

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ГНПП «БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ»
ФЕДЕРАЛЬНАЯ ЦЕЛЕВАЯ ПРОГРАММА «ИНТЕГРАЦИЯ»

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

*Материалы конференции молодых ученых-экологов
Уральского региона (21-24 апреля 1998)*



Издательство «Екатеринбург»
1998

УДК 574.4 + 504.054

Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Материалы конф. Екатеринбург: Издательство «Екатеринбург», 1998. — 280 с.

ISBN 5-88464-006-4

В сборнике представлены материалы конференции молодых ученых-экологов Уральского региона, проходившей в Институте экологии растений и животных УрО РАН 21-24 апреля 1998 года. Работы посвящены анализу состава, структуры и динамики популяций и сообществ живых организмов в естественных и техногенных местообитаниях.

Редакционная коллегия:
И.Н.Михайлова, И.Б.Головачев

Конференция проведена в рамках федеральной целевой программы “Интеграция”. Сборник материалов конференции опубликован при финансовой поддержке Научного совета Государственной научно-технической программы России “Биологическое разнообразие”.

ЛР № 066028
от 28.07.98

Подписано в печать 11.12.98. Формат 60x84 1/₁₆. Бумага писчая.
Гарнитура Times. Печать офсетная.

Печатных листов 17,5. Тираж 200 экз. Заказ № 159
АО «Полиграфист». Екатеринбург, ул. Тургенева 20.
Цена договорная.

Книга свёрстана в издательстве «Екатеринбург».
620003, Екатеринбург, ул. Крестинского, 27, к. 44.

ISBN 5-88464-006-4

© Авторский коллектив, 1998
© Оформление. Издательство
«Екатеринбург», 1998

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ГЕТЕРОБЛАСТИЯ В РОДЕ SALSOLA КАК АДАПТАЦИЯ К АРИДНЫМ УСЛОВИЯМ

Е.Г.Артюшева

Уральский государственный университет, г. Екатеринбург

Широкое внедрение в практику физиологического эксперимента радиоактивного изотопа углерода (^{14}C) позволило выявить группу видов, произрастающих, как правило, в аридных условиях, которые среди первичных продуктов фотосинтеза образуют преимущественно C_4 -дикарбоновые кислоты - малат и аспартат, а не обычную для цикла Кальвина 3-фосфоглицериновую кислоту (ФГК). Дальнейшие исследования показали, что такой тип метаболизма характерен для видов с особым типом анатомии листа, названным Кранц-анатомией. При таком типе строения проводящие пучки имеют хлорофиллоносную обкладку, состоящую из крупных клеток с утолщенными клеточными стенками. Вокруг обкладки располагается слой радиально ориентированных клеток мезофилла. Первичная фиксация CO_2 атмосферы происходит в клетках мезофилла в ФЕП-карбоксилазной реакции, продуктами которой являются малат и аспартат. C_4 -кислоты транспортируются в клетки обкладки проводящего пучка, где происходит их декарбоксилирование. Высвобожденная в результате этой реакции углекислота фиксируется вторично, теперь уже в цикле Кальвина. Локализация РБФ-карбоксилазы, вводящей CO_2 в цикл Кальвина, в хлоропластах клеток обкладки, где концентрация CO_2 значительно превышает концентрацию CO_2 в клетках обычных, «кальвиновских», видов, способствует подавлению оксигеназной функции этого фермента (и, следовательно, фотодыхания), в результате чего C_4 -виды практически не образуют среди первичных продуктов фотосинтеза серин, глицин и глицерат - продукты фотодыхательного метаболизма.

Первое среди двудольных и второе после злаков среди покрытосеменных место по количеству C_4 -видов занимает сем. Chenopodiaceae, эволюция которого тесно связана с аридным климатом (Попов, 1958). Изучение проростков ряда видов этого семейства с Кранц-анатомическим строением настоящих листьев и C_4 -способом фиксации CO_2 показало, что семядоли этих видов могут иметь иной морфологический облик, отличаясь от настоящих листьев типом строения мезофилла. Наличие более примитивного строения семядолей в этом семействе показано для видов рода *Atriplex*, *Kochia*, а также для видов родов *Haloxylon*, *Nanophyton* и *Climacoptera* (Бутник, 1979, 1984, Pyankov et al., 1996).

Если у данного растения развитие листьев на разных стадиях онтогенеза различно, ювенильные и взрослые листья могут иметь разную форму. Это явление получило название гетеробластии. Листья претерпевают гетеробластическое развитие и в соответствии с этим имеют опре-

деленный структурный градиент в пределах целого растения. Этот градиент может быть обусловлен причинами эндогенного характера уровень гормонов, воздействие старых листьев на молодые и др (Эзау, 1981) - и воспроизводить в той или иной степени пройденные этапы эволюции (Тахтаджян, 1958). Однако исследования фотосинтетического метаболизма органов, сформировавшихся в результате гетеробластического развития, отсутствуют.

Целью данной работы являлось выявление структурно-функциональных особенностей семядольных листьев растений сем. Chenopodiaceae с C₄-типом фотосинтетического метаболизма в настоящих листьях. Для исследования был выбран род *Salsola*, характеризующийся обилием C₄-видов, и в ботаническом отношении являющийся родоначальником упомянутых выше родов *Haloxylon*, *Nanophyton* и *Climacoptera* (Бочанцев, 1969). Разнообразие жизненных форм и условий местообитания видов этого рода свидетельствует о многообразии путей их эволюции в аридных условиях, что, очевидно, можно рассматривать как свидетельство гетерогенности исходной группы рода.

Объекты и методы исследования

В качестве объектов исследования использовали следующие виды р. *Salsola Aellenia subaphylla*, *Climacoptera aralensis*, *Climacoptera ferganica*, *Climacoptera lanata*, *Girgensohnia oppositiflora*, *Halimocnemis longifolia*, *Halimocnemis villosa*, *Haloxylon aphyllum*, *Haloxylon persicum*, *Salsola collina*, *Salsola arbuscula*, *Salsola arbusculiformis*, *Salsola gemmascens*, *Salsola kali*, *Salsola larinina*, *Salsola orientalis*, *Salsola paulsenii*, *Salsola richteri*, *Salsola sclerantha*.

Растения выращивали в июне-июле 1997 года на биостанции Уральского госуниверситета, расположенной в 50 км к югу от г Екатеринбурга (57° с ш), в условиях полевого эксперимента из семян, собранных осенью 1996 года в разных районах Узбекистана. Семена прорашивали в чашка Петри на фильтровальной бумаге. За начало прорастания принимали появление кончика корня из семенных покровов. Через 3-4 дня после прорастания проростки высаживали в почву.

Тип строения мезофилла семядольных и настоящих листьев определяли на сделанных от руки срезах под световым микроскопом Срезы фотографировали на пленку ORWO DP-3 с помощью фотонасадки МФН-12У4 2 и фотоаппарата Зенит-Е.

Определение первичных продуктов фотосинтеза производили на срезанных семядольных и настоящих листьях путем их экспозиции в атмосфере, содержащей 0,1% ¹⁴CO₂, в фотосинтетической камере, описанной ранее (Мокроносов, 1981). В течение 5 минут листья адаптировали к условиям эксперимента (температура 25-27°C, освещенность 50 тыс. Лк). Экспозиция листьев в атмосфере ¹⁴CO₂ составляла 10 сек., радиоактивность углекисло-

го газа в камере составляла примерно 0,2 mCi (8 МБк). Растворительный материал фиксировали в парах кипящего этанола, высушивали и подвергали радиохимическому анализу с применением бумажной двумерной хроматографии и радиоавтографии (Мокроносов, 1966). О достоверности результатов судили по суммарному балансу собранных соединений, который обычно составлял 85-97 % от исходной радиоактивности.

Результаты и обсуждение

В таблице 1 приведены результаты исследования анатомического строения семядольных и настоящих листьев 19 видов рода *Salsola*. Настоящие листья всех изученных видов имели цилиндрическую форму и Кранц-анатомическое строение, характеризующееся наличием двух непрерывных слоев хлорофиллоносных клеток: клеток мезофилла и клеток обкладки (рис.1,А). Под эпидермисом радиально-симметричных листьев располагался слой клеток мезофилла, к которому изнутри примыкал слой клеток обкладки с центриpetально расположенными хлоропластами.

Внутренняя часть листа была заполнена водоносной паренхимой с погруженными в нее проводящими пучками. Главная жилка занимала центральное положение, а периферические пучки контактировали с клетками обкладки. Такой тип Кранц-анатомии получил название сальзоловидного (Carolin et al., 1975). У некоторых видов, кроме внутренней водоносной паренхимы, присутствовала внешняя водоносная ткань - гиподерма (табл.1). Афильные хлорофиллоносные побеги саксаулов (*p.Haloxylon*) имели этот же тип Кранц-анатомии. Настоящие листья *S.arbusculiformis* характеризовались Кранц-подобным вариантом структуры, при котором клетки обкладки не образовывали сплошного концентрического слоя вокруг пучка, а формировали арку со стороны ксилемы (рис.1,Б).

Несмотря на относительную монотипность строения настоящих листьев (сальзоловидный тип Кранц-анатомии), семядоли тех же видов продемонстрировали большое разнообразие структурных вариантов. По этому признаку изученные виды были разделены на три группы: с дорзовентральными, с изопалисадными и с кранцевыми семядолями. В пределах последней группы выявлены виды с атриплектоидным и сальзоловидным типом Кранц-анатомии.

Группа видов с дорзовентральными семядольными листьями. Виды этой группы имели мелкие (площадь семядольного листа составляла 0,05-0,12 см²) уплощенные семядоли с типом строения мезофилла, типичным для мезофитов умеренной зоны и пустынных эфемеров (рис. 2,А). Под эпидермисом располагалось 2-3 слоя палисадных клеток и 5-6 слоев губчатого мезофилла. Клетки губки, в отличие от клеток губки настоящих листьев *C₃*-растений с таким же строением, имели правильную форму и были более или менее плотно упакованы, то есть не образовывали крупных межклетников.

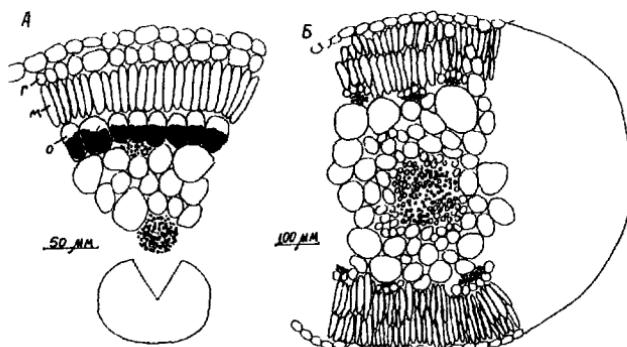


Рис.1. Анатомическое строение настоящих листьев. А — сальзолоидный тип Кранц-анатомии (*Girgensohnia oppositiflora*). Б — Кранц-подобный тип строения мезофилла (*Salsola arbusculiformis*). Г — гиподерма, М — мезофилл, О — клетки обкладки

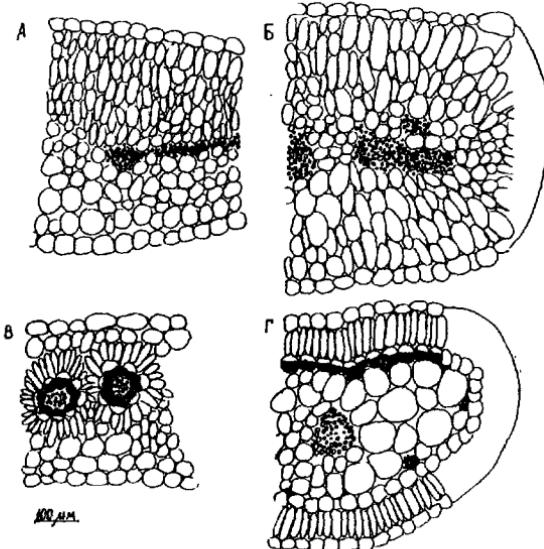


Рис.2. Анатомическое строение семядольных листьев. А — дорзовентральный (*Climacoptera lanata*). Б — изопалисадный (*Haloxylon persicum*). В — атриплектический (*Climacoptera aralensis*). Г — сальзолоидный (*Salsola paulsenii*)

Таблица 1. Анатомо-морфологические особенности семядольных и настоящих листьев видов р. *Salsola*.

№ п/н	Вид	Семядольный лист		Настоящий лист	
		Тип строения	Форма листа	Тип строения	Форма листа
Виды с некранцевыми семядолями					
1	<i>S gemmascens</i>	дорзовентральный	пластиначатый	сальзоидный без гиподермы	цилиндрический
2	<i>S sclerantha</i>	-"	-"	-"	-"
3	<i>C lanata</i>	-"	-"	-"	-"
4	<i>C ferganica</i>	-"	-"	-"	-"
5	<i>H villosa</i>	-"	-"	-"	-"
6	<i>H longifolia</i>	-"	-"	-"	-"
7	<i>G oppositiflora</i>	изопалисадный	цилиндрический	сальзоидный с гиподермой	-"
8	<i>H aphyllum</i>	-"	вальковатый	-"	афильный, фотосинтезирующие побеги
9	<i>H persicum</i>	-"	-"	-"	-"
10	<i>S orientalis</i>	-"	цилиндрический	сальзоидный без гиподермы	цилиндрический
11	<i>A subaphylla</i>	-"	-"	-"	-"
12	<i>S arbusculiformis</i>	-"	-"	Кранц-подобный	-"
Виды с кранцевыми семядолями					
13	<i>S lancina</i>	атриплекоидный с гиподермой	пластиначатый	сальзоидный с гиподермой	-"
14	<i>C aralensis</i>	-"	-"	-"	-"
15	<i>S arbuscula</i>	сальзоидный с гиподермой	цилиндрический	сальзоидный с гиподермой	-"
16	<i>S nchtenii</i>	-"	-"	-"	-"
17	<i>S paulsenii</i>	сальзоидный без гиподермы	-"	сальзоидный без гиподермы	-"
18	<i>S kali</i>	-"	-"	-"	-"
19	<i>S collina</i>	-"	-"	-"	-"

Интересно отметить, что морфологическое единство семядольных листьев сопровождалось анатомическим единство настоящих листьев, выраженным, прежде всего, в отсутствии гиподермы (табл.1), а также в низком варьировании (по сравнению с настоящими листьями видов других групп) таких параметров, как толщина листа и хлоренхимы (коэффициент вариации 14,8 и 7,7% соответственно), объем клеток водоносной ткани (46%), число хлоропластов в клетках мезофилла (20,6%) и водоносной ткани (28,2%).

Группа видов с изопалисадными семядольными листьями. Семядоли видов этой группы имели центрический вариант изопалисадного строения (рис. 2,Б), свойственный цилиндрическим листьям. Форма семядольного листа на поперечном срезе была практически округлая, с незначительным уплощением в дорзо-вентральном направлении. Хлоренхима была сложена из клеток палисадного типа, ширина которых увеличивалась от более внешних слоев к центру листа.

В целом, изопалисадное строение свойственно для C₃-ксерофитов, адаптированных к условиям высокой инсоляции и засухи, и на количественно-анатомическом уровне сопровождается мелкоклеточностью (Мокроносов, Шмакова, 1978). В отличие от настоящих листьев C₃-видов, семядоли изученных видов с изопалисадным строением мезофилла имели крупные клетки, сравнимые по размеру (*G.oppositiflora*, *H.aphyllum*, *H.persicum*) или значительно, в 2-3 раза, превышающие (*A.subaphylla*, *S.arbusculiformis*, *S.orientalis*) палисадные клетки дорзовентральных семядолей. Характерной особенностью семядолей саксаулов и гиргензонии являлись их мелкие размеры (площадь листовой пластинки 0,035-0,05 см²), в то время как площадь семядольных листьев *S.orientalis* и *A.subaphylla* была сравнима с площадью настоящих листьев этих видов (0,11-0,21 см²). У *S.arbusculiformis*, имеющей, как было отмечено выше, Кранц-подобную структуру настоящих листьев, семядоли были крупнее настоящих листьев (0,27 и 0,13 см² соответственно). Необходимо отметить также, что настоящие листья видов первой группы имели гиподерму (в том числе афильные побеги саксаулов), а сальзоидные листья видов второй группы гиподермы не имели (табл.1).

Таким образом, несмотря на общий план строения семядолей, группа видов с изопалисадными семядольными листьями является весьма гетерогенной на морфологическом (коэффициент вариации площади семядолей - 84%), количественно-анатомическом (коэффициент вариации объема клеток семядолей - 65-84%, объема клеток водоносной ткани настоящих листьев - 102,3%, количества хлоропластов в клетках мезофилла и водоносной паренхимы настоящих листьев - 75,0 и 46,3% соответственно) и структурном (наличие/отсутствие гиподермы в настоящих листьях) уровнях.

Группа видов с Кранц-семядолями. В пределах этой группы также было выявлено две подгруппы, различающиеся по морфологии семядолей. *S.laricina* и *S.agalensis* имели сильно уплощенные в дорзовентральном направлении, мелкие семядольные листья площадью 0,045 и 0,136 см² соответственно. Семядольные листья остальных видов (табл.1) морфологически были тождественны настоящим листьям. Морфологическое строение семядолей у видов этой группы коррелировало с их анатомической структурой. Пластинчатые семядоли имели атриплекоидный, а цилиндрические - сальзоидный вариант Кранц-анатомии.

Атриплекоидный тип строения семядолей изученных видов отличался от атриплекоидного типа строения настоящих листьев, характерного для C₄-видов рода *Atriplex* (рис.2,В). В классическом варианте (Carolin et al., 1975, Вознесенская, Гамалей, 1986) атриплекоидные листья имеют 2 типа хлорофиллоносных тканей: клетки обкладки окружают проводящий пучок, а вокруг них радиально располагается слой клеток мезофилла. Между пучками и верхним эпидермисом располагается гиподерма; пространство между пучками, а также между пучками и нижним эпидерми-

сом заполнено водоносной паренхимой. В случае атриплекоидных семядолей изученных солянок водоносная паренхима отсутствовала, а пространство между пучками и нижним эпидермисом было заполнено хлорофиллоносными клетками, сходными по форме и упаковке с клетками губки дорзовентральных семядолей. Таким образом, атриплекоидные семядоли *S.laricina* и *C.aralensis* имели не два, а три типа хлорофиллоносных тканей.

Сальзолоидный тип Кранц-анатомии семядолей изученных видов не отличался от такового настоящих листьев. Исключение составила лишь форма листа на поперечном срезе, несколько уплощенная у семядольных и более округлая у настоящих листьев (рис. 1,А; рис.2,Г).

По такому признаку, как наличие/ отсутствие гиподермы, семядольные и настоящие листья видов данной группы не различались. Оба изученных вида с атриплекоидным типом строения семядолей имели гиподерму как в семядольных, так и в настоящих листьях. Виды с сальзолоидными семядолями также либо имели (*S.arbuscula*, *S.richterii*), либо не имели (*S.paulsenii*, *S.collina*, *S.soda*) гиподерму в листьях обоих типов.

Таблица 2. Включение метки в продукты первичной фиксации CO_2 после 10-секундной экспозиции в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$ в семядольных и настоящих листьях C_4 -видов р. *Salsola* с разным типом строения мезофилла.

Радиоактивность соединений выражена в процентах от общей радиоактивности. О достоверности результатов судили по суммарному балансу собранных соединений, который составлял 90-98 % от исходной радиоактивности спирто-водорасторимой фракции. Сл — семядоли, нл — настоящие листья. Тип строения мезофилла: ДВ — дорзовентральный, ИП — изопалисадный, А — атриплекоидный, С — сальзолоидный (наличие/отсутствие гиподермы см. табл.1).

Тип листа	<i>S.gemmascens</i>		<i>H.persicum</i>		<i>C.aralensis</i>		<i>S.paulsenii</i>	
	сл	нл	сл	нл	сл	нл	сл	нл
Тип строения	ДВ	С	ИП	С	А	С	С	С
ФЭС+ФГК	71,3	14,2	69,0	13,5	6,6	25,0	8,2	16,3
малат+аспартат	7,0	79,9	9,9	81,2	89,5	65,9	80,5	75,5
аланин	6,0	2,4	4,8	0,8	1,0	1,0	8,2	1,3
сахароза	3,2	0,3	2,4	0,9	1,4	1,4	0,0	1,4
серин+глицин	4,8	1,0	4,9	0,8	0,7	0,9	0,4	1,3
глицерат	2,3	0,7	1,8	0,5	0,2	0,2	1,2	0,8

Определение первичных продуктов фотосинтеза подтвердило наличие C_3 -фотосинтеза в семядольных листьях некоторых C_4 -видов. В таблице 2 приведены результаты радиохимического анализа первичных продуктов фотосинтеза семядольных и настоящих листьев типичных представителей каждой из выявленных нами групп.

Семядоли всех исследованных видов, имеющие дорзовентральное и изопалисадное строение, при 10-секундной экспозиции в $^{14}\text{CO}_2$ 60-70%

метки включали в первичные продукты цикла Кальвина - фосфорные эфиры сахаров (ФЭС) и ФГК. Сумма C₄-кислот (малат + аспартат) при этом не превышала 10-20%. Семядольные листья с Кранц-анатомией, а также настоящие листья всех изученных видов (кроме *S.arbusculiformis*), среди первичных продуктов фотосинтеза образовывали преимущественно малат и аспартат (70-80%, редко 60%); количество C₃-продуктов в таких случаях составляло 10-15% (редко более 20%). Настоящие и семядольные листья *S.arbusculiformis* осуществляли C₃-фотосинтез (данные не приведены).

Среди первичных продуктов фотосинтеза идентифицированы также аланин, сахароза, серин, глицерат, среди которых три последних соединения являются продуктами фотодыхания. Листья с Кранц-анатомическим строением (как семядольные, так и настоящие) за время экспозиции включали в эти соединения не более 0,5-2% метки, в то время как у дорзовентральных и изопалисадных семядолей их суммарная радиоактивность достигала 6-10% от радиоактивности спирто-водорасторимой фракции (табл.2).

Таким образом, выявленное нами анатомо-морфологическое разнообразие семядольных листьев C₄-видов рода *Salsola* коррелирует с функциональными характеристиками этих органов. Некранцевое строение листовой пластинки связано с C₃-типом фотосинтеза, в то время как наличие Кранц-анатомии делает возможным осуществление C₄-метаболизма.

Проростки ксерофильных видов развиваются в дождливые сезоны, поэтому ювенильные листья многих ксерофильных видов по эколого-морфологическим признакам напоминают взрослые листья родственных мезофильных видов (Гахаджян, 1954). В связи с этим, наличие семядолей с мезоморфными признаками у ксерофитов с C₄-метаболизмом в настоящих листьях является закономерным результатом развития проростков во влажных условиях. Кроме того, C₄-фотосинтез является энергоемким процессом, дающим преимущество растениям лишь в определенных условиях: в условиях высокой инсоляции, повышенных температур и водного дефицита. В условиях весеннего периода C₄-метаболизм не имеет преимущества перед C₃-фотосинтезом. Поэтому сохранение анцестрального строения семядолей и соответствующего ему типа фотосинтетического метаболизма, являющегося адаптацией к определенным условиям существования, вполне закономерно. Сезонное усиление аридности климата способствовало возникновению и закреплению на более поздних этапах онтогенеза растения ксерофитных признаков, обеспечивающих адаптацию растения к засушливым условиям летнего периода. Смена типа фотосинтетического метаболизма при переходе от семядольных листьев к настоящим, сопровождающая изменения анатомо-морфологических признаков этих органов, позволяет говорить о функциональной гетеробластии и подтверждает возникновение C₄-видов рода *Salsola* от мезофильных видов с

C_3 -фотосинтезом. Наличие у видов одного рода семядолей с разными типами строения мезофилла свидетельствует о возникновении C_4 -синдрома в пределах рода несколько раз, при этом предковые формы должны были различаться по анатомическому строению настоящих листьев (дорзовентральному, изопалисадному и атриплекоидному соответственно).

Работа выполнена при поддержке фонда CRDF (USA) (грант №RB1-264).

ЛИТЕРАТУРА

- Бочанцев В.П Род *Salsola* L. (состав, история развития и расселения) Автoref.дис. ... докт.биол.наук. Л.: БИН АН СССР, 1969 45 с.
- Бутник А.А. Типы развития проростков маревых (*Chenopodiaceae* Vent) // Ботанический журнал. 1979. Т.64. № 6. С. 834-842.
- Бутник А.А. Адаптация анатомического строения видов семейства *Chenopodiaceae* Vent. к аридным условиям: Автореф дис. . докт биол. наук. Ташкент: Институт ботаники АН УзССР, 1984. 41 с.
- Вознесенская Е В , Гамалей Ю.В. Ультраструктурная характеристика листьев с Кранц-анатомией // Бот.журнал. 1986. Т.71. № 10. С 1291-1307.
- Мокроносов А.Т Некоторые вопросы методики применения углерода-14 для изучения фотосинтеза // Записки Свердловского отделения ВО 1966 Т.4. С.3-12.
- Мокроносов А Т , Шмакова Т.В. Сравнительный анализ мезоструктуры фотосинтетического аппарата у мезофитных и ксерофитных растений // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата/Под ред. Мокроносова А.Т. и др., Екатеринбург, Ур.госуниверситет, 1978 С.103-107.
- Мокроносов А Т Онтогенетический аспект фотосинтеза М. Наука, 1981. 196с.
- Попов М.Г. Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Избранные сочинения. Ашхабад: изд-во АН Туркм. ССР, 1958 С. 182-241
- Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л. изд-во ЛГУ, 1954. 214 с
- Эзау К. Анатомия семенных растений. Т.2. М.: Мир, 1980 558 с.
- Carolin R C , Jacobs S WL , Veske M Leaf structure in *Chenopodiaceae* // Bot Jahrb Syst 1975 V 95 4 2 P 226-255
- Pyankov VI , Artyusheva E G , Pfeffer M Different photosynthetic and Kranz-anatomy types in cotyledonous and mature leaves of C-4 species from *Chenopodiaceae* family // Plant physiology and biochemistry 1996 - Special issue P 121

РАЗВИТИЕ ПИХТЫ НА РАННИХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА В ТЕХНОГЕННО НАРУШЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ И ОБРАЗОВАНИЕ МИКОРИЗ

Д.В.Веселкин

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Пихта (*Abies sibirica* Ledeb.), как и остальные хвойные растения, на протяжении практически всего своего жизненного цикла микотрофна, то есть образует симбиотические связи с микоризными грибами (Селиванов, 1981; Шубин, 1988). Этот симбиоз является необходимым как для растения, так и для грибов. На морфологическом уровне он проявляется в образовании специфических структур на сосущих корнях растений, - микориз.

В настоящее время одним из приоритетных направлений в исследовании микотрофности растений является изучение процессов микоризообразования в нарушенных экосистемах (Blaschke, 1986; Heyser et all., 1988; Mejstrik, 1989; Metzler, Oberwinkler, 1989). Есть основания полагать, что подобные исследования могут привести к пониманию некоторых механизмов устойчивости растений, в частности - древесных, в пессимальных условиях (Heyser et all., 1988; Kumpfert, Heyser, 1989; Mejstrik, 1989; Wilkinson, Dickinson, 1995).

В настоящей работе предпринята попытка рассмотреть особенности роста и развития пихты на ювенильной стадии в условиях интенсивного техногенного загрязнения в связи с успешностью развития микориз.

Материал и методы

Сбор материала осуществлен в темнохвойных лесах южной тайги (Средний Урал), находящихся в зоне загрязнения аэропромывбросами крупного медеплавильного предприятия. Пробные площади заложены в пихто-ельниках лиственных в средних и нижних частях пологих склонов, на серых лесных почвах на различном удалении от источника загрязнения (1 и 2 км - импактная зона, сильное загрязнение; 4,5 и 7 км - буферная зона, среднее загрязнение; 30 км - фоновая зона). Суммарное содержание тяжелых металлов в подстилках импактной зоны в 20–35 раз превышает содержание металлов на фоновой территории. Уровни накопления поллютантов в почвах, изменения почв и реакция растительности на загрязнение в данном районе рассмотрены в ряде публикаций (Воробейчик и др., 1994; Кайгородова, Воробейчик, 1996).

Двухлетние особи пихты собраны с лесной подстилки с 4-5 площадок на каждом удалении, объем выборки - 60-80 особей на каждом удалении. Промеры растений осуществлены с точностью до 1 мм, разнооб-

разие микориз исследовано по ранее предложенному способу (Веселкин, 1997).

Результаты

Изменение параметров строения двулетних всходов пихты в градиенте загрязнения. Длина побега, сформированного за два вегетационных периода, не зависит от расстояния до источника загрязнения, в отличие от биометрических характеристик корневых систем и параметров развития микориз (рис.1, 2). Длина главного корня у всходов в импактной зоне достоверно снижена и составляет 72% от фонового значения. С приближением к источнику выбросов повышается доля особей с формирующимиися боковыми корнями первого порядка: в фоновой зоне доля таких особей составляет 16% от общего числа, в буферной - около 40%, в импактной - 81%. Поэтому, в среднем длина боковых корней в импактной зоне почти на порядок выше, чем в фоновых условиях, что приводит к формированию более протяженной корневой системы у всходов, растущих в условиях техногенной нагрузки.

Число микоризных окончаний, формирующихся на корнях одного растения, зависит, с одной стороны, от числа корневых окончаний, а с другой - от интенсивности их микоризации (интенсивность микоризации - доля преобразованных в микоризные корневые окончаний). В свою очередь, число корневых окончаний связано с общей длиной корней (значения коэффициентов корреляции между этими признаками в разных зонах техногенной нагрузки составляют 0,72 - 0,43) и возрастает на сильно загрязненных территориях (рис.2,а). Интенсивность микоризации от уровня загрязнения не зависит, оставаясь всегда на довольно высоком уровне (рис.2,б). В результате, на корнях одного растения в импактной зоне формируется в 2,5 раза больше микоризных окончаний, чем в фоновых условиях.

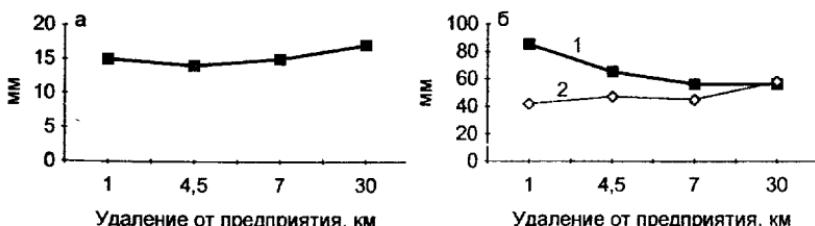


Рис. 1. Длина побега, сформированного за два вегетационных периода (а), и характеристики корневой системы (б) двулетних особей пихты на разных расстояниях от источника загрязнения. 1 — общая длина корней, 2 — длина главного корня.

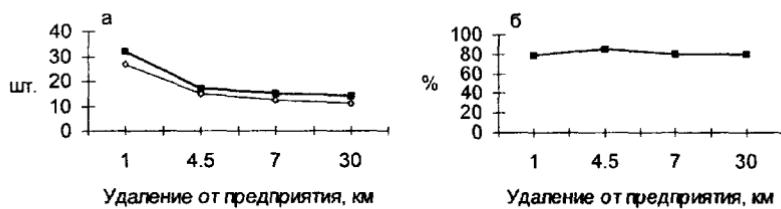


Рис. 2. Число корневых и мицелиальных окончаний (а) и интенсивность мицелиации (б) у двулетних особей пихты на разном расстоянии от источника загрязнения. 1 — корневые, 2 — мицелиальные окончания.

Число корневых и мицелиальных окончаний в импактной зоне возрастает не только благодаря наращиванию длины корневой системы, но и из-за повышенной плотности расположения этих структурных образований на проводящих корнях, которая вблизи предприятия составляет 159-172% от фонового показателя.

Взаимосвязь между жизненным состоянием растений и развитием подземных органов. Жизненное состояние растений оценивалось по развитию побега, сформированного за два вегетационных периода, с помощью четырехбалльной шкалы (табл.1), в основу которой положена комбинация двух признаков: 1) длина побега - признак, характеризующий скорость роста и 2) соотношение длин побегов второго и первого периодов вегетации, которое характеризует устойчивость (прогрессивность или регрессивность) развития.

Таблица 1. Шкала оценки жизненного состояния двулетних особей пихты

Состояние растений	Балл	Характеристики побегообразования	
		общая длина побега	устойчивость развития
очень плохое	0	менее 10 мм	регрессивный
плохое	1	менее 10 мм	прогрессивный
хорошее	2	более 10 мм	регрессивный
очень хорошее	3	более 10 мм	прогрессивный

Для хорошо развитых растений характерно лучшее развитие корневой системы и всасывающего аппарата, однако в ряде случаев это проявляется только на уровне тенденции (табл. 2). Во всех зонах техногенной нагрузки, из приведенных характеристик, лишь в отношении числа мицелиальных окончаний эта зависимость достоверна (в отношении числа кор-

невых окончаний получены аналогичные результаты). Общая протяженность корневой системы у хорошо развитых растений только в импактной зоне достоверно (почти в 2 раза) больше, чем у угнетенных. У угнетенных всходов, произрастающих вблизи предприятия, очень существенно снижена интенсивность микоризации; в меньшей степени это проявляется и в буферной зоне.

Таблица 2. Характеристики подземных органов двулетних особей пихты в зависимости от жизненного состояния особи в разных зонах техногенной нагрузки

Характеристики	Зона нагрузки	Жизненное состояние, балл			
		0	1	2	3
общая длина корней, мм	и ¹	67,5 ± 14,8*	60,4±12,3*	97,6 ± 9,8	131,5 ± 14,2
	б	60,5 ± 7,2	63,9 ± 5,2	57,1 ± 3,0*	76,0 ± 5,1
	ф	-	54,5 ± 11,5	58,5 ± 6,4	67,9 ± 8,1
число микориз- ных окончаний, шт.	и	13,1 ± 4,5*	20,7 ± 3,7*	30,7 ± 2,9	38,2 ± 4,3
	б	12,1 ± 1,8*	12,0 ± 1,3*	13,4 ± 0,7*	19,4 ± 1,3
	ф	-	9,0 ± 2,0*	9,2 ± 1,0*	14,3 ± 1,3
Интенсивность микоризации, %	и	54,8 ± 5,8*	76,6 ± 4,8	86,9 ± 3,8	83,3 ± 5,5
	б	75,8 ± 4,0*	79,2 ± 2,9*	82,5 ± 1,7	87,2 ± 2,8
	ф	-	74,0 ± 11,3	74,4 ± 6,1	89,9 ± 7,5

1 — зоны техногенной нагрузки: и — импактная, б — буферная, ф — фоновая;

* — достоверное ($p < 0,05$) отличие показателя от показателя для очень хорошо развитых особей.

Кроме общих, суммарных характеристик процесса микоризообразования, определенное значение для всходов имеет и «разнокачественность» микориз, которые могут иметь различное строение, особенности метаболизма и, соответственно, различную функциональную значимость для растений в силу того, что они образованы разными видами симбиотрофных грибов (Шубин, 1988; Danielson, Pruden, 1989; Willenborg et all., 1990). Изучение разнообразия микориз, формирующихся на корнях каждого конкретного растения, позволило рассмотреть влияние широты индивидуального спектра микориз на жизненное состояние всходов. На корнях одного растения может быть представлено от 1 до 5 морфотипов микориз (морфотипы микориз - это группы однородных по внешнему строению микориз). В условиях фоновой и буферной зон лучшее развитие всходов сопряжено с повышенным разнообразием морфотипов микориз, сформированных на корнях данной особи (рис.3). В этих условиях всходы, на корнях которых

представлено более двух морфотипов микориз, имеют побег на 40-60% более длинный, чем всходы с одним морфотипом микориз. В импактной зоне, всходы, имеющие один морфотип, не отличаются по жизненному состоянию от растений с широким набором морфотипов микориз.



Рис 3 Зависимость длины побега, сформированного за два года, от числа морфотипов микориз, зарегистрированных на корнях одного растения в разных зонах техногенной нагрузки. 1 — 1 морфотип, 2 — 2 морфотипа, 3 — 3 и более морфотипов микориз

Обсуждение результатов

Прежде, чем обсуждать собственно полученные результаты, рассмотрим, как изменяются условиях обитания для всходов пихты при сильном загрязнении. Прямых исследований в этом направлении не проводилось. Одним из ярко выраженных последствий техногенного загрязнения в исследуемом районе является накопление толстого слоя лесной подстилки (Воробейчик и др., 1994; Воробейчик 1995). Этот субстрат, вероятно, не-благоприятен для роста всходов, так как он подвержен большим колебаниям влажности, токсичен и обеднен доступными формами биогенных элементов (Воробейчик и др., 1994). В надземной сфере, где основным лимитирующим фактором для всходов является свет, при загрязнении складываются более благоприятные условия, по сравнению с фоновыми сообществами, - в силу разрушения древесного яруса и почти полного отсутствия затеняющих почву лесных растений (Воробейчик и др., 1994). В целом, по нашему мнению, условия для роста и развития всходов в импактной зоне изменяются в худшую сторону, по сравнению с ненарушенными сообществами. Предположению о преимущественно негативном влиянии на всходы эдафических факторов, соответствуют приведенные результаты, показывающие, что строение подземных органов в условиях загрязнения изменяется больше, чем надземных.

