Рупышева

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

Изучены ископаемые остатки из рыхлых отложений нового пещерного местонахождения Шишим II (57°02' с.ш., 59°38' в. д.). Общая мощность отложений — 65 см. Из трех горизонтов (0 — верхний, 6 — средний и 12 — нижний) извлечено 22 065 ископаемых остатков животных (рис. 1, 2). Среди остатков млекопитающих во всех горизонтах преобладают грызуны (от 95% в верхних горизонтах до 99% в 12-м).

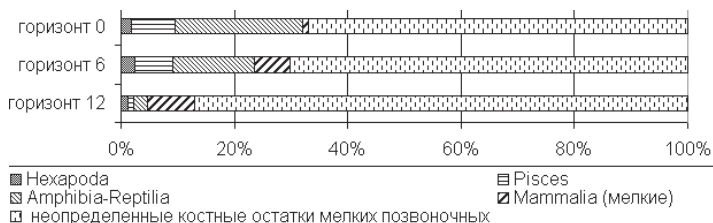


Рис. 1. Распределение остатков животных разных таксонов по горизонтам раскопа.

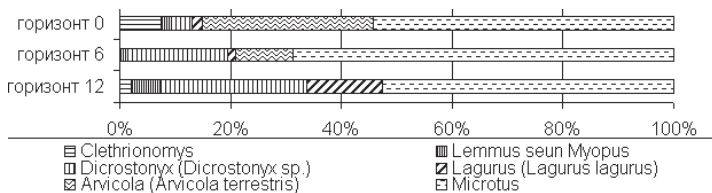


Рис. 2. Соотношение остатков грызунов (по количеству диагностических зубов).

По видовому составу фауны относятся к смешанному (перигляциальному) типу. От нижнего горизонта к верхнему уменьшается доля леммингов и увеличивается доля лесных полевков и водяной полевки. Пищуха обнаружена только в нижнем горизонте, а рукокрылые — в верхнем. Темная полевка и полевка эконожка не обнаружены в горизонте 12, а остатки узкочерепной полевки отсутствуют в горизонте 0. Для уточнения относительного возраста фаун необходимо изучение морфотипов моляров.

Работа выполнена при поддержке РФФИ-Урал (проект № 01–04–96408).

К ФАУНЕ ПАУКОВ ИСКУССТВЕННЫХ ГНЕЗДОВИЙ ДЛЯ ПТИЦ

А.В. Рыбкин, А.С. Ширяужева

Пермский госуниверситет

В мае и сентябре 2003–2004 гг. в ходе осмотра искусственных гнездовий для птиц, развешенных на территории г. Перми и в его окрестностях, производились сборы пауков. Сборы производились как из пустых, так и занятых птицами гнездовий. Обычно в практике арахнологических исследований группа пауков обитающих на деревьях остается неохваченной. Пауки занимают различные укрытия на стволе и в кроне дерева (трещины коры и ствола, отставшая кора, дупла, мелкие каверны и полости), где их поиск и сбор затруднен по объективным причинам. Отлов пауков в искусственных гнездовьях для птиц более удобен, хотя, возможно, вносит некоторые искажения в отражение фауны древесных пауков.

Сборы пауков проводились в четырех биотопах.

1) Городской парк им. А.М. Горького — расположен в черте города и является основным местом отдыха горожан, его площадь 10,5 га. В парке сильно развита тропиночная сеть, подстилка сильно подвержена антропоген-

ному воздействию. Это наиболее трансформированная территория из рассмотренных (Лебедева, Третьяков, 2001).

2) Сад им. В.Л. Миндовского, площадью 10,0 га — место отдыха жителей прилегающих микрорайонов. Подрост угнетен, кустарниковый ярус в виде единичных экземпляров, развита тропиочная сеть (Лебедева, Третьяков, 2001).

3) Лесной массив «Черняевский лес» (637,0 га) — один из крупнейших городских лесных массивов на Урале. В его северной части расположен городской парк культуры и отдыха. Лес пересекают грунтовые и асфальтированные дорожки. В основном массив сохранился в состоянии, близком к естественному, особенно в центральной и южной частях. Серьезное воздействие на растительность оказывает вытаптывание. Неконтролируемое рекреационное воздействие привело к уничтожению до 60% травяного покрова (Воронов и др., 2002). Вкупе с избыточным увлажнением это привело к серьезному нарушению подстилки.

4) Урочище Красава непосредственно прилегает к границе города. В прошлом это было болото с участками заболоченных сосняков, ольшаников и ивняков. Мелиоративные работы существенно изменили его облик. Теперь основным элементом ландшафта являются поля, разделенные густой сетью дренажных каналов. Большая часть урочища малодоступна для посещения человеком. Общая площадь урочища около 75 км² (Казаков, 2001).

Дощатые искусственные гнездовья («синичники») развешены в линии по 50 шт. на высоте 3–4 м с интервалом 15–20 м. Гнездовья в основном занимают большая синица (*Parus major* L.), мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca* Pall.) и полевой воробей (*Passer montanus* L.).

Многие авторы приводят данные о наличии пауков в гнездах птиц, но информация о видовом составе, среди доступной нам литературы, есть только в работах В.И. Борисовой (1969), С. Нордберга (Nordberg, 1936) и А.С. Гембицкого с соавторами (Гембицкий и др., 1985).

Всего собрано 19 экземпляров пауков, относящихся к 11 видам и 6 семействам: Salticidae, Gnaphosidae, Thomisidae, Linyphiidae, Clubionidae и Theridiidae. Отловленные пауки относятся к различным жизненным формам (по Ю.П. Краснобаеву, 2004): герпето-, хорто-, тамно- и дендробионтам (таблица).

В биотопах с сильно увлажненной подстилкой, а также подверженных серьезному антропогенному влиянию (Черняевский лес, парк им. Горького) — это типичные стволовые виды. В более благоприятных условиях (ур. Красава, сад им. Миндовского) — герпето-, хорто- и тамнобионты. Население пауков в гнездовьях соответствует ландшафтному распределению пауков, т.е. подтверждает существующие данные по этим районам (С.Л. Есюнин, устное сообщение).

Таким образом, пауки не являются специфичными обитателями гнездовий для птиц, а используют их в качестве укрытий. Скорее всего, фауна пауков определяется типом гнездовья и не зависит от вида птиц, их населяющих.

Таблица. Биотопическая приуроченность и жизненные формы пауков

Биотоп	Вид	Жизненная форма
Черняевский лес (28.05.04)	<i>Clubiona pallidula</i> (subf)	дендробионт
	<i>Clubiona stagnatilis</i> (f)	хортобионт
	<i>Haplodrassus cognatus</i> (f)	дендробионт
	<i>H. cognatus</i> (f)	дендробионт
	<i>Ozyptila praticola</i> (subm)	герпетобионт
	<i>Pseudeuophrys erratica</i> (m)	герпетобионт
Урочище Красава (24.09.03)	<i>Clubiona lutescens</i> (f)	хортобионт
	<i>Neriere clathrata</i> (f)	герпетобионт
	<i>N. clathrata</i> (f)	герпетобионт
	<i>Neriere montana</i> (subm)	тамнобионт
	<i>N. montana</i> (subf)	тамнобионт
Урочище Красава (09.05.04)	<i>Haplodrassus</i> sp. (subf)	герпетобионт
	<i>Neriere clathrata</i> (f)	герпетобионт
	<i>N. clathrata</i> (f)	герпетобионт
Парк им. Горького (30.05.04)	<i>Steatoda castanea</i> (subm)	дендробионт
	<i>S. castanea</i> (f)	дендробионт
	<i>S. castanea</i> (f)	дендробионт
Сад им. Миндовского (27.05.04)	<i>Ozyptila praticola</i> (subf)	герпетобионт

Ведущим фактором в формировании арахнокомплексов являются экологические особенности биотопов, а так же степень антропогенной нагрузки на территорию. При обследовании Н.С. Ажегановой и П.К. Горшковым (1973) нор хищных млекопитающих в Волжско-Камском заповеднике также не было выявлено ни одного специфического для этого местообитания вида. Видовой состав пауков сходен с данными, полученными для наземных гнездовий на территории Беларуси. Из всех пауков только *Steatoda castanea* может использовать гнездовья не только в качестве укрытий, но и для добычи пищи (Гембіцкі и др., 1985).

ЛИТЕРАТУРА

- Ажеганова Н.С., Горшков П.К. Пауки из нор хищных млекопитающих Волжско — Камского заповедника // Ученые зап. Перм. педагогич. ин-та. Пермь, 1973. Т. 109. С. 61–68.
- Борисова В.И. Вопросы формирования прибрежных биогеоценозов водохранилищ. М.: Наука, 1969. С. 125–140.

- Воронов Г. А., Стенно С. П., Левковский В. П. и др. Черняевский лес. Особо охраняемые территории Пермской области: Реестр. Пермь: Книжный мир, 2002. С. 256.
- Казakov В. П. Орнитологическая значимость урочища Красава // Региональный компонент в преподавании биологии, валеологии и химии: Сборник научно-методических работ. Вып. 2. Пермь, 2001. С. 32–39.
- Краснобаев Ю.П. Каталог пауков (Aranei) Среднего Поволжья. Самара, 2004. 213 с.
- Лебедева И. М., Третьяков Л. Б. Леса и растительность города // Состояние окружающей среды и здоровья населения Перми в 1999 г. Пермь, 2001. С. 54–63.
- Гембіцкі А.С., Яфрэмава Г.А., Жукавец Я.М. Павуки (Aranei) з гнёздаў птушак Беларусі // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. 1985. № 1. С. 81–87.
- Nordberg S. Acta Zoologica Fennica. 1936. № 4. P. 3–127.

МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СКОРОСТИ СУБСТРАТ-ИНДУЦИРОВАННОГО ДЫХАНИЯ ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ

Д.С. Рыбьянец, В.С. Крыщенко

Ростовский госуниверситет, г. Ростов-на-Дону

Оценка активности живого компонента почвы — микроорганизмов — актуальная задача экологии. Использование микробиологических показателей, отражающих реальное состояние почвы, представляется, на наш взгляд, особенно важным и продуктивным для целей экологического мониторинга. Для характеристики активности почвенных микробоценозов мы измеряли скорость субстрат-индуцированного дыхания (СИД) почвы и рассчитывали биомассу почвенных микроорганизмов. Наиболее корректным способом оценки биомассы почвенных микроорганизмов в настоящее время является кинетический метод. Поэтому целью настоящей работы было определение влияния различных методических приемов на величину СИД и рекомендация процедуры ее определения для использования в экологическом мониторинге почв, включая оценку самоочищающей способности почв от пестицидов и степени антропогенного воздействия на почву.

Эксперименты были проведены с образцами чернозема южного различного гранулометрического состава (глина, тяжелый, средний и легкий суглинки) Вешенского района (Ростовская область), отобранными на косых лугах; содержание углерода — от 0,34 до 4,95%, *pH* — от 5,0 до 7,6. Летомность определения 3-кратная.

Для комплексной сравнительной оценки влияния методических приемов (факторов) на скорость СИД почвы был проведен многофакторный дисперсионный анализ.

онный анализ. Используемый нами набор факторов описывает 49% суммарной дисперсии. Максимальное влияние на скорость выделения CO_2 из почвы оказывает периодическое встряхивание инкубируемого образца (относительный вклад в дисперсию 55%). Следующим по значимости является фактор соотношения объемов почвы и воздуха (25%). Относительно высоким оказалось и влияние условий хранения и прединкубации образцов (16%). Изменение влажности почвы и толщины почвенного слоя во флаконе незначительно влияют на скорость эмиссии CO_2 . Следует отметить, что влияние временного фактора (срок отбора образцов) на СИД (вклад 9%) оказалось существенно слабее таких методических приемов, как перемешивание, условия аэрации и прединкубация.

Таким образом, установлена важность стандартизации методических приемов при проведении сравнительных исследований определения скорости субстрат-индуцированного дыхания почв для экологического мониторинга.

СООБЩЕСТВО МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ДОЛИНЫ РЕКИ СЕРГИ В ПОЗДНЕМ ГОЛОЦЕНЕ

Н.О. Садыкова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

По берегам р. Серги на относительно компактной территории расположено немало гротов и скальных навесов, в которых на протяжении длительного времени в результате деятельности разных хищников накапливались остатки мелких млекопитающих. Их изучение может дать не только ценную информацию об истории становления фауны мелких млекопитающих в этом районе, но и методическую основу для детального восстановления динамики сообществ Среднего Урала в голоцене.

Цель работы — с привлечением новых данных охарактеризовать позднеголоценовый этап становления современной фауны мелких млекопитающих Среднего Урала на примере долины р. Серги.

Материал для работы получен из ранее не изученного местонахождения Навес Старик, расположенного на правом берегу р. Серги на высоте около 8 м над рекой. Местонахождение представляет собой небольшую нишу в скале (около 1,4 м глубиной и 2,5 м шириной), которую долгое время использовали для гнездования филины. Раскопки проводились летом 2005 г. под руководством А.И. Улитко.

Рыхлые отложения вскрыли на участке 0,5×0,5 м на глубину 35 см горизонтами по 1–4 см. Извлеченный грунт всухую перетряхивали, а затем

промывали на ситах с размером ячеей 0,5 мм. На настоящий момент определено около 2800 зубов мелких млекопитающих из горизонтов 1 (0–1 см), 3 (2–3 см), 5 (4–5 см), 6 (5–6 см), 11 (10–11 см). В этих горизонтах встречаются остатки лишь тех видов, которые и сейчас населяют окрестности данного местонахождения. Подобный состав и прекрасная сохранность материала из этих горизонтов указывает на их позднеголоценовый возраст. Выборки из горизонтов 5, 6 и 11 были объединены на основании сходства видового состава и соотношения остатков. Доля вида определена по максимальному числу одноименных остатков. В данной работе представлены данные по грызунам. Кроме того, в материале присутствовали остатки насекомоядных (крота, землероек), мелких куньих, зайца, рукокрылых (единичные зубы).

В долине р. Серги, помимо навеса Старик, расположены навес Бажуково 3 (поздний голоцен) (Смирнов, 1993) и грот Филин (конец позднего голоцена) (Садыкова, 2005). Мы сопоставили ориктоценозы из навеса Старик с ранее описанными ориктоценозами из этих местонахождений (таблица).

Начало позднего голоцена характеризует ориктоценоз из слоя 2 навеса Бажуково 3. Для него характерно резкое доминирование остатков лесных полевок из группы красных и рыжих, многочисленна темная полевка. Значительное преобладание лесных видов в составе ориктоценоза указывает на то, что поблизости от местонахождения в этот период практически отсутствовали открытые участки.

Ориктоценозу из гор. 5–11 навеса Старик соответствует ориктоценоз слоя 1 навеса Бажуково 3: их следует отнести ко второй половине субатлантического периода. Состав фауны этих горизонтов в целом соответствует современному, но в них отсутствуют остатки последних вселенцев — крысы и ондатры. Преобладание остатков водяной полевки показывает, что в этот период открытые биотопы были представлены сырыми пойменными лугами, именно в таких биотопах предпочитает селиться водяная полевка.

Ориктоценоз из гор. 1 навеса Старик очень близок ориктоценозу из грота Филин. В обоих случаях преобладает обыкновенная полевка. Присутствуют остатки ондатры. Эти ориктоценозы отражают современное состояние сообщества мелких млекопитающих, их возраст, вероятно, не более 100 лет. Резкое увеличение доли обыкновенной полевки связывают с активным хозяйственным освоением района (распашка земель и массовые рубки, связанные с постройкой металлургических заводов), начавшимся в XVIII в.

Таким образом, в субатлантическом периоде голоцена для долины р. Серги можно выделить три локальных ориктоценоза, последовательно сменяющих друг друга. Близкие по видовому составу, эти ориктоценозы отличаются по соотношению долей разных видов.

Таблица. Соотношение остатков разных видов грызунов в позднеголоценовых местонахождениях долины р. Серги (%)

Таксон	Местонахождение, горизонт, слой					
	Грот Филин	Навес Старик гор. 1	Навес Старик гор. 3	Бакукново 3 слой 1	Навес Старик гор. 5-11	Бакукново 3 слой 2
<i>Sciurus vulgaris</i>	0,5	0,7	1,3	0,4	0,7	0,3
<i>Pteromys volans</i>	0,2	0,0	0,7	0,2	0,7	0,0
<i>Sicista betulina</i>	1,2	1,1	3,4	0,3	2,0	0,6
<i>Rattus norvegicus</i>	2,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Apodemus</i> sp.	2,3	0,4	1,3	0,2	0,7	1,5
<i>Cricetus cricetus</i>	2,4	2,5	4,7	1,9	3,4	1,1
<i>Ondatra zibetica</i>	2,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Clethrionomys</i> ex. gr. <i>rutilus-glareolus</i>	4,4	5,3	7,4	7,0	8,8	60,3
<i>Myopus schisticolor</i>	0,2	0,0	0,0	0,2	0,0	0,9
<i>Arvicola terrestris</i>	13,0	26,0	34,2	53,5	44,9	11,3
<i>Microtus agrestis</i>	2,4	4,6	9,4	5,9	8,2	10,1
<i>Microtus arvalis</i> s.l.	58,3	33,8	19,5	20,1	14,3	10,3
<i>Microtus oeconomus</i>	10,2	24,9	18,1	10,4	16,3	3,6
Всего щечных зубов, шт.	3113	1376	730	23 031	697	1930

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ №05–04–48675 и программы развития ведущих научных школ РФ, проект 2006-РП-112.0/001/337.

ЛИТЕРАТУРА

- Смирнов Н. Г. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург. УИФ Наука, 1993. 64 с.
- Садыкова Н.О. Локальная фауна грызунов природного парка олени Ручьи // Экология: от генов до экосистем. Екатеринбург. Изд-во «Академкнига», 2005. С. 249–255.

ПОЛИМОРФИЗМ ОКРАСКИ ГОРОДСКИХ СИЗЫХ ГОЛУБЕЙ НА УРАЛЕ И В ПРИУРАЛЬЕ

Р.М. Салимов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Полиморфизм в природе встречается у многих видов животных, в том числе — у синантропной формы сизого голубя. В «диких» природных популяциях голубей полиморфизм, характерный для городских птиц, не обнаружен (Обухова, 2001).

Цель работы — оценка окрасочного полиморфизма синантропных сизых голубей на Урале и в Приуралье.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Полиморфизм окраски у сизых голубей оценивали в 2005 г. в ходе проведения учётов в 14 населённых пунктах Урала и Приуралья: г. Бузулук, п. Акбулак, г. Соль-Илецк, г. Оренбург, г. Кувандык (Оренбургская область); г. Челябинск, с. Усть-Багаряк (Челябинская область); г. Каменск-Уральский, г. Екатеринбург, г. Нижний Тагил (Свердловская область); г. Можга, г. Ижевск, г. Воткинск (Республика Удмуртия); г. Пермь.

Подсчёт выполнялся по методу С.С. Москвитина, А.С. Ксенца, Г.Х. Ксенца (Ваничева и др., 1996). Голубей классифицировали по пяти морфам: сизые, чёрночеканные, меланисты, красные и пегие. Для сизой морфы или окраски дикого типа характерна сизая окраска оперения с двумя чёрными поясами поперёк крыла. Чёрночеканная отличается от неё наличием чёрных пятен на щитке крыла. Меланисты имеют полностью чёрное оперение, как у грача. К красной морфе относят голубей, имеющих красно-коричневые перья. Генетически она обусловлена доминантным геном, сцепленным с полом. Ген красной доминантной окраски эпистатически подавляет проявление всех известных генов окраски оперения, кроме белой доминантной (Ферианц, 1985; Mosca, 2000). Птиц, у которых имеются белые перья в оперении, относили к пегой морфе. В ходе учётов изредка встречались особи некоторых других окрасок, которых мы причисляли к прочим.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты учётов голубей представлены в таблице 1. На их основании были рассчитаны фенотипические расстояния (Животовский, 1991) и построена дендрограмма сходства (рис. 1). Популяции голубей образовали два больших кластера. В одной группе оказались Оренбургская область, Удмуртия и

Таблица 1. Частоты окрасочных морф у сизых голубей в городах Урала

Населенный пункт	Время учёта	Частоты окрасочных фенотипов, %						Всего особей, шт.
		Основные морфы		"Абберранты"				
		Сизые	Черно-канные	Красные	Меланисты	Пегие	Прочие	
Бузулук	октябрь, 2005	1,4±0,7	91,2±1,7	2,1±0,8	1,8±0,8	3,2±1,0	0,4±0,4	285
Акулак	октябрь, 2005	3,0±1,2	83,8±2,6	3,0±1,2	4,0±1,4	5,1±1,6	1,0±0,7	198
Соль-Илецк	октябрь, 2005	2,9±1,2	91,3±2,0	1,0±0,7	2,4±1,1	2,4±1,1	0,0±0,5	207
Оренбург	октябрь, 2005	3,3±0,4	90,9±0,6	1,8±0,3	0,6±0,2	3,3±0,4	0,0±0,1	1955
Кувандык	октябрь, 2005	4,7±1,0	82,2±1,7	4,1±0,9	2,7±0,7	6,3±1,1	0,0±0,2	489
Челябинск	январь, 2005	14,7±1,0	61,4±1,4	2,1±0,4	5,3±0,6	16,1±1,1	0,5±0,2	1214
Челябинск	июль-авг., 2005	13,9±1,1	62,1±1,6	2,0±0,5	4,9±0,7	16,3±1,2	0,8±0,3	933
Усть-Батарак	январь, 2005	12,3±3,2	67,9±4,5	5,7±2,2	1,9±1,3	12,3±3,2	0,0±0,9	106
Каменск-Уральский	январь, 2005	22,5±2,7	55,4±3,2	2,9±1,1	4,6±1,3	14,6±2,3	0,0±0,4	240
Каменск-Уральский	июль, 2005	16,2±2,6	61,4±3,5	4,1±1,4	5,6±1,6	11,7±2,3	1,0±0,7	197
Екатеринбург	январь, 2005	11,3±0,7	75,8±1,0	2,0±0,3	1,2±0,2	9,7±0,7	0,1±0,1	1891
Екатеринбург	июль, 2005	11,8±0,7	74,5±0,9	2,4±0,3	2,3±0,3	8,9±0,6	0,2±0,1	2167
Нижний Тагил	сентябрь, 2005	12,0±1,8	71,3±2,4	4,1±1,1	1,2±0,6	10,8±1,7	0,6±0,4	342
Можга	декабрь, 2005	4,1±1,5	94,7±1,7	0,6±0,6	0,0±0,6	0,6±0,6	0,0±0,6	169
Ижевск	ноябрь, 2005	4,4±0,8	94,0±0,9	0,0±0,1	0,0±0,1	1,6±0,5	0,0±0,1	699
Воткинск	декабрь, 2005	10,2±2,7	89,8±2,7	0,0±0,8	0,0±0,8	0,0±0,8	0,0±0,8	127
Пермь	декабрь, 2005	9,1±0,8	86,6±1,0	1,0±0,3	0,9±0,3	2,4±0,4	0,1±0,1	1229

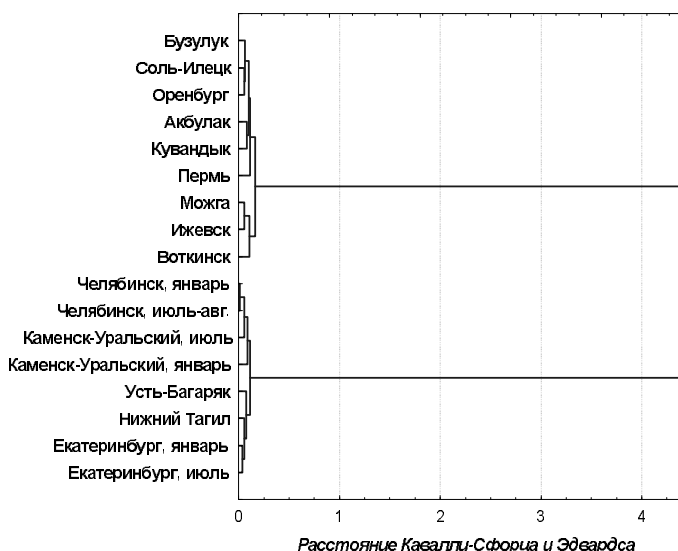


Рис. 1. Дендрограмма фенотипического сходства сизых голубей городов Урала.

Пермь. В этих регионах наблюдаются относительно низкие значения по сумме частот аберрантных (красные, меланисты, пегие и прочие) морф голубей (0–13%). Ко второй группе относятся голуби населённых пунктов Челябинской и Свердловской областей, где обнаружены более высокие значения сумм частот аберрантных морф (13–24%).

Высокая встречаемость птиц аберрантных окрасок характерна для популяций голубей с сильной генетической гетерогенностью. Генетическая гетерогенность может обеспечиваться постоянным притоком редких генов при гибридизации синантропных голубей с дичающими домашними (Обухова, 2001). Относительно низкие частоты «аберрантов» и в первую очередь пегих голубей в Оренбургской области, вероятнее всего, обусловлены местными условиями среды: большинство синантропных голубей в этом регионе питаются не в городе, а летают кормиться на поля. В результате птицы оказываются в более жестких условиях, приближённых к природным, другими словами, в Оренбуржье голуби находятся под более сильным прессом стабилизирующего отбора по сравнению с другими регионами. Возможно, именно благодаря этому частота особей с аберрантными окрасками здесь относительно низка.

В Удмуртии частоты аберрантных окрасок голубей очень низкие или равны нулю. По сообщениям местных орнитологов, после эпизоотии парамик-

совирусной инфекции, прошедшей 2–3 года назад, здесь исчезли красная и меланистические морфы. Поэтому в данном регионе преобладают голуби чёрночеканной морфы (до 95%), которые наиболее приспособлены к существованию в городских условиях.

Таблица 2. Частоты генов окраски в городах Урала

Населённый пункт	Частоты генов	
	C^T, C	$B^A (Z)$
Бузулук	0,97	0,01
Акбулак	0,94	0,02
Соль-Илецк	0,94	0,01
Оренбург	0,94	0,01
Кувандык	0,90	0,03
Челябинск	0,70	0,01
Усть-Багаряк	0,75	0,04
Каменск-Уральский	0,64	0,02
Екатеринбург	0,78	0,02
Нижний Тагил	0,75	0,03
Можга	0,92	0,00
Ижевск	0,92	0,00
Воткинск	0,83	0,00
Пермь	0,83	0,01

Соотношение частот сизой и черночеканной морф определяется плотностью популяции сизых голубей, коррелирующей с численностью птиц в стае. При высокой плотности частота сизой морфы уменьшается, а черночеканной — увеличивается (Обухова, Креславский, 1985). В своих наблюдениях мы обнаруживали подобные закономерности. Относительно высокие частоты особей чёрночеканной морфы наблюдаются в городах, где голуби довольно многочисленны и образуют большие стаи численностью 100 и более особей.

Для всех населённых пунктов, в которых проводились учёты голубей, мы рассчитали частоты генов, ответственных за проявление «чеканности» крыла (C^T, C) и красной доминантной окраски (B^A) (табл. 2). Для вычисления частоты встречаемости гена чеканной окраски использовали формулу Райта (Меттлер, Грегг, 1972). Коэффициент F для этой формулы вычисляли по данным Л.К. Ваничевой об ассортативности скрещивания у сизых голубей (Ваничева и др., 1996). Чеканный рисунок узора крыла наследуется доминантно по отношению к нормальному рисунку — «поясности» (c^+). Признаком «чеканность крыла» обладают все

особи чёрночеканной морфы. Ещё в составе красной и пегой морф есть особи с чеканным рисунком узора крыла (красночеканные и чёрночеканно-пегие). Признак «поясность» проявляется как наличие двух полос поперёк крыла. Этот признак характерен для сизой морфы и небольшой части голубей красной (краснопоясные) и пегой (сизо-пегие) морф. Частоты чёрночеканных, красночеканных и чёрночеканно-пегих особей внутри, соответственно, основных, красной и пегой морф для голубей определенного населённого пункта или совпадают или принимают довольно близкие значения (табл. 3; в таблицу вошли только крупные (не менее 400 особей) выборки, в которых есть все морфы).

Таблица 3. Частоты чеканных голубей в городах Урала

Окраска	Место и время учета						
	Екатеринбург, январь	Екатеринбург, июль	Челябинск, январь	Челябинск, июль-август	Пермь	Оренбург	Кувадык
Чёрночеканные, %	87,1	86,4	80,7	81,7	90,5	96,5	94,6
Всего (сизые + чёрночеканные), шт.	1647	1869	923	709	1176	1843	425
Красночеканные, %	83,8	86,5	84,6	73,7	83,3	100,0	95,0
Всего (краснопоясные + красночеканные), шт.	37	52	26	19	12	36	20
Чёрночеканно-пегие, %	83,2	80,0	74,0	73,9	85,2	96,4	95,0
Всего (сизо-пегие + чёрночеканно-пегие), шт.	119	140	154	115	27	55	20

У небольшой части особей (не более 10% — меланисты, пегие с белыми крыльями и черно-пегие) рисунок узора крыла внешне не проявляется, то есть ген, ответственный за этот признак, в данном случае не имеет фенотипического выражения. При расчётах предполагали, что частота гена чеканности среди них такая же, как и в основной части популяции. Частоту гена B^A определяли по модифицированному уравнению Харди-Вайнберга, используемому для вычисления частот генов локализованных в половых хромосомах (Барабанщиков, Сапаев, 1988; Кайданов, 1996). Дендрограмма генетического сходства (см. рис. 2) немного отличается от дендрограммы фенотипического

сходства. Это связано с тем, что для анализа генетического сходства были взяты частоты только двух генов окраски оперения («чеканности» и красной доминантной окраски).

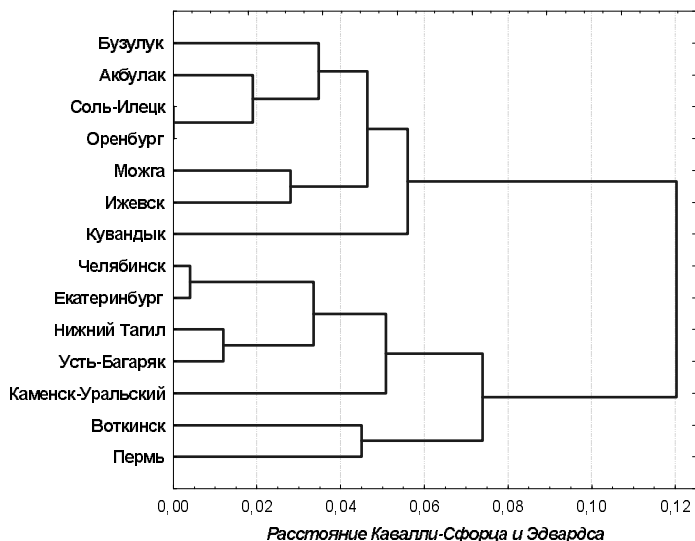


Рис 2. Дендрограмма генетического сходства сизых голубей городов Урала.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оценка полиморфизма сизых голубей в 14 городах Урала и Приуралья показала, что наиболее высокие частоты голубей аберрантных окрасок наблюдаются в населённых пунктах Челябинской и Свердловской областей; для голубей Оренбургской области, Удмуртии и г. Перми характерны относительно низкие частоты аберрантных морф и наиболее высокие частоты чёрночеканной морфы. Различные соотношения окрасочных морф у голубей из разных населённых пунктов, вероятнее всего, определяются влиянием условий среды.

ЛИТЕРАТУРА

- Барabanщиков Б.И., Сапаев Е.А. Сборник задач по генетике: Учебно-методическое пособие. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1988. 192 с.
- Ваничева Л.К., Мошкин М.П., Ксенц А.С., Родимцев А.С. Экологические особенности популяций сизых голубей (*Columba livia* Gm.) в промышленных центрах Запад-

- ной Сибири и их использование в целях мониторинга // Сибирский экологический журнал. 1996. № 6. С. 585–596.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
- Кайданов Л.З. Генетика популяций: Учебник для биол., мед. и с. х. спец. вузов / Под ред. С.Г. Инге-Вечтомова М.: Высш. шк., 1996. 320 с.
- Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция / Пер. с англ. М.: Мир, 1972. 323 с.
- Обухова Н.Ю. Географическая изменчивость окраски синантропных сизых голубей / Генетика. 2001. Т. 37. № 6. С. 791–802.
- Обухова Н.Ю., Креславский А.Г. Изменчивость окраски в городских популяциях сизых голубей (*Columba livia*). Возможные механизмы поддержания полиморфизма // Зоол. журн. 1985. Т. 64. № 11. С. 1685–1693.
- Ферианц О. Голуби / Пер. со словац. Алма-Ата: Кайнар, 1985. 188 с.
- Mosca F. Pigeon genetics / www.angelfire.com/ga3/pigeongenetics/. 2000.