В импактной зоне часто отмечено повреждение апикальной меристемы главного корня всходов (почернение, отмирание), происходящее, вероятно, из-за токсического действия поллютантов (Tischner et all., 1983; Blaschke, 1986; Ильин, 1991). С этим обстоятельством может быть связано как уменьшение длины главного корня, так и сильное развитие боковых корней (Окишев, 1978; Ставрова, 1990). Характерно, что и в фоновых условиях боковые корни у пихточек присутствовали только в том случае, если главный корень был поврежден. Отметим, что в литературе встречаются и несколько иные объяснения факту наращивания длины корней под влиянием загрязняющих веществ (Ставрова, 1990; Ильин, 1991).

Известно, что эффективность работы корневых систем древесных растений в неблагоприятных условиях ниже, чем в оптимальных, что часто определяет формирование большой массы всасывающих корней в неблагоприятных условиях (Орлов, Кошельков, 1971; Абражко, 1973; Абражко, Абражко, 1996). Поэтому лучшее развитие подземных органов в условиях загрязнения можно рассматривать как реакцию на общую пессимизацию эдафических условий, направленную на преодоление повреждающих (или снижающих эффективность функционирования корней) внешних воздействий, обусловленных техногенными факторами.

Вполне ожидаемыми явились результаты, свидетельствующие о положительной корреляции между жизненным состоянием всходов и развитием их подземных органов, так как данный вывод отражает простые аллометрические зависимости между частями одного организма и демонстрировался неоднократно (Valdes, 1985; Last et all., 1989). Можно указать лишь на то существенное обстоятельство, что именно в импактной и буферной зонах эта связь прослеживается наиболее ясно, что, по нашему мнению, свидетельствует и о большей функциональной нагрузке на всасывающий аппарат всходов в этих зонах.

Несмотря на отсутствие какой-либо динамики такого показателя как интенсивность микоризной инфекции в градиенте загрязнения, вблизи предприятия у части особей с плохим жизненным состоянием интенсивность микоризации резко понижена. Можно считать, что в этих условиях определенная доля особей пихты оказывается в условиях, когда формирование микориз на сосущих корнях затруднено и протекает не столь эффективно, как обычно. Таким образом, интенсивность микоризации сосущих корней в условиях загрязнения является одной из существенных характеристик, определяющей успешность развития всходов.

Причинами лучшего развития всходов, имеющих несколько морфотипов микориз в условиях фонового и среднего загрязнения, может быть эффективное функционирование разных типов микориз в разных диапазонах температуры, влажности и других факторов (Шубин, 1988). Можно поэтому предполагать, что всходы, имеющие несколько различных микориз, оказываются лучше обеспечены минеральными элементами, чем те, на корнях которых представлен только один тип микориз. В условиях, резко неблагоприятных для функционирования всасывающего аппарата растений, специфические особенности, характерные для микориз разного строения, по всей видимости, утрачиваются; решающее значение приобретает сам факт формирования микориз - неважно, каких конкретно.

Таким образом, во-первых, в условиях интенсивного аэротехногенного загрязнения у двулетних особей пихты не наблюдается угнетения ростовых процессов в надземной сфере, а подземные органы (корневые системы и микоризы) развиваются лучшими темпами; во-вторых, при любом уровне загрязнения атрибутом успешного развития всходов является хорошо развитый всасывающий аппарат. Кроме того, есть основания

предполагать что при произрастании на ненарушенных и на загрязненных территориях наиболее существенными, ключевыми для развития всходов оказываются параметры, характеризующие процесс микоризообразования с различных сторон.

В целом, по нашему мнению, охарактеризованные изменения в строении подземных органов всходов в условиях загрязнения, с одной стороны, вызваны техногенной нагрузкой, а с другой, - отражают реакции, направленные на приспособление к существованию в данных условиях. Необходимо учитывать, что в рассмотренном нами случае и испытывают внешнее негативное воздействие и, соответственно, осуществляют адаптивные реакции как растения, так и их микоризные партнеры, находящиеся в симбиотическом взаимодействии

ЛИТЕРАТУРА

- Абражко В И , Абражко М А К характеристике роста всходов ели (*Picea abies*, *Pinaceae*) в коренных сообществах южной тайги // Бот журн 1996 Т 81 №3 С 101-108
- Абражко М А Закономерности распределения и фракционный состав биомассы подземных частей // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги Л Наука, 1973 С 109-117
- Веселкин Д В Разнообразие микориз темнохвойных видов при загрязнении // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне Екатеринбург, 1997 С 45 -51
- Воробейчик Е Л Изменение мощности лесной подстилки в условиях химического загрязнения // Экология 1995 №4 С 278-284
- Воробейчик Е Л , Садыков О Ф , Фарофонтов М Г Экологическое нормирование техногенных изменений наземных экосистем (локальный уровень) Екатеринбург Наука, 1994 280 с
- Ильин В Б Тяжелые металлы в системе почва-растение Новосибирск Наука 1991 149 с
- Кайгородова С Ю , Воробейчик Е Л Трансформация некоторых свойств се-рых лесных почв под действием выбросов медеплавильного комбината // Экология 1996 №3 С 187 -193
- Окишев Б Ф К сравнительной экологической характеристике ели и пихты // Экология хвойных Уфа 1978 С 22-50
- Орлов А Я Кошельков С П Почвенная экология сосны М Наука,1971 322 с
- Селиванов И А Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза М Наука, 1981 232 с
- Ставрова Н И Влияние атмосферного загрязнения на возобновление хвойных пород // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение Л Наука, 1990 С 121 144
- Шубин В И Микоризные грибы Северо-Запада Европейской части СССР

- (Экологическая характеристика) Петрозаводск, 1988 214 с
- Blaschke H Einflus von saurer Beregnung und Kalkung auf die Biomasse und Mykorrhizierung der Feinwurzel // Forstwiss Cbl 1986 Bd 105 S 324-329
- Danielson R M , Pruden M The ectomycorrhizal status of urban spruce // Mycologia 1989 V 81 a3 P 335-341
- Heyser W , Iken J , Meyer F H Baumschaden und Mykotrophie // Allg Forstz 1988 Bd 42 243 S 1174-1175
- Kumpfert W , Heyser W Zinc accumulation in beechmycorrhizae - a mechanism of zinc tolerance ? // Ecol and Appl Aspects of Ecto - and Endomycorrhizal Assoc Praha, 1989 P 279 -283
- Last F T , Wilson J , Mason P A Numbers of mycorrhizas and the growth of *Picea sitchensis* - what is the relationship ? // Ecol and Appl Aspects of Ecto - and Endomycorrhizal Assoc Praha, 1989 P 293 - 298
- Mejstrik V Ectomycorrhizas and forest decline // Ecol and Appl Aspects of Ecto - and Endomycorrhizal Assoc Praha, 1989 P 325-338
- Metzler B , Oberwinkler F *Pinus sylvestris* mycorrhizae and their reaction to acidity in vitro - aspects of bioindication // Ecol and Appl Aspects of Ecto - and Endomycorrhizal Assoc Praha, 1989 P 339-342
- Tischner R , Keiser U , Hutterman A Untersuchungen zum Einfluss von Aluminium-Ionen auf das Wachstum von Fichtenkeimlingen in Abhangigkeit von pH-Wert // Forstwiss Cbl 1983 Bd 102 S 329-336
- Valdes M Survival and growth of pines with specific ectomycorrhizae after 3 years on a highly eroded site // Can J Bot 1985 V 64 a4 P 885-888
- Wilkinson D M , Dickinson N M Metal resistance in trees the role of mycorrhizae / / Oikos 1995 V 72 a2 P 298-300
- Willenborg A , Schmitz D , Lelley J Effects of environmental stress jn factor on ectomycorrhizal fungi in vitro // Can J Bot 1990 V 68 ?8 P 1741-1746

ОСТАТКИ БОЛЬШОГО ПЕЩЕРНОГО МЕДВЕДЯ ИЗ ПЕЩЕР СРЕДНЕГО УРАЛА

A.A.Воробьев

Институт экологии растений и животных, г Екатеринбург

На Среднем Урале известно немало местонахождений остатков большого пещерного медведя. Часть из них содержит большое количество костей этого вида. Однако до сих пор не проведено анализа морфометрии скелета пещерного медведя, и не изучена тафономия местонахожде-

ний его остатков. Тем не менее, эти данные важны для характеристики этологии и экологии этих вымерших животных.

Исходя из этого, цель данной работы - описание местонахождений остатков большого пещерного медведя на Среднем Урале, реконструкция процессов их формирования и некоторых биологических особенностей этого вида.

Для успешного достижения этой цели необходимо решить следующие задачи:

1. Выявить все известные местонахождения остатков пещерного медведя.

2. Выделить среди них основные типы.

3. Реконструировать процессы формирования местонахождений на основании:

а) степени сохранности костей;

б) состава элементов скелета (соотношения разных отделов);

в) возрастного состава.

4. На основании данных по экологии и этологии современных медведей провести реконструкцию некоторых черт биологии большого пещерного медведя.

Материал и методика

Для решения первых двух задач был использован литературный и оригинальный материал. Тафономический анализ проведен на основе коллекций из пещеры Геологов-3 ($n=3361$) и из пещеры Тайн ($n=12573$). Обе пещеры, по классификации Н.Д.Оводова (1979), горизонтально-наклонного типа с коридоро-образными ходами и небольшими гротами.

Пещера Геологов-3. Рыхлые отложения в этой пещере представляют собой типичный пещерный суглинок желто-коричневого цвета. Мощность его колеблется от 0.8 до 1.5 м. Костные остатки коричневато-палевого цвета находятся по всей толще рыхлых отложений без стерильных прослоек. В одном из гротов этой пещеры на ровном участке пола неизвестными лицами в 1991 г. был заложен шурф. Костный материал из этого шурфа был собран сотрудниками ИЭРиЖ УрО РАН. Рядом, на наклонном участке пола, сотрудниками ИЭРиЖ был заложен еще один шурф.

Пещера Тайн. Рыхлые отложения в этой пещере также представлены пещерным суглинком темно-коричневого цвета, мощностью от 0.5 до 1.2 м. Костные остатки желто-коричневого цвета, располагаются по всей толще рыхлых отложений без стерильных прослоек и в больших количествах - на поверхности пола; многие - с натеками солей кальция, некоторая доля костей имеет следы химического выветривания. Как показали дальнейшие исследования, часть костей из рыхлых отложений имела аналогичные следы, то есть, кости с поверхности с натеками кальцита - это остатки, находящиеся здесь *in situ*, а корродированные кости оказались на поверхности в результате раскопок, произведенных неизвестными лицами. Пол пещеры

был разбит на 2 участка, дальний и ближний, и с их поверхности были собраны все кости. В конце 70-х годов нашего века местный краевед Е.П.Близнецова заложил шурф на границе дальнего и ближнего участка, из которого была получена коллекция костных остатков, переданная им в ИЭРиЖ. В 1993 г. значительная часть рыхлых отложений ближнего участка была раскопана неизвестными лицами. Кости с поверхности отвалов этого раскопа были собраны сотрудниками ИЭРиЖ.

Таким образом, материал представляет собой 6 выборок:

1 - Пещера Геологов-3, шурф на наклонном участке грота (1203 кости);

2 - Пещера Геологов-3, шурф на ровной площадке (2158 костей);

3 - Пещера Тайн, сбор с поверхности в дальней части (1780 костей);

4 - Пещера Тайн, сбор с поверхности в ближней части (3913 костей);

5 - Пещера Тайн, шурф Е.П.Близнецова (2636 костей);

6 - Пещера Тайн, раскоп неизвестных лиц (4244 кости).

В качестве эталона для сравнения, как выборка 7, было взято соотношение костей в полном скелете медведя.

При сборе материала не производилось промывки, поэтому в выборках занижено количество костей, имеющих мелкие размеры. Однако единство методики сбора позволяет проводить сравнение выборок между собой. Отсутствие стерильных прослоек в костеносном слое говорит о непрерывности процесса накопления костей, вероятно, в позднем плейстоцене. Поскольку абсолютных датировок нет, то выборки не могут быть соотнесены с конкретным периодом существования популяций.

Полученный костный материал описывали и промеряли по стандартной методике. При описании сохранности кости отмечали степень кородированности, наличие натеков кальцита и погрызов, характер раздробленности. Каждую кость относили к одной из возрастных групп, на основании следующих критериев:

- **взрослые** - кости с приросшими эпифизами, буграми и хорошо развитым рельефом, т.е. полностью сформированные;

- **полувзрослые** - мало отличающиеся от взрослых размерами, но с неприросшими эпифизами и слабо выраженным рельефом;

- **молодые** - сильно отличающиеся как размерами, так и наличием пористости на боковых поверхностях концов диафизов и несформированностью суставных элементов;

- **новорожденные и эмбрионы** - самая маленькая размерная группа с сильной пористостью поверхности и неоформленностью суставовнесущих частей.

Для анализа состава элементов скелета они были объединены в отдельы:

1. **Череп** - череп, нижняя челюсть, изолированные зубы и подъязычная кость;

2. **Оsseovoy скелет** - позвонки, ребра, грудина и бакулум;

3. Пояса конечностей - лопатка и таз;

4. Проксимальный отдел конечностей - плечевая, локтевая, лучевая, бедренная, большая и малая берцовые кости, коленная чашечка,

5. Дистальный отдел конечностей - карпальные, тарзальные, сесамо-видные кости, метаподии и фаланги.

Анализ материала

На Среднем Урале известно 8 местонахождений большого пещерного медведя, из них 6 - на западном склоне и 2 - на восточном. Такое неравномерное распределение связано со слабым развитием карстовых пород (известняков) на восточном склоне (Борисевич, 1968). Изучение видового состава остатков из этих местонахождений выявило следующую картину:

Таблица 1. Видовой состав костных остатков из гротов и пещер Среднего Урала.

Вид	Местонахождение *							
	Восточный склон		Западный склон Урала					
	Зот	Без	Бо	БГ	Чк	Ур	Геол	Тайн
<i>Lepus tanaiticus</i> - Донской заяц					1	1		
<i>Lepus</i> sp - Заяц	13	47	776	+				4
<i>Ochotona pusilla</i> - Степная пищуха				+				
<i>Citellus</i> sp - Суслик				+				
<i>Marmota</i> sp - Сурок	10	19		+				
<i>Castor fiber</i> - Бобр								1
<i>Microtinae</i> - Полевковые					2	5		
<i>Rodentia</i> - Грызуны								2
<i>Canis lupus</i> - Волк	2	8	10	+			2	
<i>Canis</i> sp								4
<i>Alopex lagopus</i> - Песец	14	15	35	+				1
<i>Vulpes vulpes</i> - Лисица		7	7	+			1	
<i>Ursus spelaeus</i> - Пещерный медведь	15	7	21	+	3	3	3361	13369
<i>Martes</i> sp - Кунница			1	+			4	1
<i>Gulo gulo</i> - Росомаха		2		+				
<i>Meles meles</i> - Барсук				+				2**
<i>Mustelidae</i> - Куньи			7	+				1
<i>Crocuta spelaea</i> - Пещерная гиена				+				
<i>Panthera spelaea</i> - Пещерный лев				+				13
<i>Mammuthus primigenius</i> - Мамонт				+	2			
<i>Equus uralensis</i> - Уральская лошадь				+	80			
<i>Equus</i> sp - Лошадь	472	96	27			8		2
<i>Coelodonta antiquitatis</i> - Носорог	17	8	2		2	1		
<i>Megaloceros giganteus</i> - Гигантский олень				+	2			
<i>Alces alces</i> - Лось				+				
<i>Rangifer tarandus</i> - Северный олень	134	123	192	+	20	9	80**	5
<i>Bison priscus</i> - Бизон	46	21	5	+	10			
<i>Saiga tatarica</i> - Сайга	37	25	20			2		1
<i>Ovibos moschatus</i> - Овцебык							++*	++*
<i>Chiroptera</i> - Рукокрылье								
<i>Aves</i> - Птицы			710		2	10	1	16

- * БГ - Гrot «Большой Глухой» (Кузьмина, Саблин, 1991): 58°16' с.ш., 57°59' в.д.; Боб - Гrot Бобылек (Улитко, 1994): 56°19' с.ш., 57°39' в.д; Без - Гrot Безымянный (Петрин, Смирнов, 1977): 56°54' с.ш., 62°05' в.д; Зот - Гrot Зотинский 1 (Петрин, Смирнов, 1977): 56°11' с.ш., 61°42' в.д; Чк - Гrot «Черные кости» (Кузьмина, 1975): 59°20' с.ш., 57°40' в.д; Ур - Траншея Урса (Кузьмина, 1975): 59°12' с.ш., 57°38' в.д; Геол - Пещера Геологов-3: 58°46' с.ш., 57°43' в.д; Тайн - Пещера Тайн: 59°25' с.ш., 57°43' в.д.
- ** Кости голоценовой сохранности.

Из таблицы 1 видно, что местонахождения делятся на 2 основных типа: предвходовые гроты, откуда происходит немного остатков большого пещерного медведя, сопоставимое по количеству с другими видами хищников, и пещеры, где находят почти исключительно кости медведя, причем количество их значительно превосходит число остатков других видов. Это свидетельствует о том, что в гротах медведи гибли крайне редко, в отличие от внутренних частей пещер. Поэтому реконструировать процессы формирования местонахождений можно только при использовании материалов из пещер.

Для выявления особенностей тафономии местонахождений большого пещерного медведя было подсчитано количество корродированных (имеющих следы химического выветривания), кальцинированных (с налетами солей кальция) и погрызенных костей.

Таблица 2. Отношение количества корродированных, кальцинированных и погрызенных костей к общему числу.

Пещера	№ выб.	Коррозия экз.	Кальцит экз.	Покусы экз.	Общее кол-во
Геологов-3	1	1	0.1	11	1.0
	2	64	3.0	18	0.8
Тайн	3	53	2.7	378	19.6
	4	226	5.3	704	16.6
	5	169	5.7	194	6.6
	6	1880	44.3	161	3.8
				21	0.5
					4244

Из таблицы 2 следует, что корродированность характерна для костей, происходящих из раскопов, то есть в пещерных отложениях скорость коррозии была выше, чем на поверхности пола. Кости на поверхности пола постепенно покрывались налетом кальцита. И коррозия, и отложение кальцита напрямую зависят от уровня влажности. Хорошо видно, что тафономические данные отражают разный характер увлажненности обеих пещер, а также разных участков одной пещеры. Кости с патологическими и тератологическими изменениями единичны. Погрызов не оказалось, зато были кости с единичными покусами. Судя по расположению

зубов и диаметрам покусов, они сделаны медвежатами. Нет костей со следами порубов или порезов.

Также был вычислен коэффициент раздробленности, представляющий собой соотношение числа фрагментов костей к общему количеству. Для этого использовались только кости, отнесенные к группе взрослых и полуувзрослых особей

Таблица 3. Отношение числа фрагментов к общему количеству костных остатков, %.

Отдел скелета	Геологов-З			Пещера Тайн		
	1	2	3	4	5	6
1 Череп	85 2	60 9	80 0	95 2	93 8	97 1
2 Осевой скелет	85 6	75 0	83 2	78 2	80 4	75 1
3 Пояса конечностей	100 0	92 9	100 0	97 7	85 7	100 0
4 Проксимальная часть конечностей	70 6	78 7	92 1	87 9	77 8	73 5
5 Дистальная часть конечностей	17 0	6 4	22 2	11 7	25 1	10 3

Сравнение показывает, что фрагментация в обеих пещерах одинакова. Учитывая характер залегания костей в слое и характер их разрушения, можно предположить, что фактор, приведший к фрагментации, был одинаков. Судя по характеру изломов, разрушение костей происходило как в древности (деятельность пещерных медведей и гравитационные обрушения), так и в современности (повреждение туристами при раскопках и хождении). Также из таблицы 3 видно, что степень разрушения зависит исключительно от размера кости и ее механической прочности.

Было проведено сравнение разных выборок по соотношению отделов скелета.

Таблица 4. Соотношение отделов скелета в разных выборках

Отдел скелета	1	2	3	4	5	6	7	
1 Череп	экз %	326 27 1	354 16 4	406 22 8	649 16 6	561 21 3	606 14 3	44 19 4
2 Осевой скелет	экз %	524 43 6	1038 48 1	507 28 5	1657 42 3	1049 39 8	1873 44 1	65 28 6
3 Пояса конечностей	экз %	58 4 8	144 6 7	103 5 8	229 5 9	83 3 1	172 4 0	4 1 8
4 Проксимальная часть конечностей	экз %	98 8 1	326 15 1	567 31 8	896 22 9	583 22 1	809 19 1	14 6 2
5 Дистальная часть конечностей	экз %	197 16 4	296 13 7	197 11 1	482 12 3	360 13 7	784 18 5	100 44 0

Как следует из этой таблицы, наблюдается сходная картина по всем выборкам. Везде занижена доля дистального отдела скелета, что связано с малой вероятностью их находки (из-за размеров). Проксимальных же

элементов конечностей и их поясов, напротив, больше нормы. По-видимому, это произошло из-за их крупных размеров и их большой фрагментированности (табл. 3). Та же, но несколько сглаженная картина, наблюдается и по осевому скелету. По черепу определенные выводы сделать трудно, так как здесь противостоят два разнонаправленных фактора. С одной стороны, это большая вероятность распадения черепа на отдельные куски, каждый из которых может быть определен и посчитан. С другой - часть черепов из некоторых выборок наверняка была изъята (украшена туристами).

Для качественного анализа разных выборок я применил кластерный анализ, по результатам которого построена дендрограмма.

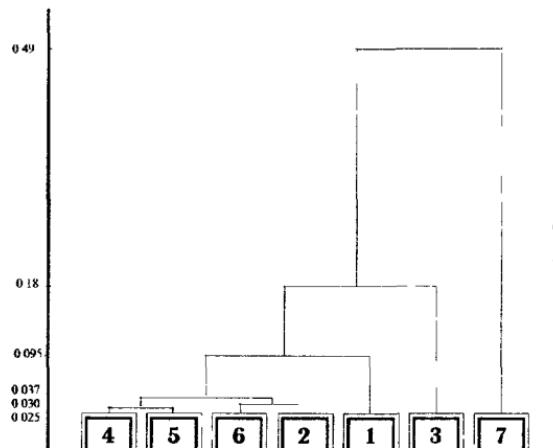


Рис. 1
Сходство разных выборок
по соотношению отделов
скелета

Из рисунка 1 можно сделать следующие выводы. В пещере Геологов-3 наклонный участок (выборка 1) принципиально отличен от расположенной рядом площадки (выборка 2), которая больше похожа на сборы из шурfov и ближней части пещеры Тайн (выборки 4, 5, 6). Дальняя часть пещеры Тайн (выборка 3) представляет собой особый комплекс. Но все эти выборки по сравнению с полным скелетом очень похожи, что лишний раз подтверждает принадлежность пещер к одному тафономическому типу и сходство процессов их формирования.

Чтобы количественно охарактеризовать возрастные группы и обосновать закономерность их выделения, я проанализировал размерные показатели большой берцовой кости из пещеры Геологов-3 (выборки 1 и 2).

На рисунке 2 хорошо видно, что выделились размерные группы, разделенные хиатусами, что говорит о гибели в определенный период года. Наличие костей новорожденных и эмбрионов свидетельствует о гибели беременных самок. То есть этот период года - зима. Таким образом, этим размерным группам можно придать статус возрастных. Интересен факт наличия среди молодых особей двух скоплений много «мел-

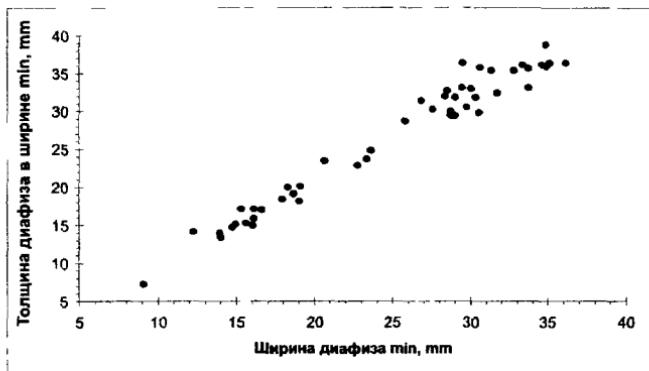


Рис. 2. Соотношение ширины и толщины диафиза большой берцовой кости.

ких» и значительно меньше «крупных» особей. На основании биологии этот факт объясняется довольно просто. Как известно, у бурого медведя половозрелость наступает на 3-4 году жизни (Строганов, 1962; Гептнер и др., 1967). Вполне закономерна будет экстраполяция этого и на пещерного медведя. Таким образом, молодые медвежата, гибнущие во время спячки в пещере, должны были отличаться в размерах (из-за разного возраста во время гибели). Следовательно, у нас присутствуют две различающиеся размерно-возрастные подгруппы среди молодых особей.

Для изучения возрастной структуры каждой выборки я вычислил соотношение разных возрастных групп. Для этого был проведен анализ соотношения минимальной ширины и толщины диафиза 4 элементов проксимального отдела скелета: плечевой, лучевой, бедренной и большой берцовой костей. По размерным показателям сделаны двумерные графики. На основании их, учитывая морфометрические возрастные признаки костей, каждую кость относили к тому или иному возрастному классу. Затем данные по каждой выборке объединяли.

Из таблицы 5 следует, что в обеих пещерах доля новорожденных, молодых и полувзрослых особей (т.е. погибших в течение первых четырех лет жизни) больше, чем взрослых. Наличие костей эмбрионов и новорожденных, как и результаты рисунка 2, свидетельствуют о гибели самок и новорожденных в процессе зимней спячки. Между тем, у нас имеется большое количество костей особей разного возраста - от неродившихся медвежат до матерых самцов (о присутствии самцов среди погибших медведей говорит наличие бакулюмов). Медведи, как это известно из их этологии, не ложатся в спячку большими группами (Данилов и др., 1993). Поэтому можно полагать, что и пещерные медведи залегали в спячку поодиночке (самцы или самки) или по 2 - 3 особи (самки с разно-

Таблица 5. Соотношение возрастных групп в разных выборках

Выборка	Взрослые	Полу-взрослые	Молодые	Новорожденные	Всего
Геологов-3 экз (Выборки 1,2) %%	73 34.0	12 5.6	125 58.1	5 2.3	215 100.0
Выборка 3 экз %%	88 28.9	14 4.6	202 66.2	1 0.3	305 100.0
Выборка 4 экз %%	42 9.2	24 5.3	373 81.6	18 3.9	457 100.0
Выборка 5 экз %%	43 14.2	3 1.0	230 76.2	26 8.6	302 100.0
Выборка 6 экз %%	79 20.6	10 2.6	255 66.6	39 10.2	383 100.0
Среднее по пещере Тайн %%	17.4	3.5	73.3	5.8	100.0

взрослыми детенышами). Таким образом, обе пещеры являлись местом зимовки окрестных популяций пещерных медведей, во время которых от разных причин (недостаточные жировые запасы, болезни, старость и т.д.) медведи гибли (Воробьев, 1995). Так происходило накопление рассматриваемого костного материала.

Выводы

1. Выделено два тафономических типа местонахождений большого пещерного медведя на Среднем Урале: предходовые гроты, накопление костей в которых происходило случайным образом, и пещеры с большим количеством остатков медведей.
2. Ни человек, ни какие-либо дегенеративные изменения не были причиной вымирания популяций большого пещерного медведя на Среднем Урале.
3. Пещеры Геологов-3 и Тайн довольно длительное время служили местами зимовок окрестных популяций большого пещерного медведя.
4. На зимовку приходили единичные особи (максимум три: самка с двумя разновозрастными медвежатами).
5. По выборкам из пещер Геологов-3 и Тайн можно говорить о высокой смертности пещерных медведей до достижения репродуктивного возраста, особенно в первый год жизни.
6. Все материалы, собранные в пещере Тайн, следует рассматривать в совокупности, так как они достаточно однородны. То же относится и к материалам из пещеры Геологов-3, где мы имеем дело с единым комплексом.

ЛИТЕРАТУРА

- Борисевич Д В Рельеф и геологическое строение // Урал и Приуралье М Наука, 1968 С 19-81

- Воробьев А А Тафономический анализ остатков большого пещерного медведя из пещеры Тайн // Механизмы поддержания биологического разнообразия Мат конф Екатеринбург, 1995 С 30-32
- Данилов П И , Туманов И Л Русаков О С Бурый медведь Северо-запад Европейской территории России // Медведи М Наука, 1993 С 21-37
- Гептнер В Г Наумов Н П , Юргенсон П Б и др Морские коровы и хищные // Млекопитающие Советского Союза М Высшая школа, 1967 Т 2 Ч 1 С 397-491
- Кузьмина И Е Некоторые данные о млекопитающих Среднего Урала в позднем плейстоцене // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода № 43 М Наука, 1975 С 63-77
- Кузьмина И Е , Саблин М В Остатки млекопитающих из грота «Большой Глухой» на Среднем Урале // Проблемы историко-культурной среды Арктики Сыктывкар, 1991 С 77-78
- Оводов Н Д Палеофаунистическое изучение пещер // Общие методы изучения истории современных экосистем М Наука, 1979 С 102-128
- Петрин В Т , Смирнов Н Г Палеолитические памятники в гротах Среднего Урала и некоторые вопросы палеолитоведения Урала // Археологические исследования на Урале и в Западной Сибири Свердловск, 1977 С 56-71
- Стrogанов С У Звери Сибири Хищные М , 1962 458 с
- Улитко А И Новые данные по фауне крупных млекопитающих из грота Бобылек // Биота Урала Инф мат Екатеринбург, 1994 С 46-47

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОЙ НАГРУЗКИ

A.B.Гилев

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

В настоящее время все большее внимание уделяется влиянию антропогенных факторов на муравьев С конца 70-х годов изучается влияние рекреационной нагрузки (Самошилова, Резникова, 1979, Седов, 1979 и др), сельского и лесного хозяйства (Дмитриенко, Петренко, 1976, Малоземова, 1976 и др) В связи с ростом техногенного загрязнения начались исследования влияния промышленных выбросов на муравьев (Блинов, 1987, а,б, Демченко, 1991 и др) При этом основное внимание традиционно уделяется сообществу муравьев в целом У рыжих лесных муравьев (*Formica s str*) изучаются в основном легко регистрируемые показатели такие как плотность поселений, размеры муравейников и т д Год раздо меньшее внимание уделяется влиянию антропогенных факторов на

морфологические признаки муравьев. В связи с этим целью нашей работы было изучение изменчивости количественных и качественных признаков рабочих особей рыжих лесных муравьев в условиях техногенной нагрузки.

Материал и методика

Сбор материала проводился в июле - августе 1992 г. в зоне воздействия Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ). Подробное описание района исследований приведено в работе Е.Л.Воробейчика и др.(1994). Результаты исследования видового состава и плотности гнезд муравьев в градиенте техногенной нагрузки опубликованы ранее (Гилев, 1994). Всего в районе исследований обнаружено 12 видов муравьев, из них 5 видов рыжих лесных муравьев. В импактной и фоновой зоне доминировал *Formica lugubris* Zett., а в буферной был представлен только *F. aquilonia* Yart.

Для исследования морфологии рабочих особей из каждой семьи была взята выборка по 50-80 муравьев. Изучались частоты встречаемости дискретных вариаций окраски передне- и среднегруди (описание вариаций см: Гилев, 1993). В качестве размерной характеристики была использована длина груди (табл.).

Район исследований отличается сложным рельефом. Импактная зона представляет собой лесистый увал, одним склоном обращенный к заводу. Естественно, разные склоны подвергаются различному воздействию поллютантов. Поэтому представляется целесообразным объединить муравейники в группы по их локализации (рис. 1): ИМПАКТ-1 - склон, обращенный к заводу (2 гнезда); ИМПАКТ-2 - вершина увала (4 гнезда); ИМПАКТ-3 - склон, обращенный от завода (3 гнезда); ФОН - участок в 20 км от завода (2 гнезда).

Данные обрабатывались при помощи факторного анализа (Иберла, 1980). В настоящем исследовании нас интересовали прежде всего различия между объектами (отдельными гнездами), поэтому была использована Q-техника факторного анализа, позволяющая сравнивать объекты по набору признаков, в качестве которых были взяты частоты вариаций окраски и доли крупных и мелких муравьев в выборке.

Результаты и обсуждение

Факторный анализ, проведенный по всему комплексу морфологических признаков, показал, что изученные семьи *F. lugubris* отчетливо распадаются на две группы (рис. 2). В первой группе оказываются оба гнезда из ИМПАКТ-1 и одно гнездо из ИМПАКТ-2 , а во второй - все остальные, включая фон.

Следует особо сказать о муравейнике из зоны ИМПАКТ-2, оказавшемся в первой группе. Это гнездо находится в условиях затенения ниж-

Таблица. Изменчивость длины груди (в ед. окуляр-микрометра, х0,25 мм) и вариаций окраски (%) у рабочих особей муравьев *F. lugubris*

Зона, муравейник	Длина груди	Длина груди для варианта Рп ₃	Окраска переднегруди, %						Окраска среднегруди, %					
			Pn ₁	Pn ₂	Pn ₃	Pn ₄	Pn ₅	Pn ₆	Mn ₁	Mn ₂	Mn ₃	Mn ₄	Mn ₅	
Импакт1	1	8 34± 0 10	8 73± 0 12	0	0	38	31	24	7	0	1	53	31	15
	2	8 40± 0 21	9 41± 0 42	2	11	19	22	32	14	17	2	48	25	8
Импакт2	1	9 83± 0 15	10 53± 0 24	0	6	26	59	9	0	26	5	48	20	2
	2	8 51± 0 14	8 84± 0 21	16	6	27	26	23	2	25	0	54	15	6
	3	10 38± 0 18	11 00± 0 15	0	4	44	18	31	2	18	0	67	16	0
	4	10 53± 0 11	10 82± 0 09	6	4	66	4	17	3	29	0	68	3	1
Импакт3	1	9 47± 0 19	10 28± 0 17	0	8	42	12	37	2	22	0	57	17	5
	2	10 07± 0 18	10 63± 0 16	0	0	37	53	9	0	37	2	40	19	2
	3	10 09± 0 21	10 56± 0 19	7	26	33	07	22	4	17	2	46	30	6
Фон	1	10 04± 0 21	10 56± 0 29	7	9	30	31	17	6	24	0	44	20	11
	2	10 18± 0 17	10 88± 0 13	0	16	36	27	20	0	14	0	73	14	0

ними ветвями ели. Муравьи обитают только в освещенной части купола и, по мере роста ветвей, постоянно его надстраивают. Вследствие этого муравейник в плане имеет необычную вытянутую форму, достигая в длину более 2 м при ширине менее 0,5 м. Затенение ухудшает микрокли-

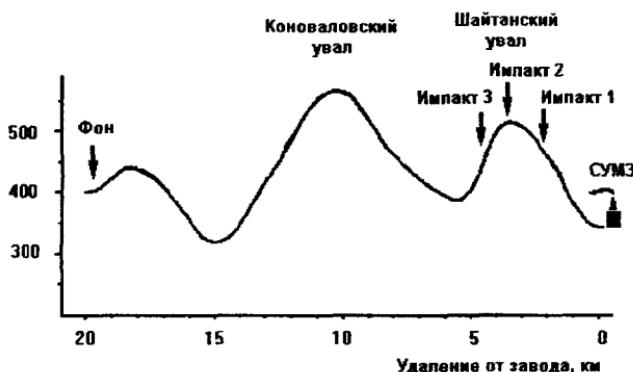


Рис. 1. Рельеф района исследований и локализация муравейников *F. lugubris* (по оси абсцисс — расстояние до источника выбросов, км; по оси ординат — высота над уровнем моря, м.)

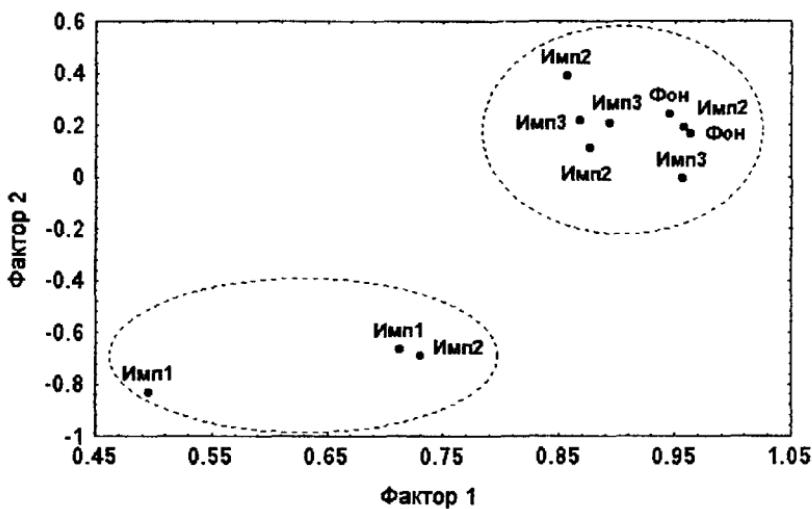


Рис. 2. Результаты факторного анализа изменчивости рабочих особей *F. lugubris* по признакам размера и окраски (одна точка — один муравейник).

мат гнезда, способность семьи к терморегуляции, и поэтому является очень неблагоприятным фактором для муравьев (Длусский, 1967). Таким образом, данное гнездо находится явно в неблагоприятных условиях. Поэтому его попадание в первую группу может свидетельствовать о том,

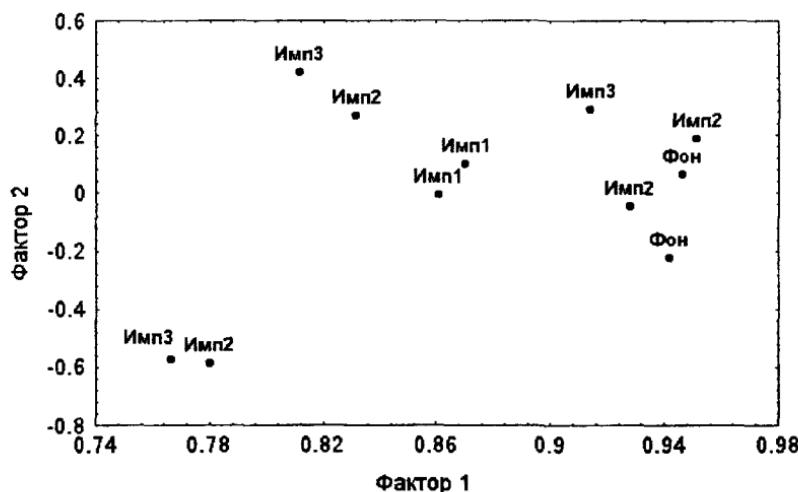


Рис.3. Результаты факторного анализа изменчивости *F lugubris* по признакам окраски (одна точка — один муравейник).

что и другие гнезда, входящие в ее состав, испытывают какие-либо неблагоприятные воздействия. Для гнезд из ИМПАКТ-1 таким воздействием, вероятнее всего, является непосредственно техногенное загрязнение, либо вызванное им нарушение среды обитания муравьев.

Вторая группа гнезд может условно считаться благополучной, так как в ней оказываются все гнезда из фоновой зоны. Попадание в эту группу гнезд из ИМПАКТ-2 и -3 отчетливо демонстрирует влияние рельефа. Шайтанский увал в значительной степени ослабляет влияние техногенного загрязнения и муравьи в этих зонах характеризуются отсутствием заметных морфологических отличий от фоновой зоны, что свидетельствует об относительно благоприятных условиях существования. Экранирующее действие гористого рельефа в районе СУМЗа отмечалось ранее и для населения птиц (Бельский и др., 1994).

Из таблицы следует, что муравьи из «неблагополучной» группы характеризуются в среднем меньшими размерами (однофакторный дисперсионный анализ показал высокую достоверность различий: $F = 14,2$; $p < 0,01$). Это хорошо согласуется с данными В.В. Блинова (1987а) об уменьшении среднего веса муравьев под действием выбросов химического предприятия. Вероятно, различия между этими двумя группами, обнаруженные при помощи факторного анализа, определяются прежде всего размерными характеристиками рабочих особей. Действительно, при исключении

из рассмотрения размеров и проведения анализа с использованием только частот вариаций окраски различие между «благополучной» и «неблагополучной» группами практически исчезает (рис. 3). На первый план выступают межсемейные различия, причем можно предполагать, что межсемейная изменчивость в зонах ИМПАКТ-2 и -3 выше, чем в ИМПАКТ-1 и фоновой.

Ранее было установлено, что пигментация рабочих особей рыжих лесных муравьев коррелирует с размерами: мелкие муравьи окрашены темнее, крупные - светлее (Длусский, 1967). Наши данные показывают, что эта закономерность справедлива для муравьев из отдельно взятого гнезда. Однако в каждом гнезде одного и того же вида эта зависимость носит своеобразный характер и муравьи одного размерного класса из разных гнезд могут сильно отличаться по характеру пигментации (Гилев, 1995, 1997).

В данном случае, несмотря на значительные различия в размерах рабочих особей, изученные гнезда не различаются по частотам рисуночных морф. Это означает, что одинаковые варианты рисунка в разных семьях *F. lugubris* свойственны рабочим разного размера. Чтобы убедиться в этом, достаточно сравнить размеры муравьев с одним и тем же вариантом окраски. В таблице в качестве примера приведена средняя длина груди муравьев, имеющих вариант окраски 3 переднегруди. Легко видеть, что в «неблагополучной» группе этот вариант характерен для более мелких муравьев. Аналогичную закономерность можно продемонстрировать и для остальных вариаций.

Данное явление можно объяснить, если принять во внимание, что расстояние, разделяющее наиболее удаленные муравейники, не превышает 20 км, т.е. они с большой вероятностью относятся к одной популяции. Известно, что для каждой популяции характерен свой, достаточно устойчивый, фенооблик (Васильев, 1988). Очевидно, отдельные семьи муравьев могут сохранять характерный для данной популяции спектр вариаций рисунка, несмотря на значительную изменчивость размеров рабочих особей.

Однако при сравнении частот вариаций окраски не в отдельных семьях *F. lugubris*, а в целом в выделенных нами группах, обнаруживаются четкие различия между ИМПАКТ-1 и остальными группами (рис. 4). Как соотносится этот факт с отсутствием различий между группами при сравнении отдельных семей муравьев? Чтобы ответить на этот вопрос, необходимы дополнительные исследования. Вероятно, играет роль размах межсемейной изменчивости, упоминавшийся нами ранее.

Для того, чтобы оценить масштаб изменчивости, сопровождающей техногенные загрязнения, были также изучены выборки рыжих лесных муравьев из близких и более удаленных районов Урала и Западной Сибири. Вследствие достаточной редкости *F. lugubris* было проведено изучение близкого вида - *F. aquilonia*, по которому имелись достаточные материалы. На рис. 5 хорошо видно, что различия между выборками

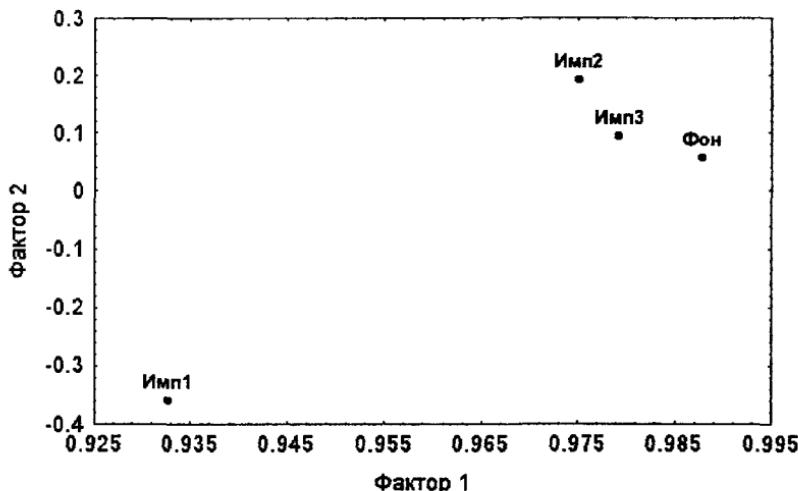


Рис. 4. Результаты факторного анализа изменчивости *F.lugubris* по признакам окраски (одна точка - группа муравейников).

муравьев из окрестностей Дицино (относительно чистое место) и Хомутовки (зона влияния СУМЗ), относящимися явно к одной популяции (расстояние между пунктами сбора 7 км), сопоставимы по масштабу с различиями между выборками из окрестностей Дицино и горы Иремель, разделенными расстоянием в 260 км, и относящимися к разным популяциям. В то же время эти различия существенно меньше таковых между группами уральских и западносибирских популяций, значительно более удаленных географически (800 км) и расположенных в разных ландшафтных зонах. Таким образом, техногенное загрязнение может приводить к морфологическим сдвигам, сопоставимым по масштабу с различиями между соседними популяциями.

Выводы

1. В зоне техногенной нагрузки у рыжих лесных муравьев наблюдается уменьшение размеров рабочих особей. Данная реакция является неспецифической и наблюдается также и при других неблагоприятных воздействиях.
2. Обнаружены различия по частотам вариаций окраски у муравьев в зонах техногенного воздействия и свободной от него, которые сопоставимы по масштабу с межпопуляционными.
3. Гористый рельеф играет существенную экранирующую роль в распространении поллютантов.

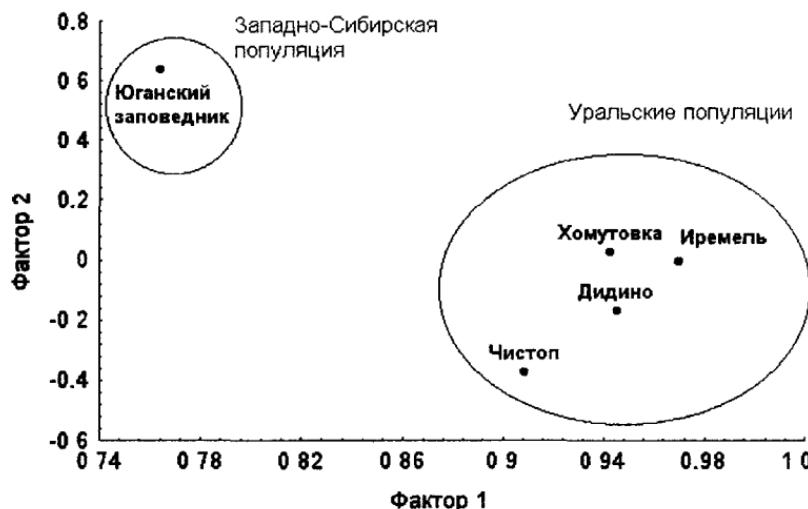


Рис 5 Результаты факторного анализа изменчивости *F. aquilonia* в популяциях Урала и Западной Сибири

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ № 98-04-48594

ЛИТЕРАТУРА

- Бельский Е А , Ляхов А Г , Поленц Э А Население птиц // В кн Воробейчик Е Л и др Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем Екатеринбург, 1994 С 193-204
- Блинов В В Влияние выбросов химического предприятия на муравьев // Проблемы почв зоологии Матер докл 9 Всесоюзн совещ Тбилиси 1987а С 39-40
- Блинов В В Влияние промышленных выбросов на структуру мирмекокомплексов // Муравьи и защита леса Новосибирск, 1987б С 56-58
- Васильев А Г Эпигенетическая изменчивость неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций М Наука, 1988 С 158-169
- Воробейчик Е Л , Садыков О Ф , Фарафонтов М Г Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем Екатеринбург, 1994 - 280 с
- Гилев А В Дискретные вариации пигментного пятна на груди муравьев рода *Formica* // Материалы коллоквиума по обществе насек СПб 1993 т 2 С 111-113

- Гилев А В Сообщества муравьев // В кн Воробейчик Е Л и др Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем Екатеринбург 1994 С 190-193
- Гилев А В Использование вариаций окраски в изучении экологии рыжих лесных муравьев // Механизмы поддержания биологического разнообразия Екатеринбург, 1995 С 38-41
- Гилев А В Изменчивость рабочих особей в популяциях муравьев *Formica pratensis* // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне Екатеринбург, 1997 С 53-54
- Демченко А В Особенности развития комплексов муравейников гр *Formica rufa* Лапландского заповедника (1981-1990 гг) Влияние промышленных выбросов // Муравьи и защита леса М, 1991 С 30-34
- Длусский Г М Муравьи рода Формика М Наука, 1967 236 с
- Дмитриенко В К , Петренко Е С Муравьи таежных биоценозов Сибири Новосибирск, 1976 220 с
- Иберла К Факторный анализ М Статистика, 1980 398 с
- Малоземова Л А О реакции муравьев в колонии *Formica polyctena* Forst при длительном влиянии пастьбы скота //Фауна Урала и Европейского Севера Свердловск, 1976 С 43-56
- Самошилова Н М , Резникова Ж И Рыжие лесные муравьи в условиях рекреационной нагрузки // Муравьи и защита леса Тарту, 1979 С 42-44
- Седов А М Условия существования рыжих лесных муравьев в рекреационных лесах // Муравьи и защита леса Тарту, 1979 С 45-47

ГОЛОЦЕНОВЫЕ ГРЫЗУНЫ ИЗ ГРОТА ЗВЕРОБОЙ НА ПОЛЯРНОМ УРАЛЕ

И.Б.Головачев

Институт экологии растений и животных УрО РАН

Особенности растительного и животного мира, связанные с пессимальными климатическими условиями полярных областей, уже давно привлекают внимание биологов Это касается как морфо-физиологических адаптаций, структуры сообществ, биоценотических отношений, так и общих закономерностей формирования фаун и флор Однако, в высоких широтах не только Урала, но и других регионов, историческая динамика фаун грызунов в голоцене остается практически не изученной В печати появлялось несколько работ в этом направлении, в частности сведения полученные Л Г Динесманом (1968) по Кольскому полуострову, и

описание остатков из норовищ песцов на Ямале (Ерохин, Самохина, 1996). Но для получения общего представления о формировании фаун современного облика из плейстоценовых, необходимо накопление материала, на основании которого возможно будет проводить реконструкции состава, структуры и исторической динамики сообществ.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 96-04-50038.

Цель представляемой работы - опубликование полученного из гро-та «Зверобой» фактического материала (костных остатков грызунов) и анализ его пригодности для реконструкции динамики состава и структуры фауны исследуемого региона. Для предварительной оценки характера и степени изменений, происходивших в видовом составе остатков мелких млекопитающих, следует провести сопоставление ископаемого материала с современными данными по составу и структуре фауны изучаемого ре-гиона.

Материал и методы

Грот «Зверобой» был обнаружен во время разведочной экспедиции в 1995 году Н.Г.Смирновым. Он расположен в 30 километрах к восто-ку от фактории Лаборовая. Раскопки велись летом 1996 и 1997 года. Данная территория (хребет Янгана-Пэ — 67°42' с.ш.; 67°50'

в.д.) является Восточными предгорьями Полярноуральского хребта и, хотя относится к подзоне южных тундр (Чернов, 1978), представлена несколькими высотными поясами и имеет смешанную зональность. Здесь наблюдается переход лесотундры в кустарничковые тундры. Южные склоны покрыты лиственничным криволесьем, северные склоны и вершины хребта близки по облику к арктическим пустыням. В ущель-ях имеются ручьи с комплексами околоводной интразональной расти-тельности; равнинная полоса к северу, югу и востоку от хребта Янгана-Пэ представляет мозаику из болотистых участков кустарничковых тундр и многочисленных озер. Современная фауна мелких грызунов включа-ет 9 видов (Большаков, Балахонов, 1986; Балахонов, Штрод, 1995): ко-пытный лемминг (*Dicrostonyx torquatus* Pallas, 1779); сибирский лемминг (*Lemmus sibiricus* Kerr, 1792); полевка Миддендорфа (*Microtus middendorffii* Poljakov, 1881); узкочерепная полевка, тундровый подвид (*Microtus gregalis major* Ognev, 1918); темная, или пашенная полевка (*Microtus agrestis* L., 1861); полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pallas, 1778); красно-серая полевка (*Clethrionomys rufocanus* Sundevall, 1846-1847); сибирская красная полевка (*Clethrionomys rutilus* Schreber, 1780); водяная полевка (*Arvicola terrestris* L., 1758).

В качестве особенности данной фауны нужно отметить отсутствие северной пищухи (*Ochotona hyperborea uralensis* Flerov, 1927), которая встречается на Приполярном и Полярном Урале до 68° с.ш. (Гашев, 1971).

Грот «Зверобой» небольшой по размерам, расположен на южном склоне одного из ущелий хребта Янгана-Пз и обращен входовым отверстием на юг. Высота его от нераскопанной поверхности до потолочной части не больше метра. В глубину и ширину - не больше 2-3 м. Максимальная мощность рыхлых отложений не превышает 110 см. Их удалось разделить на 4 визуально различных слоя: 1 - гумусированный слой (самый верхний, в глубину обычно идущий не более чем на 5-8 см, напоминает погребенную почву); За - светло-серая супесь (рыхлый, с большим количеством костных остатков, расположен в пристеночных участках под предыдущим слоем, в отдельных частях раскопа идущий до 50 см в глубину); Зб - бурая супесь (также начинается под слоем 1, в глубину в некоторых участках идущий до дна раскопа и имеющий мощность до метра); 4 - бурый суглинок (нижняя часть, более вязкий, покрывает все дно раскопа, у северной стенки грота идет от поверхности до дна раскопа на 110 см, на других участках располагается под слоями За и Зб и его мощность не превышает 20-30 см). Слои друг относительно друга располагаются чешуеобразно - один налегает на другой. Слой 4 от северной стенки к предходовым участкам выклинивается. Выклинивание слоя 1 происходит в обратном направлении. Раскоп был разделен на квадраты со сторонами в 1 метр; каждый из слоев выбирался отдельно в каждом квадрате по условным горизонтам.

В данной работе представляется более 3,5 тысяч (3761) неповрежденных моляров грызунов из отложений грота, остальной материал находится в обработке. Судя по сохранности, костные остатки мелких млекопитающих имеют погадочное происхождение, но наличие остатков крупных млекопитающих (северный олень, песец и др.) позволяет предположить и присутствие четвероногих хищников, для которых грот мог служить убежищем. Их вклад в накопление костных остатков мелких грызунов также нельзя исключать.

При сравнении соотношения остатков грызунов из погадочного материала с данными по отлову видов в природе (например, сборы Балахонова В.С., хранящиеся в музее ИЭРИЖ), можно отметить, что в первом случае оказывается завышенной доля видов открытых биотопов, хотя особой избирательности в отлове грызунов хищными птицами не наблюдается, что отмечено и в ряде работ (Смирнов и др., 1985).

Для сравнения результатов раскопок с современным состоянием фауны проведен анализ рецентного погадочного материала из района исследований. Видовой состав сходен; из видов, представленных ископаемыми остатками, в погадочном материале не найден только лесной лемминг (*Myopus schisticolor* Lilljeborg, 1884). По долевому участию видов в фауне, современный погадочный материал близок к верхней части слоя 1.

Определение ископаемых остатков грызунов вели по коренным зубам, процентное соотношение которых считали пропорциональным долевому участию видов в сообществе. Были модифицированы и доработаны

специальные методики для определения ископаемых остатков труднодиагностируемых форм с учетом специфики данной территории (Агаджанян, 1972; Chaline, 1989; Головачев, 1997; Смирнов, Головачев и др., 1998).

Л.Д.Сулержицким (ГИН РАН, г.Москва) проведено радиоуглеродное датирование материала из нижней части раскопа, полученный возраст костных остатков - 4100 ± 200 лет (ГИН - 9006).

Результаты и обсуждение

Видовой состав ископаемых остатков грызунов из грота «Зверобой» не отличается от современного. На всех глубинах виды, в настоящее время обитающие на данной территории, встречаются, однако их соотношение среди остатков с разных глубин и из разных слоев варьирует.

Dicrostonyx torquatus в остатках из всех слоев не является доминирующим видом. В пределах слоя 4 и слоя 3б от нижних горизонтов к верхним его доля от общего числа остатков изменяется примерно одинаково, увеличиваясь от 1,5% до 14-16%, максимально 18,5% в верхнем горизонте слоя 3б квадрата А1.

Lemmus sibiricus в нижних горизонтах некоторых слоев отсутствовал в одних квадратах, но присутствовал на тех же глубинах аналогичных слоев в других квадратах. От глубины к поверхности доля его остатков так же, как и остатков копытного лемминга, увеличивается, однако в разных слоях долевое участие не одинаково: в слое 4, снизу вверх, оно увеличивается от 0 до 3,3%, тогда как в слое 3б на сходных глубинах оно меняется от 5,7 до 18,5%. В слое 1 доля остатков сибирского лемминга составляет 20%.

Micromys middendorffii в слое 4 и 3б немногочисленна, доля ее остатков колеблется от 2 до 6%. Только в квадрате А2 в слое 3б на глубине - 18-30 см отмечено максимальное число зубов (23,3%), а затем, к поверхности, доля остатков вида опять уменьшается до 5,5%. В слое 1 долевое участие полевки Миддендорфа в остатках грызунов, снизу вверх, уменьшается от 22-25 до 13,8%.

Доля остатков *Microtus gregalis* в слоях 3б и 4, снизу вверх, увеличивается от 2-3 до 7-11%. В слое 1 тенденция та же, и максимальная доля этого вида составляет 16,1% в верхней части слоя 1. Подвидовой статус остатков узкочерепной полевки из отложений грота «Зверобой» не установлен. Они могут принадлежать как современным тундровому (*M.gr.majog*) или степному (*M.gr.gregalis*), так и какому-либо из ископаемых подвидов (например, *M.gr.kriogenicus*). В настоящее время на данной территории обитает тундровый подвид. Увеличение доли остатков узкочерепной полевки от глубины к поверхности также свидетельствует в пользу предположения об их принадлежности к тундровому подвиду, хотя не исключено, что в нижних и верхних частях раскопа мы имеем дело с разными формами. Для квалифицированного заключения планируется дополнительный морфологический анализ имеющегося материала.

Myopus schisticolor в настоящее время на данной территории не найден; ближайшая точка, где отмечен лесной лемминг, расположена на 150 км южнее (пос. Аксарка; Шварц и др., 1971). Однако его остатки встречаются на поверхности грота и во всех слоях, причем наблюдается постепенное уменьшение доли остатков этого вида от глубины к поверхности (от 9-10 до 5-6%). Максимальный процент отмечен в нижней части слоя 3б (25,8%), минимальный - 3,3% - в верхней части слоя 4.

Microtus agrestis в большинстве горизонтов не отмечена, а там где идентифицируется - крайне немногочисленна (1-3%). Это можно объяснить спецификой определения, для которого пригодны только неповрежденные M_1 зубы. Таким образом, доля остатков этого вида в отложениях оказывается заниженной.

Clethrionomys rufocanus в нижней части рыхлых отложений доминирует, доля остатков этого вида достигает здесь 52,5%. По направлению к поверхности, относительное число остатков снижается до 20-30%, при минимуме в слое 1 квадратов А1 и Б1 (3-9%).

Cl. ex. gr. rutilus-glareolus до вида не определены. В настоящее время в местной фауне присутствует только сибирская красная полевка. Европейская лесная полевка на данной территории не встречается, северная граница ее распространения на Урале соответствует северной границе леса (Европейская рыжая полевка, 1981). Однако без дополнительных исследований нельзя исключать присутствие последнего вида на данной территории во время голоценового оптимума, когда граница леса проходила намного севернее ее современного положения. Суммарная доля остатков этой группы на разных глубинах одного слоя меняется мало (7-11%), однако в верхних горизонтах слоя 4 квадрата А1 она достигает 20%.

Microtus oeconomus более многочисленна в слоях 4 и 3б (15-30%), хотя присутствует и в слое 1 (1-3%). Отчетлива тенденция снижения доли остатков данного вида в отложениях от более глубоких горизонтов к поверхности, в пределах всех слоев, однако наблюдается некоторое увеличение доли этого вида в средних горизонтах (-15-30 см) слоя 4 и 3б.

Arvicola terrestris в отложениях крайне немногочисленна, относительное количество остатков везде в отложениях составляет 1-4%. В слоях 3б и 4 от глубины к поверхности доля водяной полевки слегка возрастает (с 1,7 до 3,3%); в слое 1 в некоторых квадратах вид отсутствует, в других - не превышает 1,1%.

Все встреченные в отложениях грота «Зверобой» виды по зональной приуроченности можно разделить на три группы: тундровую, к которой относятся такие виды, как копытный и сибирский лемминги (эваркты, распространенные на всей территории тундровой зоны, но сдающие позиции доминантов на юге Субарктики; по Чернову, 1978), полевка Миддендорфа (гипоаркт, встречается в южной части подзоны типичных тундр; там же) и тундровый подвид узкочерепной полевки; лесную, к которой можно отнести лесного лемминга, рыжих полевок и пашенную

полевку; *интразональную* (виды луговых и околоводных местообитаний, встречающиеся в разных природных зонах), к которой относятся водяная полевка и полевка - экономка.

Можно заключить, что, несмотря на отсутствие различий в видовом составе ископаемых остатков, материал нельзя считать однородным. Соотношение костных остатков в разных слоях нельзя считать сходным. Также наблюдаются различия в долевом участии видов на разных глубинах в пределах каждого слоя. В нижних частях отложений грота «Зверобой» преобладающими являются остатки представителей лесных местообитаний. Во времени наблюдается тенденция к снижению доли остатков лесной компоненты фауны как в пределах одного слоя, так и от нижних слоев к верхним. Также наблюдается менее выраженное, но достаточно отчетливое снижение доли остатков видов интразональной компоненты. Количество остатков видов тундровой группы увеличивается, и в верхних частях раскопа их доля составляет до 80% от общего числа остатков (крайние варианты, соответствующие «раннему» - нижняя часть слоя 4 и «позднему» - слой I соотношению остатков мелких млекопитающих из грота «Зверобой» представлены на рис.1). Это не противоречит представлениям о климатических изменениях и связанных с ними изменениями растительности, происходивших на Полярном Урале во второй половине голоцене: на Полярном Урале голоценовый оптимум (наиболее теплое время) начался значительно раньше, чем на Среднем и Южном Урале, около 8 тысяч лет назад (Сурова и др., 1975), что сопровождалось смещением северной границы леса к северу от ее современного положения (вплоть до Среднего Ямала). На Полярном Урале максимальное распространение еловых и березовых лесов приходится на Атлантический период, который здесь имеет 3 фазы - первая и третья соответствуют распространению еловых лесов, вторая - максимальному распространению березы (Сурова, Троицкий, 1971; Сурова и др., 1975). Затем, на рубеже Атлантического и Суб boreального времени началось похолодание, обусловившее деградацию лесной растительности, что усилилось в Субатлантическое время (Сурова и др., 1975). Следовательно, изменения в составе ископаемых остатков мелких млекопитающих внутри слоев от глубины к поверхности и от глубинных слоев к верхним (рис.2) соответствуют изменениям климата и растительности региона во времена после голоценового оптимума. Это свидетельствует в пользу того, что материал не был переотложен, и положение на определенной глубине соответствует относительному возрасту остатков.

Помимо температуры, в качестве фактора, влияющего на состав и соотношение компонентов фауны, можно рассматривать и влажность, хотя не выработано четких критериев для классификации видов по этому признаку. По признаку ксерофильности отчетливо обособляются от остальных два вида - копытный лемминг, который является криоксерофилом и тяготеет к сухим и холодным местообитаниям (Черняевский, Ткачев, 1982), а также все подвиды узкочерепной полевки, которые, вне зависимости от

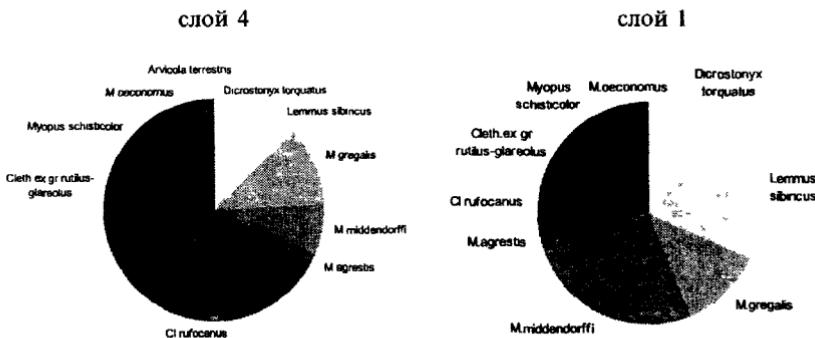


Рис. 1. Соотношение долей остатков различных видов грызунов в нижней (слой 4, слева) и верхней (слой 1, справа) частях раскопа.

природной зоны (и в степях, и в тундре), отдают предпочтение сухим участкам со злаковой растительностью (Павлинин, Шварц, 1953). Эти виды мы условно объединили в группу *ксерофилов*. Все остальные виды, встреченные в отложениях, являются более влаголюбивыми и их можно условно отнести к группе *мезофилов*. Анализ материала, сгруппированного по этому принципу (рис.3), показывает тенденцию к некоторому снижению доли остатков мезофильных видов и, соответственно, повышению доли остатков видов - *ксерофилов*, в направлении от нижних слоев к верхним. Однако, признавая возможную значимость влажности в качестве фактора, оказывавшего влияние на изменения в составе фауны грызунов Полярного Урала в голоцене, можно отметить, что воздействие его было менее существенным, чем изменение температуры в то же время.

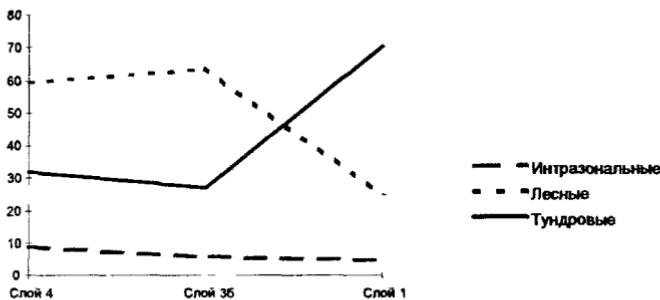


Рис. 2. Динамика соотношения остатков различных биотопических групп видов из местонахождения «Зверобой»

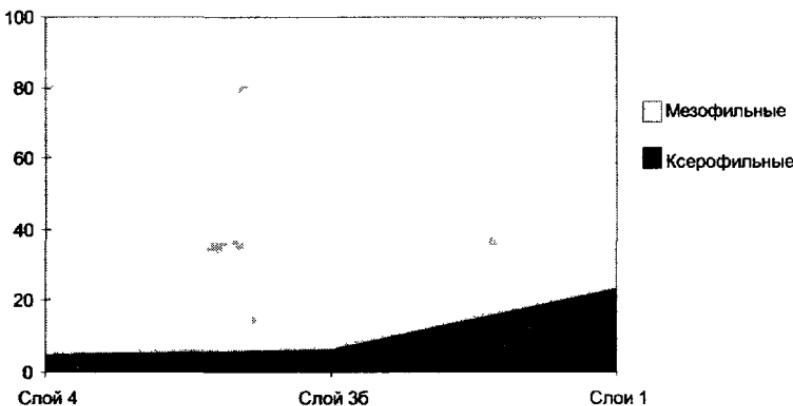


Рис 3 Соотношение остатков ксерофильных и мезофильных элементов фауны в слоях местонахождения «Зверобой»

Характер изменения соотношений долей остатков различных видов, а также различных группировок из местонахождения позволяет считать, что каждый из выделенных слоев внутри не перемешан, накопление остатков происходило в течение длительного времени. Опираясь на полученные результаты (рис 1-2) можно представить последовательность формирования рыхлых отложений с костными остатками в гроте «Зверобой» на протяжении последних 4 тысяч лет.

Самым древним можно считать слой 4, который представляет собой бурый суглинок, покрывающий известняковое дно грота. Его формирование происходило за счет замыва мелких частиц через трещины от внутренней части грота к входовому отверстию. Не исключено, что замыв суглинистого материала в грот продолжается и до сих пор. Слои За и 3б начали формироваться несколько позднее (меньше доминирование лесной группы видов). Скорее всего, основная масса частиц супеси представляет собой разрушающиеся в результате выветривания известняки, из которых состоят стены и потолок грота. В формировании слоя 1, самого позднего, принимал участие комплекс предходовой растительности (об этом свидетельствует наличие гумуса и растительных остатков). Образование шло от входа к внутренней части, и до задней стенки этот слой не доходит, сменяясь слоем 4 и За.

Обобщенная динамика долей остатков видов грызунов из местонахождения «Зверобой» (рис 4) позволяет упорядочить имеющиеся материалы и выделить два типа фауны.

Первый тип фауны имеет возраст 4 тыс. лет. Доля тундровых видов низка (15%), доминирует лесная группа видов (65%), в которой преобладают красно-серая полевка и лесной лемминг. Второй (позднеголоценовый)

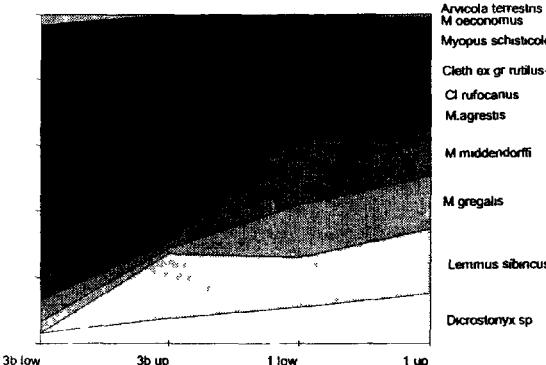


Рис. 4.
Обобщенная динамика долей остатков видов грызунов разных биотопов из местонахождения «Зверобой»

вый, «лесотундровый») тип характеризуется возрастанием доли тундровой группы видов (65%), преобладает сибирский лемминг. В качественном составе лесных видов не произошло изменений, но их доля, как и доля околоводных видов, заметно снизилась.

ЛИТЕРАТУРА

- Агаджанян А.К. Грызуны из плейстоценовых отложений Мамонтовой горы // Териофауна плейстоцена. М., 1972. С.24-69.
- Балахонов В.С., Штро В.Г. Некоторые виды наземных позвоночных в подзоне кустарниковых тундр Ямала // Современное состояние растительного и животного мира полуострова Ямал. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1995. С. 159-193.
- Большаков В.Н., Балахонов В.С., Бененсон И.Е., Бердюгин К.И., Садыков О.Ф., Тюрина Н.А., Хантемиров Р.М. Мелкие млекопитающие Уральских гор (экология млекопитающих Урала). Свердловск, 1986. 101 с.
- Гашев Н.С. Северная пищуха (*Ochotona hyperborea* Pallas, 1811) // Млекопитающие Ямала и Полярного Урала (Тр.Ин-та экологии). Т.1. Вып.80. Свердловск, 1971. С.4-74.
- Головачев И.Б. Видовая диагностика в трибе *Lemmini* Евразии с учетом внутривидовой изменчивости одонтологических признаков // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном уровне: Материалы конф. молодых ученых-экологов Уральского региона (1-4 апреля 1997 года). Екатеринбург, 1997 С. 55-59.
- Громов И.М., Поляков И.Я. Полевки (Microtinae). Фауна СССР. Млекопитающие. Л.: Наука, 1977. Т. III. Вып. 8. 504 с.
- Динесман Л.Г. Изучение истории биогеоценозов по нормам животных М.. Наука, 1968 100 с.
- Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. 352 с.
- Ерохин Н Г , Самохина Е А Норовище песца как источник информации об

- истории наземных экосистем Южного Ямала // Проблемы общей и прикладной экологии Материалы молодеж конф Екатеринбург, 1996 С 45-54
Павлинин В Н , Шварц С С Мышевидные грызуны Урала Свердловск, Свердловское книжн изд-во, 1953 120 с
- Смирнов Н Г , Ерохин Н Г , Сосин В Ф Сохранность костных остатков грызунов в погадках хищных птиц // Исследование мелких млекопитающих на Урале (Проблемы териологии на Урале) Препринт Свердловск, 1985 С 34-35
- Смирнов Н Г , Головачев И Б , Бачура О П , Кузнецова И А , Чепраков М И Сложные случаи определения зубов грызунов из отложений позднего плейстоцена и голоцене тундровых районов Северной Евразии // Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири Челябинск Рифей, 1998 С 59-89
- Сурова Т Г , Троицкий Л С О динамике растительного покрова, климата и оледенения на Полярном Урале в голоцене (по данным палинологических исследований) // Палинология голоцена М , 1971 С 121-135
- Сурова Т Г , Троицкий Л С , Пуннинг Я -М Палеогеография и абсолютная хронология голоцена Полярного Урала // Известия Академии Наук Эстонской ССР Т 24 Химия Геология 1975 № 2 С 152-159
- Чернов Ю И Структура животного населения Субарктики М Наука, 1978 167 с
- Чернявский Ф Б , Ткачев А В Популяционные циклы леммингов в Арктике Экологические и эндокринные аспекты М Наука, 1982 164 с
- Шварц С С , Пястолова О А , Большаков В Н О находке лесного леммина в тундре // Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных Свердловск, 1971 С 30-31
- Chaline J , Brunet - Lecomte P , Brochet G , Martin F Les lemmings fossiles du genre Lemmus (Arvicolidae, Rodentia) dans le Pleistocene de France // Geobios, n 22, fasc 5 Lyon, octobre 1989, p 613-623

АДАПТАЦИИ МХОВ К ОБИТАНИЮ В СКАЛЬНЫХ ЭКОТОПАХ: ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ И СТРАТЕГИИ

И.Л.Гольдберг

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г Екатеринбург

Мохообразные справедливо считаются участниками начальных стадий первичных сукцессий, протекающих на скальных обнажениях. Представляется интересным выяснить, какие особенности позволяют этим растениям выступать в качестве пионеров зарастания в столь неблагоп-

риятных местообитаниях, характеризующихся резкими колебаниями температуры, нерегулярным увлажнением и высокой освещенностью, а также недостатком доступных элементов питания.

Методика

Изучались группировки листостебельных мхов на береговых выходах ультраосновных пород - серпентинитов - в нижнем течении реки Сысерть (Свердловская обл., окрестности биостанции Уральского госуниверситета). Описания скальной растительности проводились на склонах южной и юго-западной экспозиций. Вся площадь скального обнажения принималась за пробную, в пределах которой случайным образом закладывались учетные площадки в виде квадратов со стороной 15 см, разделенных на 100 ячеек. На каждой из них определяли проективное покрытие и локальную встречаемость всех видов мхов, их взаимное расположение, описывали характер субстрата, угол наклона и экспозицию поверхности. Для выделения стадий сукцессий строили дендрограммы сходства структуры изучаемых группировок. Коэффициент сходства рассчитывали по формуле:

$$K = c,$$

где c - сумма меньших относительных частот встречаемости по каждому виду в двух сравниваемых описаниях (Василевич, 1969).