СПЕЦИФИКА ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA ARVALIS* NILSS.) В УСЛОВИЯХ УРБАНИЗАЦИИ

Е.А. Силс

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Важным компонентом фауны урбанизированной территории являются земноводные. Известно, что экологические факторы, в том числе и различные типы загрязнения окружающей среды, влияют на физиологическое состояние животных. В этом аспекте представляет значительный интерес исследование органов и их систем, чутко реагирующих на внешние раздражители и обладающих высокой степенью клеточного обновления. Так, система крови, являясь внутренней средой организма, представляет собой совокупность специализированных клеток и межклеточного вещества, активно участвующих в физиологических функциях организма и защищающих его от воздействия негативных факторов внешней среды (Хамидов и др., 1978).

Количество работ, посвященных изучению специфики гематологических показателей амфибий, населяющих антропогенно-трансформированные территории, сравнительно невелико (Исаева, Вязов, 1997; Чернышева, Старостин, 1997; Жукова, Пескова, 1999; и др.).

Цель данной работы — изучение особенностей лейкоцитарной формулы периферической крови остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.), обитающих в условиях урбанизации. В задачи исследования входил анализ особенностей

гематологических показателей крови животных в зависимости от генотипических особенностей и степени антропогенной трансформации среды.

На территории городской агломерации г. Екатеринбурга за период с июня по август 2000–2003 гг. был проведен сбор сеголеток остромордой лягушки из популяций, в разной степени подверженных действию урбанизации и загрязнения. В пределах города выделены четыре зоны, к которым приурочены места обитания земноводных: I зона — центральная часть города с многоэтажной застройкой, водоемами с сильным промышленным загрязнением и лишенная амфибий; II зона — районы многоэтажной застройки с пустырями, малыми водоемами с высоким уровнем загрязненности; III зона — малоэтажная застройка, районы, занятые домами частного сектора, пустыри, парки; IV зона — лесопарки города, местообитания этой зоны находятся в основном под воздействием рекреационной нагрузки. В качестве контрольного (К) был выбран участок в 23 км от г. Екатеринбурга. Зональная принадлежность местообитания определяется не столько его топографическим положением, сколько степенью суммарной антропогенной трансформированности территории (Вершинин, 1980).

С каждого животного приготавливался мазок крови по общепринятым методикам (окраска по Романовскому-Гимзе), производилось определение количества эритроцитов и лейкоцитов в счетной камере Горяева и соотношения различных видов лейкоцитов (подсчет лейкоцитарной формулы). Всего было исследовано 409 сеголеток. Полученные результаты обработаны с помощью одно- и многофакторного дисперсионного анализа в статистическом пакете Statistica 6.0 (StatSoft Inc., 2001).

Анализ гематологических показателей сеголеток остромордой лягушки выявил ряд различий, обусловленных популяционными и генетическими особенностями. Различия ряда показателей лейкоцитарной формулы на межзональном уровне представлены в табл. 1. С ростом антропогенной нагрузки у сеголеток *R. arvalis* на фоне небольшого нейтрофильного гранулоцитоза увеличивается количество нейтрофильных миелоцитов ($F(3,38)=5,78; p=0,001$) особенно в зоне малоэтажной застройки; доля юных и палочкоядерных нейтрофилов также незначительно возрастает по сравнению с контролем и лесопарковой зоной. Такую стимуляцию нейтрофильного гранулоцитоза можно рассматривать в качестве адаптационного механизма, повышающего защитную функцию крови, поскольку нейтрофилы являются главным функциональным элементом неспецифического иммунитета и наиболее активно реагируют на изменения окружающей среды.

Для остромордой лягушки характерно наличие так называемой морфы *striata*, внешне проявляющейся в виде светлой дорсомедиальной полосы. Анализ генетической природы признака свидетельствует, что это — моноген-

ный мутант (Щупак, 1977; Berger, Smielowski, 1982). Особенности наследования признака делают его хорошим маркером изменений генетической структуры популяции (табл. 2).

Таблица 1. Гематологические показатели сеголеток *R. arvalis*

Показатель, %	Степень урбанизации			
	Зона II (n=99)	Зона III (n=56)	Зона IV (n=142)	Контроль (n=88)
Нейтрофильные миелоциты	1,17 ± 0,16	1,77 ± 0,25	0,99 ± 0,09	0,87 ± 0,11
Эозинофилы	4,37 ± 0,40	8,96 ± 1,16	5,03 ± 0,58	7,35 ± 0,97
Гранулоциты	29,47 ± 1,27	32,91 ± 1,65	25,95 ± 0,86	28,83 ± 1,29
Лимфоциты	67,87 ± 1,33	63,25 ± 1,77	71,08 ± 0,93	67,00 ± 1,33
Эритроидные предшественники	31,66 ± 1,96	25,16 ± 2,04	25,49 ± 1,69	28,61 ± 1,79
Эритроциты, тыс. шт.	218,34 ± 23,82 (n=49)	112,91 ± 12,15 (n=27)	226,99 ± 32,74 (n=57)	173,49 ± 22,16 (n=50)

Таблица 2. Встречаемость (%) морфы *striata* у *R. arvalis* на городской территории

Возрастная группа	Степень урбанизации			
	Зона II	Зона III	Зона IV	Контроль
Взрослые	42,05 (n=88)	42,86 (n=42)	34,75 (n=127)	22,02 (n=109)
Сеголетки	44,73 (n=2611)	37,55 (n=514)	29,26 (n=3835)	19,51 (n=2466)

Обнаружено, что доля малодифференцированных форм нейтрофилов у полосатых особей в зонах с наибольшей антропогенной нагрузки меньше, чем у бесполосых ($F(3,38)=3,20$; $p=0,023$). Вероятно, такая реакция со стороны нейтрофильного листка гемопоэза связана с большей чувствительностью бесполосых животных к негативным изменениям окружающей среды, поскольку количество зрелых форм нейтрофилов у обеих морф одинаково.

Изменение доли эозинофильных лейкоцитов ($F(3,38)=6,79$; $p<0,001$) вероятнее всего, связано с паразитарными инвазиями, которые более характерны для естественных популяций, чем для городских. Однако стимуляцию эозинофильного гранулоцитопоэза можно рассматривать и как признак своеобразной защитной (антитоксической и антимикробной) реакции организма (Чернышева, Старостин, 1997).

В общем, изменения количества гранулоцитов ($F(3,38)=5,19$; $p=0,002$) и лимфоцитов ($F(3,38)=5,90$; $p=0,001$) на межзональном уровне можно рассматривать как различные по своей специфике реакции активации защитных систем организма амфибий в зависимости от степени антропогенных нагрузок. Кроме того, для лейкоцитарной формулы животных с городской территории отмечен незначительный моноцитоз, служащий также показателем развития иммунных процессов (Жукова, Пескова, 1999).

На межзональном уровне обнаружены различия и в картине красной крови. Увеличение числа эритроцитов у сеголеток из II и IV зон по сравнению с контролем ($F(3,18)=2,84$; $p=0,04$) можно считать компенсаторным (Жукова, Пескова, 1999). Необходимо отметить, что в зоне многоэтажной застройки у бесполовых особей доля эритроидных предшественников выше, чем у особей морфы *striata* ($F(3,38)=3,87$; $p=0,01$). При этом количество эритроцитов у животных обеих морф одинаково. Возможно, реакция стимуляции эритропоэза связана с большей чувствительностью бесполовых животных к негативным изменениям окружающей среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлены особенности гемопоэза особей остромордой лягушки из популяций, населяющих территории с различной степенью урбанизации. Адаптивные возможности рассматриваемого вида в условиях антропогенных модификаций среды в ряде случаев определяются различиями в наследственно обусловленных особенностях процессов гемопоэза, связанных с особенностями популяционного полиморфизма. Этот факт свидетельствует о важности учета специфики генетической структуры популяции в экофизиологических исследованиях.

ЛИТЕРАТУРА

- Вершинин В.Л. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска // Информац. мат. Института экологии растений и животных. Свердловск, 1980. С. 5–6.
- Жукова Т.И., Пескова Т.Ю. Реакция крови бесхвостых амфибий на пестицидное загрязнение // Экология. 1999. № 4. С. 288–292.
- Исаева Е.И., Вязов С.О. Общая оценка иммунного статуса // Экологическое состояние бассейна р. Чапаевка в условиях антропогенного воздействия: Биологическая индикация. Тольятти, 1997. С. 292–296.
- Хамидов Д.Х., Акилов А.Т., Турдыев А.А. Кровь и кроветворение у позвоночных животных. Ташкент: Изд-во «Фан» УзССР, 1978. 168 с.
- Чернышева Э.В., Старостин В.И. Морфологические исследования клеток периферической крови // Экологическое состояние бассейна р. Чапаевка в условиях антропогенного воздействия: Биологическая индикация. Тольятти, 1997. С. 296–298.

- Щупак Е.Л. Наследование спинной полосы особыми остромордой лягушки // Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск, 1977. С. 36.
- Berger L., Smielowski J. Inheritance of vertebral stripe in *Rana ridibunda* Pall. (Amphibia, Ranidae) // Amphibia-Reptilia. 1982. Vol. 3. P.145–151.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СЛЕПУШОНКИ ПРИ ИНТРОДУКЦИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ЮЖНОЙ ПОПУЛЯЦИИ НА СЕВЕРНУЮ ГРАНИЦУ АРЕАЛА ВИДА

Н.В. Синева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Обыкновенная слепушонка, ведущая подземный образ жизни в относительно стабильной среде обитания, на постоянной территории, в форме долговременных изолированных семейных поселений и характеризующаяся значительной продолжительностью жизни (Евдокимов, 1997), представляется удобным модельным объектом для изучения процессов формирования популяционной структуры вида и для анализа дифференциации популяций. Популяции обыкновенной слепушонки характеризуются полиморфизмом по окраске меха. Цвет меха варьирует от светлого, желтовато-охристого на юге до абсолютно черного на севере ареала. В связи с этим выделяют три отличные друг от друга морфы: бурую, черную и переходную (чепрачную). На юге встречаются зверьки только с бурой окраской, животные из северных популяций, как правило, являются меланистами. Существуют как мономорфные, так и полиморфные популяции обыкновенной слепушонки. В промежуточных популяциях соотношение зверьков разных окрасочных морф различно. Исследованиями Н.Г. Евдокимова, В.П. Позмоговой (1984, 1992) и А.Г. Васильева (1992) выявлена определенная географическая изменчивость по окраске меха, а также по многим морфологическим, краниометрическим, фенетическим показателям и популяционным характеристикам разных цветовых морф. В работах В.Н. Большакова, М.П. Мошкина и Н.Г. Евдокимова с соавторами показаны различия этих цветовых морф по энергетике тканевого (митохондриального) окислительного обмена (Большаков и др., 1982), связь окрасочного полиморфизма слепушонки со стресс-реактивностью (Большаков и др., 1989) и изменчивостью кортикостероидной функции (Мошкин и др., 1991). Географическая изменчивость в значительной степени наследственно обусловлена и отражает исторические аспекты приспособления локальных популяций, а мо-

дификационная изменчивость в большей мере обусловлена средовыми явлениями в пределах нормы реакции вида. Для изучения направления и размаха модификационной изменчивости морфологических признаков был проведен эксперимент по переселению животных с бурой окраской меха из южных популяций обыкновенной слепушонки в условия северной границы ареала, где обитают только черные животные. Интересно было посмотреть, смогут ли существовать бурые животные в условиях северной границы ареала вида, и какие изменения при этом будут происходить.

Цель нашего исследования — проследить изменения морфофизиологических, краниологических и колориметрических показателей обыкновенной слепушонки в результате успешного переселения бурых животных в условия северной границы ареала и оценить генотипическую и средовую составляющие в проявлении географической изменчивости этих систем признаков.

В рамках эксперимента в 2002 г. из Кувандыкского района Оренбургской области в Кунашакский район Челябинской области было перевезено 3 семьи бурых животных, общей численностью 42 особи, за которыми велись постоянные наблюдения методом CMR (отлова, мечения и повторного отлова).

Осенью 2005 г. были взяты 3 выборки: 48 животных из популяции основателей Кувандыкского района Оренбургской области, 20 местных животных черной окраски из Кунашакского района Челябинской области и 15 животных различной окраски из потомства интродуцированных в Челябинскую область особей. Общий объем материала составил 83 черепа и шкурки.

Морфофизиологический анализ проводили по 18 признакам (длина тела; вес: тела, сердца, почки, надпочечника, печени, селезенки; общая и кондилобазальная длина черепа; скуловая ширина черепа; ширина межглазничного промежутка; длина зубного ряда; наибольшая высота черепа; затылочная высота черепа; затылочная ширина черепа; общая длина правой и левой нижней челюсти; кондилобазальная длина правой и левой нижней челюсти; высота правой и левой нижней челюсти) и 15 индексам: упитанность ($\text{вес тела} \cdot 1000 / \text{длина тела}$), индексы: сердца, почки, надпочечника, печени, селезенки, общей длины черепа и прогнатизма; скуловая ширина / общая длина черепа; ширина межглазничного промежутка / скуловая ширина; ширина межглазничного промежутка / общая длина черепа; средняя длина верхнего зубного ряда / общая длина черепа; наибольшая высота черепа / общая длина черепа; затылочная высота черепа / общая длина черепа, затылочная ширина черепа / общая длина черепа).

Анализ окраски шкурок обыкновенной слепушонки проводили по 10 точкам (голова, затылок, спина, огузок, бока со спинной и брюшной стороны, горло и брюхо). Цвет меха ранжировали от черного до светлого палевого: 1 — черный; 2 — черный с бурыми кончиками; 3 — темно-бурый; 4 — коричневый; 5 — серо-бурый; 6 — бурый; 7 — охристый; 8 — серо-палевый; 9 — палевый. Ста-

тистическую обработку материала проводили с помощью пакета прикладных программ Statistica (Version 5.5) и Past 1.34 (Hammer et al., 2005).

В первый год наблюдения в поселении интродуцированных слепушенок приплод был во всех 3-х семьях (табл. 1). Отловлено 30 животных, включая молодых. Общая численность поселения к осени выросла до 35 особей. В 2004 г. размножались 2 семьи. В третьей семье остались 3 самца, молодых не обнаружено. Всего отловлено и помечено весной 21 особь, осенью — 31. В 2005 г. в 3 семье картина повторилась. Общая численность интродуцированного поселения осенью составила 33 животных. Осенью 2005 г., спустя три года после переселения в первую семью, пришла черная самка и стала основной производительницей. В ее потомстве были как бурые молодые животные, так и зверьки с переходной окраской, черных сеголеток не было обнаружено.

Таблица 1. Приплод и общая численность семей интродуцированного поселения обыкновенной слепушонки

Семья	2003 г.				2004 г.				2005 г.			
	Приплод		Численность семей		Приплод		Численность семей		Приплод		Численность семей	
	весна	осень	весна	осень	весна	осень	весна	осень	весна	осень	весна	осень
1	5	14	15	20	7	7	10	16	7	13	12	19
2	2	5	10	9	3	6	8	12	3	4	12	11
3		4	5	6			3	3			3	3
Всего	7	23	30	35	10	13	21	31	10	17	27	33

Таким образом, животные успешно размножаются и поддерживают общую численность поселения на стабильном уровне.

Из популяции переселенцев мы постарались взять молодых животных (потомство), а, следовательно, весь анализ проводили только по сеголеткам. Половой диморфизм по морфологическим признакам у слепушонки выражен слабо и все различия у сеголеток статистически незначимы, поэтому во всех сравнениях животные обоих полов объединены.

Дискриминантный анализ трех поселений по морфологическим признакам (рис. 1) выявил наибольшие различия между кузандыкскими основателями и местными кунашакскими животными вдоль первой дискриминантной канонической функции, которая характеризует 93% межгрупповой дис-

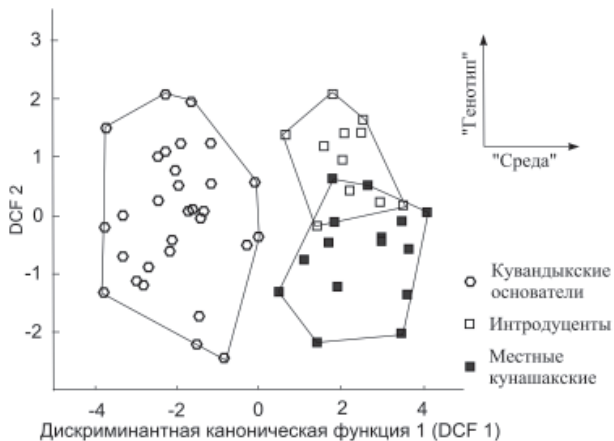


Рис. 1. Результаты дискриминантного анализа морфофизиологических признаков основателей, интродуцентов и местных слепушонок.

персии. Вдоль второй дискриминантной оси, на долю которой приходится только 7% межгрупповой дисперсии, наблюдается своеобразие интродуцированного поселения. Различия вдоль второй оси указывают на генетическую разнородность кунашакской популяции и интродуцентов, а морфофизиологические проявляются вдоль по первой оси, отражая влияние на интродуцентов окружающих факторов.

Дискриминантный анализ краниометрических признаков (рис. 2) показал сходную картину. Вдоль первой дискриминантной канонической функции, на долю которой приходится 74% межгрупповой дисперсии, наибольшие различия наблюдаются между кувандыкской и кунашакской популяциями. Вдоль второй дискриминантной оси, на долю которой приходится 26% межгрупповой дисперсии, наблюдается своеобразие интродуцированной популяции. Таким образом, по первой оси мы наблюдаем географическую изменчивость, в которой существенную роль играет средовая компонента, и только небольшая часть по второй оси составляет генотипическую изменчивость. Наибольший вклад в различия вдоль первой оси вносят такие признаки, как общая и кондилобазальная длина черепа, ширина межглазничного промежутка, длина верхнего зубного ряда, затылочная ширина черепа и кондилобазальная длина нижней челюсти.

При интродукции обыкновенной слепушонки из южных районов к северной границе ареала вида условия существования значительно изменились. Об

этом свидетельствует изменение массы тела интродуцированных поселений слепушенок в сторону увеличения по сравнению с оренбургскими основателями (табл. 2). Наряду с увеличением массы тела, значимо увеличилась и длина тела интродуцированных животных. Соответственно увеличился и индекс упитанности переселенных слепушенок. Это может свидетельствовать о более благоприятных условиях существования. Однако скорость роста интродуцированных животных, по сравнению с основателями и местными слепушонками, не изменилась. Так, одинаковыми для основателей, интродуцентов и местных слепушенок остаются индексы общей длины черепа, скуловой ширины и межглазничного промежутка. У интродуцентов значимо увеличивается длина верхнего зубного ряда, по сравнению с основателями, и приближается к таковой у местных слепушенок. В целом, челябинские животные крупнее оренбургских, в чем проявляется географическая изменчивость размеров черепа и вполне подтверждается правило Бергмана.

Согласно представлениям С.С. Шварца (1968), любые изменения условий среды, требующие повышения уровня метаболизма животных, приводят к увеличению размеров сердца и интенсификации его функций. В результате интродукции у слепушенок, наряду с увеличением массы и размеров тела, наблюдается существенное увеличение массы сердца, однако между основателями, интродуцентами и местными зверьками значимых отличий по индексу сердца не наблюдается. Таким образом, какой-либо интенсификации двигательной активности не происходит.

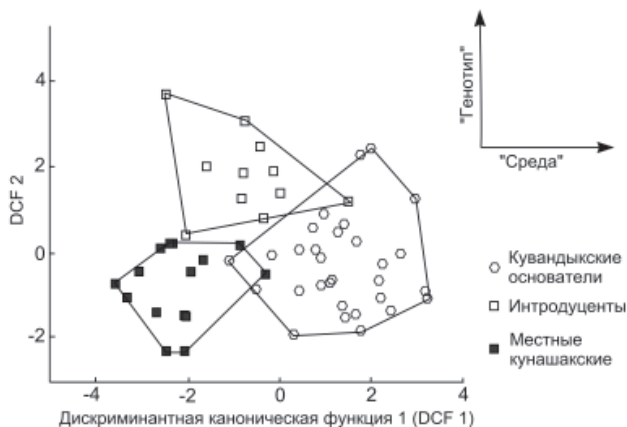


Рис. 2. Результаты дискриминантного анализа краниометрических признаков основателей, интродуцентов и местных слепушенок.

Таблица 2. Морфофизиологические показатели сеголеток обыкновенной слепушонки из трех поселений: кувандыкских основателей, интродуцентов и кунашакских местных

Показатели	Основатели (n=33)		Интродуценты (n=12)		Местные (n=15)	
	(1) M±m	p ₁₋₂	(2) M±m	p ₂₋₃	(3) M±m	p ₁₋₃
Длина тела, мм	109,88±4,01	**	113,75±3,60	n. s.	114,467±3,20	***
Масса тела, г	38,40±3,43	**	42,11±3,24	n. s.	42,17±2,48	***
Масса сердца, мг	161,58±18,55	***	186,0±16,65	n. s.	180,40±24,64	**
Масса почки	208,09±22,11	***	245,42±19,83	*	223,20±22,89	*
Масса надпочечника	5,09±1,53	***	8,25±0,87	n. s.	7,93±0,88	***
Масса печени	2478,79±240,78	***	3375,0±252,71	n. s.	3560,0±333,38	***
Упитанность	349,05±23,0	**	369,94±21,38	n. s.	368,30±16,26	**
Индекс сердца	4,218±0,426	n. s.	4,420±0,277	n. s.	4,266±0,441	n. s.
Индекс почки	5,461±0,766	n. s.	5,853±0,570	*	5,293±0,478	n. s.
Индекс надпочечника	0,132±0,036	***	0,196±0,017	n. s.	0,188±0,021	***
Индекс печени	64,94±7,44	***	80,34±5,73	n. s.	84,32±4,93	***

Примечание: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$; n. s. – статистически незначимо.

Известно, что в южных районах в жаркие месяцы растительность степных участков высыхает и, следовательно, снижается активность слепушонки. В условиях северной границы ареала такого явления не наблюдается, подземные и зеленые наземные корма доступные для слепушонки в течение всего лета. Увеличение абсолютных и относительных размеров печени у интродуцированных животных по сравнению с основателями можно объяснить отсутствием перерыва в питании в летнее время. Особое внимание обращают на себя максимальные различия индекса почки. Относительная масса почек является четким индикатором уровня обмена веществ. В большинстве случаев условия, требующие интенсификации обменных процессов организма, сопровождаются увеличением относительных размеров почек. У интродуцентов наблюдается наибольший индекс почек, что может свидетельствовать о некотором напряжении обмена на фоне более благополучного состояния остальных систем органов.

Таким образом, по размерам тела, черепа и внутренних органов интродуцированная популяция находится ближе к местным кунашакским животным, нежели к своим основателям из кувандыкской популяции. В целом, зверьки из

интродуцированной популяции крупнее куvandыкских основателей по всем параметрам и приближаются к местным кунашакским животным. Но, тем не менее, расстояния Махаланобиса показали, что различия между тремя исследованными поселениями весьма велики и статистически значимы. Это можно объяснить тем, что конституциональные особенности животных наследственно закреплены, хотя и корректируются условиями существования.

В течение первых трех лет после интродукции скрещиваний с аборигенными черными животными не отмечено. Однако в помете бурых животных увеличилось количество темно-бурых и переходных слепушонок. Колориметрический анализ шкурок показал, что при сравнении интродуцированных животных с представителями из популяции основателей и аборигенами обнаруживается модификационная изменчивость окраски меха (рис. 3). Окраска становится чуть более темной, но не черной, как у местных кунашакских животных. Голова и спина менее подвержены модификационной изменчивости (признаки 1–4) нежели брюшная сторона тела и бока (признаки 5–10). По окраске меха интродуценты меньше отличаются от представителей куvandыкской популяции (основателей), чем от местных кунашакских животных.

Многомерный анализ окраски меха (рис. 4) показал, что первая каноническая переменная связана со средовыми, а вторая — с генотипическими различиями. Окраска является более стабильным признаком и при существовании в

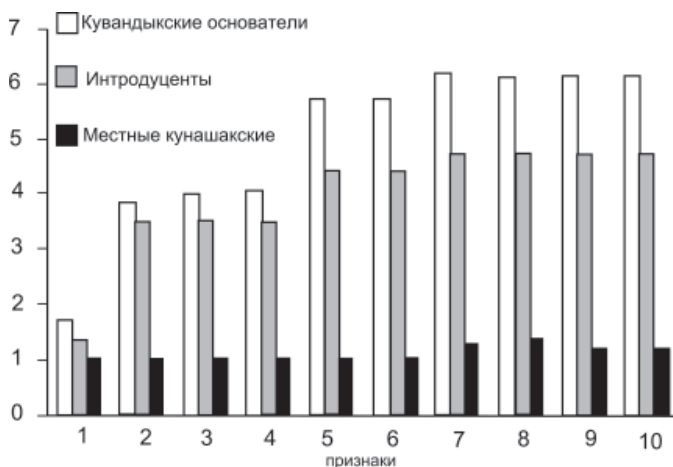


Рис. 3. Изменчивость окраски меха в трех поселениях обыкновенной слепушонки: куvandыкских основателей, интродуцентов и местных кунашакских.

иных условиях обитания меняется слабо. Цвет меха в значительной степени генетически детерминирован. Это подтверждается исследованиями Н.Г. Евдокимова (2001) и М.И. Чепракова с соавторами (2005), которые на основании многолетних наблюдений за составом семей с известными основателями и по результатам экспериментальных скрещиваний показали, что окраска меха обыкновенной слепушонки является моногенным менделирующим признаком.

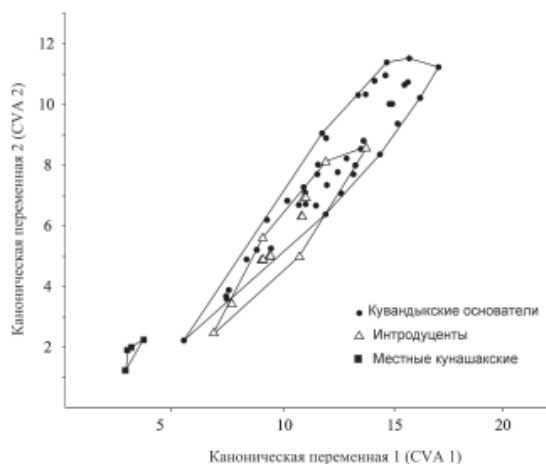


Рис. 4. Результаты многомерного анализа признаков окраски меха слепушонки.

Таким образом, в результате проведенной работы было установлено, что при интродукции обыкновенной слепушонки на северную границу ареала в Челябинскую область животных из Оренбургской области южные животные устойчиво сохраняют численность поселений и успешно размножаются в новых условиях обитания. Показано, что морфофизиологические и краниометрические показатели интродуцентов приближаются к местным северным животным кунашакской популяции, но устойчиво сохраняют свою специфику. Это в большей степени проявляется по краниометрическим признакам и обусловлено генотипической спецификой исходной популяции. Географическая изменчивость, обнаруженная между челябинскими и оренбургскими слепушонками по размерам и форме черепа, в значительной степени обусловлена средовой компонентой. Проявляющаяся генетическая компонента, выраженная в сохранении интродуцентами морфологических особенностей исходной популяции, в целом, меньше. Популяционная специфика устойчиво сохраняется во времени. Обнаруженный феномен следует учиты-

вать при изучении географической изменчивости краниометрических признаков в природных популяциях грызунов.

Показано, что окраска у интродуцентов модифицируется в наименьшей степени, причем изменения связаны с некоторым усилением темных тонов на спине и брюшной части тела слепушонки. Окраска этих животных устойчиво воспроизводит исходный диапазон родительской популяции, то есть слабо модифицируется и в значительной степени генетически детерминирована.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 04-04-48352 и РФФИ-Урал № 04-04-96100.

ЛИТЕРАТУРА

- Большаков В.Н., Мазина Н.К., Евдокимов Н.Г. Особенности интерьерных показателей и энергетики тканевого окислительного обмена у черной и бурой морф слепушонки обыкновенной // Докл. АН СССР. 1982. Т. 263. № 1. С. 244–246.
- Большаков В.Н., Евдокимов Н.Г., Мошкин М.П., Позмогова В.П. Окрасочный полиморфизм и его связь со стресс-реактивностью у обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pallas) // Доклады АН СССР. 1989. Т. 308. № 2. С. 500–502.
- 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: Наука, Уральское отделение, 1992. С. 37–51.
- Евдокимов Н.Г. Динамика популяционной структуры обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) // Экология. 1997. № 2. С. 108–114.
- Евдокимов Н.Г. Популяционная экология обыкновенной слепушонки. Екатеринбург, 2001. 144 с.
- Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П. Сравнительная характеристика трех популяций обыкновенной слепушонки (Южный Урал, Зауралье, Северный Казахстан) // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск, 1984. С. 103–112.
- Евдокимов Н. Г., Позмогова В. П. Горные и равнинные популяции обыкновенной слепушонки (Южный Урал и Зауралье) // Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург: Наука, 1992. С. 100–119.
- Мошкин М.П., Евдокимов Н.Г., Мирошниченко В.А., Позмогова В.П., Большаков В.Н. Изменчивость кортикостероидной функции в популяциях обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*) // Успехи совр. биологии. 1991. Т. 111. Вып. 1. С. 95–100.
- Чепраков М.И., Евдокимов Н.Г., Глотов Н.В. Наследование окраски меха у обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) // Генетика. 2005. Т. 41. № 11. С. 1–6.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 387 с.
- Hammer III., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST — PAleontological STatistics, version 1.34. 2005. 66 p.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ЭТОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛОКАЛЬНЫХ ПОСЕЛЕНИЙ СЛАВОК (*SYLVIA*) И ЕЕ ДИНАМИКА В ТЕЧЕНИЕ ГНЕЗДОВОГО СЕЗОНА

С.А. Симонов, М.В. Матанцева

Удмуртский государственный университет, г. Ижевск

Пространственно-этологическая структура локальных поселений птиц характеризуется потрясающей упорядоченностью, максимальным соответствием экологической ситуации, сложной многоуровневой системой этологических способов пространственного распределения особей. Возможно ли досконально изучить пространственно-этологическую структуру поселений? Что необходимо сделать для этого? Остается ли эта структура неизменной после своего формирования или она находится в постоянной динамике? На эти вопросы мы и попытались ответить в нашем исследовании.

Основной целью исследований было выявление пространственно-этологической структуры локальных поселений 4 видов славков: черноголовой (*Sylvia atricapilla*), садовой (*S. borin*), серой (*S. communis*) и славки-завирушки (*S. curruca*). Для достижения указанной цели было необходимо решить следующие задачи: 1) выявить территориальную структуру поселений славков; 2) изучить поведение славков на разных этапах гнездового цикла; 3) изучить гнездовую биологию славков.

Исследования проводились на орнитологической станции ЗИН РАН на Куршской косе Балтийского моря в весенне-летние сезоны в 2003–2005 гг. Основной метод исследований заключался в наблюдении за птицами, индивидуально мечеными номерными и цветными кольцами. Территориальность изучали по методу точечного картирования Одума-Кюнцлера (Odum, Kuenzler, 1955). Работу с картами проводили с применением компьютерных программ Arc View GIS 3.2, CorelDRAW 11, Adobe Photoshop (version 8). Всего проведено более 2200 ч наблюдений, зафиксировано свыше 14 000 регистраций территориальных перемещений славков, найдено 77 гнезд и 270 набросов, индивидуально помечено 538 особей.

Было установлено, что в течение гнездового сезона структура поселений каждого из изучаемых видов славков постоянно менялась. Наблюдалась динамика числа поющих и непоющих самцов, державшихся на контролируемом участке; динамика поведения отдельных самцов; динамика размеров токовых территорий и перемещения территорий в пространстве.