Результаты и обсуждение

По мнению многих авторов (например, Сукачев, 1972; Bayfield, 1976), в начале зарастания субстрата видовой состав растений и их распределение зависит, с одной стороны, от случайного заноса семян (в случае мхов - спор и органов вегетативного размножения), а с другой - от возможности их произрастания в условиях данного местообитания. Первый фактор напрямую связан с жизненной стратегией мохообразных, второй определяется их жизненной формой.

Жизненная форма растений (или их своеобразный габитус) является отражением исторически сложившегося приспособления к определенным факторам окружающей среды. Среда действует на форму через изменение интенсивности и направления роста, а также длительности жизни вегетативных органов растения. Подробная классификация жизненных форм цветковых растений была разработана И.Г.Серебряковым (1962).

Мхи долгое время рассматривали как единую жизненную форму. Систематика жизненных форм мохообразных начала развиваться в XX веке сразу в двух направлениях: экологическом и сравнительно-морфологическом. Первое основано на оценке приспособленности растений к отдельным факторам окружающей среды, например, влажности местообитания. Второе направление базируется на выделении форм роста.

Заслуга определения термина «форма роста» в бриологии принадлежит немецкому исследователю Г.Мейзелю (Meusel, 1935, цит. по: Magdefrau, 1982), понимавшему его как архитектуру растения, определяемую особенностями взаимного расположения его побегов. Разработанная автором система форм роста основывалась на строго морфологическом критерии - способе ветвления отдельного побега. Наряду с явными преимуществами она имела и свои недостатки. В частности, в ней были крайне редуцированы экологические моменты. В данном случае первостепенное значение приобретает тип роста группы мхов, т.е. под формой роста следует подразумевать морфологические особенности и габитус совокупности побегов.

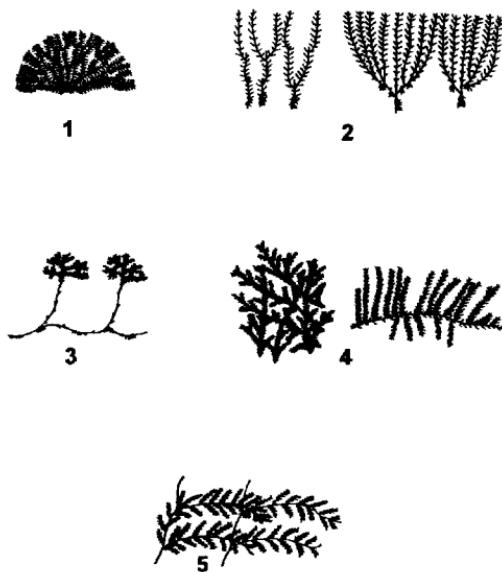
На основе именно такой трактовки понятия формы роста англичане Гимингам, Робертсон и Бирзе (Gimingham, Robertson, 1950; Gimingham, Birse, 1957) разработали новую систему, которая представляет собой упрощенную и переработанную систему Мейзеля. На настоящий момент она является наиболее широко применяемой как зарубежными, так и отечественными авторами. Выделяемые формы роста схематически изображены на рисунке:

1. Подушки (cu) - прямостоячие побеги расходятся из одной точки с образованием более или менее компактных куполообразных групп. Ветви также принимают направление роста основных побегов. Ветвление исключительно поблизости верхушки побега.
2. Дерновинки (t) - образованы параллельными вертикальными побегами, система напоминает ворсинки ковра. Рост в вертикальном направлении.
3. Древовидная форма (D) - побеги симподиальные, вначале дающие столоны, становящиеся прямостоячими. Нижняя часть побега без ветвей, несет чешуевидные листья; нормальные листья и обильное ветвление - в верхней части побега, с образованием «кроны».

4. Коврики (M) - главные побеги ползучие, часто с ризоидами, боковые побеги часто обильные, с ограниченным ростом, восходящие или горизонтальные, сильно переплетенные или параллельные.

5. Сплетения (W) - главные побеги длинные, беспорядочно и часто ветвящиеся, сильные. Ризоиды редкие. Ветви согнутые или приподнимающиеся.

В составе бриофлоры изучаемых обнажений серпентинитов обнаружено 49 видов листостебельных мхов. В спектре их жизненных форм преобладают дерновинки (41% - *Bryum elegans*, *B.argenteum*, *Ceratodon purpureus*, *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, *Tortula ruralis*, *Encalypta rhaftocarpa*, *Polytrichum piliferum* и др.) и коврики (35% - *Eurhynchium pulchellum*, *Leucodon sciuroides*, *Pylaisiella polyantha*, *Pseudoleskeella papillosa*, *P.catenulata* и др.). На долю сплетений (*Rhytidium rugosum*, *Abietinella abietina*) приходится 12%, а подушек (*Grimmia montana*, *Schistidium apocarpum*, *Hedwigia ciliata*) - 8% общего числа видов. Два вида, факультативно произрастающих на



Жизненные формы листостебельных мхов, обитающих на обнажениях серпентинитов:
 1 — подушки; 2 — дерновинки;
 3 — древовидная форма;
 4 — коврики; 5 — сплетения.

скальных субстратах (*Rhodobryum roseum*, *Climaciumpendroides*), имеют древовидную форму роста.

Спектр жизненных форм несколько изменяется в зависимости от экспозиции скального обнажения (табл.1). На южных склонах процент видов с дерновинной формой роста выше, чем видов, образующих коврики, а на северных - наоборот. Кроме того, в моховом покрове скал южной экспозиции существенно выше участие подушек, но совершенно отсутствуют древовидные формы.

Благодаря образованию подушек, дерновинок и ковриков, виды скальных обнажений наилучшим образом адаптированы к условиям постоянного недостатка влаги, основным источником которой для мохообразных являются осадки и водяные пары в атмосфере. Между плотно расположенными стеблями образуется масса капилляров, с помощью которых вода может удерживаться и легко распространяться по дерновине в любом направлении. Большую роль играет ризоидный войлок, скрепляющий побеги и формирующий вместе с основаниями листьев наружную водопроводящую систему мхов.

Другим аспектом адаптации растений к условиям окружающей среды является их жизненная стратегия. Но если жизненная форма определяется прежде всего морфологическими характеристиками особей, то стратегия - особенностями их жизненного цикла.

Жизненный цикл мохообразных представляет собой чередование гаплоидной фазы (гаметофита) и диплоидной (спорофита, который посто-

Таблица 1. Спектры жизненных форм на обнажениях серпентинитов разных экспозиций

Жизненные формы	Экспозиции	
	Северные	Южные
Подушки	1 / 2.5%	4 / 13.8%
Дерновинки	14 / 35.0%	13 / 44.8%
Коврики	17 / 42.5%	10 / 34.5%
Сплетения	6 / 15.0%	2 / 6.9%
Древовидные	2 / 5.0%	0 / 0%
Всего видов	40	29

Примечание. Первое значение в каждой ячейке — количество видов, второе — процент от общего числа видов.

яенно связан с гаметофитом и получает от него элементы питания). Тип жизненного цикла зависит от того, какими способами размножается тот или иной вид мха. При половом размножении наблюдается полный цикл, при вегетативном — укороченный, без прохождения стадии спорофита. Тогда отсутствие размножения спорами может компенсироваться образованием специализированных выводковых органов (тел и почек) или ломких фрагментов гаметофита. Если этого не происходит, моховая дернина просто разрастается посредством интеркалярного ветвления, при котором ветви развиваются из старой части стебля, либо молодые побеги обособляются, когда отмирает нижняя часть разветвленных материнских растений.

Едва ли не единственная на сегодняшний день классификация жизненных стратегий мохообразных была предложена Х.Дюрингом (During, 1979). На основе оценки продолжительности жизни того или иного вида, репродуктивных трат и их распределения между половым и вегетативным размножением, размеров и жизнеспособности диаспор автор выделил 6 типов жизненных стратегий.

Из них на обнажениях серпентинитов широко представлены колонисты, характеризующиеся относительно небольшой (2-3-5 лет) продолжительностью жизни, высокими репродуктивными тратами либо на половое (*Schistidium apocarpum*, *Ceratodon purpureus*), либо на вегетативное (*Bryum elegans*, *B. argenteum*) размножение, мелкими, а значит, способными рас-

пространяться на большие расстояния, спорами. Наряду с ними распространены виды-членки, отличающиеся от колонистов крупными спорами или выводковыми органами. Среди них - *Encalypta rhaftocarpa* и *E. streptocarpa* - виды, приуроченные не к открытым поверхностям, а к расщелинам, заполненным мелкоземом, в которых условия среды более стабильны. Противоположный тип стратегии имеют многолетние виды с низкими репродуктивными тратами - постоянцы (*Rhytidium rugosum*, *Abietinella abietina*).

Можно найти соответствие названных типов жизненных стратегий тем, что были предложены Раменским. Колонисты отражают эксплоренную стратегию, постоянцы скорее относятся к пациентам, а членки занимают промежуточное между ними положение.

В некоторых случаях сложно определить, какую стратегию проявляет тот или иной вид. Например, *Leucodon sciuroides* скорее относится к многолетним членкам (доминантам, по Дюрингу), а не к постоянцам, несмотря на то, что на Урале у этого вида отсутствует как спороношение, так и специализированные выводковые органы. По данным М.С.Игнатова и В.Я.Черданцевой (Ignatov, Cherdantseva, 1995), спорофиты *L. sciuroides* в России известны только с Алтая. Они обнаружены лишь в странах Западной Европы и на Кавказе, причем в гербарных образцах преобладают стерильные или женские растения. Размножение этого вида, вероятнее всего, происходит посредством ломких частей гаметофора, что можно доказать лишь с помощью его выращивания в лабораторных условиях. Подобные эксперименты были проведены с эпилитным мхом *Grimmia laevigata*, образующим пионерные группировки на поверхности гранитных обнажений в Северной Америке (Keever, 1957).

Затруднения в установлении жизненной стратегии связаны с тем, что многие виды мхов изучаемых скальных выходов (30 из 49) двудомны, причем женские и мужские растения могут произрастать в разных колониях, расположенных на значительном расстоянии друг от друга. Это препятствует половому размножению с последующим образованием спор. Спороношение отмечено лишь у 35% видов, обитающих на обнажениях серпентинитов изучаемого района, главным образом у однодомных мхов, 72% которых были найдены со спорогонами. При этом у 90% двудомных видов образования спорофитов не происходило.

Отсутствие спороношения может объясняться и некоторыми другими причинами: неодинаковым количеством образуемых гаметангииев (антеридии редки), отсутствием закладки или созревания гаметангииев, недостаточной влажностью для протекания процесса оплодотворения, прекращением развития спорогона (Lonogton, 1987).

Вегетативное размножение посредством выводковых органов наблюдается у 7 видов, и все они, за исключением *Leptobryum pyriforme*, двудомны.

Анализ структуры мохового покрова скальных обнажений показывает, что последний не представляет собой единого фитоценоза и не однороден, а слагается разнообразными группировками мхов. На дендрограммах сходства четко выделяются в отдельные кластеры (значение К от 75 до 100) те из них, в которых имеется явный доминант: *Schistidium apocarpum*, *Grimmia montana*, *Hedwigia ciliata*, *Orthotrichum anomalum*, *Leucodon sciuroides*, *Rhytidium rugosum*, *Abietinella abietina*, *Bryum argenteum* и др. Эти группировки относятся к разным стадиям эпилитных микросукцессий, о чем можно судить по составу их жизненных форм и характеру заселяемого субстрата.

В ходе микросукцессий происходит смена одних жизненных форм мхов другими (табл.2). Первая стадия представлена видами, образующими подушки и коврики. Они закрепляются ризоидами в мельчайших трещинах на обнаженной скальной поверхности и разрастаются в разных направлениях. Частицы породы, задерживающиеся между их побегами, а также отмирающие части самих мхов постепенно формируют мелкоземно-гумусный слой, на котором поселяются мхи следующей стадии, имеющие дерновинную форму роста. Несмотря на то, что данная микросукцессионная стадия характеризуется наибольшим разнообразием видов, все они проявляют единообразие жизненных форм. Заключительная стадия микросукцессий представлена видами, образующими сплетения на выпложенных участках с более или менее сформированным почвенным слоем.

Наблюдаемое многообразие видов, относящихся к одной и той же стадии зарастания скальных обнажений, может быть вызвано различиями условий среды, определяемых экспозицией и углом наклона отдельных поверхностей, что доказать пока не удается. Скорее всего, на начальных стадиях сукцессий видовой состав мхов, особенно доминантов, зависит от времени заноса диаспор на конкретный участок скальной поверхности, т.е. следует принципу: «first come - first served» (Bayfield, 1976; Jonsgard, Birks, 1993).

Жизненные стратегии видов, относящихся к разным стадиям эпилитных микросукцессий, также неодинаковы (см. табл.2). Для начальных стадий наиболее характерны колонисты и членники, тогда как на заключительных доминируют постоянцы. Иными словами, наблюдается переход мхов от эксплерентной стратегии к патиентной. Отсутствие виолентов вызвано абиотическим стрессом, выражющимся в постоянно низкой влажности воздуха и неустойчивом благообеспечении.

Очевидно, между жизненной формой и стратегией существует определенная связь. Мхи с ползучими побегами, имеющие ковровую форму роста, обладают способностью к горизонтальному разрастанию, дающему возможность расселяться, преодолевая небольшие расстояния до следующего подходящего места обитания, что в целом повышает конкурентную способность этих видов (During, 1979). Мхи, образующие многолет-

Таблица 2. Смена доминирующих жизненных форм и стратегий в ходе эпилитных микросукцессий

Стадия	Субстрат	Доминанты	Жизненные формы	Стратегии
I	Поверхность	<i>Schistidium apocarpum</i> <i>Grimmia montana</i> <i>Hedwigia ciliata</i> <i>Leucodon sciuroides</i>	Подушки Грубые коврики	Колонисты Челноки
II	Мелкозем	<i>Ceratodon purpureus</i> <i>Bryum elegans</i> <i>Bryum argenteum</i> <i>Encalypta rhaftocarpa</i>	Дерновинки	Колонисты Челнок
III	Почва	<i>Rhytidium rugosum</i> <i>Abietinella abietina</i>	Сплетения	Постояльцы

ние дерновинки и подушки, наоборот, распространяются главным образом с помощью спор и выводковых органов.

Таким образом, особенности жизненных форм и стратегий мохообразных определяют их роль в процессах зарастания скальных обнажений. Выявление этих адаптивных черт мхов позволяет лучше понять механизмы протекания первичных микросукцессий.

ЛИТЕРАТУРА

- Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: ВШ, 1962. 378 с.
- Сукачев В.Н. Основы лесной геоботаники // Сукачев В.Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л: Наука, 1972. С.142-200.
- Bayfield N.G. Effect of substrate type and microtopography on establishment of a mixture of bryophytes from vegetative fragments // Bryologist. 1976. V.79. P.199-207.
- During H.J. Life strategies of bryophytes: a preliminary review // Lindbergia. 1979. V.5, №1. P.2-18.

- Gimingham C.H., Birse E.M. Ecological studies on growth-form in bryophytes // *J. Ecol.* 1957. V.45. P.533-545.
- Gimingham C.H., Robertson E.T. Preliminary investigations on the structure of bryophytic communities // *Trans. Brit. Bryol. Soc.* 1950. V.1, pt.4. P.330-344.
- Ignatov M.S., Cherdantseva V.Ya. The families Cryphaeaceae, Leucodontaceae and Leptodontaceae (Muscii) in Russia // *Arctoa*. 1995. V.4. P.65-104.
- Jonsgard B., Birks H.J.B. Quantitative studies on saxicolous bryophyte—environment relationships in western Norway // *J. Bryol.* 1993. V.17, pt.4. P.579-611.
- Keever C. Establishment of *Grimmia laevigata* on bare granite // *Ecology*. 1957. V.38, №3. P. 422-429.
- Longton R.E. The biology of polar bryophytes and lichens. Cambridge e.a.: Cambridge Univ. Press, 1987.

ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) ГОРНЫХ ТУНДР МАССИВА ДЕНЕЖКИН КАМЕНЬ

A.I. Ермаков

Институт экологии растений и животных, г. Екатеринбург

Жужелицы как представители одного из процветающих семейств насекомых являются обязательным элементом всех наземных биоценозов, включая горные. Изучение карабидоценозов в составе энтомофауны высокогорных ландшафтов представляет интерес в нескольких аспектах. Во-первых, физиологический и эволюционный аспекты приспособления насекомых к экстремальным условиям высокогорий. Во-вторых, фаунистический аспект. Жужелицы как многочисленный компонент горных экосистем являются удобным объектом для изучения состава альпийских фаун и путей их формирования (Крыжановский, 1969). И, наконец, природоохранный аспект. В высокогорных биоценозах, подобно островным резерватам, сохранились реликтовые элементы фауны и очень высока доля эндемичных видов с узким ареалом и малой численностью.

К настоящему времени изучение карабидофауны высокогорий Урала начато практически на всем его протяжении, от Южного до Полярного (Кашеваров, 1975; Коробейников, 1988, 1989, 1990, 1991; Козырев, 1993; Козырев, Коробейников, 1993; Козырев, Зиновьев и др., 1993; Андреева, Еремин, 1991 и др.). Впрочем, эти исследования далеки до завершения: обследовано ограниченное число горных вершин, а исследование новых может дать непредсказуемые результаты.

Методика

Настоящее исследование проводилось летом 1997 г. в тундрах горного массива Денежкин Камень (*Северный Урал*). Фауна жужелиц этого массива изучена недостаточно. По литературным данным (Козырев, Коробейников, 1993; Козырев, 1993), для горных тундр и гольцов массива Денежкин Камень приводится 13 видов. В пределах горно-тундрового пояса массива можно выделить несколько типов тундр: от каменистых до травяно-моховых (Горчаковский, 1950, 1975). Сбор материала производился одновременно из нескольких типов тундр на протяжении всего вегетационного периода (с июня по август). В качестве основного метода сбора применялись стандартные почвенные ловушки с фиксатором. Также использовались разбор почвенных проб и ручной сбор. Общий объем работ составил 2290 ловушко-суток. Зоogeографическая характеристика видов дана по Крыжановскому (1983), с использованием и других источников, биогеографическая терминология приводится по Городкову (1984), описание жизненных форм - по Шаровой (1981). Автор выражает искреннюю благодарность Е.В.Зиновьеву и А.В.Козыреву за помощь в определении видового состава жужелиц.

Результаты

Всего в пределах горно-тундрового (включая гольцовский) пояса (900-1300 м.) было поймано свыше 700 экземпляров жужелиц, относящихся к 32 видам из 15 родов. С учетом литературных данных (Козырев, Коробейников, 1993; Козырев, 1993), фауна жужелиц насчитывает 38 видов из 16 родов; список приведен ниже. Звездочкой (*) отмечены виды, не встреченные нами, но приводимые для данного района в литературе.

Отметим сразу, что список жужелиц исследованного горного массива далек от завершения. В дальнейшем он будет, вероятно, пополняться за счет мелких видов (*Bembidion*) и редких, встречающихся спорадически. Впрочем, возможно и нахождение крупных жужелиц из родов *Carabus*, *Pterostichus*, *Harpalus*, *Amara*, *Nebria* и некоторых других. Конечный список жужелиц массива Денежкин Камень, обитающих выше верхней границы леса, по нашему предположению, не превысит 55 - 60 видов.

Обсуждение

Формирование фауны горных тундр массива Денежкин Камень происходит за счет видов рода *Pterostichus* (11 видов) и рода *Bembidion* (5 видов). Подобный расклад вообще характерен для группировок жужелиц как горно-тундровых (Коробейников, 1989, 1991), так и зонально-тундровых (Андреева, Еремин, 1991). Роды *Carabus*, *Notiophilus*, *Agonum* и *Amara* представлены каждый тремя видами, остальные - по одному.

Зоogeографический анализ показывает, что большая часть видов имеет широкий ареал. Это голарктические и транс-палаearктические виды.

Таблица 2. Видовой состав и характеристика жужелиц горно-тундрового пояса массива Денежкин Камень (Северный Урал)

Вид	Характеристика вида		
	зоогеографический	биоценотическая	биоморфологическая
<i>Cicindela (s str) campestris</i> L.	транспалеаркт	луговой	элигеб летающий
<i>Carabus (Diocarabus) loschnicovi</i> F.-W.	сибирский	бореомонтаный	элигеб. ходящий
<i>C (Morphocarabus) odoratus</i> Motsch.	транссибирский	бореомонтаный	элигеб ходящий
<i>C (Trachycarabus) sibiricus</i> F.-W.	транссибирский	тундростепной	элигеб. ходящий
<i>Nebria (Boreonebria) nivalis</i> Payk.	голарктический	арктоальпийский	поверхн. подстил
<i>N (Eunebra) limbigeria</i> Sols. *	алтайский	альпийский	поверхн.-подстил
<i>Notiophilus aquaticus</i> L.	голарктический	эрвритопный	поверхн.-подстил
<i>N biguttatus</i> F.	европ.-сибирский	boreальный	поверхн.-подстил
<i>N reitteri</i> Spoth	европ.-сибирский	boreальный	поверхн.-подстил
<i>Diacheila polita</i> Faid.	голарктический	гипоарктический	элигеб бегающий
<i>Dyschirius (s str) globosus</i> Hbst.	транспалеаркт	околоводный	геобионт-роющий
<i>Bembidion (s str) quadrimaculatum</i> L.	голарктический	лугово-полевой	поверхн.-подстил
<i>B (s str) humerale</i> Sturm	европ.-сибирский	околоводный	поверхн.-подстил
<i>B (Plataphodes) fellmanni</i> Mann. *	транспалеаркт	boreальный	поверхн.-подстил
<i>B (Peryphus) petrosum</i> Gebl. *	голарктический	boreальный	поверхн.-подстил
<i>B (Metallina) lampros</i> Hbst.	голарктический	эрвритопный	поверхн.-подстил
<i>Pterostichus (Euryperis) urengaiacus</i> Jur.	субэндемик Урала	бореомонтаный	подстил - почвенный
<i>P (Cryobius) brevicornis</i> Kirby	голарктический	арктоальпийский	подстил - почвенный
<i>P (Cryobius) kaninensis</i> Popp	голарктический	boreальный	подстил - почвенный
<i>P (Steropus) mannerheimi</i> Dej.	сибирский	бореомонтаный	подстил - почвенный
<i>P (Petrophilus) kokei</i> Mull.	транспалеаркт	boreальный	подстил почвенный
<i>P (Petrophilus) uralensis</i> Motsch.	субэндемик Урала	boreальный	подстил - почвенный
<i>P (Lyperopherus) vermiculosus</i> Mert.	голарктический	эвактический	подстил - почвенный
<i>P (Morphosoma) melanarius</i> Ill.	транспалеаркт	эрвритопный	подстил - почвенный
<i>P (Melanius) rhaeticus</i> Heer	европейский	околоводный	подстил - почвенный
<i>P</i> sp	-	-	подстил - почвенный
<i>Agonum (s str) sexpunctatum</i> L.	транспалеаркт	эрвритопный	поверхн.-подстил
<i>A (Liebherrius) alpinum</i> Motsch. *	голарктический	бореомонтаный	подстилочный
<i>A (Europhilus) gracile</i> Gyll.	транспалеаркт	boreальный	подстилочный
<i>Amara (s str) convexior</i> Steph.	западнопалеаркт	boreальный	геохорт гарпал
<i>A (Celia) brunnea</i> Gyll.	голарктический	бореомонтаный	стратоб-скважник
<i>A (Celia) quenseli</i> Schoenh. *	голарктический	бореомонтаный	геохорт гарпал
<i>Curtonotus (s str) alpinus</i> Payk.	голарктический	арктоальпийский	геохорт гарпал
<i>Harpalus (s str) nigritarsis</i> C. Sahlb.	голарктический	бореомонтаный	геохорт гарпал
<i>Acupalpus (s str) mendianus</i> L.	европ.-сибирский	на открытых местах	стратоб-скважник
<i>Dicherotrichus mannerheimi</i> Sahlb. *	голарктический	boreальный	стратоб-скважник
<i>Dromius (s str) agilis</i> F.	европ.-сибирский	boreальный	подстил - подкорный
<i>Microlestes minutulus</i> Goeze	транспалеаркт	на открытых местах	подстил трещинн.

Их число (и доля) составляют 15 видов (40,5 %) и 8 видов (21,6 %) соответственно. Третье место по числу занимают европейско-сибирские виды - 5 (13,5 %). Столько же составляют транссибирские и сибирские виды вместе взятые. На долю прочих (включая субэндемичных для Урала *Pterostichus urengaicus* и *P. uralensis*) приходится 10,5 %.

Просматривается несколько зоогеографических связей исследованной локальной карабидофауны с другими фаунами: с фауной зональных тундр (*Pterostichus kaninensis*, *Curtonotus alpinus*), с европейской (*Pterostichus gaeticus*, *Amara convexior*) и, даже с альпийской карабидофауной Алтая (*Nebria limbigera*). Последнее, впрочем, довольно сомнительно, так как основано на единственной находке *Nebria limbigera* (1 самка, 28.05.68 г., вершина горы Денежкин Камень, Новоженов Ю.И.). Все попытки вновь обнаружить этот альпийский вид, характерный для горных систем Средней Азии и Южной Сибири, терпели неудачу.

Массив Денежкин Камень со всех сторон окружен сплошным массивом темнохвойной тайги, поэтому неудивительно, что основное ядро его высокогорной карабидофауны составляют boreальные - 10 (27 %) и бореомонтанные - 8 (21,6 %) виды. На долю субарктических приходится 16,2% числа всех видов. Полизональные эвритопные виды представлены 4 видами (10,8 %), виды околоводного комплекса - 3 (8,1 %), На остальные группы приходится 16,3 %.

Интересным является присутствие в списке транссибирского тундро-степного вида *Carabus sibiricus* F.-W., известного с юга Сибири (Алтай, Саяны) и севера Казахстана (Крыжановский, 1983), из степей Башкирии и Южного Урала (Зиновьев, 1991), Предуралья (Козьминых, Есюнин, 1991), со Среднего Урала (Козырев, 1993), из тундростепей Южного Ямала (Андреева, Еремин, 1991). В пределах массива Денежкин Камень небольшая по численности (в июле - августе динамическая плотность составила 0,3 экз. на 10 лов./сут.) реликтовая популяция этого вида обнаружена в каменистых тундрах. Эта находка свидетельствует в пользу того, что ареал *C. sibiricus* (подрод *Trachyscarabus*) вытянут по Уральскому хребту с юга на север, от степной и лесостепной зон до тундровой. Есть основания предполагать существование этого вида на Приполярном Урале.

При анализе гидротермического преферендума жужелиц показано, что подавляющее большинство горно-тундровых видов - мезофилы (73,7%), тогда как гигрофильные виды составляют 26,3 %.

Биоморфологический анализ карабидофауны массива Денежкин Камень показал преобладание видов- зоофагов над миксофитофагами (81,6 и 18,4 % соответственно). Зоофаги представлены практически всеми жизненными формами, но преобладают две: стратобионты из группы поверхностно-подстилочных - 11 видов (35,5 % от числа всех видов - зоофагов) и группы подстилочно-почвенных - 10 (32,3 %). Эпигеобионты представлены, главным образом, эпигеобионтами ходящими (12,1 %). Миксофитофаги в горных тундрах представлены менее разнообразно:

стратобионты-скважники и геохортобионты гарпалоидные, но часто более многочисленно (*Curtonotus alpinus*)

Итак, горно-тундровый карабиоценоз массива Денежкин Камень можно схематично описать следующим образом. Он включает 2 - 3 вида - доминанта (*Pterostichus kokeili*, *Curtonotus alpinus*, *Carabus odoratus*), ряд постоянно присутствующих фоновых (*Pterostichus*, *Agonum*, *Bembidion* и др.) и группу редких видов, встречающихся спорадически. Наряду с автохтонными элементами, в нем совмещаются фаунистические элементы высоких широт и окружающей таежной зоны. Разнообразие жизненных форм и расхождение экологических потребностей позволяет целому ряду видов населять один и тот же биоценоз в скучных, экстремальных условиях.

В целом население жужелиц тундровых биоценозов горного массива Денежкин Камень совмещает в себе черты сходства с карабиоценозами других высокогорных районов Урала, в то же время заметно отличаясь от них. Ряд находок вызывает немало вопросов, стимулируя продолжение исследований в этом русле. Часть видов (*Carabus*, некоторые *Pterostichus*) нуждаются в охранных мероприятиях (Красная книга Среднего Урала, 1996).

ЛИТЕРАТУРА

- Андреева Т Р , Еремин П К Эколого-фаунистический обзор жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Южного Ямала // Экологические группировки жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в естественных и антропогенных ландшафтах Урала Свердловск, 1991 С 3 - 17
- Городков К Б Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР // Ареалы насекомых европейской части СССР. карты 179-221 Л Наука, 1984 Вып 5 С 3 - 20
- Горчаковский П Л Высокогорная растительность заповедника «Денежкин Камень» Свердловск, Свердлгиз, 1950 120 с
- Горчаковский П Л Растительный мир высокогорного Урала М Наука, 1975 284 с
- Зиновьев Е В Жужелицы среднего течения р Ай // Экологические группировки жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в естественных и антропогенных ландшафтах Урала Свердловск, 1991 С 23 - 29
- Кашеваров Б Н Некоторые итоги изучения массовых видов жужелиц в высокогорной части Южного Урала // Фауна и экология насекомых Урала Свердловск, 1983 С 23
- Козырев А В Жуки-жуслицы (Coleoptera, Carabidae) Свердловской области Екатеринбург, 1993, 298 с Рукопись деп в ОНП НПЭЦ «Верас-Эко» и ИЗ АН Беларуси № 214
- Козырев А В , Коробейников Ю И Некоторые данные по фауне жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Северного Урала Екатеринбург, 1993, 4 с Рукопись

- деп. в ОНП НПЭЦ «Верас-Эко» и ИЗ АН Беларуси. № 233.
- Козырев А.В., Зиновьев Е.В., Коробейников Ю.И., Малоземов Ю.А. Фауна жужелиц Приполярного Урала. Екатеринбург, 1993, 15 с. Рукопись деп. в ОНП НПЭЦ «Верас-Эко» и ИЗ АН Беларуси. № 232.
- Козьминых В.О., Есюнин С.Л. Экологические группировки жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) заповедного урочища Спасская гора // Экологические группировки жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) в естественных и антропогенных ландшафтах Урала. Свердловск, 1991. С. 39 - 50.
- Коробейников Ю.И. К фауне жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) высокогорий Южного Урала // Энтомол. обозр., 1988, 67, 4. С. 738 - 740.
- Коробейников Ю.И. Некоторые особенности фауны жужелиц горно-тундрового пояса Уральских гор // Насекомые в биогеоценозах Урала. Свердловск, 1989. С. 29 - 30.
- Коробейников Ю.И. Некоторые особенности фауны и экологии жужелиц высокогорий Висимского заповедника и прилегающих территорий // Исследования природы в заповедниках Урала. Свердловск, 1990. С. 30-32.
- Коробейников Ю.И. Жужелицы горных тундр Урала // Экологические группировки жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) в естественных и антропогенных ландшафтах Урала. Свердловск, 1991. С. 51 - 60.
- Красная Книга Среднего Урала. Екатеринбург, 1996. 278 с.
- Крыжановский О.Л. Еще о составе и происхождении альпийских фаун жесткокрылых // Зоол. журн., 1969, 48, 8. С. 1156 - 1165.
- Крыжановский О.Л. Фауна СССР. Жесткокрылые, т. I, вып. 2. Жуки подотряда Adephaga: семейства Rhysodidae, Trachypachidae; семейство Carabidae (вводная часть, обзор фауны СССР). Л.: Наука, 1983. 341 с.
- Шарова И.Х. Жизненные формы жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*). М.: Наука, 1981. 360 с.

НАСЕКОМЫЕ НА СНЕЖНИКЕ

А.И.Ермаков

Институт экологии растений и животных, г. Екатеринбург

Казалось бы, два несовместимых понятия - насекомые и снег - никогда не встречаются в природе; тем не менее, это обычное явление в высокогорных районах, где снежные массивы (снежники, ледники) могут сохраняться целый год. Первые упоминания о присутствии насекомых на снегу как особом природном феномене приводятся в трудах Гумбольдта

(Humbold, 1808). В дальнейшем, это необычное явление многократно затрагивалось в зарубежных, большей частью малоизвестных работах. Работ на русском языке на эту тему практически нет, за исключением научно-популярного очерка П.А.Положенцева (1980), о появлении ранней весной в условиях Башкирии на снегу некоторых членистоногих. Несмотря на видимый информационный дефицит по этой теме, накоплено достаточно много наблюдений: практически каждый биолог, работавший в горах, отмечал это явление. К сожалению, увиденное редко удостаивалось опубликования, а между тем, эти нетрудоемкие наблюдения можно реально использовать для изучения высокогорных сообществ.

В задачу данной работы входило выявить состав насекомых, обнаруженных на высокогорных снежниках, дать оценку роли этого явления для горных экосистем и возможности его использования для нужд исследователя.

Методика

Исследования проводились летом 1997 года на Северном Урале в пределах горного массива Денежкин Камень на снежнике, который располагался на подветренном юго-восточном склоне перевала Рубель (отметка 1250 м.). Он имел площадь около 400-500 м² (данные конца июня) и просуществовал до середины июля, растаяв затем от обильных в этом месяце дождей. На поверхности снежника были обнаружены массовые скопления насекомых, произведен их сбор. Кроме того, на площади в 1 м² количественно учитывалась биомасса, численность, и их суточный прирост.

Результаты

Всего было собрано более 800 членистоногих, представленных насекомыми из 9 отрядов (коллемболы, перепончатокрылые, двукрылые, жуки, равнокрылые, полужесткокрылые, чешуекрылые, веснянки и поденки) и, в меньшей мере, паукообразными (пауки). Как по числу видов, так и по численности эти группы сильно различаются (рис.1). Точное число видов известно пока лишь для жесткокрылых - 75 видов из 20 семейств. Для остальных групп приведены предварительные данные, возможно, заниженные для некоторых групп (Diptera, Hymenoptera). В целом, на поверхности снежника было собрано более 250 видов насекомых.

Вклад различных групп в общую численность и, соответственно, биомассу также различен. Численность слагается, главным образом, за счет мелких длинноусых двукрылых (Chironomidae, Simuliidae), паразитических перепончатокрылых (Ichneumonidae, Braconidae) и, частично, из массовых видов жуков (Ipidae, Chrysomelidae). В среднем, на снежнике с площади 1 м² собрано 6-15 экз. различных насекомых со средней биомассой 62 мг. В пересчете на всю площадь снежника (400 м²) эти значения составляют около 4000 экз. при суммарной биомассе 25 г. (или 620 г. на

1 га). В литературе приводятся сильные колебания этого значения: от 1,5 мг (сухого вещества)/м² на Аляске (Edwards, Banko, 1987) и 6,7 мг/м² для массива Райнера (Вашингтон, США) (Edwards, 1987) до величины 168,7 мг/м² в Центральных Пиренеях (Antor, 1994).

Анализ биоценотической приуроченности видов, проведенный на Coleoptera показал, что горные виды (альпийские, аркто-альпийские и boreo-монтанные) составляют незначительную часть в сборах со снежника - 27 %. Основная масса (73%) - это равнинные (boreальные, луговые и т.п.) виды, то есть виды, занесенные на горный снежник снизу, из подгольцового и горно-таежного поясов. Сразу возникает вопрос о путях и причинах попадания насекомых на снежники. Возможны несколько вариантов:

1. Пассивный занос насекомых ветром. В пользу этого свидетельствует тот факт, что значительную долю насекомых снежника составляют мелкие формы (рис.2.). Также об этом свидетельствует соотношение видов насекомых, способных и неспособных к полету. Оно составляет 94 % и 6 % в пользу первых;

2. Активные миграции равнинных насекомых, как случайные, так и направленные (лет антофильных насекомых и насекомых-фотоксенов на белую, отражающую, поверхность снежника, привлечение рядом факторов: влажностью, пищевыми ресурсами и т.п.);

3. И, наконец, активные миграции горных насекомых из окружающих снежник горных биоценозов. Эти миграции вызваны, главным образом, тяготением к пищевым ресурсам, какими представляются скопления насекомых на снежнике.

Обсуждение

Таким образом, насекомых, попавших на снежник, можно разделить на три группы: пассивные и активные посетители, «пойманные» поверхностью снежника, и виды-хищники, для которых снежник - «скатерть-самобранка». Последних предлагается объединить термином **околоснежный** или **нивальный энтомокомплекс**, подразумевая под ним энтомологическую компоненту более широкого подразделения - нивального комплекса. Этот экологический комплекс включает не только различные пионерные ассоциации, но также многие полу-климатические или около-климатические сообщества (Mani, 1968). Насекомые этого комплекса (*Nebria nivalis* Pk., *Quedus tenuelus* Grav., *Podabrus lapponicus* Gyll., хищные Diptera и ряд др.), а также некоторые паукообразные и многоножки сосредоточены, главным образом, по нижнему краю снежника или рядом с ним, куда поверхностным стоком смывается основная часть биомассы. Помимо общего типа питания (зоофагия, сапрофагия), животные этого комплекса характеризуются сходным набором морфо-физиологических адаптационных признаков: редукция размеров, меланизм, опущенность тела, холодоустойчивость, сложное терморегуляционное и пищевое поведение.

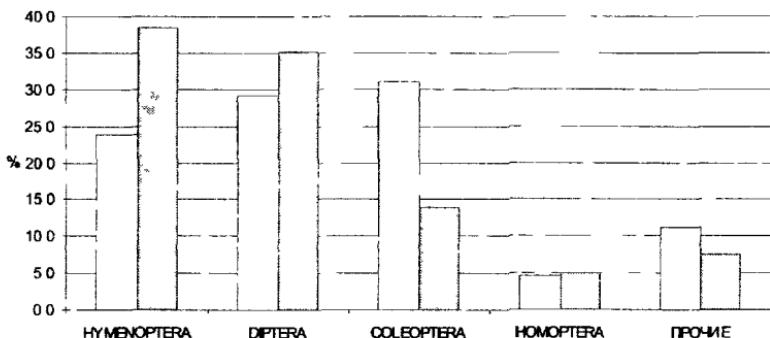


Рис 1. Соотношение числа видов (белым цветом) и обилия (штриховкой) различных групп насекомых, обнаруженных на поверхности снежника.

Особо следует коснуться вопроса терморегуляции. Интересно, что эта проблема для насекомых снежника вполне разрешима. С высотой по мере возрастания интенсивности солнечной радиации, увеличивается и ее тепловое воздействие. Значительную (иногда большую) долю тепловой энергии насекомые получают от рассеянной, отраженной от снега солнечной радиации (Стрельников, 1940). Альбедо (отражательная способность) чистого снега достаточно велико (0,5-0,7).

Нивальный энтомокомплекс в составе горных энтомоценозов, несомненно, играет первоочередную функцию в трансформации органического вещества, поступающего с равнины, и, по сути, не дает ему вернуться туда обратно. Более того, у ряда авторов (Kaisilia, 1952; Mani, 1968; Crawford, Edwards, 1986; Antor, 1994 и др.) приводятся свидетельства в пользу того, что насекомые, попавшие на снежник, могут употребляться птицами (*Lagopus mutus* L., *Plectrophenax nivalis* L.), а по нашему предположению, и буровузками - одним из массовых зоокомпонентов горных биоценозов.

Суточная прибыль биомассы на поверхность снежника составила не более 3 мг живого вещества на 1 м² или 30 г/га. По литературным данным, подобные значения достигают 1,5 мг(сухого вещества)/м²/сутки на Аляске (Edwards, Banko, 1987) и до 6,2 мг/м²/сут. в Швейцарских Альпах (Heiniger, 1989). За летний сезон (без учета флюктуаций численности отдельных видов) в горные биоценозы с равнины заносится около 1,5 кг живого вещества на га. Для сравнения, столько же биомассы выносится из водных биоценозов Субарктики вместе с вылетом амфибиотических насекомых (Данилов, Ольшванг, 1976).

Рассмотрим возможности практического использования описываемого явления. Во первых, нетрудоемкий, но эффективный сбор насекомых

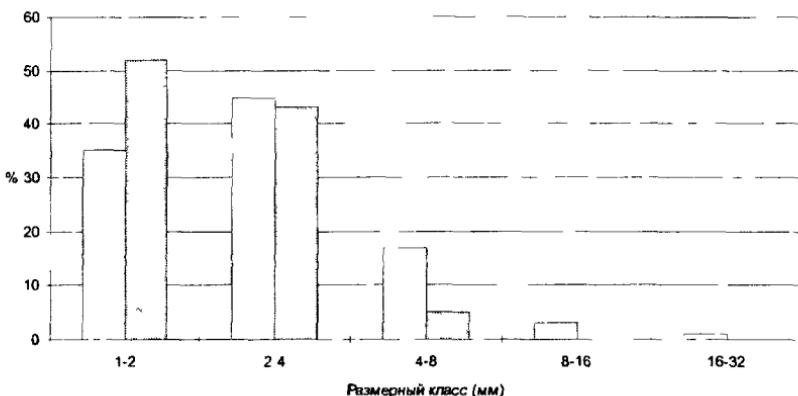


Рис 2. Размерный состав насекомых, собранных на снежнике
(штриховкой - литературные данные (Antor, 1994)).

со снежника может применяться для изучения видового состава энтомофауны (особенно двукрылых и перепончатокрылых) конкретного района. Во-вторых, локальное пространственное и временное распределение нивального комплекса делает возможным изучение биологии отдельных видов и групп, их адаптаций к экстремальным условиям обитания. И, самое главное, с помощью учетов насекомых, попавших на снежник, можно проводить оценку биоценотических процессов.

Количественная характеристика процессов переноса живой материи в биоценозах является одной из важных задач, которые разрешить обычными методами не всегда под силу. Методы маркировки, наблюдение не всегда применимы для массовых и мелких животных как насекомые. В большинстве случаев невозможно определить, на сколько данное сообщество состоит и принимает за единицу времени видов-мигрантов из соседних биоценозов, сколько теряет. Возможность этого - скорее исключение, чем правило. Пример учета биомассы водных насекомых, приведенный выше, - один из удачных. В этом случае результат достигнут благодаря «удобным» свойствам объекта. локальное обитание в водной среде с полным переходом в воздушную, возможность учета численности и биомассы и т.п. В случае с учетом на снежнике, преимущества налицо: можно легко разделить горные (местные) виды от видов, привнесенных снизу. Поверхность снежника улавливает и удерживает поток мигрантов, тогда как на окружающих ее гольцах подсчитать величину вносимой биомассы невозможно. Еще окончательно не разработанный, этот метод заслуживает внимания.

ЛИТЕРАТУРА

- Данилов Н.Н., Ольшванг В.В. Вторичная продуктивность Субарктики // Ресурсы Биосферы. Вып. 2. Л.: Наука, 1976. С.221-234.
- Положенцев П.А. Насекомые на снегу // Животный мир Башкирии. Уфа, 1977. С.237-243.
- Стрельников И.Д. Значение солнечной радиации в экологии высокогорных насекомых // Зоол. журн., 1940, т.19, 2. С.218-239.
- Antor R. J. Arthropod fallout on high alpine snow patches of the Central Pyrenees, Northeastern Spain // Arctic and Alpine Research. 1994, Vol. 26, 1, pp. 72-76.
- Crawford R.L., Edwards J.S. Ballooning spiders as a component of arthropod fallout on snowfields of Mount Rainier, Washington, U.S.A. // Arctic and Alpine Research. 1986, Vol.18, pp.72-76.
- Edwards J.S. Arthropod fallout on Alaskan snow // Arctic and Alpine Research. 1972, Vol.4, pp.167-176.
- Edwards J.S. Arthropod of alpine aeolian ecosystems // Annual Review of Entomology. 1987, Vol.32, pp.163-179.
- Edwards J.S., Banko P.C. Arthropod fallout and nutrient transport: A quantitative study of Alaskan snowpatches // Arctic and Alpine Research. 1976, Vol.8, pp.237-245.
- Heiniger P.H. Arthropoden auf Schneefeldern und in schneefreien Habitateen im Jungfraugebiet (Berner Oberland, Schweiz) // Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft, 1989, 62, pp.375-386.
- Humbold A. Von Ansichten der Natur mit Wissenschaftlichen Erlauterungen. Stuttgart/Tubingen: Colta, 1808. 394 pp.
- Kaisilia J. Insects from arctic mountain snows // Anales Entomoogici Fennici, 1952, Vol.18, 1, pp.8-25.
- Mani M.S. Ecology and biogeography of high altitude insects. The Hague: W. Junk, 1968, 527 pp.
- Somme L. Adaptations of terrestrial arthropods to the alpine environment // Biol. Rev., 1989, 64, pp.367-407.

МЕТАЛЛОУСТОЙЧИВОСТЬ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА ОДУВАНЧИКА (*TARAXACUM OFFICINALE* s.l.), ПРОИЗРАСТАЮЩЕГО В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОЙ НАГРУЗКИ

T.B.Жуйкова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Изучение реакции растений на загрязнение среды обитания тяжелыми металлами является одной из актуальных задач экологической токси-

кологии. Можно говорить о нескольких уровнях адаптации растений к токсическому фактору. В ряде работ рассматриваются приспособительные реакции организменного уровня, основанные на комплексе механизмов защиты метаболитического порядка и коррекции физиологических процессов (Алексеев, 1987, Кабата-Пендиас, Пендиас 1989). Важную роль при этом исследователи отводят корневой системе, которая служит барьером на пути проникновения тяжелых металлов в растения и передвижения их в надземные органы.

Другой вид адаптации связан с приспособительными реакциями надорганизменного уровня. Любая природная популяция генетически разнородна. В исследованиях Ву (Wu et al., 1975), Брэдшоу (Bradshaw 1952), Алексеевой-Поповой (1990) показано, что одним из важных проявлений индивидуальной вариабельности является направленное изменение эколого-генетической структуры растительных популяций. Такое изменение по мнению авторов возникает в результате действия токсического фактора на исходный полиморфизм природных популяций. Исследование изменчивости внутренней структуры популяций позволяет судить о возможности приспособления к резким изменениям среды без существенных изменений в генофонде.

Существование гетерогенности популяции в отношении накопления химических элементов и устойчивости к их избытку в среде обитания, т.е. наличие в сообществе организмов, в разной степени приспособленных к экстремальным условиям минерального питания, и организмов с наследственно закрепленной устойчивостью дает материал для естественного отбора, который в неблагоприятных условиях значительно усиливается и, как следствие, ведет к возникновению устойчивых популяций.

Популяции растений являются хорошим объектом для изучения внутривидовой дифференциации и механизмов устойчивости к тяжелым металлам. С этих позиций нами рассмотрены ценопопуляции одуванчика лекарственного *Taraxacum officinale* s.l., произрастающие на участках, в различной степени загрязненных тяжелыми металлами. *Taraxacum officinale* s.l. является полиморфным видом. Единого взгляда на его структуру и систематическое положение у специалистов нет. Многие авторы различают в его пределах большое количество форм, иногда называемых подвидами, рассами, биотипами или даже видами (Nilsson, 1947; «Определитель...», 1994). Аломиктический тип размножения позволяет им существовать в одном и том же месте. Придерживаясь понимания вида в широком смысле (Вавилов, 1931), в дальнейшем мы будем называть выделенные морфологические разновидности формами, сохранив их «видовые» названия. На исследованных участках произрастают *T.dahlstedtii* и *T.pectiniforme*, которые в генеративном состоянии четко различаются по рассеченности листовой пластинки.

Целью нашей работы было изучение жизнеспособности и металлоустойчивости семенного потомства двух форм *Taraxacum officinale*, произрастающих в условиях загрязнения почв тяжелыми металлами.

Материал и методика

Исследования проводили в течение 1995-1997 гг. в районе крупного промышленного центра (г.Нижний Тагил Свердловской области). На территории города и в его окрестностях было заложено семь пробных площадей, в разной степени подверженных химическому загрязнению. Участки характеризовались одним типом почв (среднеподзолистый, разновидность средний суглинок), кислотностью (в области нейтральной и слабощелочной), сходным видовым составом (злаково-разнотравные и разнотравно-злаковые сообщества с доминированием сорных видов). На участках определяли содержание Zn, Cu, Pb, Cd, предполагая, что существует корреляция общего техногенного давления с концентрацией этих элементов в почве. Ранее нами было показано, что суммарная токсическая нагрузка на исследуемых участках изменялась от 1 до 33 отн. ед. Содержание токсикантов в почвах коррелировало с их концентрацией в растительном материале (Жуйкова, 1997). На каждом из участках были собраны семена со 150 растений обеих форм, выбранных случайным образом.

Для количественного сравнения металлоустойчивости отдельных видов и внутривидовых рас растений обычно пользуются методом корневого теста, предложенным Уилкинсом (Wilkins, 1975, 1978), или его модификацией, предложенной Джоуэттом (Jowett, 1964). Индекс устойчивости (индекс толерантности), определяют как отношение прироста корней на растворе с исследуемым металлом к приросту корней на растворе того же состава без металла. Детали метода корневого теста у разных авторов варьируют, в частности, серьезной проблемой является выбор солевого фона. К крайним случаям относятся использование в качестве контроля дистиллированной воды (Simon, 1978) и полного питательного раствора (Coughtrey, Martin, 1978).

В нашем эксперименте семена десяти растений каждой формы одуванчика из ценопопуляций, произрастающих в условиях различной токсической нагрузки, прорачивали в лабораторном эксперименте методом корневого теста в рулонной культуре, на дистиллированной воде и на водных растворах солей Zn, Cu, Pb и Cd, в трехкратной повторности. Концентрации растворов подбирали на основании литературных данных, собственных предварительных экспериментов и с учетом содержания поллютантов в почвах на реально загрязненных участках. Использованные концентрации: Zn-300 мг/л, Cu-100 мг/л, Pb-300 мг/л, Cd-3 мг/л. Критериями жизнеспособности и металлоустойчивости двух форм одуванчика служили: энергия прорастания и всхожесть семян, выживаемость одномесечных проростков, а также ростовые критерии - количество растений с настоящим листом и длина корня, на основе которых рассчитывали индекс устойчивости.

Обработку данных проводили с использованием методов математической статистики: по парное сравнение по критерию Стьюдента, группо-

вое - методом множественных сравнений Шеффе (S - метод) (Гласс, Стэнли, 1976).

Результаты и обсуждение

Ранее нами было показано, что в структуре ценопопуляций одуванчика на всех участках численно преобладает *T.dahlstedtii*, и доля этой формы возрастает в градиенте повышающейся нагрузки до 90%. Оценка индивидуальной изменчивости растений по морфологическим признакам (длина листа, количество листьев и соцветий на одно растение) у исследуемых форм в градиенте повышающейся токсической нагрузки показала отсутствие между ними достоверных различий. Однако, две формы существенно различались по характеру накопления и распределения тяжелых металлов. В условиях максимального загрязнения *T.dahlstedtii* накапливает последние в корнях в большей степени, чем *T.pectinatiforme*. Коэффициенты перехода металлов из подземных органов в надземные у первой формы ниже, чем у второй. В фоновой зоне картина обратная. Можно предполагать, что особенности накопления поллютантов двумя формами одуванчика окажут влияние на жизнеспособность их семенного потомства.

Жизнеспособность семенного потомства.

На рисунке 1 представлена характеристика всех изученных показателей жизнеспособности семенного потомства двух форм, произрастающих в условиях минимального (фонового) загрязнения. Энергия прорастания и всхожесть семян, выживаемость и листообразование, а также длина корня у *T.pectinatiforme* достоверно выше ($p<0.05$), чем у *T.dahlstedtii*. Таким образом, в условиях фона показано кардинальное различие между формами по жизнеспособности их семенного потомства.

Наибольший интерес представляют показатели жизнеспособности семенного потомства двух форм одуванчика из ценопопуляций, произрастающих на участках с повышенным загрязнением. Анализ начальных этапов роста и выживаемости одномесечных проростков *T.dahlstedtii* и *T.pectinatiforme* выявил большую индивидуальную изменчивость в пределах выборок (Жуйкова и др., 1998). По этим показателям наблюдался разброс значений от 0 до 95%. В пределах каждой выборки были выделены растения с низкими - до 25%, средними - до 70% и высокими значениями показателей.

Сравнение двух форм, произрастающих в условиях максимального загрязнения, по энергии прорастания и выживаемости одномесечных проростков показало, что наибольшее число растений с высокими значениями этих показателей отмечено у *T.dahlstedtii*.

Наиболее важным на раннем этапе развития растений является процесс листообразования, т.е. начало работы верхушечной меристемы и как следствие -формирование настоящего листа. Зависимость показателя от

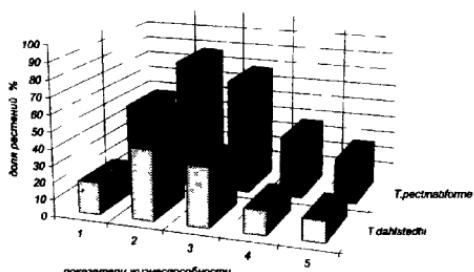


Рис. 1. Характеристика жизнеспособности семенного потомства двух форм одуванчика из ценопопуляций фоновой зоны.(1 — энергия прорастания, 2 — всхожесть, 3 — выживаемость, 4 — листообразование, 5 — длина корня)

уровня нагрузки на площадках для обеих форм нелинейна. В пределах каждой выборки, по этому показателю наблюдается разброс значений от 0 до 72%. Выделены семьи с низким процессом листообразования - менее 20% и высоким - более 20%. У растений с импактного участка отношение семей с низким и высоким листообразованием у *T.dahlstedtii* составило - 3:7, у *T.pectiniforme* - 6:4. Соответственно, средние значения показателя у обеих форм составляют 38,5% и 18,7%. Проростки обеих форм из буферной зоны характеризуются в основном низким процессом листообразования (рис.2). На всех участках отмечено значительное варьирование этого признака. У растений *T.dahlstedtii* из наиболее загрязненных зон эти показатели более однородны, чем у растений с остальных участков. Так, коэффициент вариации признака у проростков из импактной зоны достоверно ниже, чем у фоновых, $t_{st}=5.3$ при $t_{0.001}=3.92$. Для второй формы показана обратная зависимость, $t_{st}=3.7$ при $t_{0.01}=2.88$.

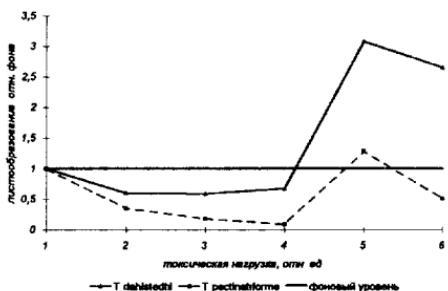


Рис.2. Характеристика листообразования у проростков двух форм одуванчика. По оси X участки по мере увеличения токсической нагрузки: 1 — 1.00, 2 — 3.65, 3 — 4.03, 4 — 7.09, 5 — 8.38, 6 — 33.00 отн.ед.)

Функционирование апикальных меристем корня и побега являются взаимосвязанными процессами. Анализ прироста корней одномесечных растений выявил ту же закономерность, что и для процесса листообразования (рис.3). Для выявления зависимости показателей роста от уровня токсической нагрузки, абсолютные значения были трансформированы в относительные к фоновой выборке. Следует отметить повышение значений изученных показателей у проростков семян *T.dahlstedtii*, сформиро-

вавшихся в условиях максимального загрязнения почв. Примененный нами метод множественных сравнений Шеффе показал, что между выборками из наиболее загрязненных зон и остальными существуют достоверные различия по всем показателям ($p < 0.01$), в том числе и по ростовым критериям. Показана также разница между формами по всем показателям в условиях загрязнения, а именно, процессы листообразования и длина корней у проростков *T. dahlstedtii* выше, чем у *T. pectinatiforme* ($p < 0.05$).

Интерес представляет также распределение приростов корней двух форм, семена которых формировались в ценопопуляциях минимально и максимально загрязненных участков. Длина корней варьировала от 0 до 60 мм. Все выжившие проростки ранжировали по этому показателю на четыре группы.

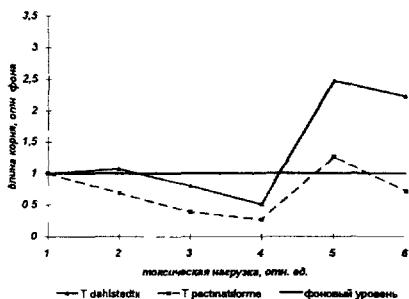


Рис. 3. Характеристика корневого прироста у одномесчных растений двух форм одуванчика из ценопопуляций загрязненных участков. (Обозначения см. рис. 2)

На рисунке 4 представлено распределение длины корней у *T. dahlstedtii* и *T. pectinatiforme*. Проростки первой формы из фоновой зоны характеризуются длиной корня менее 30 мм, т. е. имеют короткие корни; проростки импактной зоны характеризуются длинными корнями - более 30 мм. Для второй формы показано обратное соотношение растений с длинными и короткими корнями. Этим и обусловлено различие длины корней проростков двух форм, произрастающих в условиях различного загрязнения.

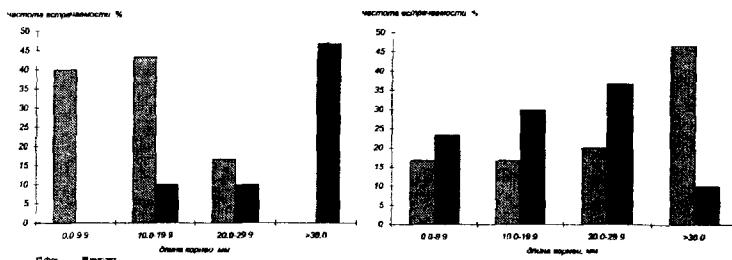


Рис. 4. Распределение прироста корней *T. dahlstedtii* (слева) и *T. pectinatiforme* (справа) из ценопопуляций минимально и максимально загрязненных зон

Таким образом, по всем изученным критериям показано кардинальное различие семенного потомства двух форм одуванчика, произрастающих на минимально и максимально загрязненных участках. Т. *prestnatiforme* в фоновых ценопопуляциях характеризуется достоверно высокими показателями жизнеспособности. В условиях загрязнения участков показатели выше у *T. dahlstedtii*.

Металлоустойчивость растений.

Из литературы известно, что ценопопуляции в местообитаниях, обогащенных группой металлов, оказываются устойчивыми ко всем металлам этой группы («Растения в экстремальных...», 1983), а также к некоторым другим, не представленным в избытке (так называемая сопутствующая металлоустойчивость, которая, как правило, ниже основной) (Сох, Hutchinson, 1980).

Общими, малоспецифичными проявлениями токсичности поллютантов можно считать торможение роста, хлороз листьев и нарушение водного обмена (Lane et al., 1978; Wainwright, Woolhouse, 1977). Одной из первых реакций организма в ответ на избыток тяжелых металлов в среде является изменение проницаемости мембран («Растения в экстремальных...», 1983). Углубленные исследования выявили влияние металлов на ростовые процессы, в частности, они вызывают торможение роста растяжением (Lane et al., 1978). Свинец, цинк и медь, присоединяясь к попечерным сшивкам длинноцепочечных компонентов клеточных стенок, делают их менее восприимчивыми к разрывающему действию индолилуксусной кислоты, чем и объясняется задержка роста. Различные токсиканты нарушают процессы фотосинтеза, например, цинк ингибирует ферменты синтеза хлорофилла, свинец тормозит реакцию Хилла, кадмий, медь и свинец нарушают фотосистему 2, последние ингибируют не только перенос электронов, но и реакцию фиксации углекислоты (Rosen et al., 1977). Некоторые токсиканты являются мутагенами, например, свинец, который способен связываться с ДНК, индуцируя мутации (Удалова, 1995). Тяжелые металлы отрицательно влияют на ферментативную систему растительных организмов, оказывая денатурирующее действие на метаболитически важные белки. Цинк и свинец действуют на кислые фосфатазы корней и на малатдегидрогеназу, кадмий - на глутаматдегидрогеназу и на карбоангидразу. Наиболее эффективным ингибитором является медь, снижающая активность ферментов на 50% при концентрации $7 \cdot 10^{-7}$ - $3 \cdot 10^{-5}$ M; затем следуют кадмий и цинк в близких концентрациях. При поступлении избыточных количеств тяжелых металлов в растения, часто наблюдается увеличение активности ферментов, которое следует рассматривать как приспособительную реакцию растений на избыток тяжелых металлов, или как побочное действие вызванных ими физиологических расстройств.

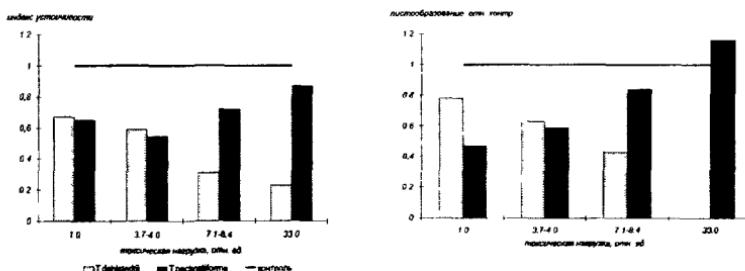


Рис. 5. Ростовые критерии двух форм одуванчика в условиях провокационного воздействия сульфата цинка (слева — индекс устойчивости, рассчитанный по длине корней, справа — листообразование)

В связи со всем вышесказанным, нами была проведена оценка резистентности семян двух форм Тагахасим из разных по техногенной нагрузке ценопопуляций к повышенным концентрациям солей тяжелых металлов в растворах. Как и следовало ожидать, действие тяжелых металлов на начальных этапах роста проявилось очень слабо, т.к. развитие в этот период идет в основном за счет запасов семени.

Одним из самых ранних и общих для всех растений внешних признаков угнетения при избытке тяжелых металлов является торможение роста корней.

Влияние раствора цинка на ростовые показатели двух форм одуванчика, из ценопопуляций, произрастающих на участках с различным загрязнением, показано на рис.5. Контролем служили растения с каждого участка, пророщиваемые на дистиллированной воде. Показано, что цинк в выбранной нами концентрации вызывал подавление прироста корней у всех растений, независимо от того, на каких участках сформировались семена (индекс устойчивости ниже единицы). У T.pectinatiforme отмечена тенденция к повышению устойчивости к цинку у растений, произрастающих на наиболее загрязненных участках, по сравнению с фоновыми. Для

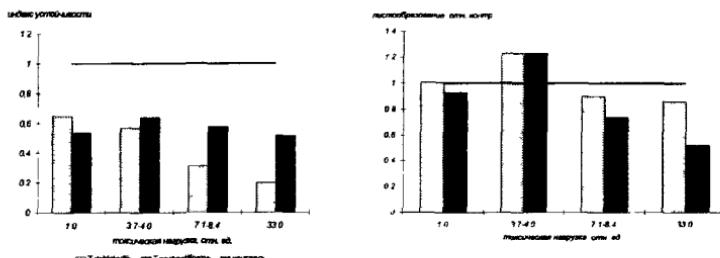


Рис 6 Ростовые критерии двух форм одуванчика в условиях провокационного воздействия сульфата меди

T.dahlstedtii показано достоверное ($p<0.05$) снижение металлоустойчивости при увеличении токсической нагрузки на исследуемых участках. Процессы листообразования у первой формы с фонового участка ниже ($p<0.05$), чем с загрязненных участков; у второй формы картина обратная.

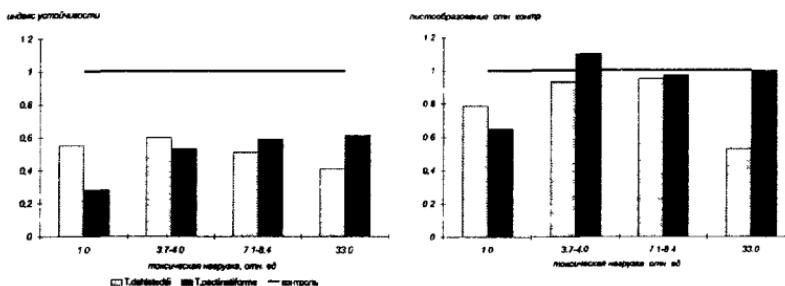


Рис. 7. Ростовые критерии двух форм одуванчика в условиях провокационного воздействия нитрата свинца.

Необходимо отметить, что листообразование у *T.pectinatiforme* из импактной ценопопуляции в варианте с цинком выше, чем в контролльном, что может быть свидетельством устойчивости этой формы к металлу, о чем говорилось ранее.

Сильное подавление корневого прироста вызывали медь (рис.6) и свинец (рис.7), в выбранных нами концентрациях. Индекс устойчивости в этих вариантах близок к 0,5. Отмечено достоверное ($p<0,05$) снижение устойчивости к меди у *T.dahlstedtii* из загрязненных местообитаний. Для другой формы показано, что у растений фоновой ценопопуляции устойчивость к свинцу достоверно ниже, чем у растений со всех остальных участков.

Ранее нами было показано, что свинец и медь прочно фиксируются в корнях одуванчика и слабо передвигаются в надземные органы (Безель и др., 1998); вероятно, поэтому процессы листообразования в этих вариантах оказались подавлены в меньшей степени. Формирование листьев в варианте со свинцом у проростков семян *T.pectinatiforme* с загрязненных участков достоверно выше, чем у фонового семенного потомства ($p<0,05$). Для потомства *T.dahlstedtii* показана обратная зависимость, у потомства с импактного участка показатель ниже, чем у потомства со всех остальных участков ($p<0,05$).

Минимальное угнетение ростовых показателей выявлено при воздействии кадмием (в выбранной нами концентрации). Устойчивость к этому металлу у растений *T.pectinatiforme* со всех загрязненных участков достоверно выше, чем с фонового ($p<0,05$). Листвообразование активнее протекает у растений этой формы из ценопопуляций буферной зоны.

Таким образом, все токсиканты оказывали подавляющее действие на ростовые процессы. Для обеих форм одуванчика показана нелинейная за-

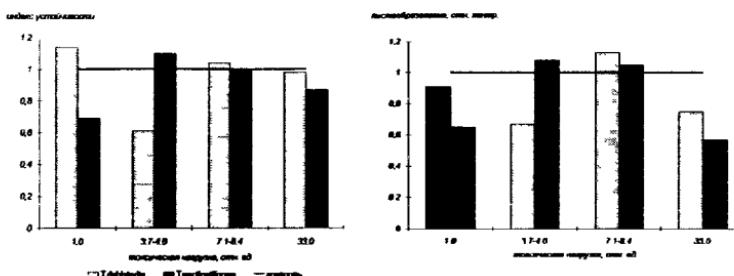


Рис. 8. Ростовые критерии двух форм одуванчика в условиях провокационного воздействия сульфатом кадмия

висимость устойчивости к поллютантам (в выбранных нами концентрациях) от загрязнения участков, на которых произрастили материнские растения. Установлено, что у растений исследуемых форм, произрастающих в условиях техногенной нагрузки, устойчивость к поллютантам различна. Возможно, это связано с особенностями накопления и распределения тяжелых металлов по органам растений. Отмеченные различия металлоустойчивости растений не связаны с общей жизнеспособностью семян, а обусловлены особыми регуляторными физиологико-биохимическими механизмами. Можно предположить, что высокое содержание металлов в почве и особенности накопления их растениями способствовали развитию процесса преадаптации к токсическому фактору.

Выводы

1. Наше исследование показало, что семенное потомство двух форм одуванчика, собранных на участках с различной токсической нагрузкой, обладает различной жизнеспособностью. В фоновых ценопопуляциях высокие показатели жизнеспособности потомства отмечены у *T. pectinatiforme*, а в импактных - у *T. dahlistedtii*.

2. Для *T. pectinatiforme* показана достоверно высокая устойчивость к цинку, свинцу и кадмию у ценопопуляций, произрастающих в условиях максимального загрязнения, по сравнению с выборкой из фоновой зоны. Для *T. dahlistedtii* отмечено снижение металлоустойчивости к цинку, меди и свинцу при увеличении токсической нагрузки на участках, с которых были собраны семена.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Ю.В. Тяжелые металлы в почвах и растениях. Л. Агропромиздат. 1987 142 с.
 Алексеева-Попова Н.В. Внутривидовая дифференциация дикорастущих видов под влиянием избытка тяжелых металлов в среде // Тр. биохимической лаборатории М , 1990 Вып 21. С.62-71

- Безель В С , Жуйкова Т В , Позолотина В Н Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов // Экология 1998 № 5
- Вавилов Н И Линнеевский вид как система // Тр по прикл ботанике, генетике и селекции 1931 Т 26, вып 3 С 109-134
- Гласс Дж , Стенли Дж Статистические методы в педагогике и психологии / /М Прогресс, 1976 495 с
- Ермакова И М Одуванчик лекарственный Номенклатура и систематическое положение // Биологическая флора Московской области Под ред В Н Павлова, Т А Работникова М , 1990 Т 8 С 210-269
- Жуйкова Т В Ценопопуляции *Taraxacum officinale* в условиях техногенного загрязнения почв тяжелыми металлами уровни накопления // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне Мат конф Екатеринбург, 1997 252 с
- Жуйкова Т В Позолотина В Н Безель В С Изменчивость морфологических признаков и жизнеспособности семенного потомства *Taraxacum officinale* s l в условиях техногенной нагрузки // Жизнь популяций в гетерогенной среде Йошкар-Ола 1998 Принято в печать
- Кабата-Пендиас А , Пендиас Х Микроэлементы в почвах и растениях М Мир, 1989 139 с
- Определитель сосудистых растений Среднего Урала М Наука, 1994 525 с
- Растения в экстремальных условиях минерального питания Л Наука, 1983 176 с
- Удалова А А Закономерности индукции генетических эффектов у сельскохозяйственных растений при комбинированном действии ионизирующих излучений и тяжелых металлов Автореф дис канд биол наук Обнинск,1995 25 с
- Bradshaw A D Populations of *Agrostis tenuis* resistant to lead and zinc poisoning // Nature, 1952 Vol 169, №3 P 1098
- Coughtrey P J , Martin M H Tolerance of *Holcus lanatus* to lead, zinc and cadmium in factorial combination // New Phytol , 1978 Vol 81, №1 P 147-154
- Cox R M , Hutchinson T C Multiple metal in the growth *Deschampsia caespitosa* (L) Beauv from the Sudbury smelting area // New Phytol , 1980 Vol 84, №4 P 631-647
- Jowett D Population studies in lead tolerant *Agrostis tenuis* // Evolution, 1964 Vol 18, №1 P 70-84
- Lane S D , Martin E S , Garrod J F Lead Toxicity effects indole-3-acetic acid-induced cell elongation // Planta, 1978 Vol 144, №1 P 79-84
- Nilsson H Totale Invertierung der microtypen eines minimareals von *Taraxacum officinalis* // Hereditas, 1947 Vol 33, №1-2
- Rosen J A , Pike C S , Golden M L Zinc, iron and chlorophyll metabolism in zinc-toxic corn // Plant Physiol , 1977 Vol 59, №6 P 1085-1087

- Simon E. Heavy metals in soils, vegetation development and heavy metal tolerance in plant populations from metalliferous areas. // New Phytol., 1978. Vol.81, №1. P.175-178
- Wainwright S.J., Woolhouse H.W. Some physiological aspects of copper and zinc tolerance in *Agrostis tenuis* Sibth.: cell elongation and membrane damage. // J. Exp. Bot., 1977. Vol.28, №105. P.1029-1036.
- Wilkins D.S. A technique for the measurement of lead tolerance in plants. // Nature, 1957. Vol.180, №4575. P.37-38.
- Wilkins D.S. The measurement of tolerance to edaphic factors by means of root growth. // New Phytol., 1978. Vol.80, №3. P.623-633.
- Wu L., Thurman D.A., Bradshaw A.D. The uptake of copper and effect upon respiratory process of roots of copper-tolerant and non-tolerant clones of *Agrostis stolonifera*. // New Phytol., 1975. Vol.75, №2. P.225-229.

ГЕНЕЗИС ИХТИОФАУНЫ ЗАРЕГУЛИРОВАННЫХ РЕК СРЕДНЕГО УРАЛА

Я.А.Кижеватов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Рыбное население Волжско-Камского и Обского бассейнов в районе Среднего Урала состоит из 54 видов рыб и рыбообразных (Сабанеев, 1874; Меньшиков, 1929; Берг, 1947; Костарев, 1965, 1973; Букирев, Козьмин и др., 1959; Букирев, Усольцев, 1958), принадлежащих к шести ихтиофаунистическим комплексам (Никольский, 1947) (табл. 1). В настоящей работе проведен анализ основных факторов, определяющих особенности формирования, изучено современное состояние и дан прогноз дальнейших изменений ихтиофауны рек Среднего Урала.

Таблица 1. Ихтиофаунистические комплексы Среднего Урала

Ихтиофаунистический комплекс	Виды
Понто-каспийский пресноводный	Лещ, уклейка, голавль, подуст, линь, судак, быстрянка русская, верховка, красноперка, жерех, густера, белоглазка, чехонь, синец.
Бореальный равнинный	Щука, окунь, ерш, плотва, елец европейский и сибирский, язь обыкновенный, карась обыкновенный и серебряный, пескарь обыкновенный, щипковка, гольян озерный.
Верхнетретичный равнинный	Сазан, вьюн, белуга, стерletъ, осетр русский и сибирский, севрюга, сом; класс рыбообразные: кастильская минога, ледовитоморская минога.
Бореальный предгорный	Хариус сибирский, хариус европейский, таймень, кастильская кумка, подкаменщик обыкновенный и сибирский, голец усатый, гольян речной.
Арктический пресноводный	Налим, белорыбица, нельма, тулуг, гелайдъ, чир, сиг-тыжъян, муксун, чудской сиг, ригус, девятивглазая колючка.
Понто-каспийский морской	Кастильская тюлька, кастильский пузанок, сельдь-черноспинка, волынская сельдь.

Ихтиофауна Среднего Урала приобрела современный облик в среднем голоцене (Цепкин, 1978, 1995, 1997; Букирев, 1956) и в относительно неизменном виде просуществовала до начала 17 века. После этого произошло существенное изменение ее структуры. Мы выделяем три взаимосвязанных группы причин, определяющих динамику ихтиофауны:

первая - несовпадение природных условий местных рек и требований к условиям существования конкретных видов;

вторая - связана с глобальными климатическими циклами и вызванной ими динамикой границ распространения некоторых теплолюбивых и холодолюбивых видов рыб, чьи ареалы ограничиваются Уралом;

третья - хозяйственная деятельность человека.