Динамика числа поющих и молчащих самцов

Во многих исследованиях плотность населения певчих птиц в сезон гнездования определяется по числу поющих самцов. Изначально мы руководство-

вались именно таким подходом. Однако индивидуальное мечение всех отловленных на участке славков и наблюдение за ними привело к весьма примечательным результатам. Во-первых, значительную долю населения славков на участке исследований составляли непоющие самцы (рис. 1), недоучет которых мог бы привести к сильному занижению определяемой плотности населения. Во-вторых, соотношение числа поющих и непоющих самцов изменялось в течение гнездового сезона. Поэтому необходимо учитывать тот факт, что при определении плотности населения «традиционным» способом в разное время можно получить разные величины не только потому, что часть особей появилась на участке или покинула его, но и потому, что некоторые поющие ранее самцы перестали петь, а отдельные бывшие «молчуны» стали проявлять песенную активность. В-третьих, на контролируемом участке периодически появлялись нестационарные самцы (преимущественно, поющие), державшиеся на нем не дольше нескольких дней. Нестационарные самцы на определенное время еще больше увеличивали локальную плотность населения.

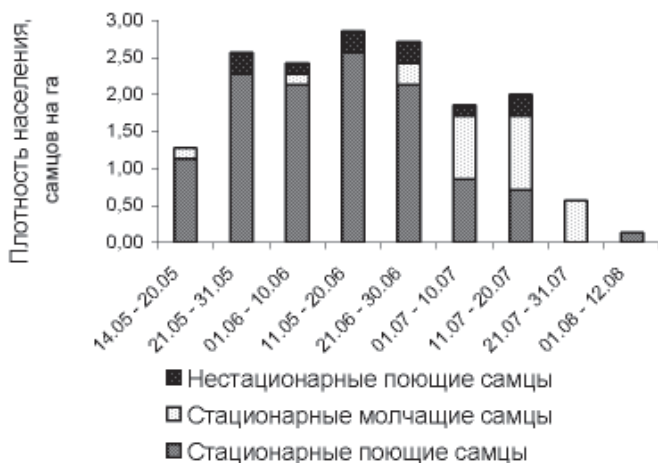


Рис. 1. Вклад в общую плотность населения самцов разных категорий.

Динамика поведения отдельных самцов

Славков считают типично территориальными птицами со строго определенным видоспецифичным территориальным поведением, характеризу-

ющимися некоторыми отличительными признаками (Howard, 1914, 1920; цит. по Благосклонов, 1991; Бардин, 1977; Рябицев, 1993). Однако на контролируемом участке у отдельных самцов наблюдались различные «отклонения» от типичного поведения (таблица), обусловленные, в первую очередь, социальной напряженностью, возникающей вследствие ограниченности гнездопригодных мест на участке и высокой локальной плотности населения (Матанцева, 2005). Как правило, в начале гнездового сезона самцы проявляли типичное для вида поведение. Но при дальнейшем заселении участка некоторые из них оказывались в условиях тесного соседства с другими представителями своего вида и могли изменять свое поведение по указанным в таблице аспектам.

Таблица. Основные характеристики типичного территориального поведения и наблюдавшиеся «отклонения» от него

Типичное территориальное поведение	«Отклонения» от типичного территориального поведения
Строгая горизонтальная изоляция соседних территорий самцов одного вида друг от друга	а) Возможное перекрывание соседних территорий по горизонтали; б) Разобшение соседних территорий по вертикали при их значительном горизонтальном перекрывании
Возможность гнездования только при наличии территории, границы которой маркируются пением	Возможность гнездования самцов-«молчунов», вообще не обладающих собственными токовыми территориями
Длительное пребывание на чужой территории самца своего вида не возможно вследствие охраны границ территории	Возможность гнездования в пределах чужой территории самца своего вида

Размерная и пространственная динамика размеров токовых территорий

В течение сезона исследований наблюдалась динамика размеров токовых территорий, обусловленная изменением поведения самцов, в первую очередь, изменением активности пения (рис. 2).

Также в течение гнездового периода на участке исследований наблюдалось смещение демонстрируемых территорий в пространстве. Обычно происходило сближение территорий отдельных самцов наряду с увеличением их активности. Значительные сдвиги территорий в пространстве были характерны для самцов, которые не образовали пар.

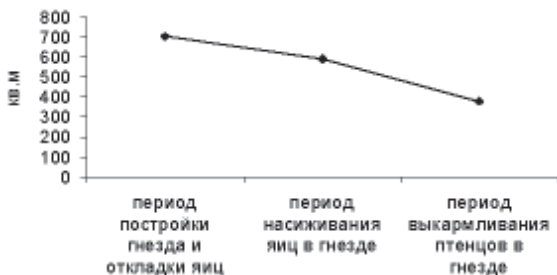


Рис. 2. Динамика размеров территорий самцов черноголовки в сезон гнездования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, пространственно-этологическая структура локальных поселений славков не остается постоянной в течение гнездового сезона, а находится в динамике. Динамичность различных компонентов структуры поселений необходимо учитывать при ее изучении, так как в разное время и в различных местообитаниях наблюдаются совершенно разные картины локальных поселений. Делать какие-то выводы лишь по одной из этих «картин» не корректно. Например, можно получить значительно заниженные оценки плотности населения славков, если не учитывать особенности поведения отдельных самцов. Целостное представление о пространственно-этологической структуре поселений может дать лишь длительное ее исследование с обязательным фиксированием всех происходящих в ней изменений.

ЛИТЕРАТУРА

- Бардин А.В. Метод меченых особей в исследовании территориального поведения птиц (вопросы терминологии) // Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов: Вильнюс: «Мокслас». 1977. С. 49–55.
- Благосклонов К.Н. Гнездование и привлечение птиц в сады и парки. М.: Изд-во МГУ, 1991. 251 с.
- Матанцева М.В. Территориальное поведение птиц рода *Sylvia* в мозаичной среде // Тез. докл. XXXIII итоговой студенческой научной конф. Ижевск: УДГУ, 2005. С. 117–118.
- Рябицев В.К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука, 1993. 405 с.
- Odum E., Kuenzler R. Measurement of territory and home range size in birds // Auk. 1955, Vol. 72. № 2. P. 128–137.

ВЛИЯНИЕ ВОЗРАСТА КУЛЬТУРЫ И СКОРОСТИ ДЕКОМПРЕССИИ НА ВЫЖИВАЕМОСТЬ МИКРООРГАНИЗМОВ ПРИ ВЫСОКОМ ГИДРОСТАТИЧЕСКОМ ДАВЛЕНИИ

И.А. Сморкалов

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

В качестве объектов исследования использованы чистые культуры следующих микроорганизмов: *Rhodospirillum rubrum* — фотосинтезирующие несерные пурпурные бактерии (7-суточные культуры); дрожжи *Saccharomyces cerevisiae* — одноклеточные эукариоты, представители класса Ascomycetes (14-суточные культуры); *Chlorella* sp. — эукариотная зеленая микроводоросль (14-суточные культуры).

Для изготовления образцов использовали поливинилхлоридные (ПВХ) трубки диаметром 3 мм. Отрезки ПВХ-трубки длиной 20–25 мм с одного конца зажимали стальной скрепкой, запаивали и стерильным шприцем вводили в капсулу культуру клеток. После этого второй конец капсулы также зажимали и запаивали. Объем культуры составлял 0,05–0,1 см³. Для обработки подготовленных образцов высоким давлением использовали гидравлический пресс с максимальным усилием 30 т. Давление поднимали со скоростью 100–150 атм./с. Время экспозиции образцов под давлением составляло 30 минут. Сброс давления производили со скоростью 8–10 атм./с. О выживаемости культур судили по наличию или отсутствию роста микроорганизмов на соответствующих средах. Контролем во всех опытах являлись посевы клеток из капсул, не подвергавшихся действию давления.

Для определения влияния скорости декомпрессии проведены опыты, в которых скорость сброса давления составляла 4–6 атм./с, 8–10 атм./с и 1000–1500 атм./с. Для исследования влияния возраста культур на выживаемость микроорганизмов в качестве «молодых» клеток использовали: 20–24-часовые культуры *R. rubrum*, 15–18-часовые культуры дрожжей и 44–48-часовые культуры хлореллы. Для выявления повреждения клеточной оболочки проводили микроскопирование подвергнутых действию давления культур, сравнение их с контрольными образцами, фазово-контрастное микроскопирование при 600-кратном увеличении.

В результате проведенной работы можно сделать следующие выводы. Установлены границы выживаемости исследуемых культур при экспозиции под давлением 30 минут и скорости декомпрессии 8–10 атм./с: дрожжи — 2500 атм.; *R. rubrum* и хлорелла — 2000 атм.

Определены границы выживаемости исследуемых организмов при изменении скорости декомпрессии. При сбросе давления со скоростью 4–6 атм./с после экспозиции под давлением в течение 30 минут клетки выживали: дрожжи — 3000 атм.; *R. rubrum* и хлорелла — 2000 атм., а при скорости декомпрессии 1000–1500 атм./с и той же экспозиции: дрожжи — 2500 атм.; *R. rubrum* — 500 атм.; хлорелла — 1000 атм.

Установлено, что возраст культуры микроорганизмов влияет на выживаемость клеток под действием гидростатического давления. Так, «молодые» клетки *R. rubrum* при скорости декомпрессии 1000–1500 атм./с и экспозиции 30 минут выживали при давлении на 1000 атм. больше, чем их «старые» клетки, а «молодые» клетки хлореллы при тех же условиях выживали при давлении больше на 1500 атм., чем их «старые» клетки.

Показано, что одной из причин гибели клеток под действием давления является нарушение целостности клеточной стенки.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КАРОТИНОВ КОРМА ГУСЕНИЦАМИ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ГИДРОТЕРМИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

Т.М. Стрельская (Севрюгина)

Ботанический сад УрО РАН г. Екатеринбург

Каротин является одним из самых активных неферментных антиоксидантов, влияющих на перекисное окисление липидов (ПОЛ) мембран (Сорокина и др., 1997), и, соответственно, на скорость развития и выживание гусениц. На основании ранее проведенного изучения усвоения и использования каротинов гусеницами разных популяций, нами было высказано предположение, что эти показатели зависят от видового состава кормовой породы (Севрюгина, Пономарев, 2003). В дальнейшем было показано отличие этих показателей, в зависимости от концентрации каротинов в корме, активации ПОЛ катализаторами образования свободных радикалов (Шаталин и др., 2005). Учитывая вышесказанное, целью данной работы было изучение усвоения и использования каротинов в зависимости от гидротермических условий произрастания кормового древостоя.

Объектом исследования были две популяции непарного шелкопряда — зауральская и нижеволжская. Кладки собирались в древостоях осенью и выращивались на искусственной питательной среде (Ильиных, 1996) со стабильным биохимическим составом в одиночном режиме. В зауральской популяции изучение проводилось с 2002 по 2005 гг., в нижеволжской — в 2002–2004 гг.

Для анализа влияния гидротермических условий на изучаемые показатели были использованы метеоданные г. Каменск-Уральского и г. Волгограда.

Изучение влияния коэффициента усвоения (КУ) корма на исследуемые показатели показало, что корреляция между КУ и концентрацией каротинов в экскрементах отсутствует. В то же время установлена отрицательная корреляция между КУ корма и КУ каротинов и высокая положительная корреляция между КУ каротинов в четвертом возрасте и приростом гусениц в этом возрасте. То есть, полученные данные свидетельствуют о неслучайном характере различий в усвоении каротинов гусеницами и их значительном влиянии на скорость роста гусениц.

Анализ результатов, полученных при изучении усвоения и использования каротинов гусеницами пятого возраста, показал следующее. В нижевожской популяции самым сухим годом был 2002 г. Гусеницы, выращенные из кладок, отложенных имаго этого года, демонстрируют самую высокую активность усвоения и использования каротинов корма. В зауральской популяции самым сухим был 2004 г. Гусеницы, выращенные из кладок этого года, также демонстрируют самую высокую активность усвоения и использования каротинов корма. При этом различий в изучаемых показателях между двумя популяциями не наблюдается. Анализ распределения изучаемых показателей, в зависимости от года и массы гусениц, показал, что и в зауральской, и в нижевожской популяциях дисперсия содержания каротинов в теле гусениц при равной массе значительно ниже была в сухой год. Кроме того, в эти годы менее значимо снижение каротинов в теле гусениц при увеличении их массы. При этом отмечается более высокая дисперсия в усвоении каротинов из корма в годы с более влажными условиями в период питания гусениц старших возрастов. Таким образом, гусеницы, родительское поколение которых проходило питание в засушливых условиях, демонстрируют более активное усвоение и использование каротинов корма.

Основные выводы следующие:

- 1) степень усвоения каротинов из корма гусеницами непарного шелкопряда носит неслучайный характер и не зависит от общего КУ корма;
- 2) концентрация каротинов в усвоенной пище оказывает значительное влияние на рост гусениц;
- 3) усвоение и использование каротинов гусеницами не зависит от видового состава кормового древостоя, а связано с гидротермическими условиями его произрастания;
- 4) наиболее высока степень усвоения каротинов гусеницами, родительское поколение которых развивалось в засушливых условиях.

СВЯЗЬ ЛИЧИНОЧНОГО ПИТАНИЯ С МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЕЙ КОМАРОВ *CULEX PIPIENS* L.

Н.В. Сурнина*, Н.В. Николаева**

* Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

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

Как было показано ранее (Николаева и др., 2004, 2005), локальные популяции комаров *Culex pipiens* L. на территории г. Екатеринбурга и его пригородов, населяющие искусственные контейнеры воды, различаются по комплексу морфологических признаков и по соотношению двух внутривидовых форм — *pipiens* и *molestus*. Принимая во внимание результаты исследований дифференциации личинок комаров по тактикам и спектрам питания, мы провели установочный эксперимент, который выявил подобную дифференциацию и у личинок *Cx. pipiens* (Сурнина, Николаева, 2005). В июле-августе 2005 г. эксперименты были продолжены на территории популяций В.Пышма и Шарташ, в условиях, максимально приближенных к естественным. Из яиц, отложенных самками из природы в 10-литровые банки с водой и кондиционированной растительностью, получали личинок IV стадии. У них индивидуально хронометрировали время питания путем фильтрации и обскребывания субстрата, с последующей их фиксацией в этаноле и измерением 7 морфологических признаков. Всего изучено 394 личинки.

Полученные результаты различались для представителей двух популяций. Подавляющее большинство личинок в популяции В.Пышма было представлено фильтраторами (73,8%), доля особей, сочетающих фильтрацию с обскребыванием, составила 26,2% ($N=210$). По морфологическим характеристикам представители двух групп практически не различались, при этом в данной популяции отмечено снижение значений всех признаков, кроме сифонального индекса, по сравнению с данными 2004 г. Доля формы *molestus* в группе фильтраторов составила 27,1%, а фильтраторов-обскребывателей — 14,6%; доля *pipiens* — соответственно 72,9 и 85,4%.

В популяции Шарташ доля фильтраторов составила 37,5% ($N=184$), что отличается от их соотношения в популяции В.Пышма ($\chi^2 = 53,7$; $df = 1$, $p < 0,0001$). Личинки с разными тактиками питания в популяции Шарташ различались по ширине головы, длине сифона и сифональному индексу ($p < 0,05$). Наибольшей вариабельностью характеризовалось число зубцов в гребне сифона, которое косвенно связано с особенностями пищевого поведения личинок кома-

ров (Сибатаев, 1996; Ивницкий, 1998). В популяции Шарташ доля формы *molestus* среди фильтраторов составила 44,9%, а среди фильтраторов-обскребывателей — 72,2%; доля формы *pipiens* — соответственно 55,1% и 27,8%. В суммарной выборке из обеих популяций в группе фильтраторов доля личинок с признаками формы *molestus* составила 32,6%, а в группе фильтраторов — обскребывателей — 52,9% ($\chi^2=16,5$; $df=1$, $p < 0,0001$).

Таким образом, показано, что личинки двух внутривидовых форм комаров *Cx. pipiens* в разной степени сочетают две тактики питания, при этом для автогенной формы *molestus* обскребывание субстрата более характерно. Известно, что личинки формы *molestus* характеризуются повышенным числом зубцов на ментуме (верхняя губа), а этот признак, по результатам дискриминантного анализа, вносит значимый вклад в дифференциацию двух форм *Cx. pipiens* (Кгурра, 1988). Можно полагать, что дифференциация по пищевому поведению расширяет трофические спектры личинок, снижает внутри-видовую конкуренцию и способствует поддержанию высокого биоразнообразия их популяций, в том числе и по репродуктивным стратегиям.

ИЗУЧЕНИЕ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ВОСКОВИКА ПЕРЕВЯЗАННОГО (*TRICHIUS FASCIATUS* L.)

В.А. Сусой

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

Природные популяции обладают значительной генетической изменчивостью, которая является основой эволюционного процесса и на популяционном уровне выражена в форме полиморфизма. Система полиморфизма по разным признакам устойчива и адаптирована к условиям существования популяции.

Цель исследования — изучение внутрипопуляционной изменчивости восковика перевязанного (*Trichius fasciatus* L.). Задачи исследования: 1) проанализировать аберративную изменчивость восковика перевязанного; 2) исследовать половых особенностей аберративной изменчивости.

В ходе работы были исследованы популяции центральной части Ильменского заповедника (Челябинская область, ИГЗ) и окрестностей биостанции УрГУ (Сысертский район Свердловской области). Материал соби-рался в течение двух лет (2004–2005 гг.). В качестве источников материала, помимо собственных сборов, привлекались сборы Новоженова Ю.И. (ИГЗ, 1969–1999 гг.; Сысертский район, 1972–2003 гг.). Популяционное единство выявлялось при использовании метода χ^2 и показателя сходства

Животовского. Степень разнообразия самцов и самок по абберациям рисунка надкрылий рассчитывалась на основе показателя μ (среднее число вариаций признака в популяции).

Для обеих исследованных популяций характерно преобладание одной абберации (877). Эта морфа оказалась наиболее приспособленной к условиям существования популяций и на протяжении длительного времени ее преобладание поддерживается отбором. Анализ результатов, полученных при изучении популяций *T. fasciatus*, позволяет судить о неизменности сложившейся системы гомеостазиса фенооблика данных групп. Это выражается в способности популяций удерживать существующие переменные в определенных пределах на протяжении многих лет. Наблюдается определенная стабильность всех морф, как главных, так и не очень распространенных. Показано, что все отклонения частот аббераций носят случайный характер.

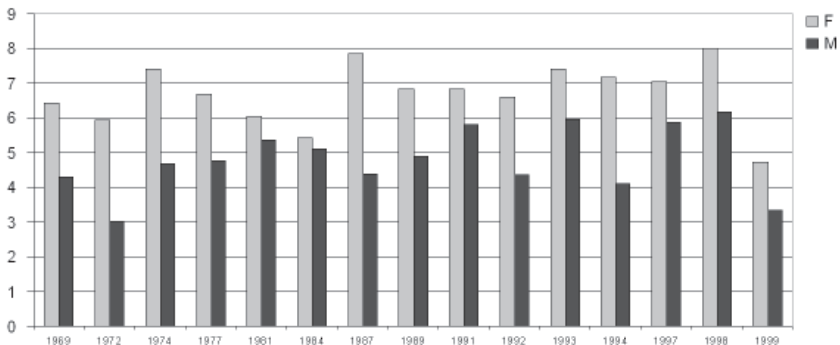


Рисунок. Значения показателя μ для самок (F) и самцов (M) (ИГЗ, 1969–1999 гг.).

При анализе частоты встречаемости аббераций рисунка надкрылий в зависимости от пола выявлена неодинаковая полиморфность самцов и самок по этому признаку. В подавляющем большинстве выборок показатели μ для самок выше, чем для самцов (рисунок) и эти различия статистически значимы. Колебание численности отдельных форм затрагивает самцов в большей степени, чем самок. Выборки самок более выровнены по частотам аббераций рисунка надкрылий и более разнообразны, несмотря на количественное преобладание самцов.

ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РОДА *PULSATILLA* УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

О.Е. Сушенцов

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

В настоящее время все более остро встает вопрос о сохранении редких и исчезающих видов растений, однако степень изученности разнообразия, распространения и структуры популяций многих редких растений недостаточна. В связи с этим нами была исследована изменчивость и структура популяций рода *Pulsatilla* в Уральском регионе. Специальных работ по уральским популяциям прострелов до сих пор не проводилось, и различные авторы приводили для региона от 2 до 4 видов. Кроме того, для секции *Patentes* Aichele et Schweg., к которой относится большинство приписываемых Уральскому региону видов прострелов, до настоящего времени не решен вопрос с таксономией. Подавляющее большинство авторов разделяют секцию на 5–7 видов, однако некоторые исследователи отвергают разделение секции на виды и воспринимает секцию *Patentes* как единый полиморфный вид *P. patens* s.l.

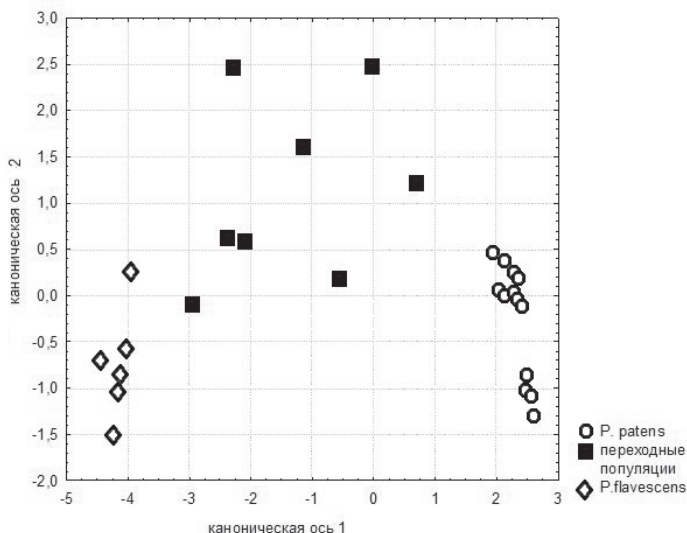


Рис. 1. Положение центроидов исследованных популяций в пространстве 1-й и 2-й канонических осей.

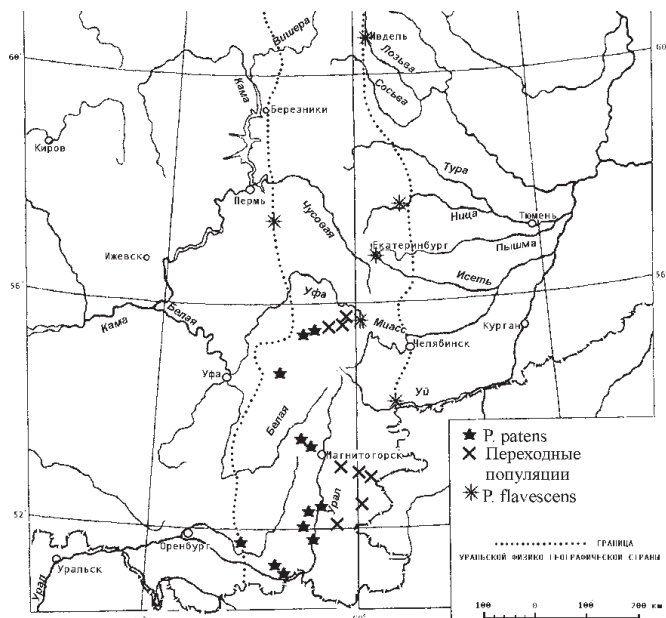


Рис. 2. Географическое положение популяций разных видов.

Для решения вопроса о видовом составе прострелов на Урале и сбора сведений о правомерности разделения секции *Patentes* на виды нами была изучена изменчивость шести признаков, имеющих систематическое значение: окраска цветка, число зубцов на листе, ширина конечной дольки листа, наличие черешочков центральной доли, наличие черешочков боковых долей и фактор формы листа. Фактор формы листа равен отношению периметра эквивалентного по площади круга к периметру листа и характеризует степень рассеченности листа.

В ходе проведения исследований нами были обнаружены только два вида прострелов: *P. patens* (L.) Mill. s.str. и *P. flavescens* (Zuccar.) Juz. Кроме популяций этих двух видов были обнаружены популяции переходных форм (рис. 1), которые нельзя было идентифицировать с каким-либо видом.

Ареал *P. patens* охватывает Оренбургскую область, южные и западные районы Челябинской области, большую часть территории республики Башкортостан, южные и западные районы Пермской области. *P. flavescens* произрастает в Свердловской области, в центральных и северных частях Челябинской области, восточной части Пермской области. Переходные популяции распола-

Таблица. Значения признаков различных видов прострелов

Характеристика	Популяции, виды		
	<i>P. patens</i>	переходные	<i>P. flavescens</i>
Окраска цветка			
	синяя	синяя, желтая, белая, розовая	желтая
Число зубцов на листе, шт.			
Среднее	22,4 ± 0,29	23,8 ± 0,42	33,4 ± 0,73
Доверительный интервал	21,8 – 23,0	22,9 – 24,6	31,9 – 34,8
Медиана	21,3	23,0	31,6
Пределы	13,5 – 43,5	14,0 – 39,5	15,5 – 64,7
Квартили	18,4 – 25,0	20,0 – 26,7	27,8 – 39,0
Ширина конечной дольки листа, мм			
Среднее	0,36 ± 0,005	0,37 ± 0,007	0,28 ± 0,007
Доверительный интервал	0,35 – 0,37	0,35 – 0,38	0,27 – 0,29
Медиана	0,36	0,36	0,28
Пределы	0,17 – 0,82	0,18 – 0,73	0,14 – 0,57
Квартили	0,30 – 0,42	0,31 – 0,42	0,22 – 0,33
Фактор формы			
Среднее	0,20 ± 0,001	0,19 ± 0,002	0,16 ± 0,002
Доверительный интервал	0,19 – 0,20	0,18 – 0,20	0,16 – 0,17
Медиана	0,20	0,19	0,16
Пределы	0,13 – 0,28	0,13 – 0,31	0,10 – 0,25
Квартили	0,18 – 0,21	0,17 – 0,20	0,14 – 0,18
Доля растений с черешочком центральной доли, %			
Среднее	39	56	70
Пределы	8 – 77	4 – 83	23 – 100
Доля растений с черешочками боковых долей, %			
Среднее	19	18	31
Пределы	0 – 40	0 – 50	5 – 85
Объем выборки	332	147	140

гались полосой по границе между «чистыми» видами примерно по линии Карталы — Магнитогорск — Сатка (рис. 2).

Популяции «чистых» видов хорошо различаются по окраске цветка, кроме того наблюдаются значимые различия по признакам: число зубцов на листе, фактор формы листа, ширина конечной дольки листа, в то же время диапазоны значений признаков у разных видов значительно перекрывались (таблица). Переходные популяции содержат все формы растений по окраске

цветка, включая отсутствующие в популяциях «чистых» видов белую и розовую. По отдельным мерным признакам переходные популяции не отличаются от *P. patens* и значимо отличаются от *P. flavescens*.

Также наблюдаются некоторые различия по признакам наличие черешочков центральной и боковых долей у разных видов, однако из-за значительных диапазонов варьирования использование данных признаков для систематики представляется затруднительным.

Кроме того, было обнаружено, что популяции каждого вида неоднородны и распадаются на группы популяций. Так, *P. patens* содержит три группы популяций: южная, располагающаяся в южной части Южного Урала на территории Оренбургской области, отличающаяся более узкой долей листа; восточная, располагающаяся на восточном макросклоне центральной части Южного Урала в южных и западных районах Челябинской области и восточной части республики Башкортостан; и северо-западная, произрастающая на западном макросклоне северной части Южного Урала на территории республики Башкортостан и в западных частях Челябинской области и отличающаяся более высоким числом зубцов на листе.

Переходные популяции разделяются на две группы популяций: южная, произрастающая в центральной части Южного Урала на территории Челябинской области; и северная, произрастающая в северной части Южного Урала на границе Челябинской области и республики Башкортостан. Значимые различия между группами популяций наблюдаются для всех форм по комплексу признаков окраски цветка, кроме того для желтоцветковых растений — по числу зубцов на листе и ширине конечной дольки листа, а для белоцветковых — по ширине конечной дольки листа.

P. flavescens также разделяется на две группы популяций, значимо различающихся по признакам ширины конечной дольки и фактора формы листа, однако в связи с меньшим числом исследованных популяций определить распространение каждой из групп популяций не удалось.

ОЦЕНКА ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ ДИНАМИКИ ЭКОТОНА ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА ПОЛЯРНОГО УРАЛА ЗА XX СТОЛЕТИЕ

М.М. Терентьев

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Одним из вопросов, вызывающим в настоящее время большой интерес в научном сообществе, является оценка климатогенной динамики вы-

сокогорных экосистем, что связано с необходимостью изучения реакции сообществ на происходящие изменения климата и прогнозирования возможного развития событий.

Наше исследование направлено на изучение возможного влияния климатических изменений на рост древесной растительности в горных условиях Полярного Урала. Схожую направленность имеют ряд работ, проведенных в других регионах (Kullman, 1990; Kärner, 1999; Bugmann, Pfister, 2000; Holtmeier, 2003). Однако в выбранном нами районе подобные исследования не проводились (Shiyatov, 2003). Это стало одним из критериев выбора региона исследований. Другими факторами для выбора района послужили малая антропогенная нагрузка, вследствие отдаленности от крупных городов и вредных производств, и расположение в высоких широтах, где, следуя последним исследованиям, наблюдаются наиболее выраженные климатические изменения (Изменение ..., 2003). Более того, в сравнении с более низкими широтами, растительность данного региона подвержена лишь нескольким, четко выраженным лимитирующим факторам, в то время как внутривидовая конкуренция несколько ослаблена (Шиятов, 1965; Шиятов и др., 2002).

Целью данной работы является оценка вертикального и горизонтального сдвига верхней границы распространения редколесий и сомкнутых лесов за XX столетие. Использование в настоящей работе современных средств для пространственного анализа, таких как географические информационные системы (ГИС) позволило перейти от качественного уровня оценки произошедших изменений к количественному.

Район исследований — бассейн р. Собь (Полярный Урал; 66°50' с.ш., 65°30' в.д.). Господствующее положение на участке занимает массив Рай-Из, высотная часть которого характеризуется обширным плато с перепадом высот 800–1000 м, а наибольшая высота — 1290 м. Рай-Из пересекают две реки — Енгаю и Кердоманьшор, обе они, наравне с р. Собь являются естественными коридорами для ветров.

По видовому составу верхняя граница леса преимущественно состоит из лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.) с проявлением ели сибирской (*Picea obovata* Ldb.) в нижней части.

При оценке изменения площадей, занятых различными типами ценохор, исходными данными были выделы, разграниченные в ходе полевых работ по комплексу фитоценологических характеристик. Используя ГИС, были созданы карты распространения различных типов лесотундровых сообществ для начала и середины XX в. и начала XXI в. (в работе представлены материалы только на начало XX (1910 г.) и XXI (2000 г.) вв.). Затем значения площадей, занимаемых различными типами ценохор, извлекались из базы данных ГИС и анализировались. Более подробно этот метод описан в работе С.Г. Шиятова с соав-

торами (2005). Настоящая работа выполнена с учетом материалов, полученных в ходе полевых исследований 2005 г.

Следующим этапом исследований была оценка смещений с использованием оригинальной методики. Количественную оценку пространственно-временного сдвига верхней границы распространения редколесий и сомкнутых лесов производили при помощи ГИС ARC/INFO (ESRI Inc., США) с использованием языка AML. Статистическую обработку и анализ данных производили в статистическом пакете «R», при этом за основу были взяты тематические карты масштаба 1:25 000, показывающие распределение различных типов лесотундровых сообществ в начале 1910-х и 2000-х гг. Карты были совмещены с цифровой моделью местности и генерализированы. Для оценки смещения данным методом необходимо наличие двух линий — положения границы в начале и конце исследуемого периода. Для получения такого рода покрытий из исходных данных были выделены участки размещения редколесий и сомкнутых лесов, появившихся в XX столетии, и объединены в несколько укрупненных выделов. Затем от линии, характеризующей начало периода, были построены буферные области в направлении произошедшего смещения. Наложением линии границы в конце периода на созданное покрытие была получена величина горизонтального сдвига (рисунок).

Расчет вертикального сдвига верхней границы редколесий и сомкнутых лесов производился следующим образом. Линейные слои (покрытия) границ в начале и конце исследуемого периода были растеризованы и наложены на



Рисунок. Оценка горизонтального сдвига.

цифровую модель рельефа в ГИС. Таким образом была получена информация о высоте каждой ячейки растрового слоя границ, размер которой составляет 10х10 м. На основе этих данных были построены гистограммы распределения высот верхних границ редколесий и сомкнутых лесов в начале и конце рассматриваемого периода.

Общая закартированная территория составила 5769,8 га.

Установлено, что за последние 100 лет произошло значительное облесение экотона, которое выразилось в существенном увеличении площадей редколесий и сомкнутых лесов и сокращении площади тундр. При этом площадь редины увеличилась незначительно (на 2%), площадь тундр уменьшилась на 19%, а площади редколесий и сомкнутых лесов увеличились на 7 и 10% соответственно (табл. 1).

Таблица 1. Распределение площадей, занятых различными типами лесотундровых сообществ за XX столетие

Сообщества	1910 г.		2000 г.	
	га	%	га	%
Отдельные деревья в тундре	4399,0	76	3305,9	57
Редина	661,4	11	775,0	13
Редколесье	640,2	11	1065,8	18
Лес	69,2	1	623,1	11
Итого	5769,8	100	5769,8	100

Рассматривая направленность трансформаций (табл. 2), мы выяснили, что на исследуемой территории происходила интенсивная смена лесотундровых сообществ в направлении от тундры к сомкнутому лесу. При этом наблюдаются переходы не только в соседние категории — например, редины в редколесья, редколесья в сомкнутый лес, но и прямые изменения (за исследуемый период), из тундры в сомкнутый лес и редколесья.

Оценка вертикального смещения (табл. 3) показала, что сдвиг редколесий по медиане составил 49 м, и изменился с 201 м над уровнем моря в начале XX века до 250 м в конце. Граница сомкнутых лесов сдвинулась на 12 м и сейчас находится в среднем на высоте 222 м. Максимальные значения размещения границ редколесий и сомкнутых лесов на конец XX столетия составили 412 и 348 м, соответственно.

Как видно из таблицы 4, горизонтальный сдвиг по медиане за последние 100 лет составил для редколесий 360 м, а для сомкнутого леса — 100 м. Другими словами, скорость горизонтального смещения этих границ составила 4,0 и 1,1 м в год соответственно. Величина максимального горизонтального смещения составила для редколесий 2470 м, а для сомкнутых лесов — 1070 м.

Таблица 2. Матрица переходов площадей (га), занятых различными типами лесотундровых сообществ

Финальные сообщества	Исходные сообщества			
	Тундра с отдельными деревьями	Редина	Редколесье	Лес
Тундра с отдельными деревьями	3305,9	-	-	-
Редина	658,1	116,8	-	-
Редколесье	371,6	465,3	228,9	-
Лес	63,4	79,2	411,4	69,2

Таблица 3. Величина вертикального сдвига верхней границы редколесий и сомкнутых лесов за XX столетие

Статистический показатель	Сообщества				
	Редколесья			Сомкнутые леса	
	Высота над уровнем моря, м		Сдвиг, м	Высота над уровнем моря, м	
	1910 г.	2000 г.		1910 г.	2000 г.
Минимум, м	143	193	50	131	153
Медиана, м	201	250	49	210	222
Максимум, м	375	412	37	306	348

Таблица 4. Величина горизонтального сдвига верхней границы редколесий и сомкнутых лесов в XX столетии

Статистический показатель	Сообщества	
	Редколесья	Сомкнутые леса
Минимум, м	10	10
Медиана, м	360	100
Максимум, м	2470	1070

Однонаправленный характер смен на склонах различной экспозиции, а также в местообитаниях, различающихся почвенно-грунтовыми и микроклиматическими условиями, свидетельствует о том, что эти процессы проходили под воздействием общего фактора. Поскольку в районе исследований антропогенная нагрузка на лесотундровые сообщества незначительная, мы счита-

ем, что экспансия древесной растительности связана с существенным улучшением климатических условий для произрастания древесной растительности.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты 99–04–48984, 02–04–48148, 04–06–49359), ИНТАС (01–0052), молодежного гранта УрО РАН, а также при технической поддержке «ДАТА+» (Москва) — официального представителя компаний производителей программного обеспечения ESRI и ERDAS (США).

ЛИТЕРАТУРА

- Изменение климата, 2001 г. Обобщенный доклад. Вклад рабочих групп I, II, III в подготовку Третьего доклада об оценке Межправительственной группы экспертов по изменению климата. Ред. Р.Т. Уотсон. ВМО-ЮНЕП. Женева, Швейцария, 2003. 220 с.
- Шиятов С.Г. Возрастная структура и формирование древостоев лиственничных редколесий на верхней границе леса в бассейне реки Соби (Полярный Урал) // География и динамика растительного покрова: Труды Ин-та биологии УФАИ СССР. 1965. Вып. 42. С. 81–96.
- Шиятов С. Г., Мазепа В. С., Чехлов О. Ю. Изменения климата и динамика лесотундровых экосистем на Полярном Урале в XX столетии // Науч. вестн. 2002. Вып. 11. С. 28–35.
- Шиятов С.Г., Терентьев М.М., Фомин В.В. Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на Полярном Урале // Экология. 2005. № 2. С. 1–8.
- Bugmann H., Pfister C. Impacts of interannual climate variability on past and future forest composition // Reg. Environ. Change. 2000. № 1. P. 112–125.
- Holtmeier F.-K. Mountain Timberlines. Ecology, Patchiness, and Dynamics. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers, 2003. 369 p.
- Kürner Ch. Alpine Plant Life. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1999. 343 p.
- Kullman L. Dynamism of altitudinal tree-limits in Sweden: A review // Norsk Geografisk Tidsskrift. 1990. B. 44. P. 103–116.
- Shiyatov S.G. Rates of change in the upper treeline ecotone in Polar Ural Mountains // PAGES News. 2003. Vol. 11. № 1. P. 8–10.

АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТА КАТАЛАЗЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ НАСЕКОМЫХ (*APIS MELLIFERA*, *VESPA VESPA*)

О.Н. Фрунзе, Е.Р. Русецких

Пермский госпедуниверситет

Онтогенез — генетически обусловленная последовательность всех этапов развития одного или ряда поколений особей от зиготы до завершающих этапов развития в результате старения (Жукова, 1981). Для углубленного по-

знания биологии любого вида вопросы онтогенетического характера являются актуальными и изучаются на разных уровнях (Жукова, 1981; Рункова, 1989; Шураков, 1989; Воскресенская, 2006).

Цель работы: изучение особенностей метаболизма в онтогенезе насекомых (*Apis mellifera*, *Vespa vespa*) на примере активности фермента каталазы.

Изучались медоносные пчелы среднерусской расы *Apis mellifera*, выделенные ранее как прикамская популяция (Петухов, 1995), и обыкновенные осы *Vespa vespa* на разных стадиях онтогенеза (личинка; предкуколка и куколка; имаго). Отбор проб пчел (по 100 особей) проводился на пасеках Пермского края в период активного медосбора (июль 2005 г.). Анализ проводился на спектрофотометре СФ-46. Единицы активности каталазы выражались в удельной активности — мкмоль/(мин*мг).

Получены следующие результаты.

Чем старше объект на стадии личинки, тем ниже активность фермента (обратная зависимость). При увеличении массы личинки пчел в 3,5 раза активность каталазы снижается уменьшается в 7 раз.

Морфологические отличия особей на стадии предкуколки не сопровождаются выраженными отличиями по активности каталазы. Активность каталазы рабочих особей и маток ос отличается в 1,8 раза при разнице массы в 1,2 раза.

Активность каталазы у пчел и ос на стадии куколки не различается. Имаго рабочих особей ос принадлежат к одной физиологической группе по активности каталазы. Имаго рабочих особей пчел принадлежат к трем физиологическим группам, которые присутствуют в разных семьях.

Таким образом, активность каталазы в онтогенезе насекомых значительно изменяется и наибольшие изменения наблюдаются на стадии личинки. Удельная активность каталазы: уменьшается у личинок при увеличении возраста и массы, увеличивается с возрастом у предкуколок и куколок; зависит от физиологического состояния особи на стадии имаго. Общая тенденция изменения активности каталазы в онтогенезе ос и пчел такова: возрастает от стадии личинки (последнего периода развития) к стадии предкуколки, снижается к стадии куколки, а на стадии имаго диапазон активности расширяется.

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ

А.А. Фуфаева

Кунгурский филиал Пермского государственного университета, г. Кунгур

Математические модели фенологических режимов — один из инструментов природного прогнозирования. Одним из способов фенологического

моделирования является прогнозирование методом фенологического лага, при котором сроки наступления тех или иных фенодат устанавливаются по времени появления более ранних явлений-индикаторов, увеличивая их значение на средний многолетний интервал или лаг. В качестве явлений-индикаторов нами взяты сроки наступления отдельных фаз развития растений, а прогнозируемые явления — сроки наступления отдельных фаз биоритмов птиц. В качестве поправки к длине лага в зависимости от характера весны, применимо, на наш взгляд, среднеквадратичное отклонение (σ) длины лага.

Так как динамика фенологической обстановки в конкретном сезоне индивидуальна, применяем коэффициент k , который получаем путём деления величины отклонения даты явления-индикатора в текущем сезоне от его средней многолетней даты (a) на среднее арифметическое отклонение ($\bar{H}$):

$$k = \frac{a}{\bar{H}}$$

Начало яйцекладки в конкретном сезоне прогнозируем по уравнению:

$$D_{\text{нач. яйц.}} = D_{\text{инд.}} + L \pm k \times y_{\text{лага}}$$

где $D_{\text{нач. яйц.}}$ — прогнозируемая дата начала яйцекладки конкретным видом; $D_{\text{инд.}}$ — дата наступления явления-индикатора; L — средняя многолетняя длина лага; $\sigma_{\text{лага}}$ — среднеквадратичное отклонение длины лага.

С целью прогнозирования сроков наступления биоритмов птиц по характеру развития растений в условиях Пермской области длительность лагов в 2–3 недели является оптимальной. При допустимой ошибке прогнозов до ± 2 суток, правильное определение дат начала яйцекладки составило 81,3–86,7% для разных видов.

ДИНАМИКА РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА БЕРЁЗЫ ПОВИСЛОЙ (*BETULA PENDULA* ROTH.) И ЕЁ ЭНТОМОРЕЗИСТЕНТНОСТЬ В БЕРЁЗОВЫХ ЛЕСАХ ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ

М.И. Хамидуллина

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Амплитуда и частота высокочастотных (ВЧ) составляющих радиального прироста рассматриваются в качестве прогнозных показателей устойчивости берёзовых древостоев к повреждению насекомыми-фитофагами. Этот метод был предложен В.Г. Суховольским и Н.В. Артемьевой (1992) для сосны и лиственницы. Принцип подхода заключается в выделении в рядах радиального прироста ВЧ-составляющей методом цифровой фильтрации с использо-

ванием филътра Ганна. Затем для ВЧ-составляющей ряда радиального прироста каждого дерева рассчитывались частота и амплитуда.

Данные о динамике радиального прироста в берёзовых насаждениях лесостепной зоны Южного Зауралья (Челябинская область), повреждённых непарным шелкопрядом, были получены на четырёх участках, различающихся степенью дефолиации (100%, 65%, 30% и контрольный — 10–15%). Всего было взято и проанализировано около 100 кернов. Их взятие проводилось в древостоях с индивидуальной точной оценкой степени дефолиации. Для анализа использовались данные о радиальном приросте деревьев за 10 лет до дефолиации (1978–1988 гг.) и за 20 лет. В большей степени динамику состояния отражают тренды радиального прироста, так как абсолютные показатели прироста не могут корректно сравниваться вследствие изменчивости лесорастительных условий в экотопах и резких колебаний прироста под действием периодических засух, часто совпадающих со вспышками массового размножения насекомых-фитофагов.

В очагах массового размножения непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) в лесостепной зоне Южного Зауралья пока древостои берёзы повислой в одной популяции имеют различный характер изменения амплитуды колебаний прироста. Выявлено два типа древостоев: с сохраняющейся и с убывающей амплитудой. Эти различия наблюдаются на всех исследуемых участках.

В древостоях с низкой энтоморезистентностью (100% дефолиация) амплитуда колебаний прироста была выше ($8,21 \pm 2,84$) по сравнению с этим параметром в насаждениях с высокой энтоморезистентностью (дефолиация 10–15%) ($3,32 \pm 0,88$). Обнаружено также заметное различие в трендах годичного радиального прироста берёзы повислой при 100% дефолиации в подгруппах древостоев с минимальной и максимальной амплитудой ВЧ-составляющей радиального прироста. Так, в подгруппе с минимальной амплитудой снижение прироста в год дефолиации было заметно ниже, чем в подгруппе с максимальной амплитудой.

Изучение особенностей частоты радиального прироста берёзы повислой в очагах за 10 лет до начала вспышки показало, что в древостоях с низкой энтоморезистентностью (100% дефолиация) частота прироста ниже ($0,25 \pm 0,03$), чем в древостоях с высокой энтоморезистентностью (10–15% дефолиация) ($0,31 \pm 0,03$).

Связь между высокочастотными колебаниями радиального прироста деревьев и их устойчивостью к периодической дефолиации насекомыми-фитофагами может быть объяснена тем, что для древостоев с высокой амплитудой колебаний радиального прироста свойственна более высокая метаболическая активность. Она в свою очередь может сопровождаться как большей привлекательностью и высокой кормовой ценностью субстрата, так и более низкой энтоморезистентностью (Колтунов, Хамидуллина, 2006).

Таким образом, анализ амплитуды и частоты высокочастотной составляющей радиального прироста может быть использован для прогнозирования ожидаемой энтоморезистентности и дефолиации березовых древостоев в очагах массового размножения непарного шелкопряда и прогнозирования ожидаемой площади очагов с сильной дефолиацией крон древостоев.

ЛИТЕРАТУРА

- Колтунов Е. В., Хамидуллина М. И. Тенденции динамики радиального прироста берёзы повислой и параметры энтоморезистентности // <http://science-bsea.narod.ru/> / Мат-лы науч.-тех. конф. «Лес — 2006», Брянск, 2006.
- Суховольский В.Г., Артемьева Н. В. Радиальный прирост хвойных как прогнозный показатель их устойчивости к повреждению филлофагами // Лесоведение. 1992. № 3. С. 33–39.

МАКРОЗООБЕНТОС МАЛЫХ РЕК В УСЛОВИЯХ НЕФТЕДОБЫЧИ

Н.В. Холмогорова

Удмуртский госуниверситет, г. Ижевск

Нефть и нефтепродукты характеризуются как суперэкоотоксиканты, приводящие к серьезным нарушениям в экосистемах, особенно водных. Причиной этого является их сложный и непостоянный состав. Химический анализ водной массы и донных отложений не дает объективных результатов о степени загрязненности водоемов. Решить проблему диагностики состояния вод можно на основе оценки отклонения структуры водных сообществ от нормы. Зообентос, как долгоживущий и стационарный компонент гидробиоценоза, наиболее четко отражает степень загрязнения водотоков, особенно хронического.

Цель работы: оценить трансформацию фауны макрозообентоса малых рек Удмуртии под воздействием нефтяного загрязнения.

Исследования проводили на малых реках Удмуртской республики, две из которых (реки Нязь и Вотка) загрязнены нефтепродуктами, а река Лоза — не загрязнена (контроль). Сбор материала проводили в 2001–2005 гг. по общепринятым методикам. Всего отобрано около 340 количественных и качественных проб бентоса.

Максимальное количество видов и таксонов макрозообентоса более высокого ранга отмечено в реках Нязь (211) и Лоза (181), минимум видов — в р. Вотка (123). Наибольшее биоразнообразие макрозообентоса р. Нязь связано с большей мозаичностью ее донных биотопов по сравнению с р. Лоза. В иссле-

двух водотоках мы выделили три основных типа донных отложений: илистые, песчано-илистые и глинистые. На основании данных химического анализа в каждом типе донных отложений выделили три уровня загрязнения нефтью (слабое — $< 0,05$; умеренное — $0,051-0,4$ и экстремальное — $>0,41$ мг/г).

Структура макрозообентоса при загрязнении нефтью менялась следующим образом. В илистых донных отложениях с ростом уровня загрязнения значительно снижалась доля двусторчатых моллюсков, личинок ручейников и пиявок; отмечено также снижение биомассы, биоразнообразия и индекса Шеннона. При экстремальном загрязнении, по сравнению с умеренным, возрастает доля хирономид, в основном — за счет представителей подсем. Prodiamesinae.

В глинистых донных отложениях при умеренном загрязнении значительно возрастает роль двусторчатых моллюсков и личинок поденок сем. Baetidae, но при экстремальном загрязнении их роль резко падает. Доля поденок сем. Caenidae начинает уменьшаться уже при умеренном воздействии. Слабая отрицательная корреляция отмечена между концентрациями нефтепродуктов в донных отложениях и долей гастропод. При экстремальном загрязнении резко увеличивается доля олигохет (до 35%) и личинок хирономид подсем. Prodiamesinae.

В песчаных донных отложениях при умеренном загрязнении нефтью отмечено значимое увеличение доли гастропод за счет представителей сем. Lymnaeidae и хирономид подсем. Prodiamesinae, однако при дальнейшем загрязнении обилие этих групп снижается. Достаточно устойчивыми к нефтяному загрязнению на песчаных грунтах оказались олигохеты сем. Lymbriculidae, доля которых увеличивается при экстремальном загрязнении.

Однофакторный дисперсионный анализ показал достоверное снижение видового разнообразия (общее число видов, биотический индекс В.И. Пшеницыной (1986)) и биомассы макрозообентоса при возрастании концентрации нефтепродуктов в донных отложениях со всеми типами грунтов.

ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *DACTYLIS GLOMERATA* L. В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ПОСЕВАХ

Ю.А. Хохрякова, М.А. Глазырина

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

Исследования проведены в июле 2005 г. на Шуралино-Ягодном месторождении россышного золота, которое входит в группу Невьянских россыпей и расположено на восточном склоне Среднего Урала. Климат района континентальный. Субстрат гидроотвала — влажные глины.

Цель работы: изучить возрастную, пространственную и морфологическую структуру ценопопуляции ежи сборной в экспериментальных посевах, заложенных на гидроотвале в 1993 г., и провести оценку посевных качеств семян данного вида.

Ежа сборная является высокорослым, многолетним, рыхлокустовым злаком; ксеромезофит; обитает преимущественно в ценозах с достаточным увлажнением, но длительного затопления не выносит.

Проведенные исследования показали, что культурфитоценоз с участием ежи сборной характеризуется высоким общим проективным покрытием (выше 90%). Проективное покрытие культурой — до 50%. Ежа занимает устойчивое положение в I ярусе. Ее популяция является нормальной неполночленной. Возрастной спектр — двувершинный с преобладанием имматурных и старых генеративных особей. Это говорит о возобновлении ценопопуляции. Морфологическая структура ценопопуляции ежи сборной характеризуется однородностью (коэффициенты вариации не высоки). Ежа образует доброкачественные семена (вес 1000 семян составил 1,17 г, энергия прорастания — 47%, всхожесть — 60%). Исследования ценопопуляции ежи сборной на гидроотвале Шуралино-Ягодного месторождения показали, что ежа в условиях гидроотвала является перспективным видом для биологической рекультивации.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы РФФИ «Урал» грант № 04–04–96136.

ИССЛЕДОВАНИЕ ПОЛИМОРФИЗМА МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ ДНК В СМЕЖНЫХ ПОКОЛЕНИЯХ И ПОДХОДАХ НЕРКИ (*ONCORHYNCHUS NERKA WALBAUM*) РЕКИ БОЛЬШАЯ (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)

А.М. Хрусталева, Д.С. Стоклицкая

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, г. Москва

Нерка относится к проходным моноциклическим видам с длительным пресноводным периодом жизни (Burgner, 1991; Бугаев, 1995). Во время нагула в море особи разного происхождения могут беспрепятственно смешиваться, однако вследствие выраженного «хоминга», то есть возвращения рыб на нерест в родные водоемы, данный вид лососевых рыб в пределах своего ареала представлен множеством популяций, дифференцированных на более мелкие структурные подразделения (субпопуляции или субизоляты) и сезонные

расы (Коновалов, 1980; Глубоковский, 1995; Черешнев и др., 2002). Благодаря важному экономическому и научному значению, высокой экологической, морфологической и генетической изменчивости, нерка является объектом самых разнообразных научных исследований. В частности, популяционная структура нерки изучается с использованием методов мечения, морфологических, паразитологических и генетических методов, таких как анализ аллозимов (Seeb et al., 2000), RAPD-PCR (Зеленина и др., 2006), исследование полиморфизма митохондриальной ДНК (Брыков и др., 2003) и микросателлитных локусов (Beacham et al., 2004).

В последние годы популяционная генетика становится одной из наиболее интенсивно развивающихся областей современной биологии. Этому способствует разработка новых методов анализа молекулярных маркеров, таких как микросателлитные последовательности ДНК (Гречко, 2002). Микросателлиты — это короткие tandemно повторяющиеся последовательности длиной от 2 до 6 пар нуклеотидов, число повторов в которых может достигать нескольких сотен. Эти локусы в основном локализованы в некодирующих областях генома и, следовательно, селективно нейтральны. Их изменчивость в основном обусловлена дрейфом генов и мутациями, которые проходят по типу инсерций или делеций. Отличительной чертой микросателлитных локусов является быстрая эволюция: скорость спонтанного мутирования этих локусов существенно выше, чем у аллозимных генов (Алтухов, Салменкова, 2002). Кроме того, для микросателлитов характерно менделевское кодоминантное наследование. Благодаря этим и некоторым другим достоинствам микросателлиты являются удобными генетическими маркерами в популяционных исследованиях рыб. Следует отметить, что из трех использованных в представленной работе локусов только один (локус One-111) был исходно выявлен в геноме нерки. Локусы OMM-1082 и OtsG-253b были обнаружены у двух других видов сем. Salmonidae — радужной форели и чавычи и исследование их на пригодность к использованию в качестве молекулярно-генетических маркеров нерки ранее не проводилось.

Изучение межгодовой изменчивости аллельных частот генов является первым и необходимым этапом любых популяционно-генетических исследований, к тому же для азиатской нерки подобных работ не проводилось. В связи с этим целью представленной работы является исследование межгодового полиморфизма трех микросателлитных локусов нерки р. Большая.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала проведен сотрудниками ВНИРО и КамчатВНИРО в 2003 и 2004 гг. в устьях рек Большая (табл. 1) и Озерная (контрольная выборка, $n = 50$) западного побережья Камчатки. Анализ полиморфизма микросателлит-

ной ДНК нерки проведен в секторе молекулярной генетики гидробионтов ВНИРО и включал следующие этапы: выделение и очистка ДНК (по стандартной методике), амплификация отдельных локусов (One-111, OtsG253b, OMM-1082) ядерной ДНК в ходе полимеразной цепной реакции (ПЦР), электрофоретическое разделение аллелей в неденатурирующем полиакриламидном геле, регистрация электрофореграмм на сканере гелей Typhoon-8600 (Molecular Dynamics), определение размера аллелей с помощью программного обеспечения Phoretix 1D Database (Nonlinear Dynamics), статистическая обработка данных с помощью программ TFPGA и Microsatellite Analyzer (MSA) 3.12. Обработка материала также включала определение возраста половозрелой нерки р. Большая и статистическую обработку данных биоанализа.

Таблица 1. Объем собранного и обработанного материала по р. Большая

Год сбора	Объект и место вылова	Сроки вылова	Био-анализ (n)	Группа	Длина по Смитту, см ($\bar{M} \pm m$) Пределы	Масса тела, г ($\bar{M} \pm m$) Пределы	Анализ ДНК (n)
2003	Половозрелая нерка, 5-6 км от устья	Третья декада июля	122	р. Большая-2003	$63,61 \pm 0,37$ 45-72	3227 ± 55 1080-1430	50
2004	Половозрелая нерка, 5-6 км от устья	Вторая декада августа	100	р. Большая-2004	$58,68 \pm 0,41$ 47-70	3074 ± 70 4610-5015	70
	Молодь, 10-15 км от устья	Третья декада июля - первая декада августа	80	Сеголетки (0+)	$3,73 \pm 0,05$ 2,71-4,49	$0,40 \pm 0,02$ 0,19-0,95	44
				Годовики (1+)	$7,83 \pm 0,09$ 6,52-9,04	$4,23 \pm 0,15$ 2,92-7,65	31

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ возрастной структуры производителей нерки р. Большая показал, что преобладающей возрастной группой является 1,3 (самцы — 55%, самки — 68%) (рис. 1). Другими словами большинство покатников (самцы — 63%, самки — 78%) скатывается в море в возрасте 1 года, это связано, по нашему мнению, с отсутствием в бассейне р. Большая крупных озер с богатой кормовой базой. Рыб, проживших в пресной воде более года, было относительно немного: 35% самцов и лишь 18% самок провели в реке два года. В тоже время среди самок встречается возрастная группа 2,4, не встречающаяся у сам-

цов. Наши результаты вполне согласуются с данными многолетних наблюдений, проведенных сотрудниками КамчатНИРО с 1986 по 1999 гг. (Бугаев, 1995; Бугаев и др., 2002). Следует отметить, что в подходе 2003 г. присутствовали 4 поколения, полный возраст которых составил 3 (6,7%), 4 (64,1%), 5 (28,2%) и 6 (1%) лет. Таким образом, можно предположить, что временная изоляция в смежных поколениях нерки в р. Большая отсутствует, так как во время нереста происходит скрещивание особей разных поколений. По срокам вылова нерку р. Большая разделяют на рыбу раннего (май-июнь) и позднего (июль-август) хода. Поскольку производители нерки в 2003 и 2004 гг. были выловлены в конце июля и середине-конце августа, то анализ полиморфизма микросателлитных локусов ДНК половозрелой нерки проведен нами только для поздней (летней) сезонной расы.

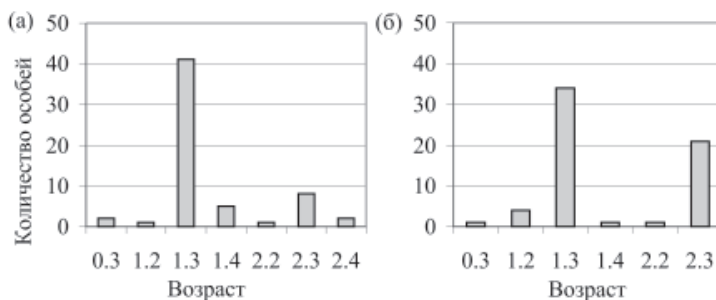


Рис. 1. Возрастная структура самок (а) и самцов (б) р. Большая в 2003 г.

Все используемые в работе локусы были высокополиморфны, а наблюдаемое число аллелей по двум локусам из трех больше соответствовало ожидаемому числу аллелей согласно модели пошаговых мутаций (Stepwise Mutation Model — SMM) (табл. 2). Для наиболее полиморфного локуса One-111, наоборот, ожидаемое число аллелей по SMM-модели в некоторых случаях было почти вдвое меньшим, чем наблюдаемое. Складывается впечатление, что в данном случае больше подходит модель бесконечного числа аллелей (Infinite Alleles Model — IAM). Однако, на наш взгляд, это говорит только о том, что SMM-модель не совсем подходит для описания мутационного поведения данного локуса, к тому же большинство исследователей считают, что IAM-модель не соответствует реальным процессам (Никитина, Назаренко, 2004). Несовпадение эмпирического распределения аллелей некоторых микросателлитных локусов пошаговой мутационной модели отмечалось и ранее (Никитина, Назаренко, 2004). В частности, для ряда динуклеотидных локусов человека об-

Таблица 2. Характеристики исследуемых локусов, наблюдаемая (N_o) и ожидаемая (N_e) гетерозиготности, рассчитанные по каждому локусу, и результаты вероятностного теста на соответствие равновесию Харди-Вайнберга (* — $p < 0,05$, ** — $p < 0,01$, *** — $p < 0,001$)

Локус	Группа	Число аллелей	Ожидаемое число аллелей (SMM)	Ожидаемое число аллелей (LAN)	Размер аллеля, пар нуклеотидов		N_o	N_e	p
					min	max			
OMM-1082	р. Большая-2004	19	12,53	25,71	216	288	0,823	0,905	0,111
	р. Большая-2003	13	12,21	23,23	212	276	0,878	0,903	0,016*
	Головики (1+)	11	11,33	18,39	232	272	0,867	0,897	0,123
	Сеголетки (0+)	12	9,22	17,56	220	276	0,864	0,863	0,904
	р. Озерная-2003	16	11,99	23,04	216	288	0,820	0,901	0,006**
	р. Большая-2004	14	9,49	20,69	116	180	0,855	0,867	0,022*
OstG-253b	р. Большая-2003	12	9,36	18,53	112	156	0,720	0,865	0,073
	Головики (1+)	12	10,43	17,22	116	160	0,833	0,885	0,576
	Сеголетки (0+)	10	8,17	15,62	120	156	0,864	0,840	0,816
	р. Озерная-2003	8	7,56	14,95	124	152	0,700	0,823	0,067
One-111	р. Большая-2004	29	15,32	30,37	184	316	0,841	0,925	0,061
	р. Большая-2003	20	10,53	20,63	188	316	0,820	0,884	0,068
	Головики (1+)	19	15,48	23,09	196	304	0,900	0,930	0,009*
	Сеголетки (0+)	23	14,31	25,28	188	324	0,818	0,920	0,097
	р. Озерная-2003	28	14,03	26,11	188	316	0,860	0,918	0,747

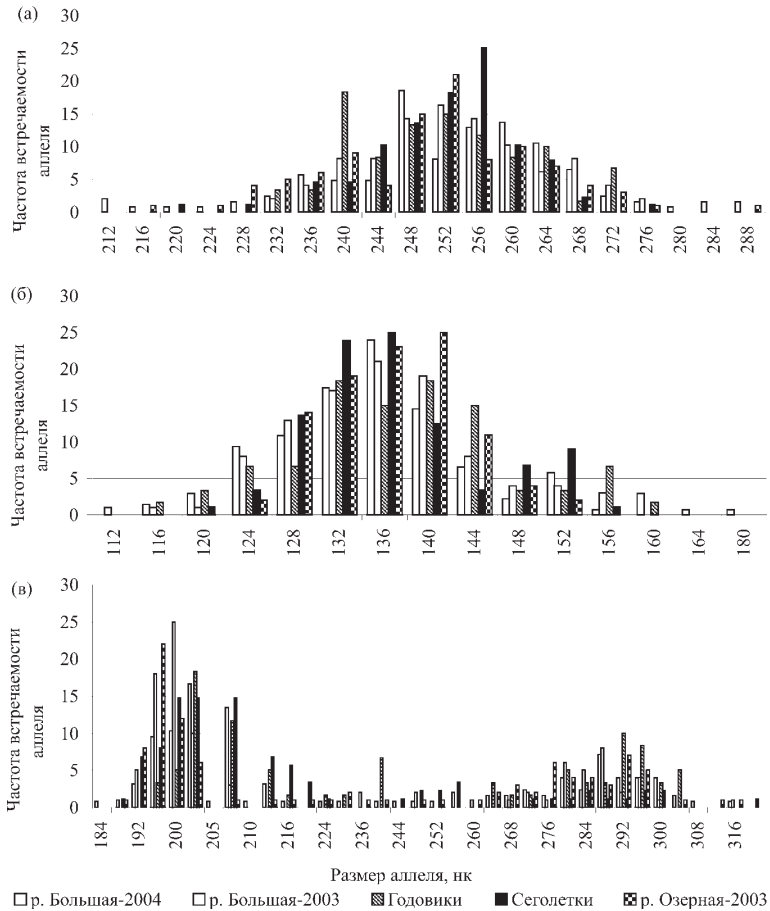


Рис. 2. Частоты встречаемости аллелей в микросателлитных локусах нерки в исследуемых группах; (а) — locus OMM-1082, (б) — locus OstG253b, (в) — locus One-111.

наружена асимметрия в распределении частот аллелей в популяциях, что также наблюдается и в нашем случае (рис. 2). Это явление свидетельствует о преобладании мутационных событий, направленных к увеличению длины аллелей, и описывается более подходящей в данном случае двухфазной моделью мутаций или многоступенчатой мутационной моделью (Multiple-step Mutation Model —

МММ). В соответствии с этой моделью в микросателлитах преобладают одношаговые мутации, но изредка происходят более крупные изменения числа повторов; при этом мутации, ведущие к протяженным аллельным вариантам, встречаются более часто (Никитина, Назаренко, 2004). В частности, для локуса *One-111* характерен большой размах в размерах аллелей и максимальное число повторов тетра nukлеотидного мотива по сравнению с другими исследуемыми локусами. Для остальных локусов соответствие SMM-модели не вызывает сомнений. Анализ гистограмм частот встречающихся аллелей также показывает, что в каждом локусе для каждой группы характерны аллели, не наблюдаемые в других выборках. Однако более существенное различие между группами состоит в различных частотах встречаемости одних и тех же аллелей.