Маловодность и горный характер течения рек западного склона уральского хребта ограничивают распространение многих видов рыб. Сом встречался в Нижней Каме; русский осетр, белуга, каспийские сельди - в Средней Каме и крайне редко в устье Чусовой. Эти виды отмечались в конце XIX и начале XX веков. Из обских полупроходных сиговых в реках восточного склона уральского хребта (бассейны Исети, Туры и Тавды) еще в 30-е годы XX века встречалась пелянь.

Климатические циклы влияют на изменение ареалов некоторых теплолюбивых видов. За последние 40 лет сократилось распространение красноперки, жереха, сазана, густеры, вынона, белоглазки; одна из возможных причин - наступление похолодания.

Среди факторов антропогенного воздействия, характерных для рек Среднего Урала, выделяются три основные группы, определяющие экологическое состояние текучего водоема - зарегулирование стока, загрязнение, биологическое воздействие (табл. 2).

Таблица 2. Типы антропогенного воздействия на реки Среднего Урала

Загрязнение			Зарегулирование стока					Биологическое воздействие					
								акклиматизация		рыболовство			
хронич-	эпизо-	тепло-	водо-	набе-	каналы	водо-	меж-	пред-	случай-	про-	люби-	бра-	лесов
ческое	дичес-	вое	храни-	режные		забор	бассей-	наме-	ная	мыслю-	тельс-	конъер-	
			лища				новая			вое	кое		
							пере-						
							брекка-						
							вод						

Плотины водохранилищ преградили пути нерестовых, нагульных миграций многих видов рыб. В настоящее время полупроходные и проходные виды исчезли в регионе повсеместно (табл. 6) (Меньшиков, 1935, 1937; Цеханович, 1937). В настоящее время нельма обитает в реках Тавде и Туре, но численность ее низка. Известно, что нестабильный водный режим в участках рек ниже водохранилищ уменьшает площади нерестилищ и места нагула большинства видов, а также изменяет физические условия среды (Брук-Левинсон, 1965). Пополнение рыбного населения

зарегулированных рек Среднего Урала идет, в основном, за счет размножающихся в водохранилищах рыб, и поэтому ихтиофауна формируется за счет эврибионтных и лимнофильных видов (табл. 3, 6). Снижение водности в участках рек ниже водохранилищ уменьшило ареалы рыб, предполагающих более глубоководные биотопы. Понижение уровня воды вызвало исчезновение жереха, белоглазки, красноперки из Средней Чусовой, а также вызвало сокращение численности многих видов. Зарегулирование рек в значительной мере сократило разнообразие биотопов, необходимых для существования многих аборигенных видов рыб, не способных обитать и размножаться в водохранилищах. В первую очередь, это привело к исчезновению из района водохранилищ рыб реофильного комплекса - хариуса, тайменя, подкаменщика (табл. 5). Некоторые виды - такие как уклейка, судак, верховка, а также лещ - начали активно расширять свой ареал на восток за счет прямой водной связи рек Волжско-Камского и Обь-Иртышского бассейнов. Благоустройство берегов и спрямление русла сокращает количество ненарушенных биотопов, пригодных для нагула и размножения рыб. В подобных местах снижается численность населения рыб, но не отмечается каких-то глобальных перестроек рыбного сообщества.

Таблица 3. Состав экологических групп рыб Среднего Урала

Экологическая группа	Виды
Пресноводные лимнофильные	Лещ, красноперка, судак, ерш, карась серебряный, карась золотой, сазан, верховка, жерех, линь.
Пресноводные зерибонтные	Плотва, окунь, щука, язь обыкновенный, уклейка.
Пресноводные реофильные	Хариус сибирский, хариус европейский, таймень, каспийская кумжа - жилая форма, тутун, гольян речной, пескарь обыкновенный, голец усатый, вьюн, щиповка, налим, голавль, подуст, елец сибирский, елец европейский, чеконь, белоглазка, густера, быстрыняка русская, подкаменщик обыкновенный, подкаменщик сибирский.
Полупроходные	Осетр сибирский, стерлядь, каспийская кумжа - полупроходная форма, белорыбица, нельма, пелядь.
Проходные	Класс рыбообразные: каспийская минога, ледовитоморская минога.

Для рек Среднего Урала характерно загрязнение вод ионами тяжелых металлов (Cu, Cr, Zn, Fe, Mg и др.), нефтепродуктами, сточными водами - неочищенными, недостаточно очищенными, а также нормативно очищенными, но недостаточно разбавленными. Загрязнение носит хронический или периодический характер. По интенсивности воздействия выделяется сильное, среднее, слабое загрязнение. При массовом и хроническом поступлении загрязняющих веществ происходит нарушение морфологических и физиологических особенностей рыб, снижение средней плодовитости и изменения в половом составе рыб, уменьшение жирности и упитанности, исчезновение старших возрастных групп в популяциях. В ихтиофауне начинают преобладать короткоцикловые виды и виды, толерантные к загрязнениям. При резком, интенсивном загрязнении (зал-

пы) происходит гибель большинства гидробионтов на большом протяжении. Но ихтиофауна сравнительно быстро восстанавливается за счет миграции из ненарушенных участков. Средние и невысокие уровни хронического загрязнения, характерные для большинства рек Среднего Урала, мало отражаются на структуре рыбных сообществ (Кижеватов, Богданов, 1996). Вследствие загрязнения, на Среднем Урале сократились ареалы стерляди, подкаменщиков обыкновенного и сибирского, хариусов европейского и сибирского, тайменя.

Биологическое воздействие также оказывает влияние на структуру рыбного сообщества. Акклиматизация и реакклиматизация - преднамеренная (лещ в реках Обь-Иртышского бассейна, судак, язь в Волчихинском водохранилище) или случайная (верховка), - вызывают существенные перестройки трофических связей в водоемах. Существование многих других видов в реках Среднего Урала поддерживается только вследствие деятельности человека - ненатурализованные карп и судак в среднем течении р. Исеть, рипус и сиг в озерах, канальный сомик в теплых сбросах.

На численности редких видов рыб оказывается не только зарегулирование и загрязнение, но и рыболовный промысел. Например, таймень относится к исчезающим видам, чей ареал непрерывно сокращается на протяжении всего голоцена. Любое влияние ускоряет его полное исчезновение. Структура уловов приведена в табл. 4.

**Таблица 4. Видовой состав рыб в уловах,
Волчихинское водохранилище, 1995-1997 гг., %**

Орудие лова	Год	Щука	Окунь	Судак	Ерш	Налим	Плотва	Лещ	Елец	Уклейка	Язь	Линь
невод	1995	0.9	35.4	0.3	3.9	-	57.7	0.6	-	0.1	-	0.1
невод	1997	4.7	81.1	2.1	6.7	0.3	4.5	0.6	-	-	-	-
сети	1995	11	-	11	-	-	16.7	53	-	-	8.3	-
сети	1997	-	18.2	27.3	-	-	45.4	9.1	-	-	-	-
любительские орудия лова	1995	14.8	20.1	5.5	4.4	-	14.3	39.7	-	-	1.2	-
любительские орудия лова	1997	6.1	14.3	2	20.4	-	16.3	40.8	-	-	1	-

Массированные вырубки зрелого леса, необходимого для производства древесного угля, (Брокгауз, Ефрон, 1902; Есаков, Соловьев 1964; Наумов, 1965 Анимица, 1975) уже к середине XVII века вызвали снижение водности рек, особенно в верховьях. Вследствие уменьшения уровня воды сократились нагульные и нерестовые площади представителей реофильного комплекса, в особенности тайменя, хариуса. Исчезла жилая форма каспийской кумжи (р. Ирень).

Заключение

В бассейнах среднеуральских рек в последние три столетия обитало 54 вида рыб. Из них на Среднем Урале в настоящее время обитает 32-34

вида рыб. Причины исчезновения части видов - изменения климата и хозяйственная деятельность человека. Наибольший урон понесли представители понто-каспийского морского, понто-каспийского пресноводного, арктического пресноводного, boreального предгорного комплексов (табл. 1). По экологической классификации это проходные, полупроходные и реофильные виды пресноводного комплекса (табл. 3). Шире представлен лимнофильный комплекс, среди этих рыб доминируют малооцененные тугорослые или мелкие виды.

Прогноз состояния ихтиофауны. В водохранилищах при неизменности условий предполагается неограниченно долгое существование сложившихся лимнофильных комплексов видов. При ускорении процессов эвтрофикации будет наблюдаться смена видового состава, сходная с динамикой сообществ рыб в эвтрофируемых озерах. Итог - карасево-линейный тип рыбного сообщества.

В случае продолжительного загрязнения в водохранилищах останутся виды, устойчивые к постоянному загрязнению. Итог - обедненное рыбное сообщество, с непостоянным видовым составом, не имеющее аналогов среди природных водоемов, находящихся в естественном состоянии.

В водохранилищах с нестабильным уровнем воды в период размножения ихтиофауна будет формироваться за счет видов порционно нерестующих и размножающихся летом, а также за счет эврибионтных видов, мигрирующих из ненарушенных верховьев.

При сочетании действия факторов нестабильного уровня воды и загрязнения, в водохранилище не будет постоянного видового состава ихтиофауны. Формирование рыбного населения будет зависеть от случайных причин, таких как скат эврибионтных видов из верховьев, акклиматизация случайной или преднамеренная, миграции из выростных прудов и др.

В участках рек ниже водохранилищ - доминирование, хотя бы по биомассе, представителей лимнофильного комплекса видов. Сохранятся виды, толерантные к загрязнениям или не попадающие под их воздействие в случае периодического загрязнения. Постоянно будут присутствовать типичные реофилы, для размножения использующие притоки, или мигрирующие из других участков реки.

Прогноз по распространению отдельных видов. Продолжится дальнейшее продвижение на восток уклейки и верховки. Русская быстрыняка, расселяющаяся в настоящее время по Сылве, в ближайшее время может проникнуть в среднее течение Чусовой. Продвижение на Север теплолюбивых канального сомика и ротана-головешки ограничится Южным Уралом, на Среднем Урале они могут существовать только в теплых сбросах ТЭС и т.д. Судак натурализовался в верховьях р. Исети (Верх-Исетский пруд), способен к дальнейшему расселению, так как встречается в районе г. Арамиль. Возможна случайная акклиматизация каспийской тюльки - массового вида Волжско-Камских водохранилищ, хотя наши водохранилища не подходят по природным условиям. Проходные и полупроходные

виды исчезли необратимо. Восстановление возможно при искусственном разведении, либо после исчезновения плотин на пути миграций.

Таблица 5. Ихтиофаунистические комплексы рек Среднего Урала, число видов

Ихтиофаунистический комплекс	Исходное состояние	Современное состояние
Понтокаспийский пресноводный	14	8
Бореальный равнинный	12	12
Верхнетретичный равнинный	10	1
Бореальный предгорный	7	6
Арктический пресноводный	9	3
Понтокаспийский морской	4	-

Таблица 6. Экологические группы рыб рек Среднего Урала, число видов

Экологическая группа	Исходное состояние	Современное состояние
Пресноводные лимнофильные	10	8
Пресноводные зерибонтные	5	5
Пресноводные реофильные	20	14
Полупроходные	6	-
Проходные	2	-

ЛИТЕРАТУРА

- Анимица Е.Г. Города Среднего Урала. Свердловск: Средне-Уральское кн. изд-во, 1975. 304 с.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Л: Издание ВИ-OPPKH, 1932. Ч.1-3.
- Брокгауз Ф.А., Ефрон И.А. Энциклопедический словарь. Типография Акц. Общ. Брокгауз-Ефрон, 1902. №6, т.68 (XXXIV^а).
- Брук-Левинсон Т.Л. Санитарное состояние водоемов Среднего Урала и мероприятия по их оздоровлению // Шестое Всесоюз. совещ. по охране природы. Минск, 1965. С.118-124.
- Букирев А.И. К истории камской ихтиофауны // Учен. зап. Перм. гос. ун-та. 1959. Т. XI, вып.3. С.75-82.
- Букирев А.И., Козьмин Ю.А., Соловьев Н.С. Рыбы и рыбный промысел Средней Камы // Изв. Естеств.-науч. ин-та при Перм. гос. ун-те. 1959. Т.XIV, вып.3. С.17-53.
- Букирев А.И., Усольцев Э.А. К истории ихтиофауны бассейна реки Камы // Зоол. журн. 1958. Т.37, вып.6. С.884-898.
- Есаков В.А., Соловьев А.И. Русские географические исследования Европейской России и Урала в XIX - начале XX в. М.: Наука, 1964. 180 с.
- Кижеватов Я.А., Богданов В.Д. Ихтиологические критерии в оценке состояния рек Урала // Устойчивое развитие: загрязнение окружающей среды и экологическая безопасность. I Междунар. науч.-практ. конф. Днепропетровск, 4-8 декабря 1995 г. Т.2. С.41.

- Костарев Г.Ф. К вопросу о видовом составе ихтиофауны реки Чусовой // Учен. зап. Перм. ун-та. Биология. 1965. Т.125. С.23-35.
- Костарев Г.Ф. О генезисе ихтиофауны р.Чусовой // Вопр. ихтиологии. 1973. Т.13, вып.4 (82). С.611-617.
- Меньшиков М.И. Рыбы реки Камы и ее долины в окрестностях города Перми // Известия Биологического Научно-исследовательского Института при Пермском университете. 1929. Т. 6, вып. 8. С.377 - 407.
- Меньшиков М.И. К систематике сибирской стерляди // Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Перм. ун-те. 1937. Т.11, вып.3-4. С.55-77.
- Меньшиков М.И. Материалы по систематике и биологии нельмы (*Stenodus leucichthys nelma*) низовьев реки Иртыша // Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Перм. ун-те. 1935. Т.10, вып.1-2. С.1-28.
- Наумов Г.В. Русские географические исследования Сибири в XIX - начале XX в. М.: Наука, 1965. 148 с.
- Сабанеев Л. Зауральские озера // Природа. Популярный естественно-исторический сборник. Кн.1. М.,1874. С.122-184.
- Цепкин Е.А. Изменения промысловой фауны рыб континентальных водоемов Восточной Европы и Северной Азии в четвертичном периоде // Вопр. ихтиологии. 1995. Т.35, №1. С.3-17.
- Цепкин Е.А. К истории промысловой ихтиофауны и рыболовства в бассейне Иртыша // Бюл. МОИП, отд.биол. 1978. Т.83 (2). С.81-86.
- Цепкин Е.А., Соколов Л.И. О воздействии антропогенных факторов на ареалы и популяционную структуру проходных рыб (в историческом аспекте) // I Конгр. ихтиологов России (Астрахань, сент.1997): Тез.докл. М.: Изд-во ВНИРО,1997. С.27-28.
- Цеханович Е.А. Рыбы Урала и их ужение. Свердловск: ОГИЗ СвердГИЗ, 1937. 222 с.

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФОТОТРОФНЫХ ТКАНЕЙ ТРАВЯНИСТЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ ВОСТОЧНОГО ПАМИРА

A.B.Кондратчук, O.A.Дзюбенко

Уральский государственный университет, г. Екатеринбург

Проблемы адаптации фотосинтетической деятельности растений в высокогорных экосистемах давно привлекали внимание исследователей, поскольку в этих уникальных природных лабораториях «сложные и опосредованные связи между отдельными факторами среды и развитием растений приобретают характер более тесных и прямых взаимоотношений»

(Стешенко, 1965). Однако, анализ литературных данных показывает, что изучению структурных особенностей фотосинтетического аппарата в условиях высокогорных экосистем уделяется недостаточно внимания. Исследования носят преимущественно описательный характер, а количество изученных видов вряд ли позволяет говорить о четкой тенденции изменения фотосинтетических характеристик в связи с высотным положением растений (Василевская, 1940; Горышнина и др., 1985; Меле, 1970; Kognet et al., 1989; Miroslavov et al., 1991.).

Специфическое сочетание экологических факторов, характерное для высокогорных экосистем, а именно, высокая инсоляция, низкое парциальное давление CO_2 и O_2 , резкие суточные перепады температур, сильные ветра и т.д., на Восточном Памире усугубляется дополнительным воздействием иссушающего климата. Под влиянием этого абиотического комплекса происходят морфологические, биохимические, физиологические изменения растительного организма. Ассимиляционный аппарат, осуществляющий фотосинтез, транспирацию и газообмен, несомненно, также адаптируется к воздействию экстремальных условий.

Целью нашего исследования было проведение комплексного количественного и качественного анализа мезоструктуры фотосинтетического аппарата травянистых многолетников, составляющих видовое многообразие на Восточном Памире. Подобные исследования в этом районе проводились впервые.

Материалы и методы

Исследования проводили на Памирской биологической станции АН Таджикистана, расположенной в урочище р. Чечекты (в долине реки Ак-Байтал) в течение двух полевых сезонов 1989 и 1990 гг. Были собраны и количественно обработаны 50 видов травянистых двудольных растений из 21 семейства. Сбор материала проводился в окрестностях биологической станции на высоте 3860 м над ур. м., в котловине соленого озера Ранг-Куль - 3860 м. над ур.м., а также в замкнутом влажном цирке 4200-4300 м над ур.м. г.Мукор-Чечекты и ледниковом цирке 4760 м над ур.м у вершины г.Зор-Чечекты, в период обильного цветения видов в конце июня - начале июля. Перепад высот составил 350 - 1260 м.

Анализ количественных параметров фотосинтетического аппарата проводили с использованием стандартных методов, разработанных на кафедре физиологии растений Уральского государственного университета А.Т.Мокроносовым и Р.А.Борзенковой (1972). Данные методы неоднократно освещались в литературе и приводились в материалах молодежной конференции ИЭРЖ УрО РАН (1996, 1997, 1998). Их суть состоит в получении серии измеряемых показателей и расчетных характеристик, которые позволяют единовременно оценивать объект исследований по более чем 20 структурно-функциональным параметрам.

Результаты и обсуждение

Многолетние травянистые растения, несмотря на незначительные территории (лужайки, осьпи, степи), которые они занимают, в отличие от полукустарничков - эдификаторов пустынных сообществ (господствующих ландшафтов - высокогорных пустынных плато), составляют большую часть высокогорной флоры Памира - 464 вида или ~ 73 %. В таблице 1 приводится процентное соотношение травянистых двудольных многолетних растений по частоте встречаемости, по сравнению с изученными видами для Центрального района Восточного Памира, в котором проводились исследования (Иконников, 1963). В данном районе произрастает 309 видов, из которых 205 - травянистые поликарпики.

**Таблица 1. Встречаемость двудольных травянистых многолетних растений в Центральном районе Восточного Памира
(по С.С.Иконникову, 1963)**

Встречаемость видов	Количество травянистых многолетников	% участия	Количество изученных видов	% участия
обычно	54	26,3	20	40,0
нередко	46	22,4	17	34,0
редко	82	40,0	11	22,0
очень редко	23	11,2	2	4,0
Всего:	205		50	

Изученные растения отличались по количественным параметрам структуры ассимиляционного аппарата и качественным характеристикам: типу строения мезофилла, экотипу, диапазону произрастания.

По результатам анатомического исследования мезофилла были выделены три структурных типа - гомогенный, дорзовентральный и изопалисадный.

Для 36 изученных видов было характерно дорзовентральное строение мезофилла. Эти растения, преимущественно, произрастали в луговых и степных сообществах, их хлоренхимные ткани состояли из клеток двух типов, палисадных и губчатых. Число слоев палисадных клеток варьировало от 1 до 4, губчатых - от 1 до 5. Клетки палисада имели правильную цилиндрическую форму, а клетки губки изодиаметрическую с амебовидными отростками.

Таблица 2. Количественная характеристика показателей мезоструктуры фотосинтетического аппарата многолетних травянистых растений

№ п/п	Параметры	I	II	III	IV	V	VI	VII
1	Площадь листа, см^2	0,09-11,6	5,7	1,7	0,1	70,9	214,9	68,8
2	Толщина листа, $\mu\text{м}$	325-434	383	18	163	814	34	4
3	УППЛ, $\text{мг}/\text{дм}^2$	497-829	696	35	293	1288	36	4
4	Объем клетки, тыс $\mu\text{м}^3$	1,9-25	26,4	3,7	1,9	154,6	98,9	17,0
5	Число хл-ов в клетках П, шт.	20-38	50	3	20	135	46	6
6	Число клеток П+Г, тыс/ см^2	121-657	742,2	102,1	121,5	4063,4	97,2	16,5
7	Объем хлоропласта, $\mu\text{м}^3$	34-42	41,8	1,6	22,0	72,6	27,8	3,0
8	Число хл-ов П+Г, млн/ см^2	14-41	28,3	2,3	7,8	89,4	57,6	7,4
9	КОХ, $\mu\text{м}^3$	78-396	501	62	78	2455	88	14
10	Суммарный объем хл-ов в клетке, %	6-12	12,4	1,1	1,8	37,5	61,2	8,1
11	ИМХ, $\text{см}^2/\text{см}^2$	14-21	15,9	1,3	3,3	44,6	56,2	7,2
12	ИМК, $\text{см}^2/\text{см}^2$	1,5-9	19,0	1,8	1,5	53,6	68,2	9,5
13	ИППХ, $\text{см}^2/\text{см}^2$	4-6	16,3	0,5	10,5	24,8	20,0	2,1
14	Длина клетки, $\mu\text{м}$	58-77	67,9	3,0	31,3	147,1	31,5	3,4
15	Диаметр клетки, $\mu\text{м}$	20-30	23,0	1,1	10,2	40,4	33,7	3,7
16	Число клеток П+Г, млн/ см^2	2-32	25,0	4,6	2,1	191,7	130,7	27,5
17	Число хл-ов П+Г, $10^6/\text{см}^2$	0,14-0,68	0,87	0,10	0,14	4,22	82,26	12,62
18	ОИМХ, тыс $\text{см}^2/\text{см}^2$	0,08-0,31	0,48	0,05	0,08	1,94	74,56	10,83
19	Суммарный объем хл-ов в листе, %	2,0-3,9	3,36	0,35	0,53	12,38	73,30	10,56

Примечание. I — модальный класс; II — среднее значение; III — стандартная ошибка; IV — минимальное значение; V — максимальное зна-

чение; VI — коэффициент вариации; VII — ошибка коэффициента вариации; УПЛ — сухая биомасса листа на см^2 ; КОХ — объем клетки, соответствующий одному хлоропласту; ИМХ — индекс поверхности наружных мембран хлоропластов; ИМК — индекс поверхности наружных мембран палисадных клеток; ИППХ — индекс проекции поверхности хлоропластов; ОИМХ — Индекс поверхности наружных мембран хлоропластов, рассчитанный на единицу объема.

12 видов, обитающих в пустынных или опустыненных степных сообществах, а также на осыпях и скалах, имели изопалисадный мезофилл. Этот структурный тип был сложен из однородных цилиндрических клеток, симметрично расположенных на абаксиальной и адаксиальной сторонах. Число слоев изменялось от 1-2 до 4 на обеих сторонах листа. У ряда видов над клетками абаксиального палисада располагались несколько слоев губчатых клеток. Мезофилл изопалисадных листьев был плотно упакован, а межклетники слабо развиты.

Гомогенную структуру имели только два вида - *Draaba korshinsya* и *Swertia marginata*, произрастающие в луговых сообществах. Их мезофилл состоял из клеток неправильной формы, округлых или с небольшими амебовидными выростами, а число слоев изменялось от 8 до 10.

По результатам количественных исследований фототрофных тканей были определены коэффициенты варьирования основных показателей, модальные классы (табл.2), отражающие характерные значения признаков данной группы видов, и построены гистограммы частотного распределения (рис. 1).

Анализ частотного распределения показал, что изученные признаки имеют ненормальное распределение с положительной асимметрией. Исходя из модальных классов и сравнения результатов с исследованиями по другим природно-климатическим зонам, были выявлены значения параметров ассимиляционного аппарата, характерные для травянистых многолетников и связанные с адаптацией к высокогорным условиям Памира (табл.3). Большинство изученных видов имели мелкие листья (у 15 видов площадь листа не превышала 1 см^2 , и только у 4 видов выходила за пределы 10 см^2 - *Ligularia alpigena*, *Lindelofia pterosagra*, *Rheum halascy*, *Primula macrofilla*), утолщенную листовую пластинку (модальный класс 325-434 мкм) с высокими значениями удельной поверхности площади листа (модальный класс 497-829 мг/дм²), выражющей массу сухого веса, приходящуюся на единицу площади. Остальные количественные признаки имели или неярко выраженные модальные классы (общее число хлоропластов на единицу листовой площади), или их модальный класс соответствовал модальным значениям этого признака для других природно-климатических зон (объем хлоропластов).

Виды, длительно произрастающие в регионе и эволюционно приспособленные к неблагоприятным условиям Памира, показали широкий диапазон варьирования структурных параметров фотосинтетического аппа-

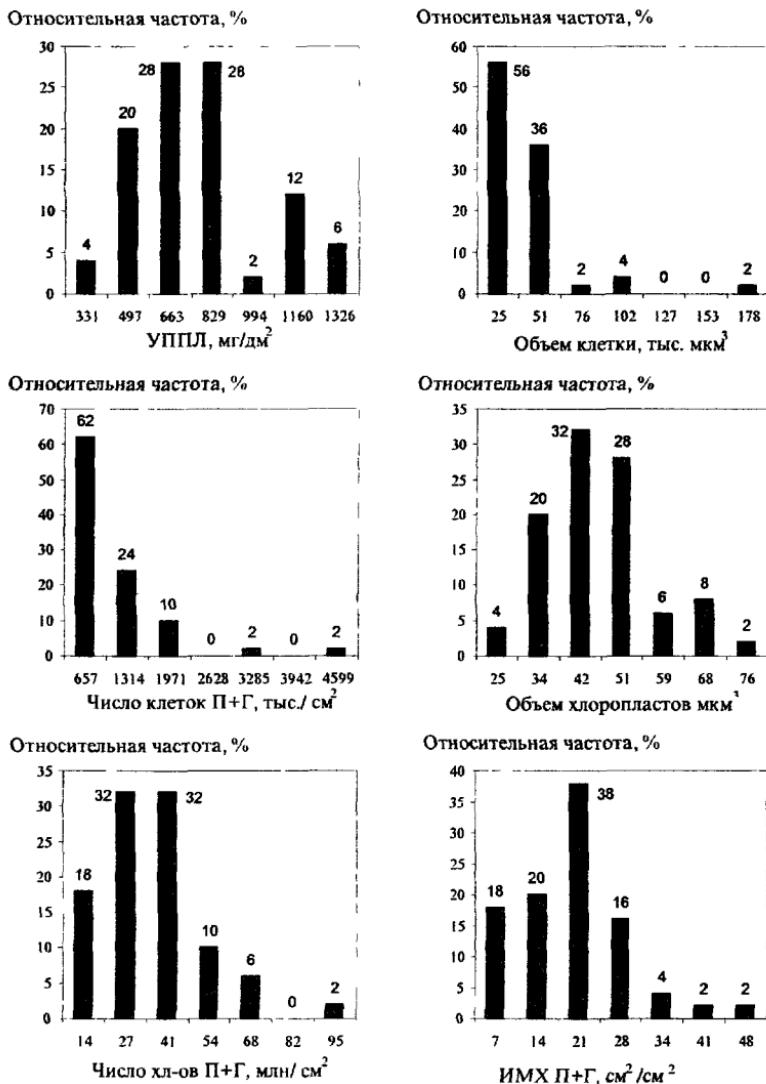


Рис. 2. Гистограммы частотного распределения параметров мезоструктуры фотосинтетического аппарата 50 видов многолетних травянистых растений Восточного Памира

Таблица 3. Структурно-анатомические характеристики фотосинтетического аппарата растений 4 климатических зон

Параметры	Климатические зоны			
	Арктическая (Баринов, 1988)	Умеренная (Баринов, 1988)	Субтропи- ческая (Вахрушева . 1989)	Высокогорье
Количество изученных видов	N = 109	N = 75	N = 94	N = 50
Площадь листа, см ²	-	-	1,0-2,7	0,09-1
Толщина листа, мкм	300-400	100-200	181-545	325-434
УППЛ, мг/дм ²	400-600	200-400	-	497-829
Объем клетки, тыс мкм ³	1-20	1-20	3,7-23,3	1,9-25
Число хл-ов в клетках П, шт.	40-50	20-40	22-69	20-38
Число клеток П+Г, тыс/см ²	200-400	200-800	134-1096	121-657
Объем хлоропласта, мкм ³	30-40	20-30	20,6-36,1	34-42
Число хл-ов П+Г, млн/см ²	10-20	10-20	11,0-32,4	14-41
КОХ, мкм ³	200-400	200-400	-	78-396
Суммарный объем хл-ов в клетке, %	1-20	1-20	-	6-12
ИМХ, см ² /см ²	1-10	10-20	4,4-25,8	14-21
ИМК, см ² /см ²	-	-	7,2-27,9	1,5-9 и 17-26
ИППХ, см ² /см ²	1-3	1-3	-	4-6

рата. Сверхбольшое варьирование имели объемы клеток и число клеток палисадного и губчатого мезофилла на единицу листовой площади (K=99+17%, K=97,2+16,5%, соответственно). Модальный класс для объемов клеток составил 1,8-25 тыс мкм³, а для общего числа клеток на единицу листовой площади - 121-657 тыс/см². Расчетные показатели (объем

клетки, приходящийся на один хлоропласт, парциальный объем хлоропластов в клетке, суммарные индексы мембран клеток и хлоропластов), связанные или с объемами клеток, или с их количеством, также отличались значительным варьированием - от 56 до 88 % (табл.2).

Более стабильные значения отмечены для объемов хлоропластов, толщины листа и удельной поверхностной плотности листа. Коэффициенты варьирования этих параметров были равны 27,8%, 34% и 36%, а модальные классы, для исследуемых видов по данным показателям, составили 34-42 мкм³, 325-434 мкм и 497-829 мг/см², соответственно.

Таким образом, качественный анализ фототрофных тканей травянистых многолетников показал разнообразие типов строения мезофилла, несмотря на крайне для существования условия Восточного Памира, а количественный - продемонстрировал структурные особенности ассимиляционного аппарата. Сравнительный анализ модальных классов других природных зон позволил заключить, что под воздействием стрессовых условий, в первую очередь, изменяется площадь листа, число клеток хлоренхимы и их объем, однако воздействие каждого конкретного фактора на эти процессы различно (Горышникова, 1988). Одни тормозят клеточное деление (воздействие низких температур на арктические растения), другие - растяжение клеток (воздействие недостатка влаги на пустынные растения). В любом случае (если мы не рассматриваем лимитирующее влияние солнечной радиации), это приводит к уменьшению листовой площади и количественным структурным перестройкам.

Смысл этих перестроек становится понятен, если мы обратимся к таким интегральным показателям, как индекс мембран клеток и хлоропластов, характеризующим внутреннюю ассимиляционную поверхность листа и, как известно, имеющим высокие значения корреляции с интенсивностью фотосинтетических процессов. Адаптируясь к комплексу неблагоприятных факторов, фотосинтетический аппарат растений изменяется в сторону сокращения наружной транспираирующей и ассимилирующей поверхности и компенсирует это за счет развития внутренней ассимиляционной поверхности и снижения мезофильного сопротивления. В высокогорьях Восточного Памира мы наблюдаем подобную картину: уменьшение листовой площади и увеличение внутренней ассимиляционной поверхности (по сравнению с мезофитными растениями Среднего Урала). Однако эти перестройки не так однозначны, как те, которые отмечены для пустынных или арктических растений. Они имеют более сложный характер, что, вероятно, связано со своеобразием рельефа, создающего многообразие экологических ниш. Таким образом, наша дальнейшая задача сводится к сравнительному анализу высотных и экологических групп, что позволит рассмотреть влияние низких температур и недостатка влаги на количественные изменения ассимиляционного аппарата.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 97-04-49900.

ЛИТЕРАТУРА

- Василевская В.К. Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., т.62, вып.14, 1940, с.48-58.
- Баринов М.Г. Мезоструктура фотосинтетического аппарата растений различных климатических зон. Серия препринтов «Научные доклады» Сыктывкар: Коми научный центр УрО АН СССР, 1988. 18с.
- Вахрушева Д.А. Мезоструктура фотосинтетического аппарата С-3 растений аридной зоны Средней Азии. // Автореф. дис...канд. биол.наук. Л.:АН СССР БИН, 1989. 21 с.
- Горышина Т.К., Нахуцишвили Г.Ш. Хецуриани Л.Д. О.некоторых анатомо-физиологических особенностях фотосинтетического аппарата высокогорных растений Центрального Кавказа // Экология, 1985, № 5, с.7-14.
- Горышина Т.К. Об основных линиях адаптивных структурных изменений фотосинтетического аппарата листа у растений в природных местообитаниях // Экология, 1988, №6, с.8-15.
- Иконников С.С. Определитель растений Памира. — Тр. Памирской биол. станции, т.ХХ, Душанбе: Дониш, 1963, 282с.
- Меле Л.С. Сезонные изменения анатомической структуры листьев некоторых растений-эдификаторов Восточного Памира // Природные условия и реконструкция растительности Памира. Душанбе: Дониш, 1970, с.95-101.
- Miroslavov E.A., Kravkina I.M. Comparative analysis of chloroplasts and mitochondria in leaf chlorenchyma from mountain plants grown at different altitudes // Annals of Botany, 1991. V. 68, p.195-200.
- Мокроносов А.Т., Борзенкова Р.А. Методы количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1978, т.61, вып. 3, с.119-133.
- Стешенко А.П. Морфолого-биологические особенности растений Памира // Проблемы ботаники. Вопросы биологии и физиологии растений в условиях высокогорий. М.-Л.: Наука 1965. Т.7. С.42-60.
- Korner Cr., Neumayer M., Menenez S.P., Smeet-Scheel A. Functional morphology of mountain plants // Flora, 1989. V.182. N.2. P.353-383.

АНАЛИЗ АНТИБИОТИКОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ РОДОКОККОВ КАК ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ КРИТЕРИЙ

М.С.Куюкина

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

Показана возможность использования анализа антибиотикочувствительности бактерий рода *Rhodococcus* в качестве объективного дополнительного критерия при определении видовой принадлежности родококков. Информативная ценность данных антибиотикотипирования подтверждена результатами генетического анализа с использованием видоспецифической полимеразной цепной реакции. Предложены простые и экспрессные тесты для дифференциации близкородственных видов *R.«longus»* и *R.«opacus»*; *R.rhodochrous* и *R.tuber*, которые могут использоваться при идентификации природных бактериальных изолятов.

Повышенный интерес исследователей к представителям рода *Rhodococcus* (Zopf 1891) Goodfellow and Alderson 1977 обусловлен широкими метаболическими возможностями родококков, осуществляющих деградацию большого спектра органических загрязнителей и биосинтез практически ценных соединений.

Становление таксономической структуры данного рода еще не завершено, имеют место случаи переноса отдельных видов *Rhodococcus* в другие таксоны, а также описание новых штаммов и видов родококков (Briglia *et al.*, 1994, 1996; Stoecker *et al.*, 1994; Rayney *et al.*, 1995). По-прежнему остро стоит проблема классификации новых видов в пределах изучаемого рода и объективной идентификации свежевыделенных изолятов. Предложенная классификация родококков на основе изучения генетических и хемотаксономических свойств трудоемка. В этой связи поиск новых надежных таксономических признаков сохраняет актуальность.

Как свидетельствует анализ литературных данных, несмотря на то, что, метод определения антибиотикочувствительности широко используется в родовой и видовой диагностике патогенных и условно патогенных нокардиоформных бактерий, а также при идентификации клинических изолятов, сведения о его применении в таксономических исследованиях сапротрофных нокардиоформ, в том числе алканотрофных родококков, весьма ограничены. Сравнительные исследования антибиотикочувствительности известных видов родококков немногочисленны и фрагментарны, и к тому же проводились, в основном, со штаммами, принадлежность которых к определенным, признаваемым в настоящее время, видам *Rhodococcus* была неясна (Бердичевская, 1996; Garcia-Rodriguez, 1982).

Цель настоящей работы - оценка возможности использования показателей антибиотикочувствительности в качестве дополнительного критерия видовой дифференциации бактерий рода *Rhodococcus*.

Материалы и методы

Объектом исследования служили 170 культур алканотрофных родококков из Региональной профицированной коллекции алканотрофных мицелоорганизмов ИЭГМ (Каталог штаммов..., 1994), принадлежащих десяти видам *Rhodococcus* (*R.coprophilus*, *R.equi*, *R.erythropolis*, *R.fascians*, *R.globetulus*, *R.«longus»*, *R.opacus*, *R.rhodnii*, *R.rhodochrous* и *R.ruber*), а также 29 природных изолятов, выделенных нами из почвенных и водных образцов районов нефтепромыслов Пермской области. Исследуемые культуры выращивали в течение 3 суток при 28°C на мясопептонном агаре - МПА (Oxoid, Unipath Ltd., UK).