Для всех трех исследуемых локусов в большинстве групп наблюдалось равновесие Харди-Вайнберга, что может свидетельствовать о том, что эти локусы селективно нейтральны и могут быть использованы в качестве генетических маркеров в дальнейших популяционных исследованиях. Наблюдаемая гетерозиготность в большинстве случаев не превышала ожидаемую. Данное явление можно объяснить, с одной стороны, методическими причинами (ошибкой выборки или трудностями в идентификации гетерозигот в связи с достаточно низкой разрешающей способностью полиакриламидного геля). С другой стороны, подобное явление может быть связано с присутствием так называемых нулевых аллелей (мутаций по сайтам связывания с праймером). На наличие данной проблемы ссылается целый ряд авторов (Алтухов, Салменкова, 2002; Салменкова и др., 2005). Однако, по нашему мнению, если дефицит гетерозигот наблюдается во всех локусах, то едва ли его можно объяснить только наличием нулевых аллелей. Более вероятной причиной наблюдаемого явления может оказаться эффект Валунда, т.е. снижение генного разнообразия в подразделенной популяции.

Рассчитанные индексы F_{it} , F_{is} указывают на дефицит гетерозигот в исследуемых группах ($F_{is} > 0$) и во всей совокупности данных ($F_{it} > 0$), а наибольшая степень генетической дифференциации между анализируемыми группами,

Таблица 3. Индексы F_{it} , F_{is} , F_{st} рассчитанные для каждого локуса по всем выборкам и уровень значимости отличий индекса F_{st} от нуля

Локус	F_{it}	F_{is}	F_{st}	p
ОММ-1082	0,0578	0,0544	0,0036	0,054
OstG253b	0,0719	0,0717	0,0002	0,4236
One-111	0,0925	0,0781	0,0157	0,0002***
По всем локусам	0,0743	0,0681	0,0067	0,0002***

определяемая по коэффициентам F_{st} , отмечена для локуса One-111 (табл. 3). Это может быть связано с тем, что для высокополиморфных локусов нужен больший объем выборки для получения близкого к реальному распределению аллелей, так как в противном случае многие аллели могут быть недоучтены, а их частоты занижены. Вклад подобного локуса в общий результат также может оказаться весьма весомым и привести к завышению уровня дифференциации между популяциями или сравниваемыми группами.

Исходя из SMM-модели мутационного процесса, для каждой пары выборок рассчитана генетическая дистанция $(\delta\mu)^2$. Максимальная дистанция (13,46) наблюдалась между поколениями молодежи нерки (сеголетками и годовиками), а минимальная (0,28) — между выборками р. Большая 2003 г. и р. Озерная 2004 г.

Сравнение между собой производителей нерки р. Большая подходов смежных лет (2003 и 2004 гг.) по частотам аллелей выявило отсутствие значимых различий между ними (табл. 4). В связи с этим, мы можем говорить об относительной временной стабильности частот аллелей в нерестовых популяциях нерки р. Большая в смежные 2003 и 2004 гг. Из этого следует, что в

*Таблица 4. F_{st} -коэффициенты, рассчитанные для каждой пары популяций по всем микросателлитным локусам (обозначены уровни значимости различий между выборками на основании F_{st} : * — $p < 0,05$, ** — $p < 0,01$, *** — $p < 0,001$) (над диагональю) и уровни значимости различий между группами (p) по частотам аллелей по результатам вероятностного теста (под диагональю), обозначения те же*

	р. Большая 2004	р. Большая 2003	Годовики (1+)	Сеголетки (0+)	р. Озерная 2003
р. Большая-2004	-	0,0041*	0,0022	0,0028	0,0098***
р. Большая-2003	0,1719	-	0,0112*	0,0066*	0,0003
Годовики (1+)	0,4451	0,0017**	-	0,0110*	0,0109*
Сеголетки (0+)	0,1308	0,0005***	0,0001***	-	0,0145***
р. Озерная-2003	0,0002***	0,3486	0,0001***	0,0002***	-

данном случае можно пренебречь величиной межгодовой изменчивости микросателлитных локусов, и в дальнейших популяционных исследованиях нерки р. Большая можно объединять данные, собранные в смежные годы, в одну выборку или использовать сборы за один сезон. Наши результаты согласуются с данными, полученными для североамериканской нерки пролива Баркли

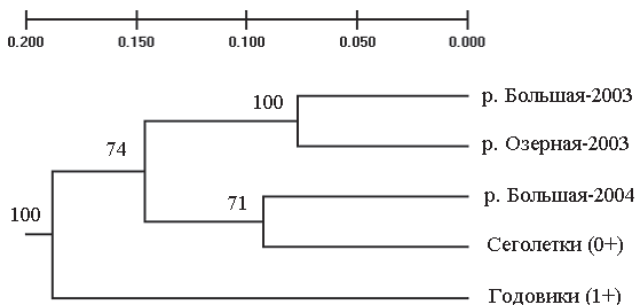


Рис. 3. UPGMA-дендрограмма, построенная на основании стандартного генетического расстояния Ней, рассчитанного для исследуемых групп нерки.

(Британская Колумбия) (Nelson et al., 1998; Beacham et al., 2000a) и реки Ски-на (Beacham et al., 2000b). Однако индекс F_{st} между группами 2003 и 2004 гг. значительно отличался от нуля, что, с одной стороны, может указывать на наличие некоторой генетической дифференциации внутри изолята нерки р. Большая. Поскольку только незначительный по протяженности участок русла носит название р. Большая, а на расстоянии 40 км от устья русло расходится на два крупных притока р. Плотникова и р. Быстрая, в верховьях которых и расположены основные нерестилища нерки, можно предположить в данной реке наличие нескольких обособленных локальных группировок (субизолятов в терминах С. М. Коновалова). С другой стороны, несмотря на то, что нерка является видом с перекрывающимися поколениями, превалирование в нерестовой популяции одной возрастной группы (при низкой численности остальных в отдельные годы) может давать заметные колебания частот аллелей в разные годы вследствие дрейфа генов.

При сравнении выборок 2003 и 2004 гг. с группой из другой локальности (р. Озерная), различия были обнаружены между группами р. Большой 2004 г. и р. Озерной 2003 г., в то время как при сравнении последней с группой р. Большой 2003 г. значимых различий выявлено не было. В данном случае приходится говорить о том, что межгодовые различия превышают межпопуляционные. Вполне возможно, это может быть связано с наличием потока генов между локальными стадами нерки этих рек вследствие их незначительной географической удаленности друг от друга (около 200 км). Другая вероятная причина отсутствия различий между этими группами, на наш взгляд, может заключаться в характере и числе анализируемых локусов. Этому могут служить подтверждением результаты расчета уровня попарной межвыборочной

дифференциации в величинах F_{st} по отдельным локусам (данные не приводятся). Полученная для каждого локуса в отдельности картина сильно отличалась от суммарного результата по всем локусам. Таким образом, чем больше локусов мы берем для анализа, тем больше вероятность получить близкие к действительности результаты.

При сравнении между собой двух смежных поколений нерки (сеголетки (0+) и годовики (1+)) по частотам аллелей были выявлены статистически значимые различия. Кроме того, наибольшее генетическое расстояние $(\delta\mu)^2$ наблюдалось именно между сеголетками и годовиками нерки, при этом значение коэффициента F_{st} отличалось от нуля (см. табл. 4). Однако судить по этим результатам о различиях между двумя смежными поколениями молоди следует с особой осторожностью в силу ряда причин. Во-первых, объем выборки годовиков (31 особь) явно недостаточен, что усугубляется высоким уровнем полиморфизма всех трех исследуемых локусов. Во-вторых, при отлове молоди значительное влияние может оказать методика сбора материала. Так как молодь представляет собой по сравнению с половозрелыми особями более однородную группу, то во избежание отлова потомков от ограниченного числа производителей и, как следствие, уменьшения их генетического разнообразия, следует собирать материал в течение всего ската, стандартизировать объем разовой выборки и увеличивать общий объем проб. В дополнение следует отметить, что стадо нерки р. Большая представлено двумя сезонными расами — ранней (весенней) и поздней (летней), причем в данной работе исследован полиморфизм микросателлитных локусов только производителей поздней (летней) нерки, тогда как группа молоди нерки может включать представителей обеих сезонных рас, что увеличивает ее генетическую разнородность. Это подтверждается результатами сравнения группы производителей 2003 г. и их потомков сеголеток (0+) 2004 г., для которых показаны значимые различия по частотам аллелей и парным индексам F_{st} . Таким образом, в нашем случае по величине генетической изменчивости потомков нельзя судить об изменчивости производителей.

UPGMA-дендрограмма, построенная на основании стандартного генетического расстояния Ней, рассчитанного для исследуемых групп нерки, представлена на рисунке 3. Индексы бутстрэпа, отражающие долю деревьев, поддерживающих исходную топологию, для всех узлов ветвления имели высокие значения, что свидетельствует о достаточной степени надежности представленного графа. Подобные дендрограммы широко используются для филогенетических построений, однако в нашем случае она лишь отражает генетическую неоднородность стада нерки р. Большая.

В заключение следует отметить, что, несмотря на высокую временную стабильность частот аллелей исследуемых микросателлитных локусов, вклад

стохастической составляющей изменчивости достаточно весом, и для того, чтобы его минимизировать, необходимо, увеличивать объем выборок и количество используемых локусов.

ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А. Полиморфизм ДНК в популяционной генетике // Генетика. 2002. Т. 38. № 9. С. 1173–1195.
- Брыков В.А., Полякова Н.Е., Подлесных А.В. Дивергенция митохондриальной ДНК в популяциях нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) озера Азабачьего (Камчатка) // Генетика. 2003. Т. 39. № 12. С. 1687–1692.
- Бугаев В. Ф. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос, 1995. 464 с.
- Бугаев В.Ф., Остроумов А. Г., Непомнящий К. Ю., Маслов А. В. Некоторые особенности биологии нерки *Oncorhynchus nerka* р. Большой (Западная Камчатка) и факторы, влияющие на ее биологические показатели // Известия ТНИРО. 2002. Т. 130. С. 758–776.
- Глубоковский М. К. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 1995. 343 с.
- Гречко В.В. Молекулярные маркеры ДНК в изучении филогении и систематики // Генетика. 2002. Т. 38. № 8. С. 1013–1033.
- Зеленина Д.А., Хрусталева А.М., Волков А.А. Сравнительное исследование популяционной структуры и определение популяционной принадлежности нерки (*Oncorhynchus nerka*) Западной Камчатки с помощью RAPD-PCR и анализа полиморфизма микросателлитных локусов // Генетика. 2006. Т. 42. № 5. С. 693–704.
- Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. М.: Наука, 1980. 237 с.
- Никитина Т.В., Назаренко С.А. Микросателлитные последовательности ДНК человека: мутационный процесс и эволюция // Генетика. 2004. Т. 40. № 10. С. 1301–1318.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Радченко О.А., Гордеева Н.В., Рубцова Г.А., Романов Н.С. Генетическая дивергенция гольцов рода *Salvelinus* Кроноцкого озера (полуостров Камчатка) // Генетика. 2005. Т. 41. № 8. С. 1096–1107.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2002. 496 с.
- Beacham T.D., Lapointe M., Candy J.R., McIntosh B., MacConnachie C., Tabata A., Kaukinen K., Deng L., Miller K.M., Withler R.E. Stock identification of Fraser River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) using microsatellites and major histocompatibility complex variation // Trans. Am. Fish. Soc. 2004. Vol. 133. P. 1106–1126.
- Beacham T.D., Le K.D., Raap M.R., Hyatt K., Luedke W., Withler R.E. Microsatellite DNA variation and estimation of stock composition of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in Barkley Sound, British Columbia // Fish. Bull. 2000a. Vol. 98. P. 14–24.
- Beacham T.D., Wood C.C., Withler R.E., Miller K.M. Application of microsatellite DNA variation to estimation of stock composition and escapement of Skeena River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // N. Pac. Anad. Fish. Comm. Bull. 2000 b. Vol. 2. P. 263–276.

- Burgner R.L. Life history of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Pacific Salmon Life Histories. Groot C., Margolis L. UBC Press. Canada, 1991. P. 3–117.
- Nelson R.J., Beacham T.D., Small M.P. Microsatellite analysis of the population structure of a Vancouver Island sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) stock complex using non-denaturing gel electrophoresis // Mol. Mar. Biol. Biotech. 1998. Vol. 7. P. 312–319.
- Seeb L. W., Habicht C., Templin W. D. Genetic diversity of sockeye salmon of Cook Inlet, Alaska, and its application to management of populations affected by the Exxon Valdez oil spill // Trans. Am. Fish. Soc. 2000. Vol. 129 P. 1223–1249.

ВОЗДЕЙСТВИЕ УРБАНИЗАЦИИ НА НАСЕЛЕНИЕ ЗЕМЛЕРОЕК ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Н.Ф. Черноусова*, О.В. Толкачев*, О.В. Толкач**

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

** Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Прилегающие к городам природные экосистемы подвергаются антропогенной нагрузке, интенсивность которой определяется масштабами города и культурой природопользования его населения. Трансформация урбанизированных экосистем, благодаря интродукции растений, часто приводит к появлению более разнообразных растительных сообществ, создает дополнительные биотопы для мелких млекопитающих и приводит к вселению нехарактерных для данной природной зоны видов, в некоторых случаях становящихся доминантами сообщества (Черноусова, 1996). Однако постоянная рекреационная нагрузка, проявляющаяся в формировании тропиновой сети, и постоянное беспокойство животных влияют на их численность.

В большинстве исследований, посвященных изучению мелких млекопитающих в условиях урбанизации, в лучшем случае лишь упоминается о насекомых, иногда приводятся оценки численности разных видов землероек (Лисин, 1983; Dickman, Doncaster, 1987, 1989; Тихонова и др., 2001; и др.). Подробных популяционных исследований в условия городского окружения практически нет. Однако насекомоядные, и особенно землеройки — это важный компонент сообщества мелких млекопитающих. В отличие от грызунов они являются консументами не первого, а второго порядка. Поскольку ведущую роль в их питании занимают беспозвоночные, то численность бурозубок может косвенно свидетельствовать об обилии мелких беспозвоночных. Уничтожая большое количество преимущественно вредных для лесного хозяйства беспозвоночных, а также передвигаясь в подстилке и, таким образом, способствуя ее перемешиванию и прорастанию находящихся в ней семян, бурозубки приносят пользу лесному

хозяйству (Ткаченко, 1952; Ивантер, Марков, 2001). Негативная роль бурозубок, с точки зрения человека, заключается в их незначительном вкладе в поддержании некоторых природно-очаговых инфекций (Пономарев, 1974), например, туляремии и геморрагической лихорадки с почечным синдромом, вспышки которой в последнее время наблюдались в ряде районов страны, в том числе и на Урале (Эпизоотологический мониторинг ..., 2004).

Видовое разнообразие сообществ землероек отражает условия существования сообщества и степень антропогенной нарушенности биотопов. Следовательно, исследование динамики сообществ бурозубок в урбанизированной среде, а также популяционных характеристик наиболее многочисленного вида *Sorex araneus* L., 1758, представляет очевидный интерес с теоретической точки зрения и важно с практической.

Основные задачи исследования: 1) оценка видового разнообразия сообществ землероек, подвергающихся воздействию урбанизации; 2) изучение динамики численности и демографических характеристик популяций обыкновенной бурозубки в естественных и трансформированных местообитаниях; 3) анализ сезонных изменений численности землероек и демографических характеристик популяций обыкновенной бурозубки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в течение шести лет (с 2000 по 2005 гг.) по стандартной методике ловушко-линиями на территории внутри города г. Екатеринбурга (дендрарий Ботанического сада УрО РАН), в четырех окраинных лесопарках и в естественном лесном насаждении в 50 км юго-восточнее города, выбранном в качестве контрольного. Оработано 17 500 ловушко-суток, отловлено 4166 мелких млекопитающих. Из них 1056 бурозубок трех видов (обыкновенная, средняя, малая) и обыкновенная кутора.

Характеристики древостоев, в которых расположены линии отлова животных, даны с использованием методов инструментально-измерительной таксации. У подростка определялся видовой состав, высота, состояние по шкале А.В. Побединского (1966). Типы леса указаны по классификации Б.П. Колесникова (1973). Травяно-кустарничковый ярус (ТКЯ) описывался вдоль линий.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Геоботаническая характеристика локалитетов

Дендрарий. Первая линия расположена вдоль "дороги" шириной 1,5–2,5 м, разделяющей сосновый лес и полосу березового древостоя с примесью сосны. Рекреационная нагрузка практически отсутствует. Состав — 10С, с другой стороны — 10Б+С. Полнота — 0,4. Возраст — 150 лет. Тип леса — сосняк вы-

сокотравно-травяной. Подрост отсутствует. Подлесок местами средней густоты: обильна рябина, периодически встречаются боярышник, кизильник, бузина. Проективное покрытие (ПП) ТКЯ — 90%.

Вторая линия расположена в сосновом массиве. Проективное покрытие тропиной сети — 2%. Рекреационная нагрузка практически отсутствует. Состав — 10С, ед. Б. Полнота — 0,4. Возраст — 150 лет. Тип леса — сосняк высокотравно-травяной. Подрост отсутствует. Подлесок местами средней густоты: обильна рябина, встречается черемуха, реже кизильник, ива, бузина. ПП ТКЯ — 50–60%.

Третья линия проходит через редины, поляны, дорожки перемежающиеся с пологом. Рекреационная нагрузка выражена слабо. Состав — 10С, ед. Б, Ос. Полнота — 0,4. Возраст — 150 лет. Тип леса — сосняк высокотравно-травяной. Подрост редкий: сосна, ель, тонкомер сосны, присутствуют липа, ольха, яблоня. Подлесок густотой: рябина, черемуха, боярышник, шиповник. ПП ТКЯ — 99%.

Шувакинский лесопарк. Первая линия неоднородна: начало линии — березовые культуры, затем лесная поляна, конец линии — смешанный сосново-березовый молодняк. Степень рекреационной депрессии — средняя; участок замусорен, подвергается прогону и выпасу скота. Тип леса — сосняк разнотравный. Березовые культуры. Состав — 10Б, смешение рядовое с акацией желтой, ед. осина. Полнота — 0,5. Возраст — 40–45 лет. Подрост отсутствует. Подлесок редкий: боярышник, рябина, ясень, черемуха, ива. ТКЯ бедный: злаки, крапива двудомная, земляника лесная. На поляне — редкий подрост и тонкомер сосны, поляна задернена, ТКЯ значительно стравлен скотом. Конец линии — сосново-березовое низко-полнотное насаждение. Первый ярус — 10Б, 40 лет. Второй ярус — 10С, 20 лет. В подлеске добавляются рябина и ракитник русский. Задерненность — около 70%.

Вторая линия расположена на пологом склоне южной экспозиции. Степень рекреационной депрессии — средняя. Состав — 10С+Б. Полнота — 0,5. Возраст — 100–110 лет. Тип леса — сосняк разнотравный. Подрост: березовый тонкомер. Подлесок средней густоты, неравномерный: преобладают рябина, малина, присутствуют: черемуха, ива, шиповник. ПП злаков — 30–40%.

Третья линия. Степень рекреационной депрессии — средняя. Состав — 10С+Б. Полнота — 0,6. Возраст — 100–110 лет. Тип леса — сосняк разнотравный. Подрост практически отсутствует. Подлесок средней густоты, неравномерный: преобладают рябина, малина; присутствуют черемуха, ива. ПП злаков — 25%.

Калиновский лесопарк. Первая линия расположена на склоне юго-восточной экспозиции, уклон — 1°. Степень рекреационной депрессии — сильная. Тропиночная сеть занимает 25% площади. Состав — 7С+3Б. Полнота — 0,7. Возраст — 60 лет (С) и 40–45 лет (С, Б). Тип леса — сосняк разнотравный. Подрост — 10Б. Подлесок редкий: рябина, ракитник русский, черемуха. ПП ТКЯ — 75–80%.

Вторая линия расположена на склоне юго-восточной экспозиции, уклон — 2–3°. Степень рекреационной депрессии — средняя. Состав — 8С+2Б.

Полнота — 0,7. Возраст — 75–80 лет. Тип леса — сосняк орляковый. Подрост — 10Б. Подлесок практически отсутствует. ПП злаков — 30%, общее ПП ТКЯ — 90%.

Третья линия. Степень рекреационной депрессии — средняя. Состав: 8С+2Б+Ос. Полнота — 0,7. Возраст — 115 лет. Тип леса — сосняк орляковый. Подрост — редкий березовый тонкомер. Подлесок средней густоты: преобладают рябина, малина, присутствует шиповник. ПП ТКЯ — 50%.

Юго-западный лесопарк. Первая линия находится между автострадами. ПП тропиной сети 25%. Степень рекреационной депрессии — сильная. Состав — 10С+Б. Полнота — 0,6. Возраст — 47–50 лет. Тип леса — сосняк разнотравный. Подрост — сосна, береза, густой. Подлесок редкий, местами средней густоты: ива, рябина, кизил, шиповник. ПП злаков — 40%, общее ПП ТКЯ — 70%.

Вторая линия. ПП тропиной сети 10%. Степень рекреационной депрессии — средняя. Состав — 10С, ед. Б. Полнота — 0,6. Возраст — 150–170, 40–50 лет. Тип леса — сосняк травяно-липняковый. Подрост редкий — береза. Подлесок густой, местами средней густоты: обильно рябина, шиповник, жимолость, ирга, малина, ракитник, калина. Около половины линии покрыто сплошными зарослями малины. ПП злаков — 30%, общее ПП ТКЯ — 80%.

Третья линия. ПП тропиной сети 5%. Степень рекреационной депрессии — слабая. Состав — 10С, ед. Б. Полнота — 0,6. Возраст — 80 лет. Тип леса — сосняк травяной. Подрост редкий — береза, сосна. Подлесок густой: рябина (обильна в первой половине линии), шиповник, малина, ракитник, калина. Около половины линии — заросли малины. ПП злаков — 25%, общее ПП ТКЯ — 70%.

Биостанция УрГУ (Сысертский район Свердловской области). Первая линия расположена вдоль ручья. Проектное покрытие тропиной сети менее 1%. Рекреационная депрессия — отсутствует. Состав — 9С1Б. Полнота — 0,5. Возраст — 80 лет. Тип леса — сосняк-ельник высокотравно-травяной. Подрост средней густоты, жизнеспособный: 10С+Б, редко осина. Подлесок редкий: рябина, ива, ольха. ПП ТКЯ — 80%, мхами — 15%.

Третья линия. ПП тропиной сети менее 1%. Рекреационная депрессия — отсутствует. Состав — 10С. Полнота — 0,6. Возраст — 130 лет. Тип леса — ельник-сосняк зеленомошно-ягодниковый. Подрост средней густоты: сосна, береза. Подлесок редкий: черемуха, ива, шиповник, ракитник. ПП ТКЯ — 95%, мхами — 15%. В конце линии характер растительности меняется: в подлеске преобладает малина, возраст древостоя — 45–55 лет.

Четвертая линия. ПП тропиной сети менее 1%. Рекреационная депрессия — отсутствует. Состав — 10С, ед. Б. Полнота — 0,5. Возраст — 130 лет. Тип леса — сосняк ягодниковый. Подрост средней густоты: сосна, береза. Подлесок редкий: черемуха, ракитник. ПП ТКЯ — 40–50%.

2. Динамика численности и характеристика сообществ бурозубок

По результатам шестилетних исследований мы провели оценку динамики численности и индексов разнообразия (Животовский, 1991) сообществ бурозубок.

Все локалитеты по многолетней динамике численности бурозубок разделились на три группы: первая — динамика выражена слабо (дендрарий Ботсада УрО РАН); вторая — с двумя пиками численности в 2001 и 2004 гг. (Калиновский и Шувакипский лесопарки); третья — с пиком в 2000 г., снижением в 2002 г. и незначительными колебаниями в последующие годы (контроль и Юго-западный лесопарк). Похожие закономерности мы обнаружили и по индексам разнообразия.

Индекс разнообразия контрольного сообщества (Биостанция) значительно отличался от индексов всех остальных локалитетов, кроме Юго-западного лесопарка (рис. 1). Хотя численность бурозубок на контрольном участке и Юго-западном лесопарке была ниже, чем в Калиновском и Шувакипском лесопарках, где наблюдалось самое высокое их обилие, индекс разнообразия сообществ в контроле и Юго-западном лесопарке был самым высоким.

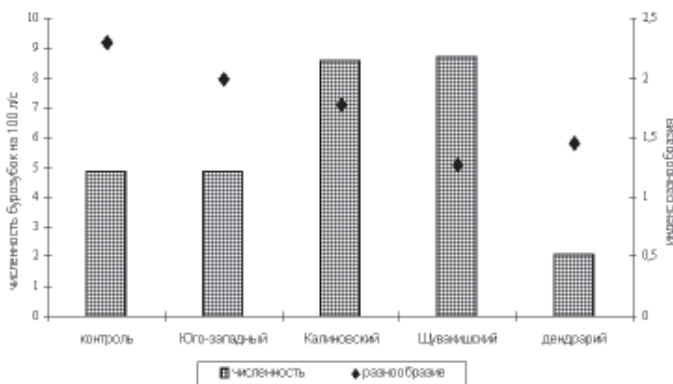


Рис. 1. Индекс разнообразия и численность по многолетним данным.

Кластерный анализ по индексу разнообразия формирует несколько иные группы, чем те, которые выделяются по динамике численности и средним многолетним показателям индекса разнообразия (рис. 2). Как и по динамике численности, по значениям индекса видового разнообразия Калиновский и Шувакипский лесопарки формируют один кластер, близки между собой контроль и Юго-западный лесопарк. Рядом также оказались парк Лесоводов России и дендрарий, которые и по динамике, и биотопически различаются между собой.

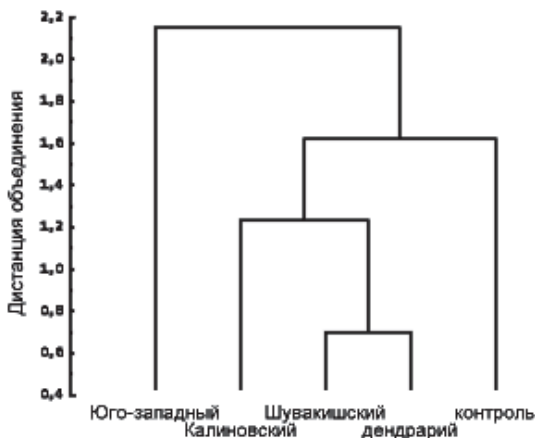


Рис. 2. Группировка локалитетов по индексу разнообразия.

Во всех урбанизированных местообитаниях следующим по обилию видом после *S. araneus* была *S. minutus*, тогда как в контроле ее численность вдвое ниже, чем *S. caecutiens*. *S. caecutiens* помимо контроля встречалась в Юго-западном и Северо-восточном лесопарках, где она была очень малочисленна и отмечена лишь в годы высокой численности бурозубок.

Можно предположить, что наблюдаемые нами различия в индексе разнообразия сообществ бурозубок во многом обусловлены рекреационной нарушенностью лесопарков. Исключением является дендрарий, где рекреация самая минимальная. Однако из-за значительной его изолированности и ограниченности территории в дендрарии мы наблюдали самую низкую численность бурозубок, хотя и не самый низкий индекс разнообразия. На урбанизированных территориях видовое разнообразие бурозубок снижается, и распределение видов в сообществах становится менее равномерным, смещаясь в сторону доминирования наиболее экологически пластичного вида — *S. araneus*. Городские популяции бурозубок реагируют на воздействие урбанизации разными типами динамики, дающими возможность наиболее оптимально адаптироваться к локальным условиям каждого местообитания.

3. Динамика численности и характеристика популяций *S. araneus*

Обыкновенная бурозубка (*S. araneus* L.) — самый распространенный вид рода *Sorex* в лесной зоне Евразии и на Среднем Урале в частности. Поэтому

мы выбрали его для анализа популяционных механизмов адаптации к условиям урбанизации, изучив динамику численности и динамику демографических параметров в разных популяциях города в сравнении с популяцией, неподверженной влиянию урбанизации.

По динамике численности изученные популяции обыкновенной бурозубки естественно разделились на те же три группы, что и все сообщество бурозубок.

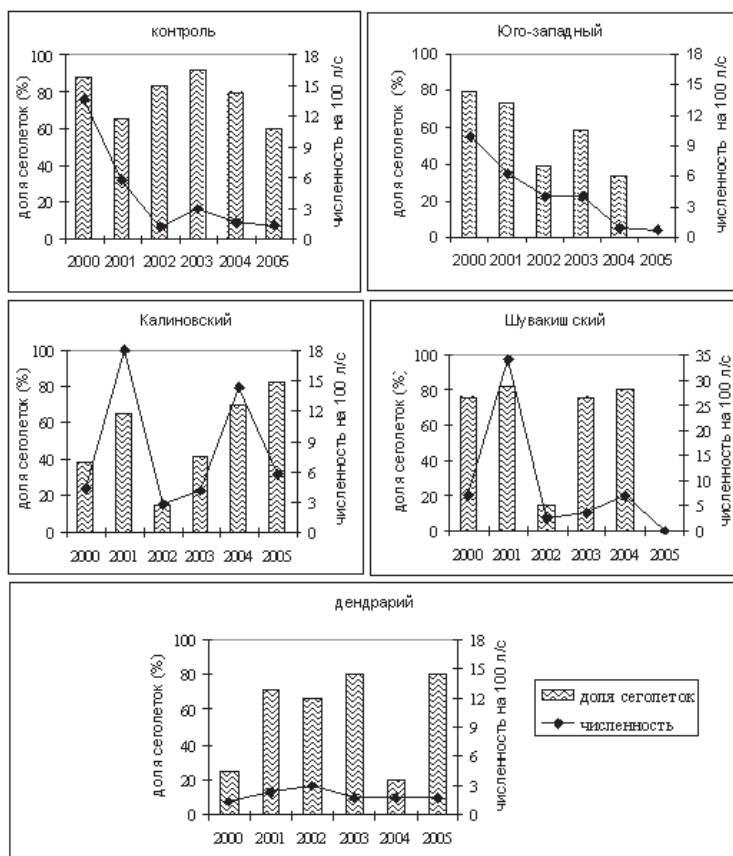


Рис. 3. Доля сеголеток и численность *S. araneus* в различных локалитетах.

Возрастную структуру популяций мы оценивали как отношение перезимовавших животных (с полностью стертыми зубами и отсутствующим тимусом) к сеголеткам разного возраста. Для городских популяций отмечено заметное колебание возрастного состава в разные годы (рис. 3). Причем доля сеголеток в популяции коррелирует с динамикой общей численности, что вполне ожидаемо, так как популяция животных в годы высокой численности в середине лета, когда происходит ее резкое нарастание, и должна складываться, главным образом, из животных текущего года рождения (коэффициент корреляции между численностью и долей сеголеток $R=0,51$). В годы депрессии численности городские популяции обыкновенной бурозубки были представлены в основном зимовавшими зверьками. В дендрарии, в отличие от окраинных популяций, связь менее выражена ($R=0,41$).

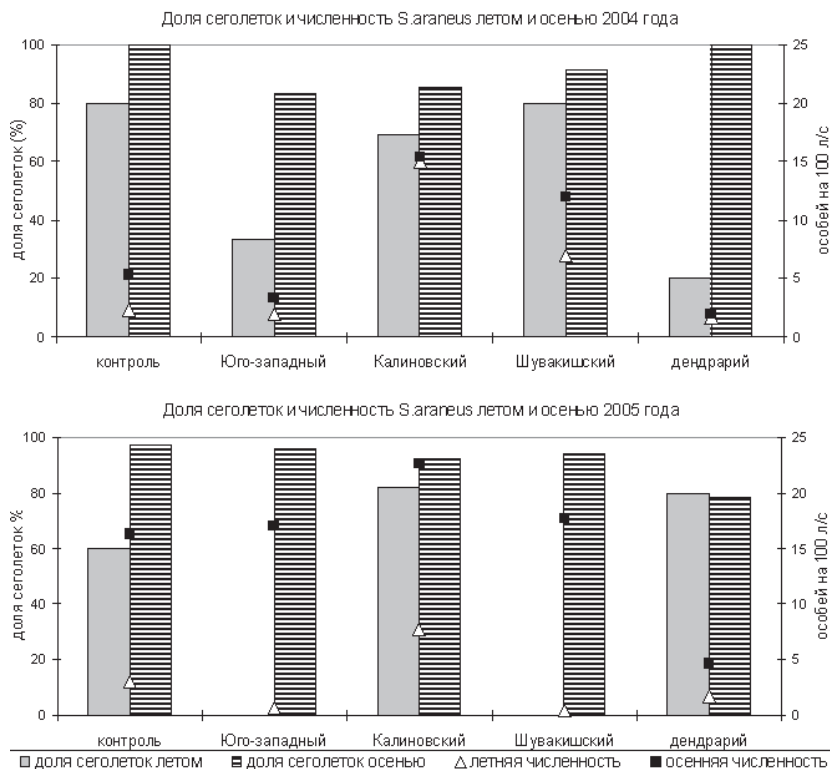


Рис. 4. Доля сеголеток и численность *S. araneus* летом и осенью 2004–2005 гг.

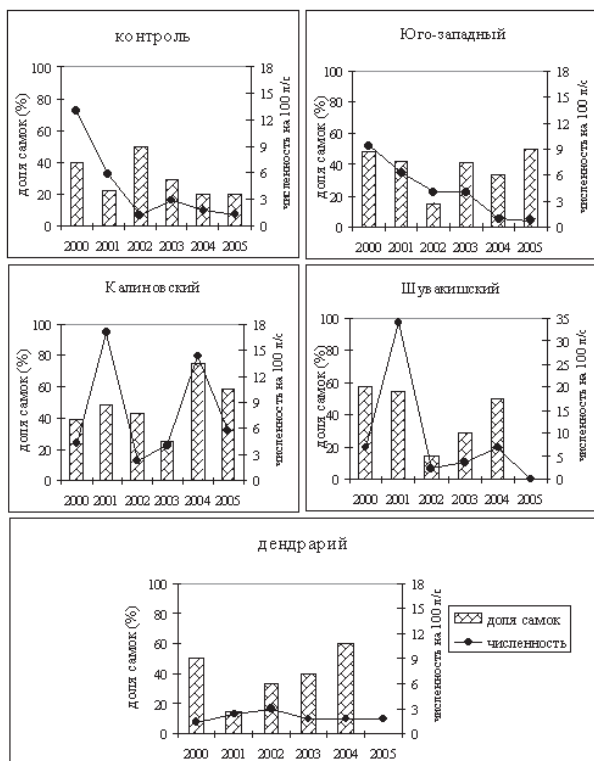


Рис. 5. Доля самок и численность *S. araneus* в различных локалитетах.

Возрастной состав в контроле, напротив, практически не менялся по годам и оказался не связанным с динамикой численности ($R=0,28$). Доля сеголеток всегда превышала 50%. Численность обыкновенной бурозубки в естественном природном сообществе в основном ниже, чем в городских популяциях, относительная доля сеголеток остается примерно на одном, довольно высоком уровне. Основной вклад в прирост численности у бурозубок вносят перезимовавшие животные (Ивантер и др., 1985), а так как доля перезимовавших животных в контроле мала, возможно, именно поэтому численность бурозубок здесь почти всегда ниже, чем в окраинных лесопарках.

В 2004 и 2005 гг. мы проводили дополнительные отловы во всех местообитаниях в осенний период для того, чтобы выявить особенности сезонных изменений в сообществах бурозубок. Во всех обследованных локалитетах мы наблю-

дали увеличение численности зверьков к осени, что полностью согласуется с литературными данными. Как и следовало ожидать, в контроле и в большинстве городских местообитаний доли сеголеток обыкновенной бурозубки в осенний период были выше, чем летом (рис. 4). Обращает на себя внимание тот факт, что, несмотря на совпадение сроков отловов в 2004 и 2005 гг., темпы роста всех обследованных популяций обыкновенной бурозубки в 2005 г. были выше.

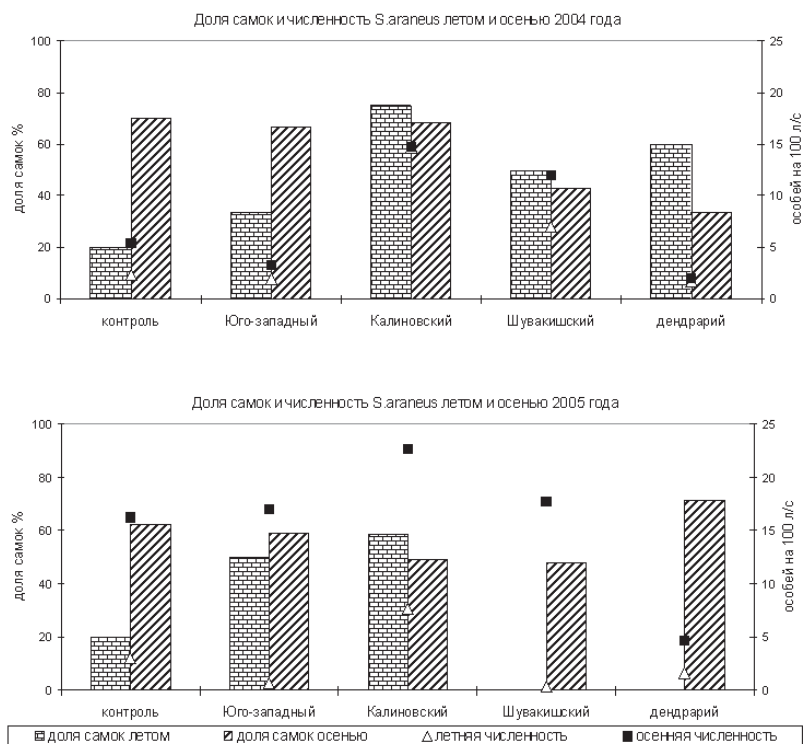


Рис. 6. Доля самок и численность *S. araneus* летом и осенью 2004–2005 гг.

Очевидно, что соотношение самок и самцов в популяции создает предпосылки для формирования ее последующей численности. Поэтому мы рассмотрели половую структуру популяций бурозубок в исследуемых локалитетах. Почти во все годы в изучаемых популяциях *S. araneus* (если соотношение полов не было близко 1:1) преобладали самцы (рис. 5). Для популяции из ненарушенной урбанизацией экосистемы мы не обнаружили связи доли самок с

динамикой численности. Только в 2002 г. соотношение полов в популяции было 1:1, во все остальные годы доля самок была ниже, чем самцов, достигая в отдельные годы до 20-30%. Для окраинных городских популяций обыкновенной бурозубки обнаружена некоторая связь между численностью и долей самок. Фактически во всех трех популяциях максимальная доля самок приходится на годы высокой численности. В популяции дендрария между численностью и долей самок связь выявить не удалось, что, очевидно, является следствием низкого обилия бурозубок.

При рассмотрении сезонных отличий видна определенная закономерность в изменении долей самок в популяциях (рис. 6). В локалитетах с относительно высокой летней численностью к осени доля самок снижается, а в местообитаниях с низким летним обилием доля самок к осени увеличивается, что, по-видимому, является одним из механизмов регулирования численности (исключением был дендрарий в 2004 г. по уже упоминавшимся причинам).

ВЫВОДЫ

1. По динамике численности и видовому разнообразию исследуемые популяции обыкновенной бурозубки разделяются на три группы: Юго-западный лесопарк и контроль; Калиновский и Шувакишский лесопарки; дендрарий.
2. Для городских популяций *S. araneus*, в отличие от контрольной, характерна корреляция между численностью и долей сеголеток в популяции.
3. Благодаря тому, что для половой структуры популяций лесопарков в среднем характерна большая доля самок и перезимовавших животных, численность обыкновенной бурозубки в лесопарках выше, чем в ненарушенной урбанизацией экосистеме.
4. Возможно, что в популяциях, находящихся в условиях урбанизации, сформировались механизмы, создающие резерв воспроизводства численности, позволяющий популяциям существовать в стрессовых условиях.

ЛИТЕРАТУРА

- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л.: Наука, 1985. 317 с.
- Ивантер Э.В., Макаров А.М. Территориальная экология землероек-бурозубок. Петрозаводск: Изд-во Петрозаводского госуниверситета, 2001. 270 с.
- Колесников Б.П. Лесорастительные условия и типы леса. Свердловской обл. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. 176 с.
- Лисин С.Р. Несинантропные грызуны в большом городе (популяционный анализ) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983. 22 с.

- Побединский А.В. Изучение лесовосстановительных процессов. М.: Наука, 1966. 64 с.
- Пономарев Д.Н. Нозогеография краевой инфекционной и паразитарной патологии Среднего Урала. Свердловск, 1974. 112 с.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Давыдова Л.В., Богомолов П.Л. Распределение и численность мелких млекопитающих на незастроенных территориях малого города // Зоол. журнал. 2001. № 8. С. 997-1009.
- Ткаченко М.Е. Общее лесоводство. М.-Л.: Гослесбуиздат, 1952. 599 с.
- Черноусова Н.Ф. Влияние урбанизации на сообщества мелких млекопитающих лесопарков крупного промышленного центра // Экология. 1996. № 4. С. 286-292.
- Эпизоотологический мониторинг за природными очагами туляремии и ГЛПС на территории Свердловской области. 2004. <http://www.ocsen.ru/index.html>.
- Dickman C.R., Doncaster C.P. The ecology of small mammals in urban habitats. I. Populations in a patchy environment // J. Animal Ecol. 1987. Vol. 56. P. 629-640.
- Dickman C.R., Doncaster C.P. The ecology of small mammals in urban habitats. II. Demography and dispersal // J. Animal Ecol. 1989. Vol. 58. P. 119-127.

СОВРЕМЕННЫЕ И ГОЛОЦЕНОВЫЕ ПОЛЕВКИ РОДА *CLETHRIONOMYS* СРЕДНЕГО И СЕВЕРНОГО УРАЛА

М.В. Чистякова*, М.А. Елькина**

* *Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург*

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

Род *Clethrionomys* используется в палеофаунистических исследованиях как индикатор лесных биотопов. Для видовой идентификации полевок этого рода используются как морфотипические, так и размерные характеристики жевательной поверхности моляров (Бородин, 1992; Бородин и др., 2005).

Проведено сравнение размерных характеристик зубов современных и голоценовых полевок рода *Clethrionomys* из местонахождений Среднего (Дыроватый камень, Лобвинская пещера) и Северного Урала (Черемухово-1). Определение зубов из голоценовых отложений пещер Урала с использованием дискриминантной функции (Бородин и др., 2005) выявило присутствие всех трех видов полевок рода *Clethrionomys*, характерных для современной фауны Урала. Необходимо отметить, что точность диагностики изолированных зубов не превышает 86%. В двух случаях доля видов в выборке оказалась крайне мала: 2,8% красно-серой полевки в местонахождении Лобвинская пещера и 2,6% рыжей полевки в местонахождении Черемухово-1. Проведенный анализ морфотипических характеристик m/1 и M3 подтвердил присутствие моляров

красно-серых полевок в выборке из Лобвинской пещеры. Присутствие в выборке из местонахождения Черемухово-1 остатков рыжей полевки не подтверждено результатами морфотипического анализа.

При сравнении размерных характеристик современных и ископаемых животных, а также при сравнении ископаемых выборок из разных местонахождений значимых отличий не выявлено.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 06–04–49294 и РФФИ-Урал № 01–04–96408.

ЕСТЕСТВЕННЫЕ И АНТРОПОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ И РЕАЛИЗАЦИЯ ВОЗОБНОВИТЕЛЬНОГО ПОТЕНЦИАЛА В ПРИТУНДРОВЫХ ЛЕСАХ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Т.Л. Чихачева

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск

Притундровые леса выполняют важнейшие биосферные и экологические функции. При этом они формируются в суровых для лесной растительности условиях. Экстремальные климатические и почвенно-эдафические условия Крайнего Севера обуславливают повышенную чувствительность этого типа растительности к природным и антропогенным воздействиям и определяют особенности динамики лесов и редколесий в мерзлотной зоне Сибири (Абаимов, 1997).

Активное освоение Севера в последние несколько десятилетий привело к нарушению целостности лесных биогеоценозов, их дестабилизации, замене другими формациями и к прочим негативным последствиям. Тема антропогенного воздействия на природные сообщества активно изучается исследователями разных направлений (Ковалев, Филиппчук, 1990; Ершов, 1992; Харук и др., 1996; Воробейчик, 2003; Цветков, Цветков, 2003; Менщиков, 2004 и др.). Однако в литературе сведения об особенностях естественного возобновления лесов подверженных техногенному воздействию немногочисленны. При этом естественное возобновление является одним из важнейших природных свойств лесных сообществ, отражающих их способность к самовосстановлению в тех или иных экологических условиях. Рассмотрение многообразных закономерностей этого процесса позволяет выявить тенденции и пути дальнейшего развития фитоценозов.

Цель нашей работы состояла в оценке лесовозобновительного потенциала экосистем при природных и техногенных сукцессиях в притундровых лесах Средней Сибири.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования являлись притундровые лиственничные леса и редколесья Средней Сибири. Техногенные сукцессии изучались в зоне воздействия предприятий Норильского промышленного района (НПР). Данная территория, согласно лесорастительному районированию, относится к Средне-Сибирской плоскогорной лесорастительной области. Климатические условия района крайне суровы. Зимний период очень длительный, продолжительность вегетационного периода не превышает 92 суток. Для данного региона характерно сплошное распространение многолетней мерзлоты. Основными лесообразователями являются лиственница Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) и сибирская (*L. sibirica* Ledeb.), а также гибридный комплекс — лиственница Чекановского (*L. czekanowskii* Szaf.), принимают участие ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) и береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.). Древостои здесь характеризуются низкой продуктивностью (IV–V6 классы бонитета) и сомкнутостью полога (0,2–0,4), разновозрастностью, малой густотой (250–600 шт./га). Количество подроста в разных условиях местопроизрастания варьирует от 0,5 до 3,0 тыс. шт./га. Преобладающие группы и серии типов леса: кустарничково-лишайниковая, кустарничково-зеленомошная, осоково-сфагновая, кустарничково-моховая (Коротков, 1991; Абаимов и др., 1997а).

Исходными материалами для анализа хода лесообразовательного процесса в исследуемом регионе послужили литературные данные; первичные данные, полученные в результате трехлетней комплексной экспедиции в НПР (автор принимал непосредственное участие); первичные данные, полученные в результате экспедиции по бассейну р. Хета и любезно предоставленные научным руководителем А.П. Абаимовым.

Исследование динамики лесных экосистем в естественных условиях и процессов естественного возобновления в них было основано на анализе возрастной структуры древостоев и подроста. Возрастная структура каждого конкретного насаждения определялась по кернам и модельным деревьям, взятым с пробной площади. Для изучения динамики лесных экосистем, подверженных влиянию аэропромышленных выбросов анализировались материалы, полученные в процессе выполнения работ по хоздоговорной теме «Комплексная оценка состояния и мониторинг природной среды с целью определения региональных нормативов в зоне воздействия предприятий ОАО «Норильский никель»».

Учет самосева и подроста проводился по общепринятым в лесоводстве методикам (Побединский, 1966). Жизненное состояние молодых особей оценивалось аналогично взрослым деревьям по шестибальной шкале согласно «Санитарным правилам в лесах РФ» (1998). Выделяли следующие категории:

1 категория — особь без признаков ослабления, 2 — ослабленная, 3 — сильно ослабленная, 4 — усыхающая, 5 — свежий сухостой, 6 — старый сухостой.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Естественные сукцессии

Мерзлотная зона Сибири имеет свою специфичность лесообразовательного процесса, которая обусловлена рядом особенностей. Многолетняя мерзлота определяет малую толщину корнеобитаемого слоя почв в течение всего вегетационного периода. Корневые системы всех растительных компонентов фитоценозов оказываются замкнутыми в небольшом деятельном горизонте почвы глубиной 20–90 см, что вызывает жесткую конкуренцию в борьбе за влагу и элементы минерального питания между ними. Низкотемпературный режим холодных мерзлотных почв обуславливает замедленность трансформации органического вещества и затрудняет развитие продукционного процесса. Все это находит отражение в низкой продуктивности и низкой сомкнутости древостоев. Изреженность крон деревьев и низкая сомкнутость древостоя, в свою очередь, обуславливает обилие света под их пологом, то есть света достаточно и для господствующих и для отставших в росте деревьев, а также для нижних ярусов растительности, в том числе для светолубивых элементов тундровой флоры. Такие особенности структуры лесов и редколесий наряду с климатическими условиями определяют их повышенную горимость (Дадыкин, 1952; Поздняков, 1986; Прокушкин, 1992; Софронов, Волокитина, 1995; Абаимов, 1997). На одном и том же участке леса низовые пожары повторяются с периодичностью 40–100, а порой и более лет. В результате, здесь исключается длительное саморазвитие и практически не наблюдается формирования климаксовых сообществ. Под воздействием интегрального воздействия совокупности факторов (давность огневого воздействия, вид и сила пожара, вид лесообразователя, особенности рельефа, структура нижних ярусов растительности и др.) реализуется тот или иной сценарий послепожарной динамики лесных биогеоценозов (Абаимов, 1997; Зырянова и др., 2004).

В зависимости от силы воздействия пожары создают предпосылки для проявления как регрессивной роли огня, когда на длительное время происходит разрушение лесорастительной среды (солифлюкция и термокарст), так и прогрессивной. В данной работе мы рассмотрим второй случай.

Положительная роль пожаров (как правило, слабых и средних по силе), выражена в огневой минерализации и тепловой мелиорации мерзлотных почв, которые улучшают трофический режим, повышая содержание доступных элементов питания: прежде всего азота и фосфора. Пожар вызывает гибель деревьев основного полога, повреждая их корневые системы и подчиненных

ярусов лесной растительности, в результате чего ликвидируется или значительно снижается корневая конкуренция. Успешность процессов восстановления в этом случае в большей степени зависит от условий обсеменения.

При неудовлетворительном обсеменении гарей, в случае полной гибели древостоев в зоне доминирования лиственницы Гмелина, в первые 5–10 лет после пожара происходит обильное порослевое возобновление подлесочных пород, формируются кустарниковые сообщества из ольховника кустарникового, березы карликовой и нескольких видов ив. В зоне доминирования лиственницы сибирской, при отсутствии источников обсеменения хвойных, естественное лесовозобновление протекает за счет порослевой березы — на месте коренных чистых и смешанных по составу лиственничников формируются производные пирогенные березники. Восстановление эдификаторной роли лиственницы в этих случаях затягивается на несколько десятилетий и происходит, чаще всего, с периферии.

При обильном обсеменении создаются условия для формирования перегущенных пирогенных лиственничников. Последующее ухудшение почвенно-гидрологических условий и температурного режима почвы способствует замедлению развития перегущенных насаждений и превращению их на неопределенный срок в так называемые «вечные жердняки». Возобновительные процессы под пологом таких перегущенных древостоев либо отсутствуют, либо протекают крайне замедленно (Абаимов, 1997).

При умеренном обсеменении гарей, послепожарное возобновление происходит достаточно успешно. Формируются условно-разновозрастные или разновозрастные древостои оптимальной для северных широт густоты (по А.П. Абаимову (1997): 300–700 шт./га). Как в зоне доминирования *Larix gmelinii* (рис. 1, А), так и в зоне доминирования *L. sibirica* (рис. 1, Г) в первые десятилетия после пожара, в результате тепловой мелиорации и огневой минерализации мерзлотных почв складываются благоприятные условия для лесовозобновления. Через 40–60 лет после пожара практически прекращается возобновление лиственницы, замедляется возобновление ели, и только береза, благодаря способности размножаться вегетативным путем, способна формировать под пологом достаточное количество подроста.

Исследования А.П. Абаимова, С.Г. Прокушкина с соавторами (1997 б) по изучению динамики радиального прироста лиственниц показали, что период интенсивного послепожарного прироста сменяется периодами депрессии, которые могут продолжаться 30–80 лет. Восстановление мохово-лишайникового покрова и подъем к дневной поверхности многолетней мерзлоты обуславливают сокращение деятельного горизонта почвы. Резко ухудшаются эдафические условия, обостряется корневая конкуренция. Не исключено, что в этот период ослабевают и репродуктивные функции деревьев. Кроме того,

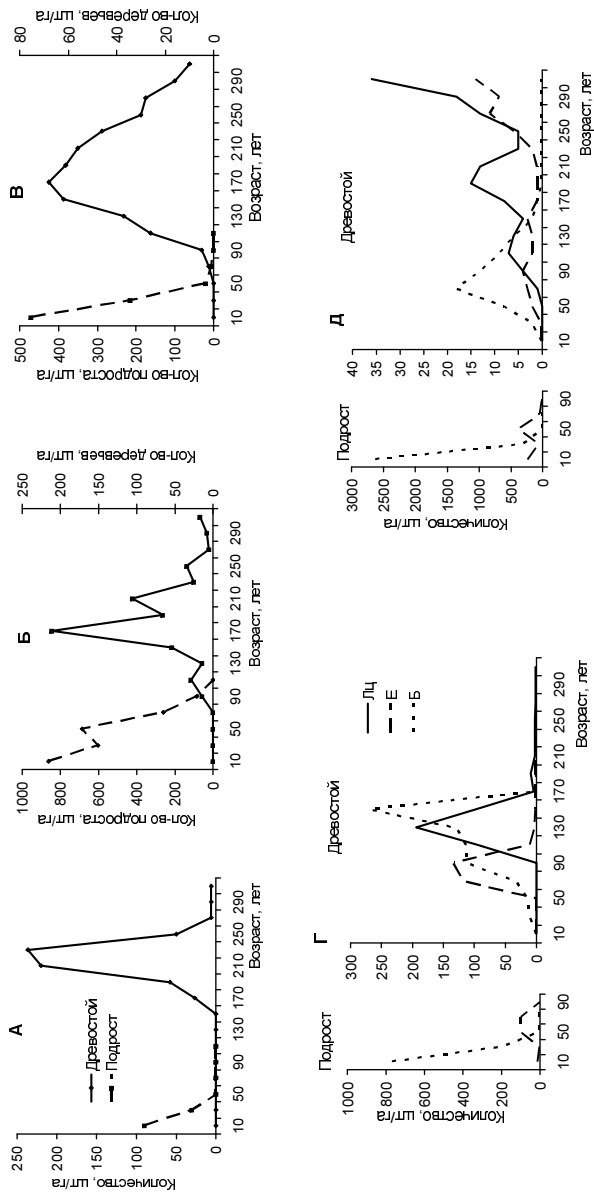


Рис. 1. Возрастная структура чистых лиственничников в зоне доминирования *Larix gmelinii* (А, Б, В) и смешанных лиственничников в зоне доминирования *Larix sibirica* (Г, Д).

восстановившийся напочвенный покров препятствует прорастанию семян и формированию самосева и подроста.

Поэтому большое значение в мерзлотной зоне Сибири имеют слабые беглые низовые пожары, которые, не приводя к гибели материнский древостой, минерализуют почву, тем самым создавая условия для успешного возобновления и появления нового поколения леса. В результате формируются разновозрастные леса с выраженными возрастными поколениями (рис. 1, Б, Д).

Длительное отсутствие разрушительных факторов приводит к формированию разновозрастных насаждений без выраженных поколений. В таком случае, процессы естественного возобновления протекают очень замедленно, но непрерывно. А отпад в древостое обуславливает пополнение молодого поколения новыми особями из числа подроста (рис. 1, В).

Длительное отсутствие пожаров может привести к формированию густого яруса подлеска и мощного мохово-лишайникового покрова, которые препятствуют прорастанию семян и формированию молодых особей. Без воздействия пожара такие редколесья могут со временем перейти в категорию редины.

Техногенные сукцессии лесной растительности

Лесообразовательный процесс в зоне воздействия промышленных эмиссий предприятий НПР имеет регрессивную направленность: происходит упрощение организации фитоценоза, уменьшение растительной массы, исходная лесная растительность сменяется различными техногенными сообществами.

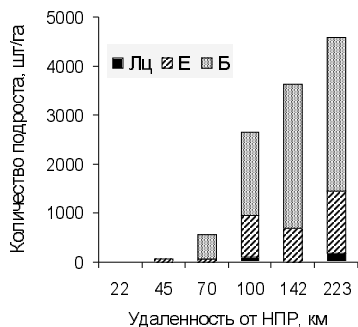


Рис. 2. Численность и видовой состав подроста в зависимости от удаления от НПР: Лц — лиственница, Е — ель, Б — береза.

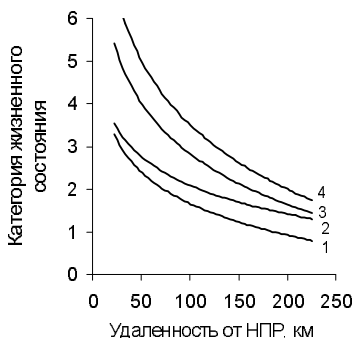


Рис. 3. Изменение категории жизненного состояния подроста (1 — мелкий, 2 — средний, 3 — крупный) и древостоя (4) с удалением от НПР.

С увеличением техногенной нагрузки в насаждениях наблюдается снижение полноты и сомкнутости древесного полога, увеличение доли сухостоя, снижение проективного покрытия доминантов нижних ярусов растительности. В результате формируются техногенные редины. Дальнейшая деградация лесных насаждений приводит к полной гибели древесного полога, исчезновению типичных представителей напочвенного покрова (лишайников, мхов), появлению инвазийных видов. Теперь здесь начинают формироваться различные кустарниковые сообщества, злаково-осоковые и хвощевые группировки.

В непосредственной близости от предприятий НПП территория представляет собой техногенную пустошь с полностью погибшей лесной и тундровой растительностью. Повсеместно наблюдается дигрессивная обнаженность грунтов.

Для большей части исследуемой территории, а именно для насаждений произрастающих в условиях междуречий, происходит сопряженное ухудшение жизненного состояния древостоев и подроста (рис. 2). При этом в пределах одного ключевого участка с возрастом жизнеспособность подроста значительно снижается. В целом характерно снижение численности подроста по направлению к источнику загрязнения (рис. 3).

Однако в условиях хорошего увлажнения в условиях интенсивного загрязнения количество подроста может достигать очень высоких значений для данного региона (до 20 тыс. шт./га). Представлен он преимущественно елью и березой. Во-первых, это свидетельствует о том, что даже при высокой техногенной нагрузке живые ели, в отличие от лиственницы, способны продуцировать достаточное количество всхожих семян, а береза может успешно возобновляться вегетативным путем. Во-вторых, успешному возобновлению способствует снижение корневой конкуренции со стороны усыхающих материнских древостоев, а также снижение проективного покрытия мохово-лишайникового яруса, который, как уже было отмечено, замедляет процессы естественного возобновления леса.

Обратившись же к структуре подроста, видно, что количество его резко сокращается с возрастом (рис. 4). При этом у подроста ели происходит существенное ухудшение жизненного состояния; крупный подрост характеризуется как усыхающий, и он вряд ли способен сформировать полноценный древостой. Однако, подрост березы всех высотных групп имеет категорию жизненного состояния 1–2, что характеризует его как достаточно жизнеспособный. Благодаря интенсивному порослевому возобновлению береза может на время занять эдификаторную роль.

Таким образом, главным лесообразующим фактором в мерзлотной зоне Сибири являются пожары. Они могут вызывать как регрессивную, так и прогрессивную динамику лесных экосистем. Прогрессивная роль пожаров представляет собой создание благоприятных условий для успешного лесовозобновления.

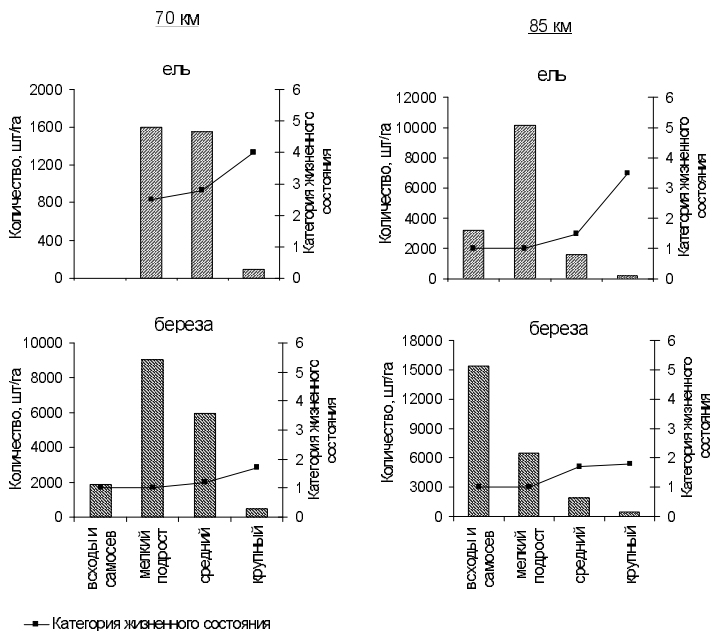


Рис. 4. Распределение живого подроста по высотным группам (с указанием средней категории жизненного состояния) в оптимальных условиях местопроизрастания на разном удалении от НПП.

Техногенное загрязнение влечет за собой исключительно регрессивную направленность динамики лесных экосистем, при этом происходит усыхание и гибель древостоев, угнетение процессов естественного возобновления, смена типов растительности.

В условиях техногенного стресса возобновительный потенциал лиственницы сибирской оказался сильно ослаблен, и она утратила свои эдификаторные позиции. Береза, за счет способности размножаться вегетативным путем, успешно возобновляется: формируется вполне жизнеспособный подрост.

Автор выражает признательность участникам комплексной экспедиции за помощь в сборе экспериментального материала в труднодоступных районах Таймыра, А.П. Абаимову — за предоставленные первичные материалы по ненарушенным территориям.

Работа выполнена при поддержке интеграционных проектов СО РАН №№ 5.17 и 5.18, гранта ККФН № 10TS.

ЛИТЕРАТУРА

- Абаимов А.П. Лиственничные леса и редколесья севера Сибири (Разнообразие, особенности экологии и лесообразовательного процесса): Автореф. дисс... докт. биол. наук. Новосибирск, 1997. 32 с.
- Абаимов А.П., Бондарев А.И., Зырянова О.А., Шитова С.А. Леса Красноярского Заполярья. Новосибирск: Наука. Сиб. изд. фирма РАН, 1997 а. 208 с.
- Абаимов А.П., Прокушкин С.Г., Зырянова О.А., Каверзина Л.Н. Особенности формирования и функционирования лиственничных лесов на мерзлотных почвах // Лесоведение. 1997 б. № 5. С.13–23.
- Воробейчик Е.Л. Реакция лесной подстилки и ее связь с почвенной биотой при токсическом загрязнении // Лесоведение. 2003. № 2. С. 32–42.
- Дадыкин В.П. Особенности поведения растений на холодных почвах. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 276 с.
- Ершов Ю.И. Почвы предтундровых лесов Енисейского Заполярья, подверженные аэропромышленным выбросам серы // География и природные ресурсы. 1992. № 1. С. 33–39.
- Зырянова О.А., Абаимов А.П., Бугаенко Т.Н. Оценка видового разнообразия коренных лиственничных ассоциаций криолитозоны и его послепожарной динамики на основе информационного индекса Шеннона // Сибирский экологический журн. 2004. № 5. С. 735–743.
- Ковалев Б.И., Филипчук А.Н. Состояние лесов в зоне воздействия промышленных выбросов // Лесное хозяйство, 1990. № 5. С. 36–38.
- Коротков И.А. Лесорастительное районирование предтундровых лесов Сибири // Эколого-географические проблемы сохранения и восстановления лесов Севера: Тез. докл. Всесоюзн. научн. конф. Архангельск, 1991. С. 303–307.
- Менщиков С.Л. Закономерности трансформации предтундровых и таежных лесов в условиях аэротехногенного загрязнения и пути снижения наносимого ущерба. Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Екатеринбург, 2004. 43 с.
- Побединский А.В. Изучение лесовосстановительных процессов. М.: Наука, 1966. 60 с.
- Поздняков Л.К. Мерзлотное лесоведение. Новосибирск: Наука, 1986. 192 с.
- Прокушкин С.Г. Эколого-физиологические особенности функционирования корней сосны обыкновенной на холодных почвах: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Красноярск, 1992. 42 с.
- Санитарные правила в лесах Российской Федерации. Утверждены приказом Федеральной службы лесного хозяйства России от 15 января 1998 г. № 10 // Сборник законодательных актов по природопользованию. С. 310–329.
- Софронов М.А., Волокитина А.В. Пирологическое районирование притундровых лесов Сибири // Проблемы притундрового лесоводства. Архангельск, 1995. С. 90–103.
- Харук В.И., Винтербергер К., Цибульский Г.М., Яхимович А.П., Мороз С.Н. Техногенное повреждение притундровых лесов Норильской долины // Экология. 1996. № 6. С. 424–429.

Цветков В.Ф., Цветков И.В. Леса в условиях аэротехногенного загрязнения. Архангельск, 2003. 354 с.