Изучение чувствительности к антибиотикам проводили дискодиффузионным методом. Посевная суспензия содержала 10^9 клеток/мл, выращенных на МПА, отобранных в конце экспоненциальной фазы роста. Использовали стандартные индикаторные диски производства ПО «Медпрепараты» и компании Oxoid, Unipath Ltd., UK, пропитанные растворами 34 антибиотических веществ. Результаты учитывали на 3 сутки путем измерения диаметра зоны отсутствия бактериального роста вокруг соответствующего диска в миллиметрах (Методические указания..., 1983). Исследования проводили в 3-х кратной повторности. Благодаря учету ряда технологических моментов, влияющих на воспроизводимость результатов, как-то: зависимость диффузионной картины от толщины агарового слоя, полноты прилегания диска к агару, морфологических особенностей бактериальной культуры, ионного состава среды (Гивенталь, 1987; Милько, 1987), а также соблюдению строго стандартизованных условий постановки экспериментов, была достигнута 85-90% воспроизводимость полученных результатов.

Генетический анализ с использованием полимеразной цепной реакции (ПЦР) проводили на базе Напиер университета, Эдинбург, Великобритания.

Экстрагирование хромосомальной ДНК осуществляли с использованием препарата InstaGene (Bio-Rad Laboratories, Hercules, CA) в соответствии с рекомендациями, указанными в Каталоге «InstaGene Purification Matrix Catalog». Приготовление экстрактов ДНК из каждого штамма осуществляли в двухкратной повторности. Экстракты ДНК хранили при -20°C.

Выбор видоспецифичных праймеров проводили на основании сравнительного анализа опубликованных в GenBank (National Library of Medicine, National Centre for Biotechnology Information, Bethesda, Md., USA) нуклеотидных последовательностей 16S рДНК представителей отдельных видов родококков и близких родов, который осуществляли с помощью компьютерной программы Gene Works (Intelligentics Inc.,

Mountainview, CA, USA). Выбранные праймеры синтезировались по нашему заказу компанией Cرعاchem Ltd., Glasgow, Scotland, UK.

Полимеразную цепную реакцию проводили с учетом процедур, предусмотренных для минимализации риска загрязнения реакционной смеси посторонней ДНК (Kwok, Higuchi, 1989). Для этого в новые стерильные микропробирки помещали 30 мкл реакционной смеси, содержащей: 50 мМ KCl; 10 мМ трис-HCl, pH 9.0; 2.0 мМ MgCl₂ (или 2.5 мМ MgCl₂ для *R. ruber*); 0.2 мМ каждого из нуклеотидов АТФ, ЦТФ, ГТФ, ТТФ; 1 мкМ каждого из двух видоспецифических праймеров; 0.1% трилон X-100. Для предотвращения испарения реакционной смеси при нагревании в пробирки насылали 50 мкл минерального масла. К реакционной смеси добавляли 20 мкл образца экстрагированной ДНК. В качестве положительного контроля использовали 20 мкл препарата ДНК типового штамма данного вида; отрицательного контроля — 20 мкл дистиллированной воды. Пробирки с реакционной смесью помещали в аппарат Thermal Cycler Techne PNC-3, Perkin-Elmer. Смесь нагревали до 95°C в течение 10 минут для денатурации ДНК. При 90°C добавляли 2.0 мкл препарата *Taq*ДНК полимеразы (Promega Co, Madison, Wisconsin, USA) в концентрации 0.25 Ед/мкл. Реакционную смесь подвергали 35 термальным циклам: 94°C — 30 сек; 64°C (60°C для *R. ruber*) — 30 сек; 74°C — 60 сек.

Обнаружение продуктов ПЦР осуществляли путем постановки электрофореза в 1.5% агарозном геле с последующим окрашиванием бромистым этидием (Sambrook *et al.*, 1989). В качестве свидетеля использовали молекулярный маркер ДНК Boehringer Mannheim No.VI. Гели просматривали под ультрафиолетовым светом. Положительный результат регистрировали в виде единичной полосы, соответствующей позиции фрагмента маркера ДНК определенной длины.

Математическую обработку полученных результатов проводили с помощью пакета компьютерных программ STATISTICA (версия 3.4 для Windows). Экспериментальные данные обрабатывали с помощью программ описательной статистики, кластерного и дискриминантного анализа (Девис, 1977).

Результаты и обсуждение

Все исследуемые культуры характеризуются высокой чувствительностью к воздействию большинства используемых в работе антибиотиков. Выявленная высокая антибиотикочувствительность родококков согласуется с литературными данными и, по-видимому, является характерной особенностью рода *Rhodococcus* (Goodfellow, Orchard, 1974; Boiron, Provost, 1990). В то же время, большинство исследуемых культур проявляет устойчивость к гелиомицину, грамицидину С, метициллину и налидиксовой кислоте.

Для выявления межвидовых различий в антибиотикочувствительности результаты антибиотикотипирования большого массива кол-

лекционных штаммов родококков, представленные в виде величин диаметра зоны подавления бактериального роста (в мм), были обработаны с помощью кластерного анализа. Дендрограмма сходства 10 видов родококков (рис.), построенная на основе сравнения усредненных видовых характеристик антибиотикочувствительности, свидетельствует, что патогенные для животных и человека виды *R equi* и *R rhodnii* обособлены от других представителей данного рода. Среди *Rhodococcus spp.*, представленных свободно живущими формами, выявляются пары сходных по признаку антибиотикочувствительности видов: *R erythropolis* и *R globulerulus*, *R «longus»* и *R opacus*, и особенно близкие виды - *R rhodochrous* и *R ruber*. Построенная дендрограмма обнаруживает значительное совпадение при сравнении с дендрограммой филогенетического родства, основанной на степени гомологии олигонуклеотидных последовательностей гена 16S rРНК (Briglia *et al.*, 1996)

R equi (5 штаммов)
R erythropolis (33 штамма)
R globulerulus ИЭГМ АС 591^T
R rhodochrous (13 штаммов)
R ruber (70 штаммов)
R coprophilus ИЭГМ АС 600^T
R fascians (7 штаммов)
R «longus» (6 штаммов)
R opacus (9 штаммов)
R rhodnii ИЭГМ АС 555^T

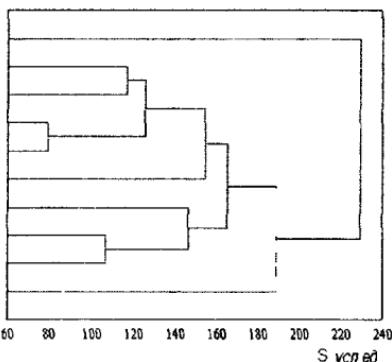


Рис 1 Дендрограмма сходства видов *Rhodococcus*, рассчитанного по усредненным для каждого вида значениям диаметра зоны ингибирования бактериального роста под действием антибиотика

Особое внимание в работе удалено оценке возможности использования характеристик антибиотикочувствительности в исследовании таксономической структуры широко распространенных в природе, имеющих большую экологическую и биотехнологическую значимость видов родококков, таких как *R.erythropolis*, *R.fascians*, *R.«longus»*, *R.opacus*, *R.rhodochrous* и *R.ruber*. Все они наиболее полно представлены в Региональной профильтрованной коллекции алканотрофных микроорганизмов ИЭГМ. Как видно из дендрограммы на рис.2, исследуемые культуры четко группируются на основании антибиотикочувствительности в кластеры, совпадающие с обозначенными видами родококков.

Представители *R.fascians* четко дифференцируются по признаку антибиотикочувствительности, образуя компактную группу на дендрограм-

ме. В отдельный кластер выделяются штаммы *R. erythropolis*, которые характеризуются довольно высокой степенью гетерогенности по изучаемому признаку. Представители *R.«longus»* и *R. opacus*, хотя и располагаются на разных ветвях построенной дендрограммы, но очень близко друг к другу, что свидетельствует о затруднительности их дифференциации по совокупной антибиотикочувствительности. Культуры *R. rhodochrous* и *R. ruber*, также очень близки и даже частично смешиваются между собой.

В этой связи следующей задачей настоящего исследования явился поиск антибиотических соединений, значимых для разделения близких видов *Rhodococcus*, таких как *R.«longus»* и *R. opacus* или *R. rhodochrous* и *R. ruber*. С этой целью проведен статистический анализ с помощью *t*-критерия Стьюдента средних значений диаметра зоны подавления роста под действием антибиотиков для каждой пары трудноразделимых таксонов.

Результаты анализа, выполненного для представителей *R.«longus»* и *R. opacus*, свидетельствуют, что значимыми для дифференциации исследуемых видов родококков являются антибиотики доксициклини, канамицин, полимиксин, фузидин и хлорамфеникол, поскольку разница величин диаметра стерильной зоны, образуемой под влиянием данных антибиотических веществ, статистически достоверна ($P<0.05$) и составляет 6,8, 15,7, 4,6, 20,1 и 5,4 мм, соответственно. Статистически достоверное разделение видов *R. rhodochrous* и *R. ruber* достигается с помощью показателей их чувствительности к ампициллину, олеандомицину, фузидину и эритромицину. При этом разница величин диаметра зоны подавления роста штаммов *R. rhodochrous* и *R. ruber* под действием перечисленных антибиотических соединений достигает 6,7, 13,7, 24,9 и 13,0 мм, соответственно ($P<0.05$). Тесты на чувствительность к указанным антибиотикам рекомендуется включать в диагностические ключи для определения данных видов родококков и использовать при идентификации природных изолятов на конечных этапах видового определения. Следует отметить достоинство этих тестов, заключающееся в простоте постановки, экспрессности и хорошей воспроизводимости результатов.

На основании предложенных тестов удалось идентифицировать не определенные ранее до уровня вида штаммы родококков, полученные из Национальной коллекции промышленных и морских бактерий (NCIMB, Абердин, Великобритания). Так, по значению дискриминантной функции чувствительности к таксономически значимым антибиотикам штаммы *Rhodococcus* sp. ИЭГМ АС 718 (=NCIMB 11160) принадлежит к *R. opacus*; штаммы *Rhodococcus* sp. ИЭГМ АС 743 (=NCIMB 9741) и ИЭГМ АС 744 (=NCIMB 9784) идентифицируются как *R. ruber*. Кроме того, чувствительность к таксономически значимым антибиотикам может служить одним из оснований реклассификации культур, видовая принадлежность которых ранее определена неправильно. В частности, была переопределена видовая принадлежность 3 штаммов, полученных как *R. erythropolis* ИЭГМ АС 247 (=ИНМИБ ДСС-31), ИЭГМ АС 248 (=ИНМИБ 29Ф), ИЭГМ АС 261

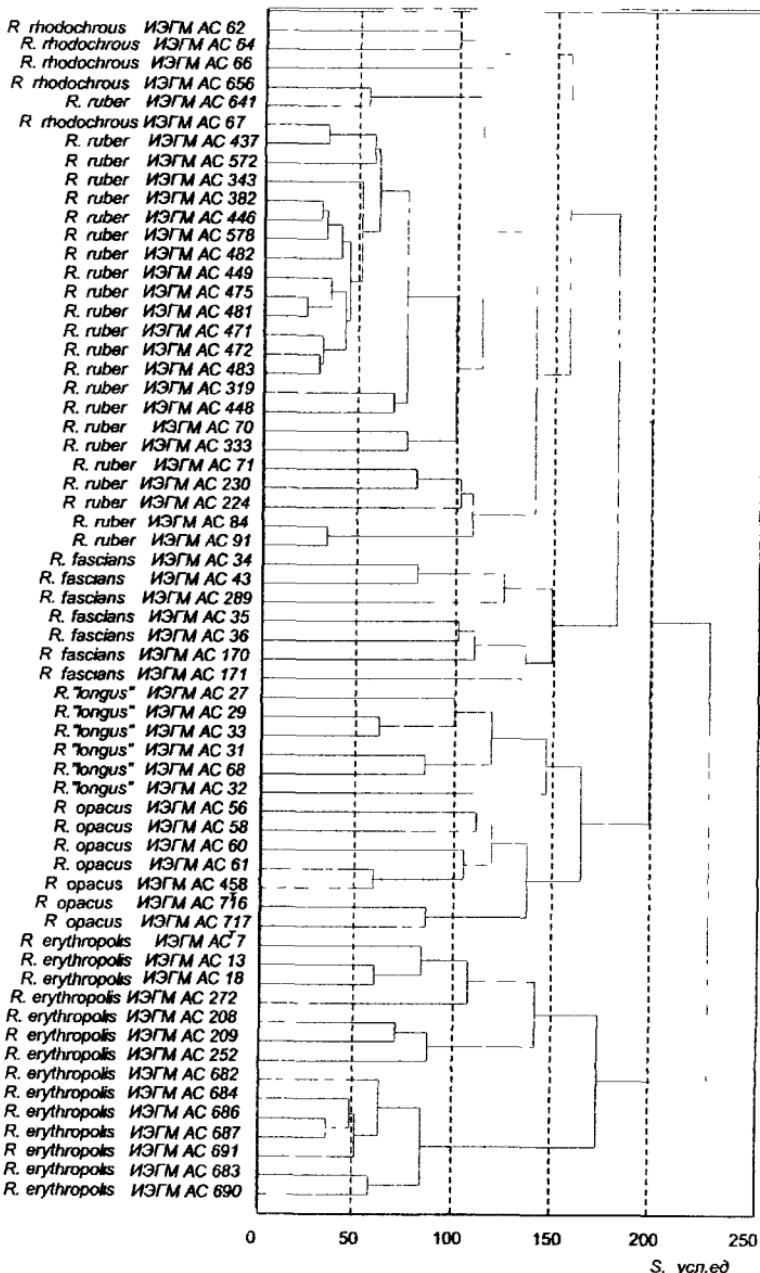


Рис. 2. Кластерный анализ результатов определения антибиотикочувствительности исследуемых штаммов *Rhodococcus* spp

(=ИНМИБ 7Ф) из коллекции бактериальных культур Института микробиологии АН Беларуси, и 4 штаммов *R. rhodochrous* ИЭГМ АС 67 (=РНКb1), ИЭГМ АС 656 (=NCIMB 11273), ИЭГМ АС 657 (=NCIMB 11277), ИЭГМ АС 759 (=NCIMB 13259), которые по результатам тестов на антибиотикочувствительность принадлежат к *R. orasicus* и *R. ruber*, соответственно. Выводы о видовой принадлежности всех перечисленных идентифицированных и реклассифицированных штаммов подтверждаются данными комплексного таксономического исследования, проведенного в коллекции ИЭГМ с использованием физиолого-биохимических, хемотаксономических и иммунохимических методов (Ившина, 1997).

С целью проверки информативной значимости признака антибиотикочувствительности для изучения систематической структуры *Rhodococcus* проведен генетический анализ 107 штаммов родококков.

Результаты анализа (табл.1) свидетельствуют, что характеризующиеся значительным разнообразием спектров антибиотикочувствительности 30 представителей *R. erythropolis* по результатам ПЦР с праймерами, выбранными для *R. erythropolis*, однозначно принадлежат данному виду родококков. По-видимому, выявленная гетерогенность бактериальных культур по признаку антибиотикочувствительности определяется не их филогенетической разнородностью, а неодинаковым экологическим давлением на микроорганизмы в естественных условиях и, возможно, обусловлена присутствием в клетках мобильных генетических элементов, несущих маркеры антибиотикоустойчивости. Исследуемые представители *R. orasicus* проявляют положительную реакцию с праймерами, сконструированными для данного вида родококков. Следует особо подчеркнуть, что в результате ПЦР-анализа трех штаммов ИЭГМ АС 247, ИЭГМ АС 248 и ИЭГМ АС 261, поступивших из коллекции бактериальных культур ИНМИБ под видовым названием *R. erythropolis*, получен положительный ответ с праймерами для *R. orasicus*.

Девять исследуемых коллекционных культур *R. rhodochrous* дают положительный результат при постановке ПЦР с праймерами, сконструированными для данного вида. В то же время, результаты анализа других исследуемых штаммов *R. rhodochrous* ИЭГМ АС 67, ИЭГМ АС 656, ИЭГМ АС 657 и ИЭГМ АС 759, тестируемых с этими праймерами, демонстрируют отрицательную реакцию, свидетельствуя о неправильном отнесении организмов к *R. rhodochrous*. Проведение для данных штаммов ПЦР с использованием праймеров, специфичных для *R. ruber*, привело к получению положительного результата, что позволяет установить принадлежность тестируемых культур к *R. ruber*.

Результаты ПЦР для 57 штаммов *R. ruber*, осуществляющей с использованием праймеров, видоспецифичных для *R. ruber*, подтверждают принадлежность всех исследуемых культур данному виду *Rhodococcus*. Неидентифицированные штаммы *Rhodococcus* sp. ИЭГМ АС 743 и *Rhodococcus* sp. ИЭГМ АС 744 из Национальной коллекции промышлен-

Таблица 1. Результаты генетического анализа *Rhodococcus* spp., проведенного с использованием полимеразной цепной реакции

Вид, штамм	Данные ПЦР, поставленной с праймерами для			
	<i>R. erythropicolis</i>	<i>R. opacus</i>	<i>R. rhodochrous</i>	<i>R. ruber</i>
<i>R. erythropolis</i> (30 штаммов)	++	--	--	--
<i>R. erythropolis</i> ИЭГМ АС 247	--	++	--	--
AC 248	--	++	--	--
AC 261	--	++	--	--
<i>R. opacus</i> (2 штамма)	--	++	--	--
<i>R. rhodochrous</i> (9 штаммов)	--	--	++	--
<i>R. rhodochrous</i> ИЭГМ АС 67	--	--	--	?
AC 656	--	--	--	++
AC 657	--	--	--	++
AC 759	--	--	--	++
<i>R. ruber</i> (57 штаммов)	--	--	--	++
<i>Rhodococcus</i> sp. ИЭГМ АС 743	--	--	--	++
<i>Rhodococcus</i> sp. ИЭГМ АС 744	--	--	--	++

Примечание. В таблице приведены результаты ПЦР анализа, выполненного в двух повторностях. «+» — Положительный результат; «-» — отрицательный; «?» — неопределенный, продукт реакции проявлялся на гелевой пластинке в виде слабой линии.

ных и морских бактерий (Абердин, Великобритания), по данным ПЦР классифицируются как *R. ruber*.

Таким образом, проведенный генетический анализ полностью подтверждает выводы о видовой принадлежности исследуемых культур, сделанные на основании данных антибиотикочувствительности. Следовательно, антибиотикочувствительность родококков имеет информативную ценность в таксономических исследованиях данной группы эубактерий и

является надежным дополнительным критерием видовой дифференциации *Rhodococcus* spp

ЛИТЕРАТУРА

- Бердичевская М В Таксономическое родство и антибиотикочувствительность некоторых видов рода *Rhodococcus* // Физиология, генетика и экология микроорганизмов Труды / УрО РАН Ин-т экологии и генетики микроорганизмов - Екатеринбург УрО РАН, 1996 С 3-11
- Гивенталь Н И Определение чувствительности *Pseudomonas aeruginosa* к антибиотикам и особенности интерпретации результатов // Антибиотики и мед биотехнология 1987 Т 32, № 9 С 674-678
- Дэвис Дж Статистика и анализ геологических данных / Под ред Д А Родиона М . Мир, 1977 571 с
- Ившина И Б Бактерии рода *Rhodococcus* (иммунодиагностика, детекция, биоразнообразие) Дисс д-ра биол наук в виде науч докл Пермь, 1997 98 с
- Каталог штаммов региональной профицированной коллекции алканотрофных микроорганизмов / Под ред И Б Ившиной Ин-т экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН М Наука, 1994 163 с
- Методические указания по определению чувствительности микроорганизмов к антибиотикам методом диффузии в агар с использованием дисков М Минздрав СССР, 1983 16 с
- Милько Е С , Егоров Н С , Вуйцик Э Сравнение чувствительности R-, S- и M-вариантов *Rhodococcus rubropertinctus* к действию антибиотиков // Антибиотики и мед биотехнология 1987 Т 32, № 8 С 576-578
- Boiron, P , Provost, F Characterization of *Nocardia*, *Rhodococcus* and *Gordona* species by *in vitro* susceptibility testing // Zbl Bakt 1990 Vol 274 P 203-213
- Briglia, M , Eggen, R I L , Van Elsas, D J , De Vos, W M Phylogenetic evidence for transfer of pentachlorophenol-mineralizing *Rhodococcus chlorophenolicus* PCP-1 to the genus *Mycobacterium* // Int J Syst Bacteriol 1994 Vol 44 P 494-498
- Briglia, M , Rainey, F A , Stackebrandt, E , Schraa, G , Salkinoja-Salonen, M S *Rhodococcus percolatus* sp nov , a bacterium degrading 2,4,6-trichlorophenol // Int J Syst Bacteriol 1996 Vol 46 P 23-30
- Garcia-Rodriguez, J A , Gomez-Garcia, A C , Aguero, J , Garcia-Sanchez, J E *In vitro* susceptibility of *Nocardia* and *Rhodococcus* to fourteen b-lactam antibiotics // Antimicrob Agents Chemother 1982 Vol 10, N 6 P 564-565
- Goodfellow, M , Orchard, V A Antibiotic sensitivity of some nocardioform bacteria and its value as a criterion for taxonomy // J Gen Microbiol 1974 Vol 83 P 375-387
- Kwok, S , Higuchi R Avoiding false positives with PCR // Nature - 1989 Vol 339 P 237-238

- Rainey, F.A., Klatte, S., Kroppenstedt, R., Stackebrandt, E. *Dietzia*, a new genus including *Dietzia maris* comb. nov., formerly *Rhodococcus maris* // Int. J. Syst. Bacteriol. 1995. Vol.45. P.32-36.
- Sambrook, J., Maniatis, T., Fritsch, E.F. Molecular Cloning: A Laboratory Manual, 2nd ed. Cold Spring Harbor Laboratory. Cold Spring Harbor, New York, 1989. P.121-376.
- Stoecker, M.A., Hervig, R.P., Staley, J.T. *Rhodococcus zopfi* sp. nov., a toxicant-degrading bacterium // Int. J. Syst. Bacteriol. 1994. Vol.44. P.106-110.

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ЦИКЛЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ НА ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА

И.А.Кинясеv

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

К настоящему времени накоплен значительный материал по динамике популяций многих видов мелких млекопитающих. Для большого числа популяций мышевидных грызунов характерна колебательная динамика. Проблема механизмов колебаний и популяционных циклов - одна из самых интригующих проблем популяционной экологии. Популяция, являясь целостной системой, обладает структурой: возрастной, репродуктивной, половой, пространственной. Ограниченностъ скорости ответа одних популяционных характеристик на изменения других вызывает запаздывание регуляторных реакций популяции. В теории динамики популяций наличие подобного запаздывания, равно как и высокий репродуктивный потенциал вида, считаются фундаментальными основами возникновения автоколебаний (вплоть до хаотического режима), даже в случае постоянства внешних условий. Реальные популяции обитают в условиях как закономерных, так и нерегулярных изменений среды. Динамика популяции представляет собой результат взаимодействия внутрипопуляционных процессов и внешних факторов. Актуальным является количественная оценка и ранжирование эффектов (вкладов) экологических факторов в изменения демографических признаков популяций (Zhigalski, 1992).

Цель настоящей работы - исследование «ключевых» факторов динамики популяции европейской рыжей полевки на периферии ареала. Акцент в исследовании сделан на количественную оценку эффектов популяционного цикла. Задачи: выявить популяционные циклы и рассмотреть гипотезы о механизмах их формирования; оценить равновесие популяции и его устойчивость; количественно оценить «силу влияния» фактора целичности популяции на демографические признаки популяции.

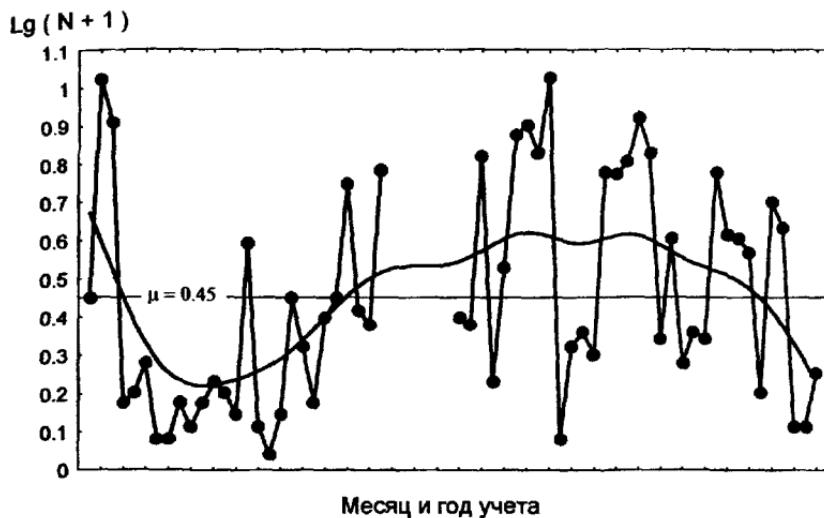


Рис. 1. Численность европейской рыжей полевки в июне, июле, августе в период 1966 - 1987 гг. Ладожский териологический стационар, Карелия

Материал и методы

Материалом для исследования послужили данные многолетних учетов численности (Рис.1) и структуры населения рыжей полевки, полученные с помощью стандартного метода ловушко-линий в июне, июле и августе на Ладожском териологическом стационаре КНЦ АН СССР Питкярантский р-н, Карелии за период 1966 - 1987 гг. (Ивантер и др., 1991). Стационар расположен в подзоне средне-таежных лесов и может считаться периферией ареала рыжей полевки. Объем использованного материала: 71,5 тыс. ловушко-суток, около 1,1 тыс. животных (*Автор выражает искреннюю признательность коллегам Э.В.Ивантеру и О.А.Жигальскому за переданные в распоряжение автора исходные материалы*). Проанализировано 8 демографических признаков популяции: N.6, N.7, N.8 – относительная численность (особей/ 100 ловушко-суток) в июне, июле, августе соответственно; DS.7 и DS.8 – доля (%) незрелых самцов в июле и августе; D1.8 и D2.8 доли (%) животных соответственно 1-2 мес. и 3-6 мес. возраста в августе; WIN – выживание (%) за зиму за 20 лет наблюдений (в исходных материалах отсутствуют данные за 1975 и 1976 гг.). Данные обрабатывали с привлечением методов одномерной и многомерной статистики и теории динамических систем (Афиши, Эйзен, 1982; Николис, Пригожин, 1990; Sokal, Rohlf, 1995).

Таблица 1. Два первых собственных вектора корреляционной матрицы (столбцы нагрузок) и распределение долей (%) объясняемой дисперсии демографических признаков популяции по двум главным компонентам

Признаки	Главные компоненты - собственные векторы					Коэффициент множественной детерминации - R^2 , % df1,2 (7,11)	
	Нагрузки df=18		Объясняемая доля дисперсии, %				
	1	2	1	2	h^2		
1) N 6	0,654	0,147	42,77	2,16	44,93	77,26	
2) N 7	0,804	-0,374	64,57	13,99	78,56	79,37	
3) DS 7	0,422	-0,801	17,78	64,16	81,94	73,12	
4) N 8	0,851	-0,175	72,42	3,07	75,49	74,66	
5) DS 8	0,820	-0,334	67,19	11,18	78,37	72,67	
6) D1 8	-0,663	-0,463	43,92	21,45	65,37	89,68	
7) D2 8	0,770	0,426	59,22	18,12	77,34	92,72	
8) WIN	0,469	0,706	21,95	49,84	71,79	57,78	
Дисперсия	3,898	1,840	48,73	23,00	71,72	77,16	

Примечание. жирный шрифт – значимые ($p<0,05$) величины

Результаты и обсуждение

Оценка внутригодовой и межгодовой компонент
вариации численности

Оценки относительной численности населения рыжей полевки в соответствующий месяц учета и год наблюдения приведена на рис.1 С помощью модели II дисперсионного анализа (двухфакторный неповторяемый план: градации первого фактора - 3 месяца учетов, градации второго фактора - 20 лет наблюдений) оценены внутригодовая («сезонная») и межгодовая компоненты дисперсии (L.g) численности рыжей полевки. Межгодовая компонента дисперсии максимальна по величине - 58,34%, значимый F-критерий ($F_{19,38} = 7,16$, $P<0.000001$) свидетельствует о выраженных многолетних колебаниях численности анализируемой популяции. Внутригодовым («сезонным») колебаниям ($F_{2,38} = 10,31$, $P<0,001$) соответствует 13,23% полной дисперсии. Остаточная дисперсия (28,43%) состоит из эффектов, не учтенных в двухфакторной модели «случайных» факторов и двухфакторного взаимодействия (т.к план - неповторяемый). Внутригодовые колебания численности являются следствием сезонности размножения, что типично для популяций умеренного пояса. Какие же факторы являются причиной многолетних колебаний численности анализируемой популяции?

Анализ механизмов многолетних изменений численности и демографической структуры популяции

Для снижения размерности пространства признаков, анализа взаимодействий демографических характеристик и далее для исследования меха-

Главная компонента 1

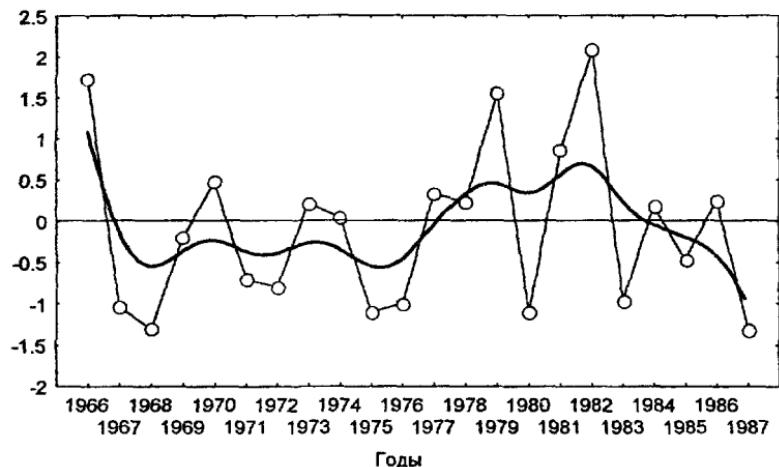


Рис.2. Динамика состояния популяции европейской рыжей полевки на Ладожском териологическом стационаре, Карелия 1966 - 1987 гг.
(Значения 1 ГК для 1975 г. и 1976 г. интерполированы)

низмов динамики состояния популяции рыжей полевки была использована Р-техника компонентного анализа (Иберла, 1980). В табл.1 представлены: нагрузки - коэффициенты корреляции анализируемых демографических признаков и двух главных компонент (ГК); вклады (%) первых двух ГК в вариацию каждого из анализируемых признаков, а также R^2 - «общность» - доля (%) дисперсии демографического признака, объясняемая двухкомпонентной моделью. В последнем столбце приведен R^2 - коэффициент множественной детерминации, интерпретируемый как доля (%) вариации данного признака, объясняемая регрессией по остальным семи демографическим признакам.

Первая ГК (48,7% суммарной дисперсии проанализированных признаков) сформирована: численностью во все сроки учета, долей не размножающихся самцов в августе (что отражает обратную зависимость reproductive productivity от численности) и возрастной структурой популяции в августе. 1ГК характеризует состояние (плотность и структуру) популяции и маркирует фазы многолетнего популяционного цикла. Динамика 1ГК (Рис.2) не стационарна, в ней прослеживается наличие тренда (жирная линия на рис.2) - медленного колебания, отражающего смещение положения равновесия популяции, что может быть интерпретировано как изменение «емкости среды». Поведение популяции наиболее удобно визуализировать путем построения диаграмм Морана (Уильямсон, 1975). Адаптируя исходный метод для многомерного случая вместо численнос-

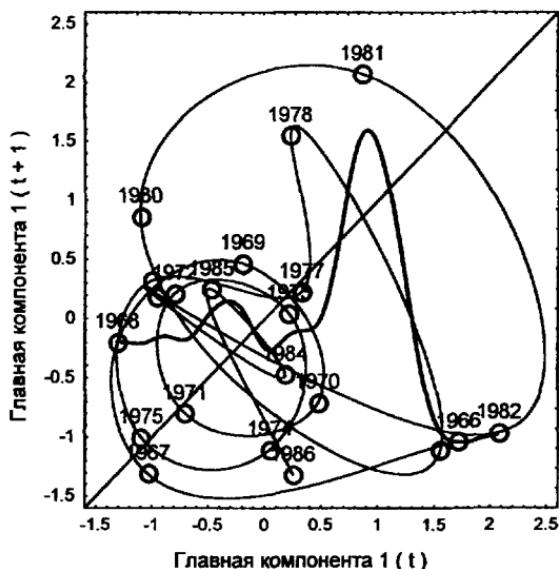


Рис. 3. Популяционные циклы европейской рыжей полевки 1966 -1987 гг.,
Ладожский териологический стационар, Карелия

ти, будем использовать линейную комбинацию демографических признаков популяции - 1ГК. На рисунках 3, 4 представлена траектория популяции (сплайн - тонкая линия) на фазовой плоскости, образованной значениями 1 ГК в текущий год наблюдений - ось абсцисс, ось ординат - значения 1 ГК на следующий год (рис.3 - за весь срок наблюдений, а на рис.4 а,б - отдельно для двух стационарных состояний). Как видно из рисунков 3 и 4, в динамике состояния популяции присутствуют циклы с периодом 3-4-5 лет. Наличие колебательного тренда в динамике популяции проявляется в существовании двух стационарных состояний - положений равновесия, отвечающих низкой или высокой «емкости среды» и, соответственно, низкой или высокой среднемноголетней численности популяции. По динамике значений первой главной компоненты (рис.2-4) выявлены три 4-летних и по одному 5 и 3-летнему циклу за период наблюдений и проведена классификация лет наблюдений на четыре годичные «фазы» популяционного цикла. На изменение «емкости среды» популяция отвечает изменением периода цикла и /или набора составляющих его фаз. Годы, принадлежащие определенной фазе популяционного цикла (табл.2,3) образуют компактные группы в фазовом пространстве (рис.4) и характеризуются близкими значениями демографических признаков. С помощью дискриминантного анализа показана статистическая

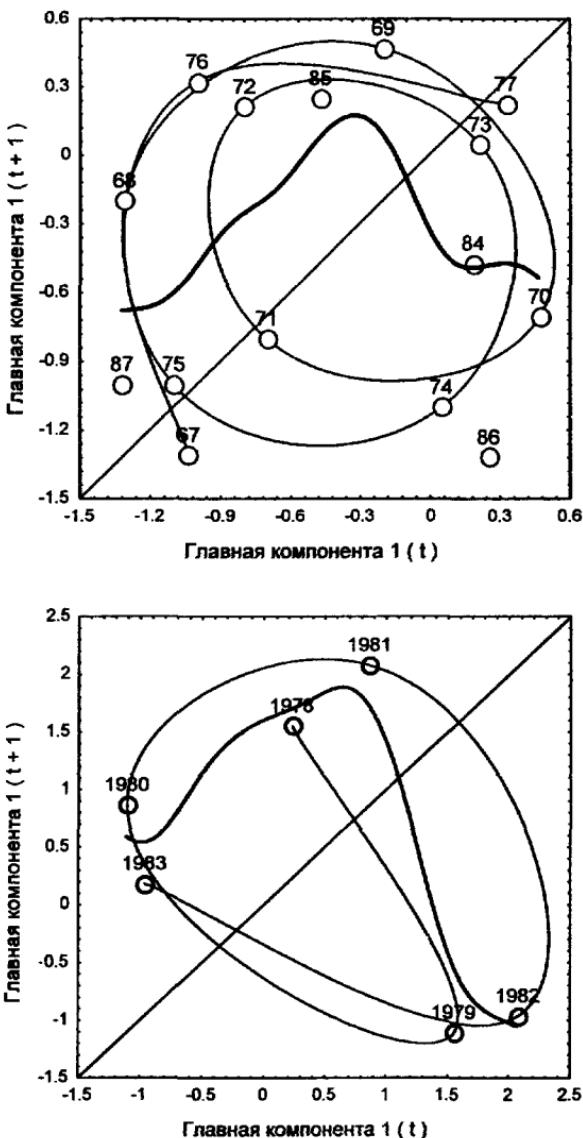


Рис. 4. Диаграммы Морана – Ламерса для популяции ряжей полевки. Ладожский стационар, Карелия: а) 1967 - 1977 гг.; б) 1978-1983 гг.

Тонкая линия описывает поведение популяции. Жирная линия характеризует зависимость состояния популяции в году последующем от состояния в году текущем; пересечение с биссектрисой - стационарное состояние (равновесие популяции)

Таблица 2. Дискриминантный анализ четырех фаз популяционного цикла по значениям $1 \text{ ГК}(t) - 1 \text{ ГК}(t+1)$ 1967-1977, 1984-1987 гг.

Фаза	Годы	Фаза популяционного цикла			
		I	II	III	IV
I	1967		$F=7.95$	$F=16.46$	$F=12.75$
	1971		$p=0.013$	$p=0.001$	$p=0.003$
	1987				
II	1968			$F=9.30$	$F=22.95$
	1972	17,89		$p=0.008$	$p=0.0005$
	1985				
III	1969				$F=10.60$
	1973	30,86	17,44		$p=0.006$
	1977				
	1984				
IV	1970				
	1974	28,69	51,64	19,87	
	1986				

Примечание. Поддиагональные элементы — квадрат расстояния Махалонобиса между центроидами групп, наддиагональные — F -критерий ($df = 2; 8$) и р-уровень значимости.

Таблица 3. Дискриминантный анализ трех фаз популяционного цикла по значениям $1 \text{ ГК}(t) - 1 \text{ ГК}(t+1)$ 1978-1983 гг.