ПУТИ АДАПТАЦИИ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ К ЗАГРЯЗНЕНИЮ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ (НА ПРИМЕРЕ *ELODEA CANADENSIS* RICH.)

Н.В. Чукина

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

Высшие водные растения, находясь в непосредственном контакте с водной средой, испытывают на себе воздействие поллютантов, поступающих в водные объекты в результате хозяйственной деятельности человека. В условиях загрязнения среды обитания у гидрофитов формируются защитно-приспособительные механизмы от токсического действия загрязняющих веществ, благодаря чему исключается проникновение поллютантов в клетку, либо осуществляется их детоксикация.

Цель работы — выявление физиолого-биохимических адаптаций высших водных растений к загрязнению среды обитания на примере погруженного гидрофита *Elodea canadensis* Rich. Данный гидрофит распространен практически повсеместно, он обитает в широком градиенте условий среды, что и послужило основанием для выбора его в качестве объекта исследований. Для решения поставленных задач изучались растения из водотоков и водоемов Свердловской области с разным уровнем загрязнения: р. Сысерть, р. Решетка, оз. Икбулат, р. Чусовая и ее притоки (р. Северушка и р. Ревда).

В листьях элодеи определяли следующие физиолого-биохимические показатели: содержание тяжелых металлов, сумму органических кислот, количество тиоловых групп, содержание фотосинтетических пигментов, а также активность каталазы. Известно, что избыток тяжелых металлов в среде обитания, как правило, приводит к повышенному их накоплению растениями. Анализ накопления тяжелых металлов в листьях *E. canadensis* показал, что, к примеру, в растениях из р. Чусовой (ниже г. Ревды) накапливается до 3,5 г Fe, 0,2 г Cu и до 1,2 г Mn на кг сухой биомассы. Отмечены высокие положительные корреляции между содержанием Cu, Ni и Fe в растительных тканях и их концентрациями в воде ($R=0,63, 0,98$ и $0,87$ соответственно). Это позволяет рекомендовать использование элодеи в целях биоиндикации загрязнения водной среды.

Среди специфических механизмов защиты выделяют синтез соединений, обогащенных тиоловыми (-SH) группами, которые способны связывать ионы тяжелых металлов в виде прочных тиолатных комплексов, снижая, таким обра-

зом, их токсичность. Нами установлено существенное повышение содержания в листьях *E. canadensis* -SH групп в белках и небелковых соединениях. Установлено, что в условиях загрязнения (р. Чусовая) содержание фотосинтетических пигментов (хлорофиллов и каротиноидов) в листьях увеличивается в среднем в 1,5 раза по сравнению с менее загрязненными местобитаниями (оз. Икбулат).

В условиях стресса в клетках растений активизируются процессы свободнорадикального окисления. Одним из ферментов антиоксидантной защиты является каталаза, двукратное увеличение содержания которой установлено при повышении уровня загрязнения (в р. Сысерть — 2010,6 мкмоль/ г сухой массы, в р. Чусовая — 4755,0 мкмоль/ г сухой массы).

Таким образом, *E. canadensis* имеет ряд физиолого-биохимических адаптаций, связанных с повышением содержания тиоловых групп, увеличением количества фотосинтетических пигментов, а также активизацией фермента каталазы, что позволяет этому гидрофиту обитать в широком диапазоне условий среды.

АНАЛИЗ ИЗМЕНЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ФОТО-ЛАНДШАФТНОЙ БАЗЫ ДАННЫХ

Ю.В. Шалаумова, В.В. Фомин

Уральский гослесотехнический университет, г. Екатеринбург

Исторические ландшафтные фотографии являются объективным источником информации о состоянии растительных сообществ. Фотографии горных вершин массива Рай-Из, сделанные во второй половине XX и начале XXI века профессором С.Г. Шиятовым были успешно использованы им при анализе климатогенной пространственно-временной динамики лесотундровых сообществ на Полярном Урале. В лаборатории дендрохронологии Института экологии растений и животных УрО РАН собран большой архив ландшафтных фотографий около двадцати горных вершин Урала, полученных разными исследователями с начала XX века до настоящего времени.

Для хранения, обеспечения удаленного доступа и быстрого поиска ландшафтных снимков, необходимых для решения конкретной прикладной задачи, разработан проект информационной системы. Она базируется на качественных и количественных характеристиках фотографий, изображенных на них объектов и мест съемок. Кроме описанных выше функций, система позволяет исследователю выполнять качественный сравнительный анализ изменения состояния растительности. Переход к формированию набора предъявляемых пользователю фотографий может осуществляться по формулировке задачи или цели, для которых нужны фотографии. В настоящий момент разра-

батывается понятийный аппарат, для которого сформирован набор наиболее значимых терминов, соответствующих специфике данной предметной области. В дальнейшем возможна частичная автоматизация пополнения базы данных описательной информацией, касающейся анализа поступающих снимков.

ВЛИЯНИЕ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ПОЛОГА ЛЕСА И АТМОСФЕРНЫХ ОСАДКОВ НА АККУМУЛЯЦИЮ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В ТАЛЛОМАХ ЭПИФИТНОГО ЛИШАЙНИКА *HYPOGYMNIA PHYSODES*

И.П. Шарунова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Эпифитные лишайники широко используются как аккумулятивные биоиндикаторы и объекты биомониторинга загрязнения атмосферы тяжелыми металлами (обзоры: Инсарова, 1983; Garty, 1993; Бязров, 2002). Такой подход к применению лишайников предполагает наличие сведений о содержании тяжелых металлов в талломах лишайников, а также о динамике концентраций элементов внутри слоевищ под влиянием факторов внешней среды.

Поэтому цель нашей работы — изучение временной динамики накопления и особенностей локализации тяжелых металлов в слоевищах модельного вида лишайника *Hypogymnia physodes*. Мы планируем изучить динамику основных форм локализации тяжелых металлов внутри талломов *H. physodes* в условиях сезонных изменений полога леса и характера выпадения атмосферных осадков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы проведены в районе действия выбросов Среднеуральского медеплавильного завода, расположенного около г. Ревда Свердловской области.

В мае 2004 г. была проведена трансплантация взрослых талломов *H. physodes* из фоновой зоны, расположенной в 30 км от завода, в зону умеренного загрязнения (7 км от завода). Талломы трансплантировали на стволы *Abies sibirica*, где произрастали аборигенные талломы. Сбор образцов трансплантированных лишайников для химического анализа производился ежемесячно в течение вегетационного сезона, а сбор аборигенных лишайников — раз в два месяца. Последний сбор аборигенных и трансплантированных талломов был произведен в мае 2005 г. (через год после трансплантации). Из каждого таллома, согласно методике последовательной экстракции (Branquinho et al., 1999), выделяли три фракции тяжелых металлов: экстрацеллюлярную, интрацеллюлярную и остаточную фракции. Экстрацеллюлярную

фракцию составляют катионы металлов, связанные с обменными центрами на клеточных стенках симбионтов лишайника, интрацеллюлярную — металлы внутри клеток симбионтов. Остаточная фракция, то есть фракция, сохранившаяся в талломе после экстрагирования двух предыдущих фракций, состоит преимущественно из нерастворимых в воде частиц металлов. Вероятно, это частицы металлов, погруженные в эпикортекс на поверхности таллома и/или локализованные в межклеточном пространстве, а также нерастворимые соединения металлов, образованные с продуктами клеточного метаболизма. Определение концентраций Cu, Pb, Fe, Zn и Cd в экстрагированных фракциях производили на атомно-абсорбционном спектрофотометре (AAS Vario 6 фирмы "Analytik Jena AG", Германия). В своей работе мы использовали комбинацию методов активного мониторинга (трансплантация талломов) и пассивного мониторинга (исследование аборигенных талломов). В известной нам литературе только однажды упоминается сравнение концентраций ртути в аборигенных и трансплантированных лишайниках (Steinnes, Krog, 1977).

*Таблица. Результаты трехфакторного дисперсионного анализа
(1 фактор — месяц экспозиции, 2 фактор — происхождение таллома,
3 фактор — фракция металла)*

факторы	df	Значение F -критерия				
		Cu	Pb	Cd	Fe	Zn
1	3	7,22***	10,51***	7,51***	9,67***	51,98***
2	1	336,34***	4,56*	6,34*	61,15***	59,55***
3	2	1824,74***	379,76***	198,51***	1557,62***	87,69***
1, 2	3	7,67***	6,89***	4,87**	3,34*	3,94**
1, 3	6	49,46***	2,53*	3,79**	15,63***	59,23***
2, 3	2	0,19	45,96***	0,64	3,81*	15,86***
1, 2, 3	6	5,11***	1,14	1,94	1,53	7,63***

Примечание: * — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Статистический анализ полученного материала был проведен с помощью трехфакторного дисперсионного анализа (таблица). Мы оценивали влияние на аккумуляцию металлов в талломе таких факторов, как продолжительность экспозиции, происхождение таллома (трансплантированные или аборигенные талломы). В качестве третьего фактора была выбрана фракция металла, отражающая особенности локализации металла в талломе. Перед включением в схему анализа было произведено логарифмирование переменных для стаби-

лизации дисперсии и нормализации распределения. Согласно результатам дисперсионного анализа, влияние всех исследуемых факторов на аккумуляцию металлов статистически значимо.

Средние значения концентраций металлов в трансплантированных и в аборигенных талломах представлены на рисунке. Обнаружено, что Pb и Cd локализованы в талломах преимущественно экстрацеллюлярно, Zn — интрацеллюлярно, а Cu и Fe — в остаточной фракции. Полученные результаты согласуются с литературными данными (Инсарова, 1983; Бязров, 2002).

Сравнительный анализ содержания тяжелых металлов в аборигенных и трансплантированных талломах показал, что изменения концентраций металлов внутри талломов проявляют аналогичные закономерности. Наиболее стабильна во времени интрацеллюлярная фракция металлов, тогда как содержание металлов в остаточной и в экстрацеллюлярной фракциях подвержены ярко выраженным сезонным изменениям. В остаточной фракции содержание всех исследованных металлов, за исключением кадмия, снижается в конце летнего периода (на рисунке август обозначен цифрой 3), остается относительно стабильным осенью и вновь резко падает после зимнего периода (на рисунке — май 2005 г., через 12 месяцев после трансплантации талломов).

Таким образом, можно предположить, что в летний период поступление частиц на поверхность и внутрь лишайников лимитировано (за счет экранирования кроной листовых деревьев и травяно-кустарничковым ярусом) и происходит удаление частиц с поверхности таллома путем смыва дождевой водой, разрушения и/или растворения. В осенний период процессы поступления и удаления частиц с поверхности уравновешены, а в зимний период лишайники покрыты снежным покровом, то есть поступление и удаление частиц возможно только весной с талыми водами; при этом, очевидно, процесс удаления частиц идет более интенсивно. Содержание экстрацеллюлярно связанных ионов имеет четкую тенденцию к повышению после зимнего периода, что свидетельствует о повышенном весенне-зимнем поступлении токсикантов с талой водой. Стабильность интрацеллюлярной фракции у аборигенных талломов сохраняется благодаря барьерной функции плазматической мембраны, которая препятствует протеканию процессов поступления и вымывания металлов для содержимого клетки.

Процессы, протекающие в трансплантированных талломах, несколько сложнее. Аборигенные талломы находятся в относительно стабильном состоянии, и на содержание металлов в них накладывает отпечаток только сезонная динамика выпадения/вымывания токсикантов. В трансплантатах же происходит наложение сезонной динамики на процесс накопления металлов. Наблюдается увеличение внутриклеточного содержания Pb, Cu и Cd по мере увеличения периода экспозиции (метод Шеффе, $p < 0,001$). К концу срока экспозиции содер-

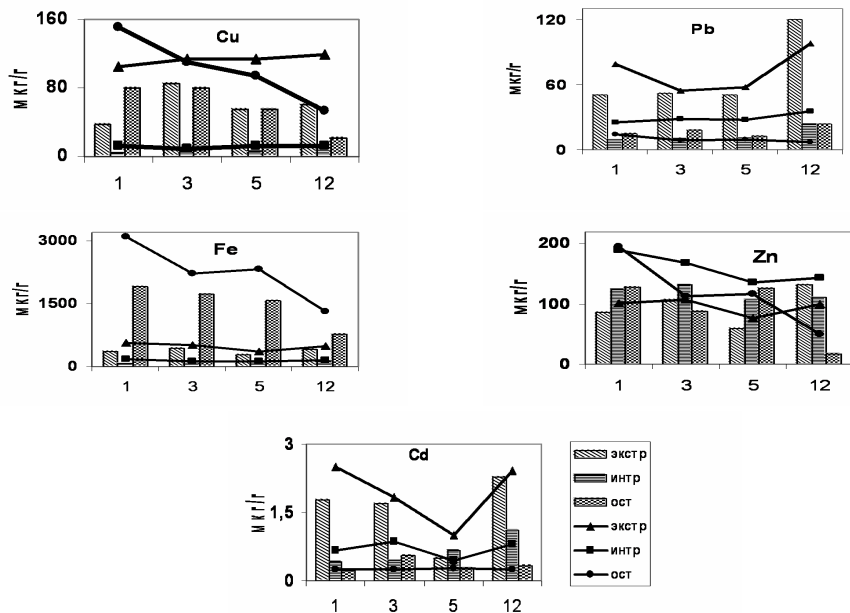


Рисунок. Динамика концентраций тяжелых металлов в трансплантированных и аборигенных талломах: 1, 3, 5, 12 — продолжительность экспозиции (месяцы). Столбиками показаны концентрации металлов в трансплантированных талломах, линиями — в аборигенных талломах.

жание практически всех металлов (за исключением Cu) на клеточных стенках в трансплантированных талломах приближается к уровням аборигенных талломов или превышает их, что свидетельствует о достижении высокого уровня насыщения обменных центров на клеточных стенках симбионтов.

Отсутствие значимых различий между экстрацеллюлярным содержанием металлов в аборигенных и в трансплантированных талломах показывает метод Шеффе. Кроме того, зарегистрирован рост концентраций железа и меди внутри клеток у трансплантированных талломов, которые достигают значений концентраций, установленных для интрацеллюлярной фракции у аборигенных талломов. Данный факт подтверждается отсутствием достоверных различий для внутриклеточного содержания железа и меди в трансплантированных и в аборигенных талломах (метод Шеффе). Концентрация кадмия в клетках трансплантатов превышает «аборигенный уровень» в 1,5 раза, однако полученное различие статистически незначимо.

Выражаю благодарность научному руководителю к.б.н. Михайловой И.Н. за ценные советы при подготовке статьи и ведущему инженеру Ахуновой Э.Х. за измерение концентраций тяжелых металлов в пробах. Работа проведена при финансовой поддержке РФФИ (проект 05-04-49086).

ЛИТЕРАТУРА

- Бязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М.: Научный мир, 2002. 336 с.
- Инсарова И.Д. Влияние тяжелых металлов на лишайники // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеиздат, 1983. Т. 6. С. 101–113.
- Branquino C., Catarino F., Brown D.H., Pereira M.J., Soares A. Improving the use of lichens as biomonitors of atmospheric metal pollution // Sci. Tot. Environ. 1999. Vol. 232. № 1–2. P. 67–77.
- Garty J. Lichens as biomonitors for heavy metal pollution // Plants as biomonitors // Indicators heavy metals in the terrestrial environment. B.Markert — ed. Weinheim etc.: VCH, 1993. P. 193–263.
- Steinnes, E., Krog H. Mercury, arsenic and Selenium fallout from an industrial complex studied by means of lichen transplants // Oikos. 1977. Vol. 23. P. 160–164.

МЕЖМИКРОПОПУЛЯЦИОННЫЕ РАЗЛИЧИЯ В ЗАУРАЛЬСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА В ПЕРИОД ПОДЪЕМА ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ И ВСПЫШКИ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

Н.В. Шаталин

Ботанический сад УрО РАН г. Екатеринбург

Задачи работы: 1) изучить морфофизиологические характеристики гусениц различных микропопуляций непарного шелкопряда в зависимости от лесорастительных и гидротермических условий в период начала реализации вспышки; 2) изучить избирательность питания гусениц на разных деревьях в зависимости от радиального прироста этих деревьев.

С 2001 по 2005 гг. проводилось изучение морфофизиологических показателей (величина диапаузы, скорость развития, окраска гиподермы гусениц, смертность, масса куколок и др.) гусениц из разных микропопуляций Зауральской популяции непарного шелкопряда (Каменск-Уральский район Свердловской области). Яйцекладки собирались осенью в древостоях и выращивались на искусственной питательной среде. Параллельно проводился учет плотности микропопуляций в естественных условиях. Осенью 2005 г. были отобра-

ны керны с дефолиированных (50 и более % дефолиации) и не дефолиированных деревьев (менее 25% дефолиации) для анализа динамики радиального прироста, по которому можно судить о степени ослабления деревьев.

В 2004 г. в районе исследования отмечено увеличение плотности популяции до двух яйцекладок на дерево в отдельных биотопах. В 2005 г. произошло резкое повышение плотности кладок до 15–30 на дерево на площади около 3000 га, а часть деревьев была дефолиирована более чем на 50%.

Имеющиеся данные позволяют сделать следующие выводы. Популяция непарного шелкопряда активно отреагировала изменением плотности на кратковременное изменение гидротермических условий в период питания гусениц на стабильном фоне. Текущая вспышка реализовалась после засушливого 2004 г. при стабильно влажных 2001–2003 и 2005 гг. При этом, в разных лесорастительных условиях микропопуляции демонстрируют разную динамику плотности.

Наиболее высокая плотность в настоящий момент зафиксирована в микропопуляции, имеющей наиболее узкую норму реакции по прослеженным морфофизиологическим показателям.

На участках повышенного и пониженного рельефа предпочтительней для питания гусениц оказалась листва деревьев, имевших низкий радиальный прирост. В то же время, в условиях повышенного увлажнения почвы более предпочтительной для гусениц оказалась листва деревьев, увеличивших в год дефолиации радиальный прирост (у не дефолиированных деревьев прирост почти не изменился). В более сухих условиях предпочтительней оказалась листва деревьев, прирост которых почти не изменился. В целом, полученные к настоящему моменту данные, не позволяют объяснить текущую вспышку численности непарного шелкопряда ослаблением древостоев после засухи.

НАКОПЛЕНИЕ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ ЗЕМЛЯНИКОЙ ЗЕЛЕННОЙ (*FRAGARIA VIRIDIS* DUTCH.)

Е.А. Шемякина

Пермский госуниверситет

Цель работы — сравнить накопление тяжелых металлов земляникой зеленой (клубникой), произрастающей на солонцовой и черноземной почвах.

Установлено, что клубника, произрастающая на солонце, накапливает больше Co, Mn, Cu и Pb по сравнению с клубникой, произрастающей на черноземе. Возможно, что большее накопление клубникой на солонцовой почве тяжелых металлов связано с более высоким содержанием этих элементов в

солонцевой почве по сравнению с черноземом. Установлено, что солонец аккумулирует больше Cu (на 7%), Pb (на 28%), Co (на 23%) и Mn (на 30%) по сравнению с черноземом. Важнейшая причина этого — рельеф. Черноземы образуются на возвышенных участках — гривах, а солонцы — в пониженных элементах рельефа. Весенняя и ливневая влага фильтруются через несолонцовые почвы и подтекает под солонцы.

В обеих экосистемах клубника проявляет тенденцию к накоплению тяжелых металлов в корнях по сравнению с надземными органами: получены статистически значимые разницы для Cr, Cu и Zn в обеих экосистемах, а также для Ni, Co и Mo на черноземе и Pb на солонце.

Рассчитанные коэффициенты биологического поглощения (отношение содержания металла в растении к его содержанию в почве) показали, что клубника на солонцевой почве более активно поглощает тяжелые металлы, чем клубника на черноземе.

К ВОПРОСУ О ВЛИЯНИИ ПОЖАРОВ НА СТРУКТУРУ НАСЕЛЕНИЯ ГЕРПЕТОБИОНТНЫХ ПАУКОВ (ARACHNIDA, ARANEI)

А.С. Ширпужева

Пермский госуниверситет

В мае 2004 г. в Троицком заказнике Челябинской области сгорела большая часть березовых колков. Наши исследования герпетобиионтных пауков были проведены в июле 2003–2005 гг. в биотопах, формирующих ксеро- и гидросерию. Цель данного исследования — выявление постпирогенной трансформации населения пауков и дальнейшего направления сукцессионных процессов.

Основные показатели, характеризующие население пауков отдельных биотопов, отличается в разные года (таблица).

При ординационном анализе биотопы ксеросерии обособляются по годам (рисунок). В гидросерии население начальных стадий 2005 г. сходно с населением сукцессионного ряда 2003 г., что, вероятно, связано с меньшим ущербом нанесенным пожаром увлажненным биотопам.

На основании полученных данных можно сделать следующие выводы: 1) попадаемость пауков увеличивается в год пожара; 2) послепожарная сукцессия населения пауков специфична для каждой серии; 3) послепожарное население пауков ксеросерии отличается от допожарного; 4) влияние пожара на население пауков инициальных стадий гидросерии незначительно.

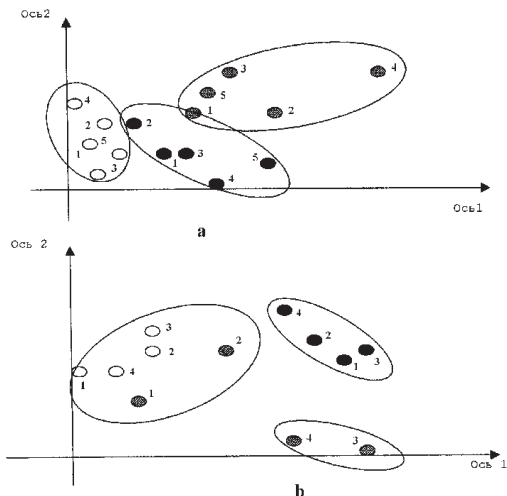


Рисунок. Биплот анализа главных координат населения пауков сукцессионных рядов Троцкого заказника в ксеросерии (а) и гидросерии (б) в 2003 г. (белые кружки), в 2004 г. (черные) и в 2005 г. (серые) (номера биотопов см. в таблице).

Таблица. Характеристики населения пауков в Троцком заказнике в 2003–2005 гг.

Год	Серия, биотоп (номер биотопа в серии)								
	ксеросерия					гидросерия			
	осоина в степи (1)	осинник-березняк (2)	березняк припевающий (3)	березняк парковый (4)	дубрава (5)	березняк-жердняк (1)	березняк средневозрастной (2)	березняк припевающий (3)	березняк парковый (4)
Число видов									
2003	5	13	12	13	6	10	4	7	8
2004	7	14	16	23	7	22	21	18	19
2005	8	8	10	8	9	11	5	5	10
Попаемость (экз./100 лов.сут.)									
2003	21,5	99,1	36,1	21,7	32,7	41,2	22,4	40,0	23,3
2004	14,0	201,0	290,0	372,0	58,0	234,0	279,0	77,0	207,0
2005	19,7	16,7	32,2	17,8	43,3	71,4	30,0	16,7	65,1
Разнообразие (H')									
2003	1,4	2,1	2,1	2,2	1,3	2,0	1,2	1,7	1,7
2004	1,8	1,9	1,7	1,6	1,6	2,3	2,2	2,1	2,0
2005	1,8	1,9	2,0	1,7	1,8	1,8	0,8	1,1	1,8

ДИНАМИКА СООТНОШЕНИЯ ПОЛОВ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ *PIERIS RAPAE* LINNAEUS, 1758 И *P. NAPI* LINNAEUS, 1758 (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) В СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

А.О. Шкурихин*, Е.Ю. Захарова**

* Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

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

В популяциях многих видов животных самцы начинают появляться раньше, чем самки (Wiklund, Solbreck, 1982; Morbey, Ydenberg, 2001; и др.). Данное явление, называемое протандрией, встречается у видов с ограниченным по времени сезоном размножения, причем проявляется стабильно от сезона к сезону. Это позволяет предположить, что протандрия адаптивна, является репродуктивной стратегией вида, а, значит, — генетически обусловленной и не случайной. У бабочек протандрия связана с половым диморфизмом, репродуктивной стратегией вида, типом жизненного цикла и многими другими биологическими особенностями (Wiklund et al., 1991; Wiklund, Forsberg, 1991; Zonneveld, 1996; Захарова, 2006; и др.).

В настоящей работе мы анализировали динамику соотношения полов и изменчивость размеров в популяциях двух видов белянок на протяжении периода лета имаго. Материал был собран на территории биологической станции Уральского госуниверситета (Свердл. обл., Сысертский р-н., окр. д. Фомино) в 2005 г. Отлов *Pieris rapae* продолжался с 1 июля по 19 сентября, объем выборки самцов составил 284 экз., самок — 116 экз. Одна самка была поймана нами 1 июля, затем мы не встретили ни одной репницы в течение двух с половиной недель — до 17 июля. Объем выборок *P. napi* составил 181 самца и 77 самок, которых отлавливали с 4 июля по 18 сентября. Длину переднего крыла измеряли от основания жилки *Sc* до вершины крыла, а длину заднего крыла — от основания жилки *Rc* до вершины жилки *Cu₁* на бинокулярном микроскопе МБС-10 с использованием окулярного микрометра при увеличении 8х0,6. Все промеры были сделаны на левой стороне особи.

Белянки *P. rapae* и *P. napi* в зависимости от целого комплекса природных условий могут иметь от одной до четырех генераций за сезон. На Южном и Среднем Урале обычен лет трех поколений и продолжается он с апреля по сентябрь (Ольшванг и др., 2004). Анализ половой структуры популяций данных видов показал численное преобладание самцов над самками в 2 раза у *P. rapae*, и в 2,5 раза у *P. napi*. В литературе (Wiklund, Forsberg, 1991) указы-

валось наличие протандрии в популяциях *P. rapae*. Наши данные не согласуются с литературными, поскольку во второй половине июля вылет имаго самцов и самок происходит одновременно. Объяснение такому несоответствию мы предлагаем следующее. Во-первых, протандрия характерна для бивольтинных видов с неперекрывающимися поколениями. Если окончание лета предыдущего поколения совпадает по времени с началом лета следующего, то протандрию обнаружить не удастся, поскольку самки предыдущего поколения летают одновременно с уже вылетевшими самцами следующего. Во-вторых, поскольку из-за погодных условий начала лета 2005 г. наблюдалось снижение активности особей, то начало отлова бабочек 17 июля представляет собой не начало следующего поколения, а продолжение лета второго поколения.

Имаго *P. rapae* и *P. napi* имеют тенденцию к уменьшению размеров в течение периода лета. В начале охваченного периода времени вылетали относительно более крупные особи, чем в середине и в конце. Это наблюдение справедливо как по отношению к самцам, так и к самкам.

Вероятно, общее уменьшение размеров особей связано с характером жизненного цикла. У особей третьего поколения ограничено время развития, так как они не только сами должны успеть вырасти, пройти метаморфоз, спариться и отложить яйца, но и новое поколение должно успеть окуклиться к зиме. Гусеницы третьего поколения не успевают набрать такую же массу, как гусеницы второго поколения, а, следовательно, имаго тоже различаются в размерах. Наблюдаемое нами уменьшение размеров к концу лета происходит из-за вылета имаго третьего поколения.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 04–04–96100).

ЛИТЕРАТУРА

- Захарова Е.Ю. Половая структура и протандрия в популяциях некоторых моно- и бивольтинных видов бархатниц (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) на Южном и Среднем Урале // Материалы межд. конф. «Биоразнообразие степных сообществ». Костанай, 2006. С. 74–78.
- Ольшванг В.Н., Нуппонен К.Т., Лагунов А.В., Горбунов П.Ю. Чешуекрылые Ильменского заповедника. Екатеринбург: ИГЗ УрО РАН, 2004. 288 с.
- Morbey Y., Ydenberg R. Protandrous arrival timing to breeding areas: a review // Ecology Letters. 2001. Vol. 4. P. 663–673.
- Wiklund C., Forsberg J. Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: a comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae // Oikos. 1991. Vol. 60. P. 373–381.
- Wiklund C., Nylin S., Forsberg J. Sex-related variation in growth rate as a result of selection for large size and protandry in a bivoltine butterfly, *Pieris napi* // Oikos. 1991. Vol. 60. P. 241–250.

- Wiklund C., Solbreck C. Adaptive versus incidental explanations for the occurrence of protandry in a butterfly, *Leptidea sinapis* L. // Evolution. 1982. Vol. 36. № 1. P. 56–62.
- Zonneveld C. Being big or emerging early? Polyandry and the trade-off between size and emergence in male butterflies // The American Naturalist. 1996. Vol. 147. № 6. P. 946–965.

ЧАСТОТА ХРОМОСОМНЫХ НАРУШЕНИЙ И АСИММЕТРИЯ ФОРМЫ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ У РАЗНЫХ ЦВЕТОВЫХ МОРФ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ *ELLOBIUS TALPINUS* PALLAS, 1770

Л.Э. Ялковская

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus* Pallas, 1770) выделяется среди других грызунов Уральского региона полностью подземным образом жизни, пространственно-демографической организацией поселений, эколого-физиологическими особенностями. Кроме того, этот вид является одним из представителей сравнительно небольшого числа мелких млекопитающих нашей фауны, у которых наблюдается полиморфизм по окраске шерсти. На протяжении ареала у обыкновенной слепушонки встречаются три типа окраски: черная, переходная (чередующиеся черные и бурые участки, широко варьирующие по размеру и локализации) и бурая. Их частоты обнаруживают четкий географический тренд на юге Западной Сибири, в Зауралье и на Южном Урале (Большаков и др., 1982). По мере продвижения от юго-востока к северо-западу увеличивается число меланистов, и в северной части ареала встречаются только черные особи. Поскольку у ведущей подземный образ жизни обыкновенной слепушонки окраска не выполняет защитной функции, то изменчивость цветовых вариаций, по-видимому, связана с плейотропным эффектом генов окраски и имеет адаптивное значение (Евдокимов, 2001). В ряде работ показано, что *E. talpinus* разных цветовых морф отличаются по интерьерным показателям, энергетике тканевого окислительного обмена, кортикостероидной функции и стресс-реактивности (Большаков и др., 1982; Большаков и др., 1989; Мошкин и др., 1991). В связи с этим представляет интерес сравнение животных разных цветовых вариаций по другим параметрам, характеризующим устойчивость популяций к воздействию различного рода стрессов.

Цель работы — сопоставить частоту хромосомных нарушений с асимметрией формы нижней челюсти у разных цветовых морф обыкновенной слепушонки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отлов обыкновенных слепушонок проводился с 1998 по 2000 гг. в Куртамышском районе Курганской области в окрестностях д. Ключики (55°01' с.ш., 63°43' в.д.). Это место удалено от крупных городов и промышленных предприятий. Результаты анализов костной, мышечной ткани и печени животных на содержание радионуклидов и тяжелых металлов свидетельствуют о глобальном уровне загрязнения данной территории.

Препараты метафазных хромосом были приготовлены из костного мозга и окрашены стандартным способом (Макгрегор, Варли, 1986). Для каждого животного было проанализировано не менее 50 клеток, в которых учитывали структурные aberrации, анеуплоидные и полиплоидные клетки, пробелы.

Билатеральная асимметрия нижней челюсти изучалась с использованием метода геометрической морфометрии на оцифрованных изображениях, полученных с помощью цифровой камеры Nikon Coolpix 990 через окуляр микроскопа «Carl Zeiss» Stemi 2000-C при постоянном увеличении ($\times 6,5$). На основании 9 меток — ландрмарк (рисунков), нанесенных на правую и левую мандибулярную кости, конструировалась эталонная конфигурация и для каждого животного вычислялись тангенциальные дистанции правой и левой ветвей нижней челюсти до общего эталона. Эта процедура повторялась трижды, полученные значения тангенциальных дистанций усреднялись для каждой стороны и вычислялась разность между сторонами, которая и служила показателем асимметричности нижней челюсти. Расстановку ландрмарк и вычисление тангенциальных расстояний проводили с использованием программ TPS (Rohlf, 2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В изучаемых выборках встречались обыкновенные слепушонки трех цветовых морф. Однозначно идентифицируются животные черной окраски, а выделение бурых и переходных в определенной степени субъективно. Поэтому сравнения морф проводили в двух вариантах: I — три типа окраски по отдельности; II — черные и нечерные (бурая и переходная морфы вместе). Разделение животных на меланистов и немеланистов оправдано еще и с точки зрения наследования цветовых вариаций. Черная окраска — моногенный рецессивный признак (Чепраков и др., 2005), а бурая и переходная окраски, судя по всему, зависят от нескольких генов.

Результаты цитогенетического анализа обыкновенных слепушонок разных цветовых морф, классифицированных по окраске двумя способами, представлены в табл. 1. Проведенный трехфакторный лог-линейный анализ с факторами «год отлова», «окраска» и «хромосомные нарушения» не выявил достоверных отличий по цитогенетическим показателям между годами отлова и цветовыми морфами ни в одном из двух вариантов анализа (табл. 1).

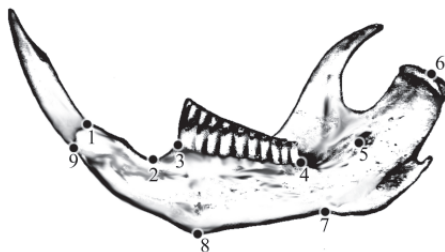


Рисунок. Схема расположения меток: 1 — верхний край альвеолы резца; 2 — наиболее низкая точка диастемы; 3 — передний край альвеолы M_p ; 4 — задний край альвеолы M_p ; 5 — нижний край нижнечелюстного отверстия; 6 — верхняя точка сочленовного отростка; 7 — наиболее высокая точка нижней вырезки; 8 — наиболее низкая точка углового отростка; 9 — нижний край альвеолы резца.

Таблица 1. Частота хромосомных нарушений у разных цветовых морф обыкновенной слепушонки

Год отлова	Окраска	Число животных (клеток)	Средняя частота клеток, (%)		
			с хромосомными аберрациями	анеу- и полиплоидных	с пробелами
I вариант					
1998	Черная	3 (300)	1,67	0,33	3,00
	Бурая	3 (300)	1,67	1,67	1,67
	Переходная	9 (900)	1,33	0,78	2,67
1999	Черная	11 (1100)	1,36	0,27	2,73
	Бурая	11 (1100)	1,27	0,55	3,09
	Переходная	9 (900)	1,67	0,22	2,11
2000	Черная	28 (1440)	2,43	0,63	3,54
	Бурая	6 (300)	1,00	0,33	4,00
	Переходная	5 (250)	0,40	0,00	1,20
G-критерий; <i>p</i>	Год отлова (<i>df</i> =6)	7,44; 0,282	11,21; 0,082	6,79; 0,341	
	Окраска (<i>df</i> =6)	8,822; 0,184	7,97; 0,240	8,47; 0,206	
II вариант					
1998	Черная	3 (300)	1,67	0,33	3,00
	Бурая+ переходная	12 (1200)	1,42	1,00	2,42
1999	Черная	11 (1100)	1,36	0,27	2,73
	Бурая+ Переходная	20 (2000)	1,45	0,40	2,65
2000	Черная	28 (1440)	2,43	0,63	3,54
	Бурая+ переходная	11 (550)	0,73	0,18	2,73
G-критерий; <i>p</i>	Год отлова (<i>df</i> =4)	6,05; 0,195	8,24; 0,083	1,61; 0,808	
	Окраска (<i>df</i> =3)	7,40; 0,060	3,79; 0,285	1,19; 0,756	

Таблица 2. Тангенциальный показатель билатеральной асимметрии нижней челюсти у обыкновенных слепушенок с учетом года отлова (A^*) и окраски меха (B^*)

Год отлова	Окраска меха	Тангенциальный показатель асимметрии ($\times 10^{-3}$)
I вариант **		
1998	Черная ($N=4$)	21,7
	Бурая ($N=3$)	4,3
	Переходная ($N=8$)	9,7
1999	Черная ($N=10$)	8,0
	Бурая ($N=10$)	6,7
	Переходная ($N=6$)	4,2
$F_A; p (df=1/35)$		4,433; 0,043
$F_B; p (df=2/35)$		4,694; 0,016
$F_{AB}; p (df=2/35)$		2,754; 0,077
II вариант **		
1998	Черная ($N=4$)	21,7
	Бурая+переходная ($N=11$)	8,3
1999	Черная ($N=10$)	8,0
	Бурая+переходная ($N=16$)	5,7
$F_A; p (df=1/37)$		8,836; 0,005
$F_B; p (df=1/37)$		8,332; 0,006
$F_{AB}; p (df=1/37)$		4,190; 0,048

Примечание: * A, B – обозначения факторов в схеме дисперсионного анализа;

** – варианты классификации по цветовым морфам.

Применение методов геометрической морфометрии позволило сопоставить форму право- и левосторонних краνιαльных структур в тангенциальном пространстве и оценить степень их асимметрии на основе тангенциальных расстояний до общего эталона. При выполнении ряда условий (Palmer, 1994) разность между этими расстояниями можно рассматривать как характеристику флуктуирующей асимметрии, которая в свою очередь является показателем онтогенетической нестабильности. Оценки тангенциального показателя асимметрии, полученные для разных цветовых морф обыкновенной слепушонки, были сопоставлены в ходе двухфакторного дисперсионного анализа с факторами «год отлова» и «окраска» (табл. 2). Несмотря на межгодовые отличия как в 1998, так и в 1999 гг., нижняя челюсть была достоверно более асимметрична у меланистов, по сравнению с животными другой окраски. Значимость взаимодействия «год отлова — окраска меха» связана с тем, что показатель асимметрии у черных особей по сравнению с остальными (бурыми и переходными) в разные годы был повышен в различной степени.

ВЫВОДЫ

1. У обыкновенной слепушонки не обнаружено значимых отличий по частоте хромосомных нарушений у животных разной окраски.

2. У черных особей обнаружена большая асимметрия формы нижней челюсти, что может свидетельствовать о повышенной нестабильности развития меланистов и связи онтогенетического гомеостаза с меланиновым метаболизмом.

Автор благодарит за помощь в сборе и обработке материала Н.Г. Евдокимова, Н.В. Синева, А.В. Бородина, С.В. Зыкова. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 05-04-48373 и программы развития ведущих научных школ РФ, проект 2006-РИ-112.0/001/337.

ЛИТЕРАТУРА

- Большаков В.Н., Мазина Н.К., Евдокимов Н.Г. Особенности интерьерных показателей и энергетики тканевого окислительного обмена у черной и бурой морф слепушонки обыкновенной // ДАН СССР. 1982. Т. 263. № 1. С. 244–246.
- Большаков В.Н., Евдокимов Н.Г., Мошкин М.П., Позмогова В.П. Окрасочный полиморфизм и его связь со стресс-реактивностью у обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pallas) // ДАН СССР. 1989. Т. 308. № 2. С. 500–502.
- Евдокимов Н.Г. Популяционная экология обыкновенной слепушонки. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2001. 144 с.
- Макгрегор Г., Варли Дж. Методы работы с хромосомами животных. М.: Мир, 1986. 268 с.
- Мошкин М.П. и др. Изменчивость кортикостероидной функции в популяциях обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*) // Успехи современной биологии. 1991. Т. 111. № 1. С. 95–100.
- Чепраков М.И., Евдокимов Н.Г., Глотов Н.В. Наследование окраски меха у обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pallas) // Генетика. 2005. Т. 41. № 11. С. 1552–1558.
- Palmer A.R. Fluctuating asymmetry analyses: a primer // Developmental instability: its origins and evolutionary implications. Kluwer Academic Publishers. 1994. P. 335–364.
- Rohlf F. J. TPS. Version 1.39. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, NY, 2003. P. 11794–5245. (program)

СОДЕРЖАНИЕ

ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА ЩАВЕЛЯ КОНСКОГО ИЗ ПОЙМЕННЫХ ЭКОСИСТЕМ РЕК ТЕЧИ И ИСЕТИ Е.В. Антонова, Н.А. Ничипурук	3
ЛИНЕЙНО-ВЕСОВЫЕ ПАРАМЕТРЫ МОЛОДИ ОКУНЯ В ГОРОДСКИХ ВОДОЕМАХ М.А. Бакланов, М.Е. Тимошенко	4
ХАРАКТЕРИСТИКА ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ПЕСКАРЯ МОТОВИЛИХИНСКОГО ПРУДА Э.П. Бакланова, М.А. Бакланов	6
МОРФОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РЕЧНОГО ОКУНЯ (<i>PERCA FLUVIATILIS</i> LINNAEUS, 1758) НА УРАЛЕ В.Ю. Баранов	7
СРАВНЕНИЕ КАЧЕСТВЕННЫХ КРАНИАЛЬНЫХ И ОДОНТОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК НЕКОТОРЫХ ВИДОВ П/СЕМ. MURINAE ILLIGER, 1811 УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА А.А. Белая	16
ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ <i>PYROLA ROTUNDIFOLIA</i> L. НА ТЕХНОГЕННЫХ ОБЪЕКТАХ Е.Н. Бояринцева, М.А. Глазырина	20
АНАЛИЗ ТОЛЕРАНТНОСТИ СОРЕДИЙ <i>HYPOGYMNA PHYSODES</i> (L.) NYL. К МЕДИ (II) М.С. Булдаков	21
ЗООПЛАНКТОН ЛИТОРАЛИ ТЕЛЕЦКОГО ОЗЕРА О.С. Бурмистрова	26
О ГЕНОТИПИЧЕСКОМ И ФЕНОТИПИЧЕСКОМ ПОЛИМОРФИЗМЕ МАЛИНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ А.Г. Быструшкин	27
МИКОБИОТА КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ЗАПОВЕДНИКА «НУРГУШ» А.В. Веселовская	29
ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ ПОЧВЕННОЙ БИОТЫ В ПОЙМЕННЫХ ЛАНДШАФТАХ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ Ю.А. Виноградова, А.А. Колесникова, А.А. Таскаева, Е.М. Лаптева	30
СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ, ФОРМИРУЮЩИХСЯ НА ТЕХНОГЕННЫХ ОБЪЕКТАХ СРЕДНЕГО УРАЛА И.В. Войтенко, С.Д. Решетников	34

КРУПНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ИЗ ПЕЩЕРЫ ПОБЕДЫ (ЮЖНЫЙ УРАЛ) А.А. Воробьев, Н.А. Пластеева	35
ЗАЯЦ-БЕЛЯК (<i>LEPUS TIMIDUS</i> L.) УРАЛО-ПОВОЛЖЬЯ В ГОЛОЦЕНЕ В.В. Гасилин	37
КАЧЕСТВО ВОДЫ ИСТОЧНИКОВ ХОЗЯЙСТВЕННО-ПИТЬЕВОГО НАЗНАЧЕНИЯ СЕЛА ЛЮБОМИРОВКА ТАВРИЧЕСКОГО РАЙОНА ОМСКОЙ ОБЛАСТИ Л.В. Герман	39
СТРЕСС-ТОЛЕРАНТНОСТЬ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ТРАНСГЕННЫХ РАСТЕНИЙ ТАБАКА С АГРОБАКТЕРИАЛЬНЫМИ ГЕНАМИ ИРТ И ИААМ Ю.С. Голубчикова, В.А. Мудрик, В.В. Алексеева	40
РЕАКЦИЯ АНАТОМИЧЕСКИХ СТРУКТУР РАСТЕНИЙ НА ХИМИЧЕСКОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ СРЕДЫ М.А. Горшкова, Т.В. Жуйкова, О.А. Северюхина	41
ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК И ПАРАМЕТРОВ КРАСНОЙ КРОВИ ПТЕНЦОВ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ (<i>FICEDULA HYPOLEUCA</i> PALL.) В УРБАНИЗИРОВАННОЙ СРЕДЕ ОБИТАНИЯ П.А. Граждан, А.В. Рыбкин	44
РОЛЬ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В СТАНОВЛЕНИИ И РЕАЛИЗАЦИИ НОРМЫ РЕАКЦИИ К.А. Давиденко, И.Н. Гончар, Н.М. Вашляев, Н.М. Марвин	45
ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДАННЫХ ДИСТАНЦИОННОГО ЗОНДИРОВАНИЯ В ИССЛЕДОВАНИЯХ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ С.И. Дровнина	50
ПЕЧЕНОЧНИКИ ОКРЕСТНОСТЕЙ ОЗЕРА СИНДОРСКОЕ (РЕСПУБЛИКА КОМИ) М.В. Дулин	52
ФИТОГЕННОЕ ПОЛЕ ДЕРЕВА В УСЛОВИЯХ ХИМИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ О.В. Дуля	53
ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА УРАЛЬСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ КОМПЛЕКСА <i>SAXIFRAGA CERNUA</i> L. — <i>S. SIBIRICA</i> L. О.С. Дымшакова, О.Е. Сушенцов	63
К ИЗУЧЕНИЮ БИОМАССЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОГОЗОВ НА ТЕРРИТОРИИ ВЯТСКО-КАМСКОГО КРАЯ Г.Р. Дюкина	63
ФЕНОЛОГИЯ ВЕСЕННЕЙ МИГРАЦИИ И КОНЦЕНТРАЦИИ ПТИЦ В ОКРЕСТНОСТЯХ ГОРОДА ИЖЕВСКА (ПОЙМА РЕКИ ПОЗИМЬ) О.В. Ежова, Г.Р. Лутфуллина	65

ПТИЦЫ ТРАНСФОРМИРОВАННЫХ ЛАНДШАФТОВ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ	
А.А. Емцев	66
КОЛОНИЗИРУЮЩИЙ ЭФФЕКТ БАКТЕРИЙ РОДА <i>ERWINIA</i> И ИХ РОЛЬ В ЗАЩИТЕ РАСТЕНИЙ ОТ ВОЗДЕЙСТВИЯ ФИТОПАТОГЕНА	
Ю.П. Ермакова, С.В. Чернышов, Я.И. Бурьянов	67
РОД <i>HIPPOCHAETE</i> MILDE (EQUISETACEAE) ВО ФЛОРЕ ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ	
А.С. Ершова	69
БАЛАНС ЧИСЛЕННОСТИ ПРИРОДНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ И РАСТЕНИЙ, ВЫРАЩЕННЫХ В ИСКУССТВЕННЫХ ПОСАДКАХ	
Т.В. Жуйкова, М.С. Мазурин, Е.С. Зинина, И.М. Белоусова	70
ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРЫ ЛИСТА <i>FILIPENDULA ULMARIA</i> (L.) MAXIM В ЛЕСОСТЕПНОМ ЗАУРАЛЬЕ	
Л.Г. Завьялова	71
ЧИСЛЕННОСТЬ КРЯКВЫ (<i>ANAS PLATHYRYNCHOS</i> L.) МАЛЫХ РЕК ГОРОДА ПЕРМИ	
А.В. Зубрицкий, Е.А. Шемякина, А.С. Ширпужева	72
АНАЛИЗ КРАНИАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ПОЛЕВОК ГРУППЫ <i>MICROTUS</i> <i>ARVALIS</i> НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ДИВЕРГЕНЦИИ	
С.В. Зыков	73
РАЗНООБРАЗИЕ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КЛЮЧЕВОГО УЧАСТКА ИЛЬМЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА	
Л.А. Иванова, Н.А. Стафеева	77
СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА МАКРОЗООБЕНТОСА РОДНИКОВЫХ РУЧЬЁВ (НА ПРИМЕРЕ ВОДОТОКОВ ГОЛИЦЫНСКОГО ЛЕСОПАРКА)	
А.А. Ивановский	80
НОВЫЕ МАТЕРИАЛЫ ПО ФАУНЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПОЗДНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА И РАННЕГО ГОЛОЦЕНА НА ЗАПАДНОМ СКЛОНЕ СРЕДНЕГО УРАЛА	
Е.П. Изварин	82
ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ <i>LUPINUS POLYPHYLLUS</i> LINDL. (FABACEAE)	
Е.В. Кеслер	83
СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ СВОБОДНОЖИВУЩИХ НЕМАТОД В УСЛОВИЯХ РЕКИ СЫЛВЫ (БАССЕЙН КАМЫ)	
А.С. Козлов	85
РОЛЬ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И СРЕДЫ В ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ	

ПРИРОДНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ <i>TARAXACUM OFFICINALE</i> S. L. И РАСТЕНИЙ АГРОФОНА С.А. Комарова, Т.В. Жуйкова, О.А. Северюхина	86
НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФЕРМЕНТАТИВНОЙ АКТИВНОСТИ ПОЧВ ГОРОДА ИЖЕВСКА А.С. Константинова	88
АНАЛИЗ ДОЖДЕВЫХ ВЫЩЕЛАЧИВАНИЙ ИЗ КРОНЫ И КОРЫ ДЕРЕВЬЕВ КАК СПОСОБ ОЦЕНКИ СВОЙСТВ СУБСТРАТА ДЛЯ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ Е.С. Корчиков	89
АФИЛЛОФОРОИДНЫЕ МАКРОМИЦЕТЫ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ РЕСПУБЛИКИ КОМИ (ПОДЗОНА СРЕДНЕЙ ТАЙГИ) Д.А. Косолапов	93
ЛИТОФИЛЬНЫЕ ЛИШАЙНИКИ НА СИЛИКАТНЫХ ГОРНЫХ ПОРОДАХ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ М.В. Костицина, А.Г. Пауков	94
СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ В ГОРНОТАЕЖНЫХ БИОЦЕНОЗАХ СЕВЕРНОГО УРАЛА Т.С. Костромина	96
ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ЕЛИ СИБИРСКОЙ НА МАССИВЕ ИРЕМЕЛЬ (ЮЖНЫЙ УРАЛ) Н.Б. Кошкина, А.В. Горяева, П.А. Моисеев	97
ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЗАМКА РАКОВИНЫ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА <i>SPHAEERIIDAE</i> (MOLLUSCA: BIVALVIA) И ЕЁ ПОТЕНЦИАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ БИОИНДИКАЦИИ А.Н. Красногорова	100
ИССЛЕДОВАНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ, ОБИТАЮЩЕЙ В ЗОНЕ ВУРСА, МЕТОДАМИ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ Ю.В. Крашанинина, М.В. Чибиряк	103
МАТЕРИАЛЫ К ФАУНЕ КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПОЗДНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА И ГОЛОЦЕНА ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ Ю.Э. Кропачева, А.И. Улитко	109
ИМИТАЦИОННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ СООБЩЕСТВ МЕДОНОСНЫХ ПЧЕЛ (<i>APIS MELLIFERA</i>) А.В. Кудряков	111
ЧТО ВЛИЯЕТ НА РАДИАЛЬНЫЙ ПРИРОСТ ДЕРЕВЬЕВ В УСЛОВИЯХ СУХОГО КЛИМАТА? В.В. Кукарских	120

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ В ПРЕДЕЛАХ ПЕНЗЕНСКОЙ ОБЛАСТИ М.С. Куликовский, С.В. Ларин	122
НОВЫЕ АЦИДОФИЛЬНЫЕ МЕТАНОТРОФЫ О.В. Лагутина, К.В. Смирнова, Ю.А. Троценко	125
ПАЛИНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЫХЛЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ПЕЩЕРЫ СЫРТИНСКАЯ (ЮЖНОЕ ЗАУРАЛЬЕ) Е.Г. Лаптева	126
ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ОРХИДНЫХ В ИЛЬМЕНСКОМ ГОСУДАРСТВЕННОМ ЗАПОВЕДНИКЕ С.А. Лесина	137
ПРОБЛЕМА СОХРАНЕНИЯ И ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ МЕДОНОСНЫХ ПЧЕЛ В.Ю. Липатов, И.И. Паршаков	138
АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ ФОРМЫ М ³ КРАСНО-СЕРОЙ ПОЛЕВКИ НА УРАЛЕ МЕТОДАМИ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ А.В. Лунев, А.Г. Васильев	139
ПОЗДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВАЯ И ГОЛОЦЕНОВАЯ ФАУНА НАСЕКОМОЯДНЫХ ПЕРМСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ (НА ПРИМЕРЕ ГРОТА РАСИК И ПЕЩЕРЫ ВЕРХНЕГУБАХИНСКАЯ) Е.Г. Максимова	145
ОБРАЗОВАНИЕ SH-БЕЛКОВ КАК ОТВЕТНАЯ РЕАКЦИЯ ПОГРУЖЕННЫХ И ПЛАВАЮЩИХ ГИДРОФИТОВ НА ДЕЙСТВИЕ МЕДИ, КАДМИЯ И НИКЕЛЯ М.Г. Малева, Г.Ф. Некрасова, О.И. Новачек	146
ПАРЦИАЛЬНАЯ ФЛОРА МАТЕРИКОВЫХ ЛУГОВ ПОДЗОНЫ ЮЖНОЙ ТАЙГИ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ И ПОДЗОНЫ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ С.Ю. Маракулина	150
ЭТОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КАК ПРОЯВЛЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ М.В. Матанцева, С.А. Симонов	152
ПРОСТРАНСТВЕННО-ЭТОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛОКАЛЬНЫХ ПОСЕЛЕНИЙ ПЕНОЧКИ-ВЕСНИЧКИ В СПЛОШНЫХ И ОСТРОВНЫХ ЛЕСАХ КИЛЬМЕЗСКОГО РАЙОНА КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ Т.А. Миронова	161
ИЗМЕНЧИВОСТЬ АЛЛОЗИМНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ (<i>APODEMUS</i> (S.) <i>URALENSIS</i> PALLAS) НА ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕГО УРАЛА М.В. Модоров, Е.В. Антонова	162

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ПО СТРУКТУРЕ И СУТОЧНОЙ ДИНАМИКЕ НАСЕЛЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ТРАВСТОЯ В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ВЫБРОСАМИ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО КОМБИНАТА	
А.В. Нестерков	166
ФИТОИНДИКАЦИЯ ЗАГРЯЗНЕНИЙ ВОЗДУХА ГОРОДСКИХ ТЕРРИТОРИЙ	
М.С. Новикова, В.А., Артемьева, Д.А Свиридова	169
СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ МЕДИЦИНСКИХ ПИЯВОК (<i>HIRUDO MEDICINALIS</i> L.) ИЗ ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ И ВЫРАЩЕННЫХ В ИСКУССТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ БИОФАБРИКИ	
Е.С. Нохрина , Е.А. Басмаджян , Л.В. Черная , Л.А. Ковальчук	170
ВЛИЯНИЕ СТРУКТУРЫ МЕСТООБИТАНИЙ НА ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ОРНИТОЦЕНОЗОВ	
А.В. Обухов	171
ИЗУЧЕНИЕ МЕХАНИЗМОВ МЕТАБОЛИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ В ОРГАНИЗМЕ <i>APODEMUS (SYLVAEMUS) URALENSIS</i> , ОБИТАЮЩЕЙ НА ТЕРРИТОРИИ ВУРСА	
Н.А. Орехова, Л.Н. Расина	173
ЗАПАСЫ НАПОЧВЕННОЙ МОРТМАССЫ НА ВЫРУБКАХ РАЗЛИЧНОГО ВОЗРАСТА В СОСНЯКАХ ЛИШАЙНИКОВЫХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ	
А.В. Панов	176
ВРЕМЕННОЕ ДЕПОНИРОВАНИЕ И РЕУТИЛИЗАЦИЯ АССИМИЛЯТОВ КАК ФАКТОРЫ АККЛИМАЦИИ РАСТЕНИЙ К УСЛОВИЯМ ВЕГЕТАЦИОННОГО СЕЗОНА	
И.В. Парасочка	182
ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НОВОГО ТЕРМОТОЛЕРАНТНОГО ШТАММА SE48	
Н.А. Пахарукова , И.С. Цыренжапова , Ю.А. Троценко	183
ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ ОС-ПОЛИСТ (HYMENOPTERA, VESPIDAE, POLISTES) КУРГАНСКОЙ ОБЛАСТИ	
И.А. Пеканова	184
ПОЗДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЕ КРУПНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ КАМСКОГО ПРИУРАЛЬЯ	
Н.А. Пластеева	186
МИКСОМИЦЕТЫ В ГРАДИЕНТЕ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ	
Б.С. Плотников	187
О ПРИЧИНАХ ИЗМЕНЕНИЙ В ОРНИТОФАУНЕ ЛЕСОСТЕПНОГО ЗАУРАЛЬЯ	
В.Е. Поляков	189

ОСОБЕННОСТИ СОСТОЯНИЯ ЯИЧНИКОВ КЛЫКАЧЕЙ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ АНТАРКТИКИ В ПРЕДНЕРЕСТОВЫЙ ПЕРИОД	
С.В. Пьянова	193
ХРОМОСОМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ У <i>MICROTUS ARVALIS</i> ИЗ ЛАБОРАТОРНОЙ КОЛОНИИ: РЕПРОДУКТИВНЫЕ, ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ФЕНОТИПИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ	
С.Б. Ракитин	196
ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ЗОЛОТВАЛОВ НИЖНЕТУРИНСКОЙ ГРЭС	
Е.А. Раков	202
НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ ПОЗДНЕЧЕТВЕРТИЧНОЙ ФАУНЫ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ	
Т.А. Рупышева	203
К ФАУНЕ ПАУКОВ ИСКУССТВЕННЫХ ГНЕЗДОВИЙ ДЛЯ ПТИЦ	
А.В. Рыбкин, А.С. Ширпужева,	204
МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СКОРОСТИ СУБСТРАТ- ИНДУЦИРОВАННОГО ДЫХАНИЯ ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ	
Д.С. Рыбьянец, В.С. Крыщенко	207
СООБЩЕСТВО МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ДОЛИНЫ РЕКИ СЕРГИ В ПОЗДНЕМ ГОЛОЦЕНЕ	
Н.О. Садыкова	208
ПОЛИМОРФИЗМ ОКРАСКИ ГОРОДСКИХ СИЗЫХ ГОЛУБЕЙ НА УРАЛЕ И В ПРИУРАЛЬЕ	
Р.М. Салимов	211
СПЕЦИФИКА ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (<i>RANA ARVALIS</i> NILSS.) В УСЛОВИЯХ УРБАНИЗАЦИИ	
Е.А. Силс	217
ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СЛЕПУШОНКИ ПРИ ИНТРОДУКЦИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ЮЖНОЙ ПОПУЛЯЦИИ НА СЕВЕРНУЮ ГРАНИЦУ АРЕАЛА ВИДА	
Н.В. Синева	221
ПРОСТРАНСТВЕННО-ЭТОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛОКАЛЬНЫХ ПОСЕЛЕНИЙ СЛАВОК (<i>SYLVA</i>) И ЕЕ ДИНАМИКА В ТЕЧЕНИЕ ГНЕЗДОВОГО СЕЗОНА	
С.А. Симонов, М.В. Матанцева	230
ВЛИЯНИЕ ВОЗРАСТА КУЛЬТУРЫ И СКОРОСТИ ДЕКОМПРЕССИИ НА ВЫЖИВАЕМОСТЬ МИКРООРГАНИЗМОВ ПРИ ВЫСОКОМ ГИДРОСТАТИЧЕСКОМ ДАВЛЕНИИ	
И.А. Сморгалов	234

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КАРОТИНОВ КОРМА ГУСЕНИЦАМИ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ГИДРОТЕРМИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ Т.М. Стрельская (Северюгина)	235
СВЯЗЬ ЛИЧИНОЧНОГО ПИТАНИЯ С МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЕЙ КОМАРОВ <i>CULEX PIPIENS</i> L. Н.В. Сурнина, Н.В. Николаева	237
ИЗУЧЕНИЕ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ВОСКОВИКА ПЕРЕВЯЗАННОГО (<i>TRICHIUS FASCIATUS</i> L.) В.А. Сусой	238
ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РОДА <i>PULSATILLA</i> УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА О.Е. Сушенцов	240
ОЦЕНКА ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ ДИНАМИКИ ЭКОТОНА ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА ПОЛЯРНОГО УРАЛА ЗА XX СТОЛЕТИЕ М.М. Терентьев	243
АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТА КАТАЛАЗЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ НАСЕКОМЫХ (<i>APIS MELLIFERA</i> , <i>VESPA VESPA</i>) О.Н. Фрунзе, Е.Р. Русецких	248
МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ А.А. Фуфаева	249
ДИНАМИКА РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА БЕРЁЗЫ ПОВИСЛОЙ (<i>BETULA PENDULA</i> ROTH.) И ЕЁ ЭНТОМОРЕЗИСТЕНТНОСТЬ В БЕРЁЗОВЫХ ЛЕСАХ ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ М.И. Хамидуллина	250
МАКРОЗООБЕНТОС МАЛЫХ РЕК В УСЛОВИЯХ НЕФТЕДОБЫЧИ Н.В. Холмогорова	252
ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ <i>DACTYLIS GLOMERATA</i> L. В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ПОСЕВАХ Ю.А. Хохрякова, М.А. Глазырина	253
ИССЛЕДОВАНИЕ ПОЛИМОРФИЗМА МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ ДНК В СМЕЖНЫХ ПОКОЛЕНИЯХ И ПОДХОДАХ НЕРКИ (<i>ONCORHYNCHUS NERKA WALBAUM</i>) РЕКИ БОЛЬШАЯ (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА) А.М. Хрусталева, Д.С. Стоклицкая	254
ВОЗДЕЙСТВИЕ УРБАНИЗАЦИИ НА НАСЕЛЕНИЕ ЗЕМЛЕРОЕК ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ Н.Ф. Черноусова, О.В. Толкачев, О.В. Толкач	265

СОВРЕМЕННЫЕ И ГОЛОЦЕНОВЫЕ ПОЛЕВКИ РОДА <i>CLETHRIONOMYS</i> СРЕДНЕГО И СЕВЕРНОГО УРАЛА М.В. Чистякова, М.А. Елькина	276
ЕСТЕСТВЕННЫЕ И АНТРОПОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ И РЕАЛИЗАЦИЯ ВОЗОБНОВИТЕЛЬНОГО ПОТЕНЦИАЛА В ПРИТУНДРОВЫХ ЛЕСАХ СРЕДНЕЙ СИБИРИ Т.Л. Чихачева	277
ПУТИ АДАПТАЦИИ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ К ЗАГРЯЗНЕНИЮ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ (НА ПРИМЕРЕ <i>ELODEA CANADENSIS</i> RICH.) Н. В. Чукина	286
АНАЛИЗ ИЗМЕНЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ФОТО-ЛАНДШАФТНОЙ БАЗЫ ДАННЫХ Ю.В. Шалаумова, В.В. Фомин	287
ВЛИЯНИЕ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ПОЛОГА ЛЕСА И АТМОСФЕРНЫХ ОСАДКОВ НА АККУМУЛЯЦИЮ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В ТАЛЛОМАХ ЭПИФИТНОГО ЛИШАЙНИКА <i>HYPOGYMNIA PHYSOIDES</i> И.П. Шарунова	288
МЕЖМИКРОПОПУЛЯЦИОННЫЕ РАЗЛИЧИЯ В ЗАУРАЛЬСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА В ПЕРИОД ПОДЪЕМА ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ И ВСПЫШКИ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ Н.В. Шаталин	292
НАКОПЛЕНИЕ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ ЗЕМЛЯНИКОЙ ЗЕЛЕННОЙ (<i>FRAGARIA</i> <i>VRIDIS</i> DUTCH.) Е.А. Шемякина	293
К ВОПРОСУ О ВЛИЯНИИ ПОЖАРОВ НА СТРУКТУРУ НАСЕЛЕНИЯ ГЕРПЕТОБИОНТНЫХ ПАУКОВ (ARACHNIDA, ARANEI) А.С. Ширпужева	294
ДИНАМИКА СООТНОШЕНИЯ ПОЛОВ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ <i>PIERIS</i> <i>RAPAE</i> LINNAEUS, 1758 И <i>P. NAPI</i> LINNAEUS, 1758 (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) В СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ А.О. Шкурихин, Е.Ю. Захарова	296
ЧАСТОТА ХРОМОСОМНЫХ НАРУШЕНИЙ И АСИММЕТРИЯ ФОРМЫ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ У РАЗНЫХ ЦВЕТОВЫХ МОРФ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ <i>ELLOBIUS TALPINUS</i> PALLAS, 1770 Л.Э. Ялковская	298

Научное издание

ЭКОЛОГИЯ
В МЕНЯЮЩЕМСЯ МИРЕ

МАТЕРИАЛЫ КОНФЕРЕНЦИИ
МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ

Редакторы: Д.В. Весёлкин, Е.В. Антонова, И.А. Кшнясев

Компьютерная верстка, оформление обложки: С.С. Трофимова

ЛР № 071852 от 30.04.99 г.

Подписано в печать 10.11.2006 г. Формат 60х84 $\frac{1}{16}$.

Бумага писчая. Гарнитура Times. Печать офсетная.

Печатных листов 19,5. Тираж 300 экз. Заказ №

АО «Полиграфист», г. Екатеринбург.

Издательство «Академкнига»

620034, Екатеринбург, ул. Толедова, 43а.