Фаза	Годы	Фаза популяционного цикла		
		I'	III'	IV'
I'	1980		$F=10.64$	$F=82.01$
	1983		$p=0.043$	$p=0.002$
III'	1978			$F=71.68$
	1981	56.75		$p=0.003$
IV'	1966			
	1979	328.04	286.71	
	1982			

Примечание. Поддиагональные элементы — квадрат расстояния Махалонобиса между центроидами групп, наддиагональные — F -критерий ($df = 2; 3$) и р-уровень значимости.

значимость различий между фазами популяционного цикла в условиях низкой (табл.2) или высокой (табл.3) «емкости среды».

Анализ диаграмм Ламерея (Свирижев, Логофет, 1978) исследованных популяций выявил немонотонную, У-образную зависимость состояния популяции (характеризуемого 1 ГК) в текущем году от ее состояния в году предшествующем (Рис.4а,б; жирная линия — нелинейная аппроксимация методом взвешенных наименьших квадратов), что свидетельствует о существовании плотностно-зависимых механизмов (с запаздыванием) популяционной саморегуляции. Равновесие популяции, находимое графически как точка пересе-

Таблица 4. Оценка компонент дисперсии демографических признаков популяции рыжей полевки, Карелия 1966-1987 гг.,

Однофакторный МДА (1-way MANOVA), модель-II

$$Y_{m,ij} = \mu_m + A_{m,i} + e_{m,ij} \quad N=20; M=8; I=7, n_0=2,8333$$

$$s^2_{\text{Полная}} = s^2_{\text{Факторная}} + s^2_{\text{Остаточная}}$$

$$df1=48; df2=33; \quad L\text{-Уилкса}=0,0009; R\text{-Рао}=2,24; P=0,008$$

Признак	MS		F	P	Компонента	дисперсии
	«Цикличность»	Остаток				
N.6	6,479	1,587	4,08	0,0160	1,73	52,1
N.7	16,992	1,982	8,57	0,0007	5,30	72,8
DS.7	363,668	341,511	1,06	0,4306	7,82	2,2
N.8	18,073	2,312	7,82	0,0010	5,56	70,6
DS.8	2306,132	189,535	12,17	0,0001	747,03	79,8
D.1.8	222,252	54,704	4,06	0,0163	59,13	51,9
D.2.8	159,423	47,601	3,35	0,0321	39,47	45,3
WIN	1061,436	816,008	1,30	0,3232	86,62	9,6
1 ГК	2,976	0,088	33,63	0,0000003	1,02	92,0

Примечание. жирный шрифт – влияние фактора значимо ($p<0,05$).

чения биссектрисы и кривой, неустойчиво, так как тангенс угла наклона кривой в точке пересечения меньше -1, что характеризует динамику популяции как автоколебания (*ibid.*). Наличие «плато» на графиках зависимостей (рис.4 а,б) в области высоких значений 1 ГК в текущем году (низких - в следующем году) интерпретируется как наличие механизмов, ограничивающих хаос, что было исследовано на моделях (Stone, 1993), а также показано нами для популяций рыжей полевки центральной части ее ареала (Кшнясов, 1997).

Проведенная классификация лет наблюдений на фазы популяционного цикла позволяет оценить компоненту дисперсии демографических признаков, соответствующую влиянию популяционного цикла (табл.4). За исключением двух признаков: доли самцов без сперматогенеза в июле (DS.7) и выживания за зиму (WIN), цикличность популяции объясняет от 45% до 80% вариации исследуемых признаков. Наиболее высока объясняемая доля дисперсии 92% для линейной комбинации исследованных признаков - 1 ГК

Основываясь на сказанном выше, ряд динамики (Lg) численности (рис.1) можно описать с помощью нескольких составляющих: тренда и колебаний относительно него - годичных фаз популяционного цикла, «сезонных» - внутригодовых колебаний и «случайной» составляющей. В таблице 5, приведены оценки соответствующих компонент дисперсии. Максимальный вклад в вариацию численности, 75% ($F_{6,51}=12,42$, $P=0,0000001$), вносит популяционный цикл (с учетом эффектов тренда). Следующий по величине вклад, 18% ($F_{2,51}=7,44$, $P=0,001$), соответствует сезонным колебаниям. Малая остаточная дисперсия (7%) свидетельствует о высоком качестве двухфакторной модели. Критерий Фишера может быть использован как «индекс цикличности» популяции – статистики,

Таблица 5. Оценка компонент дисперсии (Lg) численности популяции
рыжей полевки (Карелия, 1966 -1987 гг.).

Двухфакторный ДА (2-way ANOVA), модель II

$$Y_{ijk} = \mu + A_i + B_j + (A_i B_j) + e_{ijk}$$

$$N=60; I=3; J=7; n_0=2,85$$

Источник дисперсии	df	MS	F	p	Компонента дисперсии	
					s^2_i	%
A - «Сезонность» между месяцами учетов	2	0,2516	7,44	,001	0,0887	18,1
B - «Цикличность» между фазами популяционного цикла	6	0,4201	12,42	,00000001	0,3670	75,0
Остаток $\cup AB^*$	51	0,0338			0,0338	6,9
Полная	59				0,4895	100,0

Примечание. * — т. к. взаимодействие не значимо, суммы квадратов взаимодействия и остатка объединены. Жирный шрифт — влияние фактора значимо $p < 0,05$

значимость которой служит доказательством существования популяционных циклов.

Выводы

Выявлены (3-4-5 летние) циклы динамики популяции ряжей полевки на периферии ареала. В течение цикла популяция последовательно проходит 3-4 однолетние фазы. Показаны статистически значимые различия фаз популяционного цикла.

Популяционный цикл генерируется плотностно-зависимыми механизмами саморегуляции популяции с запаздыванием. Популяционный цикл является формой популяционного гомеостаза

Равновесия - стационарные состояния популяции - неустойчивы.

Популяционный цикл является ведущим эндогенным фактором, определяющим динамику популяции, что позволяет отнести его к вторичным периодическим в классификации экологических факторов Мончадского (1962; цит. по: Шилов, 1997)

Внешний колебательный процесс (выявляемый как тренд), изменяет положение равновесия популяции, период и состав популяционных циклов.

ЛИТЕРАТУРА

Афиши А , Эйзен С. Статистический анализ: Подход с использованием ЭВМ:
Пер. с англ М . Мир, 1982. 488 с.

- Иберла К. Факторный анализ. М.: Статистика, 1980. 398 с.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Жигальский О.А. Закономерности и факторы динамики популяции рыжей полевки (по наблюдениям в северо-восточном Приладожье) // Экология наземных позвоночных. Петрозаводск: КНЦ АН СССР, 1991. С. 86-116.
- Кшнясов И.А. Исследование механизмов популяционных циклов рыжей полевки // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне. Матер. конф. Екатеринбург, 1997. С.106-116.
- Николис Г., Пригожин И. Познание сложного: Введение. М.: Мир, 1990.344 с.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
- Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 272 с.
- Шилов И.А. Экология. М.: Высш. шк., 1997. 512 с.
- Sokal R.R., Rohlf F.G. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research., 3 ed. New York : Freeman and Company, 1995. 850 p.
- Stone L. Period – doubling reversals and chaos in simple ecological models // Nature. 1993. Vol. 365. P.617-620.

РЕАЛИЗАЦИЯ ВИДОВОГО ПОЛИМОРФИЗМА В ПОПУЛЯЦИЯХ: НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ

Ю.Е.Михайлов

Уральский государственный университет, г. Екатеринбург

Для оценки внутривидовой изменчивости исторически предлагалось использование таблиц разновидностей (Дарвин, изд.1991), то есть всех известных отклонений от типа вида, включавшее и индивидуальные варианты и расы. Подвид послужил заменой термина «разновидность» в смысле географической расы. Э. Майр уже предлагал для изучения внутривидовой изменчивости проанализировать наличие и распространенность подвидов (Майр, 1968). Но для их выделения реально не нашлось никакого объективного критерия, что даже вызвало дискуссию о реальности подвидов с призывами отказаться от них. И хотя подвиды все же существуют, важен другой вывод дискуссии - даже самое корректное их выделение «не отражает внутривидовую структуру вида в системе подвидов» (Шварц. 1965).

Согласно биологической концепции, вид - это система викариирующих популяций, распределенных в пространстве и во времени. И полная картина внутривидовой структуры и биоразнообразия выявляется только на популяционном уровне.

Изучая изменчивость какого-либо вида даже вне рамок популяционных исследований, биолог так или иначе сталкивается с локальными популяциями, где могут присутствовать редкие в других местах ареала морфы. Отсюда распространенная у систематиков практика описания отдельных морф с привязкой к географической точке, что, хотя и не поощряется больше Международным кодексом зоологической номенклатуры, все же значительно помогло нам в работе.

Количество популяций вида на данном этапе его филетической эволюции, их генетическое и фенотипическое разнообразие Ю.И.Новоженов (1983) предлагает называть **политипической емкостью вида**.

Термин «политипическая емкость вида» очень удачен и своевременен. Проведенное А.Г.Васильевым (1996) различение понятий «изменчивость» и «биоразнообразие» на популяционном уровне, отнесение полиморфизма к явлениям популяционного биоразнообразия как устойчивой и экологически апробированной реализации возможного разнообразия, заставляет отказаться от термина «размах изменчивости» по отношению к внутривидовому полиморфизму.

Проблематичной представляется нам лишь оценка политипической емкости вида по количеству его популяций (Новоженов, 1983). В самом определении содержится указание на возможность оценки политипической емкости видов по их внутривидовому биоразнообразию, что логически указывает на применимость здесь данных по видовому полиморфизму.

Характерный для каждой популяции набор морф - это лишь часть из всего фенофонда вида; однако, чтобы судить насколько велика или мала эта часть по сравнению с другими популяциями и в целом, необходимо иметь представление обо всем фенофонде вида. В фенетических исследованиях такая необходимость была осознана: «фенофонд совокупностей внутривидового ранга чаще всего отличается меньшим объемом и большей лабильностью, т.е. той или иной *степенью реализации фенофонда вида*» (Ларина, Еремина, 1982). Следовательно, каждая популяция может характеризоваться определенной степенью реализации видового полиморфизма.

Само это понятие и предложенный термин очень хорошо отражают суть предложенного нами (Михайлов, 1996, 1997а, 1997б) метода анализа полиморфизма в иерархическом ряду уровней реализации изменчивости (род - вид - популяция) применительно к низшему уровню этой иерархии.

Материал и методика

Практическое применение структурно-иерархический метод анализа полиморфизма находит в картировании спектров видового полиморфизма на родовом поле изменчивости, что уже было показано нами ранее (Михайлов, 1997а) для рода *Cryptocephalus* Geoffr. (Coleoptera,

Спектр изменчивости рисунка надкрылья	1 Без рисунка	2 Отдельные пятна	3 Соединения элементов	4 Темные края каймы и полностью темные	
C. stschukini Fald.					
C. flavicollis F.					
C. stackelbergi Lop.					

Спектр изменчивости рисунка переднеспинки	1 Без рисунка	2 Изолированные темные пятна	3 Увеличение и соединение темных пятен (M - образные рисунки)	4 Уменьшение и фрагментация просветов	
C. stschukini Fald.					
C. flavicollis F.					
C. stackelbergi Lop.					

Рис. 1. Спектры изменчивости рисунка покровов у жуков-листоедов рода *Cyrtoscephalus* Geöffr. (показана часть градаций, отвечающих спектрам рассматриваемых видов) и карттирование на них рядов изменчивости указанных видов. Цифры вверху каждого ряда используются при построении поля изменичивости для обозначения соответствия градаций.

Chrysomelidae) и проиллюстрировано здесь (рис.1). Наш метод определения политипической емкости видов, хотя и предложен совершенно независимо, оказался очень сходным с предложенной Е.Е.Коваленко и И.Ю.Поповым (1997) схемой ступенчатого выделения теоретического - реального - принципиально возможного спектров.

В границах полиморфного спектра вида можно аналогично картировать реализацию видового полиморфизма в конкретных популяциях.

Для примера нами взят ряд видов листоедов-скрытоглавов (*Coleoptera*, *Chrysomelidae*). У нас имеются представительные выборки из популяций этих видов, взятые в удаленных друг от друга точках ареала. Этот материал собран автором во время экспедиций в Забайкалье (1991), Туву (1997) и стационарных исследований в Свердловской (окрестности г.Новоуральска, 1987-1998) и Челябинской области (заповедник «Аркаим», 1994-1996). Кроме того, использован любезно предоставленный коллегами материал из Вост.Казахстана (сборы 1995 г.) и Тувы из коллекции Зоомузея ИСиЭЖ (Новосибирск).

Результаты и обсуждение

Рассмотрим полиморфный спектр вида *Cryptoscephalus flavidicollis* F. (рис.2), причерноморско-казахстанского степного вида, на востоке доходящего до Алтая. У нас имеются выборки из двух удаленных популяций: заповедника «Аркаим» в Степном Зауралье ($N=24$, 1995 г.) и долины р. Бухтарма в Вост. Казахстане ($N=22$, 1995 г.) на периферии видового ареала. Из «Аркаима» также есть материал 1994 и 1996 гг.

Наличие этих выборок, изученных экземпляров из многих точек ареала в коллекциях и литературные данные (в частности, Оглоблин, Медведев, 1956) - все это в комплексе позволило подробно картировать видовой полиморфный спектр.

На рис.2 представлена реализация политипической емкости вида в двух изученных популяциях. Видно заполнение компактных и неперекрывающихся участков спектра. Политипическая емкость вида составляет 41, у аркаимских популяций степень реализации - 24%, у восточно-казахстанских - 39%.

Полиморфный спектр вида *Cr.stschukini* Fald., распространенного на юге Сибири, в Монголии и СВ Китае, сложный и разорванный, политипическая емкость составляет 66 (рис.3). При картировании реализации полиморфизма в популяциях из Забайкалья и Тувы, мы видим также заполнение различных частей спектра, как бы перекрещивающихся. Причем, и в тех, и в других популяциях реализуются морфы из обеих разорванных частей спектра. Но почему же все-таки спектр представляет почти симметричную фигуру? Когда мы отметили для каждой морфы, характеристика она для самцов или самок, и провели между ними границу, то ока-

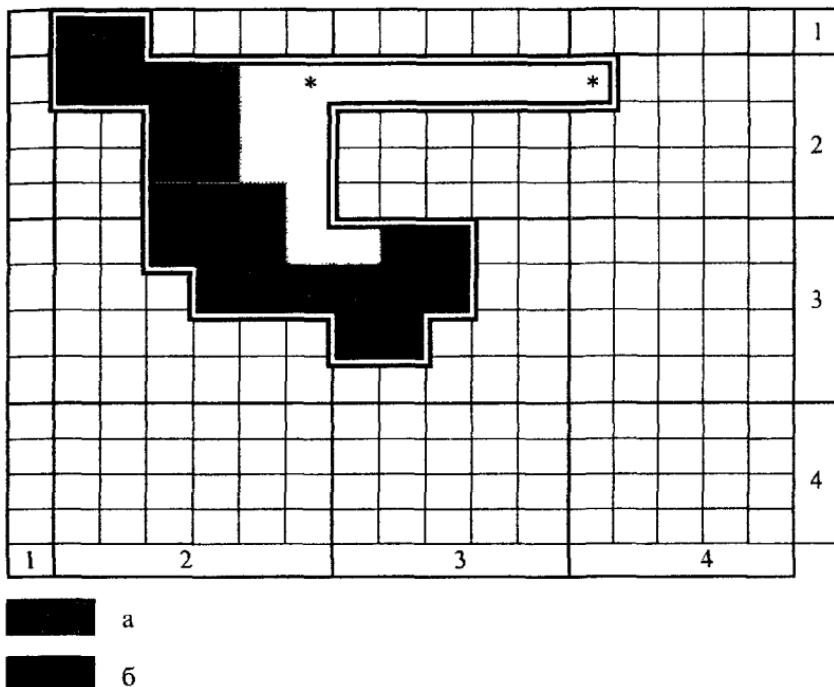


Рис. 2. Расположение и границы полиморфного спектра *Cryptoscephalus flavigollis* F. на родовом поле изменчивости (обозначения градаций см. рис.1, по горизонтали — спектр изменчивости рисунка надкрылий, по вертикали — переднеспинки).

Реализация видового полиморфизма в популяциях показана штриховкой:
а — Степное Зауралье, б — Восточный Казахстан. * — прочие достоверно известные морфы

залось, что так выражается половой диморфизм в спектре этого вида (рис.3).

Иногда довольно существенная часть видового полиморфного спектра реализуется только в популяциях ограниченной и не всегда периферической части его ареала. Не зная о них, можно заметно исказить границы видового спектра и получить недостоверные данные о его политипической емкости. Так, *Cr.tataricus* Gebl. раньше считался видом с дискретной изменчивостью (Креславский, 1977), т.к. в Средней Азии и Казахстане он представлен либо особями с изолированными пятнами, либо сильно меланизированными особями (выпадает целая градация 3 спектра надкрылий). Имеющийся у нас материал из Тувинских популяций представляет недостающую часть видового спектра, и полиморфизм этого вида не может больше считаться дискретным.

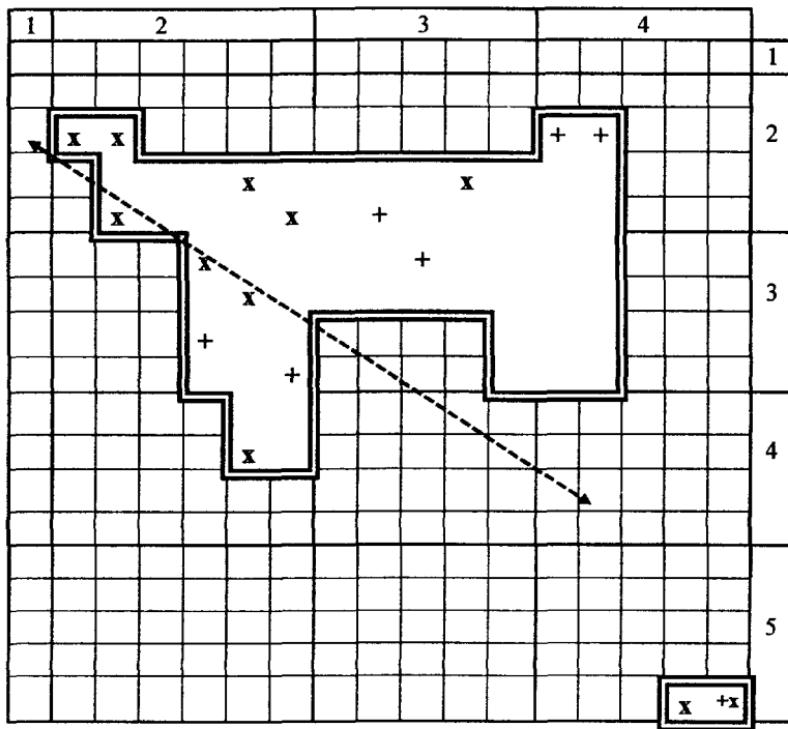


Рис. 3. Расположение и границы полиморфного спектра *Cryptocercus stschukini* Fald. на родовом поле изменчивости (обозначения градаций те же). Реализация видового полиморфизма в популяциях: «+» — Тува, «x» — Забайкалья. Прямой пунктирной линией разделены части спектра, представленные только у самцов (ниже линии) и у самок (выше линии)

Cr.hirtipennis Fald. на всем своем обширном ареале (Сибирь и Дальний Восток) полностью металлически-окрашен, и только в северо-восточной Монголии в его популяциях появляются двухцветные особи, а в Дагестане (что мы могли лично наблюдать) и на крайнем юго-востоке Монголии доминируют особи с полностью желтыми надкрыльями (Медведев, 1982). Это существенно расширяет видовой полиморфный спектр.

Довольно часто встречаются ситуации, когда на родовом поле изменчивости спектры видов полностью или частично перекрываются. Возможны различные варианты. Такие виды могут обитать в отдаленных областях, но иногда одновременно перекрываются и их ареалы.

Л.Н.Медведевым (1968) было отмечено интересное явление, заключающееся в том, что близкие и внешне очень сходные виды в пределах общего ареала хорошо различаются визуально, по хорошо заметным

признакам (например, рисунку покровов) которые служат сигнальными при спаривании. Это явление было обозначено как «разграничитывающая изменчивость». Примерами изначально послужили несколько пар видов листоедов: *Clytra quadripunctata* L. - *C. arida* Wse.; *Clytra quadripunctata* L. - *C. laeviuscula* Ratz.; *Coptocephala unifasciata* Scop. - *C. rubicunda rossica* L.Medv.; *Cryptocephalus peliopterus* Sols. - *C. haroldi* Kr. (Медведев, 1968). Позже был приведен еще один пример: *Chrysomela lapponica* L. - *Ch. vigintipunctata* L. (Медведев, Аммосов, 1978). Только в популяциях *Ch. lapponica* из Якутии (и еще Эвенкии, что отмечено нами в верховьях реки Хушмы на Центрально-Тунгусском плато в 1990 г.) преобладает aberrация с желтыми краями переднеспинки, что характерно для *Ch. vigintipunctata* по всему его ареалу.

Сам Л.Н.Медведев (1968) рассматривает разграничитывающую изменчивость как частный случай этологической изоляции. Нас же здесь интересует вопрос о месте этого феномена в ряду иерархии явлений изменчивости и полиморфизма.

Примечательно, что разграничитывающая изменчивость не свойственна одному виду, а только паре видов, причем только в пределах одного рода и часто подрода. И проявляется она только в симпатрических популяциях этих видов. Обязательно также, чтобы спектры изменчивости таких видов полностью или частично перекрывались. Но что же происходит при этом с реализацией полиморфизма в симпатрических популяциях?

Вернемся к популяции *Cr. flavigollis* F. из Вост. Казахстана. В этих же биотопах обитает популяция другого близкородственного вида *Cr.stackelbergi* Lop., ареал которого существенно уже, но именно в Восточном Казахстане они перекрываются. Полиморфный спектр *Cr.stackelbergi* картирован нами в основном по оригинальным материалам, с привлечением литературных данных (Лопатин, Куленова, 1986; Медведев, 1982).

На рис.4 видно, что перекрывание спектров происходит как на видовом уровне, так и на уровне популяционной реализации. Здесь разграничитывающая изменчивость проявляется следующим образом.

На этом участке спектра изменчивости рода идет соединение 4 пятен на надкрыльях. Но у *Cr.flavigollis* они соединяются только в поперечные полосы, а у *Cr. stackelbergi* - только в продольные (рис.1). Визуально это хорошо заметно и действительно может служить первичным сигналом межвидовой изоляции при спаривании. Интересно, что в популяциях юго-западной Монголии (Медведев, 1982) особи *Cr.stackelbergi* по рисунку покровов очень похожи на особей *Cr.flavigollis* на большей части его ареала и в частности в аркаимских популяциях (см. рис.2). И в том, и в другом случае эти виды не встречаются совместно.

Все же классическим примером разграничитывающей изменчивости могут служить уральские популяции двух широко распространенных видов: *Cr.quinquepunctatus* Scop. и *Cr.octopunctatus* Scop. При картирова-

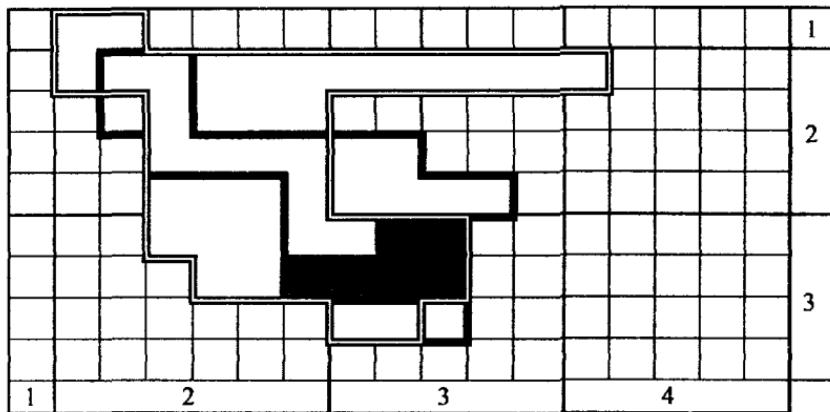


Рис. 4. Расположение и границы полиморфных спектров *Cryptoscephalus flavigollis* F. (двойная линия) и *Cg. stackelbergi* Lop. (жирная линия) на родовом поле изменчивости (обозначения градаций те же). Штриховкой показано перекрывание спектров симпатических популяций из Вост. Казахстана

нии видовых спектров мы располагали материалом также из Башкортостана, Курганской и Тюменской обл., Вост. Казахстана, Сев. Урала, Испании. Кроме того, обширные выборки обоих видов, сделанные еще J. Bechyné в Чехословакии, изучены нами в Энтомологическом отделении Национального музея в Праге в 1998 году. По Европе в целом имеются также подробные литературные данные (Kaszab, 1962 и др.).

Близка политипическая емкость этих видов: у *Cg. quinquepunctatus* - 56, у *Cg. octopunctatus* - 65. Как видно на рисунке 5, их видовые спектры очень сильно перекрываются, чего нельзя сказать о реализации полиморфизма в конкретных симпатических популяциях (в данном случае, из окрестностей Новоуральска). Здесь мы видим классическое расхождение, которое именно при видо-популяционном картировании четко видно.

Заключение

В представленной работе мы рассмотрели лишь некоторые аспекты реализации видового полиморфизма в популяциях. Вернувшись к этой, незаслуженно оставленной фенетикой проблеме, мы поднимаем вопрос о недостаточности исследований, ограниченных одной популяцией. Не менее важную информацию несет сопоставление ее разнообразия с общевидовым. Нашлось достойное место и феномену разграничитывающей изменчивости, тоже вставшему в систему. И то, и другое понятие выявляются при переходе между иерархическими уровнями вид - популяция, что уже само по себе говорит о перспективности дальнейшего изучения возможностей структурно-иерархического анализа полиморфизма.

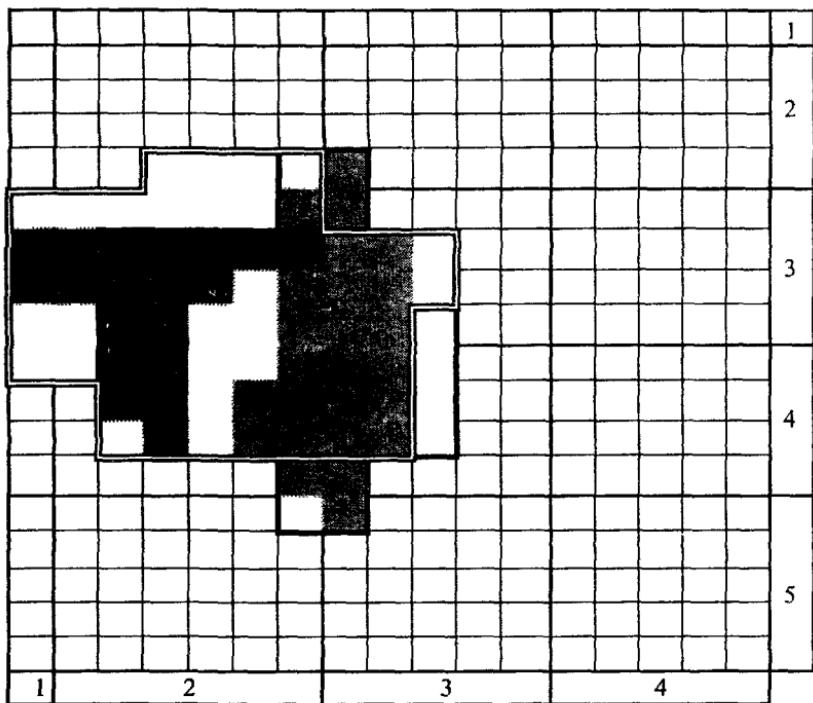


Рис. 5. Разграничающая изменчивость при реализации видового полиморфизма в симпатрических популяциях Среднего Урала у *Cryptoscelus quinquepunctatus* Scop. (вертикальная штриховка) и *Cr. octopunctatus* Scop. (горизонтальная штриховка). Жирная линия — границы видового спектра *Cr. quinquepunctatus*, двойная линия — *Cr. octopunctatus*. (Обозначения градаций те же)

ЛИТЕРАТУРА

- Васильев А.Г. Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне: Дисс. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1996, Т.1. С.1-275.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. СПб: Наука, 1991. С.60-62.
- Коваленко Е.Е., Попов И.Ю. Новый подход к анализу свойств изменчивости // Журн. общ. биол. 1997. Т.58. №1.С.70-83.
- Креславский А.Г. Некоторые закономерности изменчивости и эволюции рисунков на надкрыльях у жуков-листоедов. // Зоол. журн. 1977. Т.56. Вып.7. С.1053.
- Ларина Н.И., Еремина И.В. Некоторые аспекты изучения фено- и генофонда вида и внутривидовых группировок // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С.56-69.

Лопатин И.К., Кулунова К.З. Жуки-листоеды (*Coleoptera, Chrysomelidae*) Казахстана: Определитель. Алма-Ата: Наука, 1986. 200 с.

Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 598с.

Медведев Л.Н. О разграничающей изменчивости близких видов на примере жуков-листоедов (*Coleoptera, Chrysomelidae*) // Зоол. журн. 1968 Т. 47. Вып. 6. С.843-849.

Медведев Л.Н. Листоеды МНР : Определитель. М.: Наука, 1982. 300 с.

Михайлов Ю.Е. Иерархический подход к оценке фенотипического полиморфизма // Актуальные проблемы биологии. Программа и тезисы IV Молодежной научной конференции. Сыктывкар, 1996. С.86-87.

Михайлов Ю.Е. Изучение взаимосвязи «ареал - размах изменчивости» на примере палеарктических видов рода *Cryptocephalus Geoffr.* (*Coleoptera, Chrysomelidae*) // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне. Материалы конференции молодых ученых - экологов Уральского региона. Екатеринбург, 1997а. С.130-141.

Михайлов Ю.Е. Распространение и фенетический анализ листоедов - скрытоглавов (*Coleoptera, Chrysomelidae, Cryptocephalinae*) подрода *Asionus* Lop. в степях Евразии // Степи Евразии: сохранение природного разнообразия и мониторинг состояния экосистем. Матер. Межд. симп. Оренбург, 1997б. С.110-111.

Новоженов Ю.И. Популяционная структура и политипическая емкость вида // Экология. 1983, №2. С.3-8.

Шварц С.С. Экспериментальные методы исследования микроэволюционного процесса // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Тр. Всесоюз. совещ. Свердловск, 1965. С.21-32.

СОРЕДИЕОБРАЗОВАНИЕ У ЛИШАЙНИКОВ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО СТРЕССА

A.Г.Пауков

Уральский Государственный университет, г.Екатеринбург

Городские условия являются экстремальной средой обитания для многих видов лишайников. Это приводит к изменениям на различных уровнях организации талломов и, как следствие, изменению видового состава, покрытия и встречаемости лишайников. Однако существуют виды, высоко толерантные к антропогенным факторам и увеличивающие численность в нарушенных местообитаниях. Сохранение их может являться следствием действия различных факторов, в том числе интенсивности процесса размножения.

Вегетативное размножение лишайников обладает рядом преимуществ перед споровым. Одним из них является его оперативность. В связи с этим, в городских условиях с их менее стабильной средой обнаружено преобладание соредиозных видов над образующими апотеции, что наблюдается как у листоватых, так и у накипных форм (Малышева, 1984). Однако интенсивность образования соредий у лишайников подвержена вариациям в зависимости от условий произрастания. Отмечено, что в загрязненных зонах некоторые виды становятся сплошь соредиозными (Le Blanc, De Sloover, 1970), другие, наоборот, теряют сорали (Lisicko, 1984). Увеличение соредиозности связывают с ухудшением состояния слоевища, а также с компенсацией подавления образования соредий (Малышева, 1988).

Стressовые условия прежде всего затрагивают водорослевый компонент, действуя на физиологические процессы и на размножение клеток фотобиона внутри слоевища (Kauppi, Mikkonen, 1980). В связи с этим можно предполагать, что степень соредиозности является как показателем жизнеспособности вида, так и обеспечивает приток вегетативных пропагул и, тем самым, способствует сохранению вида в нарушенной среде обитания.

Целью исследования является изучение развития соралей у толерантного и чувствительного видов лишайников в городских условиях и на фоновой территории.

Материал и методика

Объектами изучения явились толерантный в г. Екатеринбурге вид *Phaeophyscia orbicularis* (Necker) Moberg и умеренно чувствительный *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. *Phaeophyscia orbicularis* широко распространен на территории города и произрастает на тополе и клене, *Hypogymnia physodes* встречается в лесопарковой зоне на березе, сосне, тополе и лиле.

Слоевища *Hypogymnia physodes* были собраны на березе и сосне, *Phaeophyscia orbicularis* на тополе с нескольких деревьев. Для сравнения использованы экземпляры из условно фоновой территории в 40 км от Екатеринбурга. Из собранного материала выбраны слоевища *Hypogymnia physodes*, имеющие не менее 10 сформированных губовидных соралей, *Phaeophyscia orbicularis* - отдельные хорошо оформленные розеточные слоевища с развитыми соралями в центре и наличием их на лопастях. В связи с невозможностью определить точный абсолютный возраст, такие экземпляры считались условно взрослыми.

Относительная площадь соралей вычислялась как частное площади соралей к площади слоевища.

Результаты и обсуждение

Согласно данной методике отбора образцов в выборку попадают слоевища различных размеров. В условно фоновой зоне не обнаружено зависимости относительной площади соралей от величины слоевища у обоих видов (рис.1,2). Таким образом, можно полагать, что исследованные слоевища относятся к одной возрастной группе и анализ можно производить на талломах различных размеров.

У толерантного вида в городских условиях увеличивается относительная площадь соралей на слоевище (рис. 3). Сравнение средних показало достоверное различие этого показателя ($p = 0,000005$). Крупные слоевища *Ph. orbicularis* в городе незначительно увеличивают соредиозность (рис. 4). В целом, у данного вида у условно взрослых экземпляров и в фоновых и в городских условиях степень развития соралей не зависит от размеров слоевища.

В нарушенных местообитаниях степень соредиозности слоевищ *Hydrogymnia physodes* уменьшается (рис. 5). Это может происходить по двум причинам: уменьшение количества соралей и уменьшение их размера. На рис. 6 представлено сравнение количества образующихся соралей у *Hydrogymnia physodes*. Таким образом, в городе, по сравнению с фоновой территорией, среднее количество образующихся соралей не изменяется. Различие в степени соредиозности объясняется подавлением их роста (рис.7).

Имеются различия и в степени соредиозности слоевищ различных размеров. У лишайников из нарушенных территорий крупные талломы имеют меньшую относительную площадь соралей по сравнению с мелкими экземплярами (рис. 8).

Реакция изменения соредиообразования у чувствительного вида наблюдается не только у экземпляров, произрастающих в антропогенно нарушенных местообитаниях. На фоновой территории обнаружено достоверное уменьшение площади, занимаемой соралями на талломах, собранных на сосне по сравнению с экземплярами, произрастающими на березе.

Лишайники, собранные на сосне также показывают зависимость соредиозности от размеров слоевища. На фоновой территории этот показатель у крупных и мелких талломов находится на одинаковом уровне, тогда как в городе наблюдается уменьшение соредиозности у крупных слоевищ (рис.9).

Явление уменьшения площади, занятой соралями, у талломов крупных размеров может объясняться изменением их жизненности в нарушенных местообитаниях. Многими авторами показано, что в городах лишайники имеют меньшие размеры, по сравнению со слоевищами того же вида в фоновом районе. Это может являться как результатом подавления роста, так и способствовать меньшему поглощению поллютантов (Мальшева, 1984). Вероятно, крупные слоевища более уязвимы к антропогенному

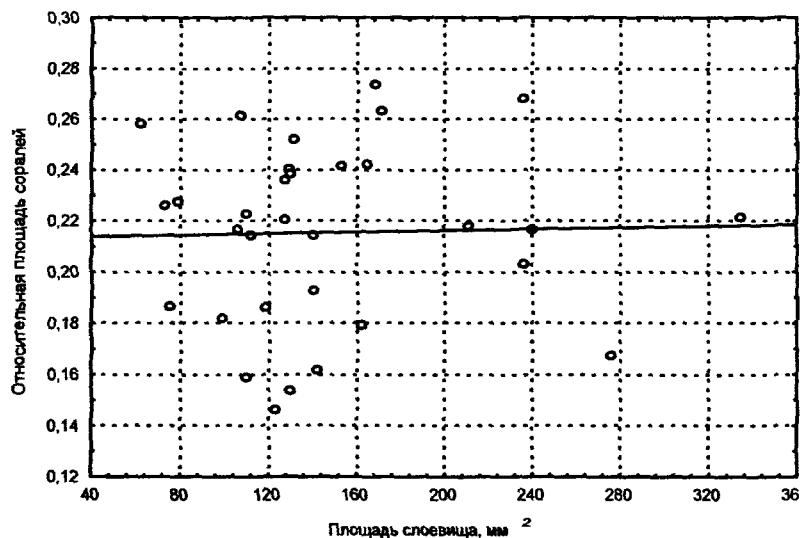


Рис. 1. Зависимость относительной площади соралей от площади слоевища у *Phaeophyscia orbicularis* на фоновой территории

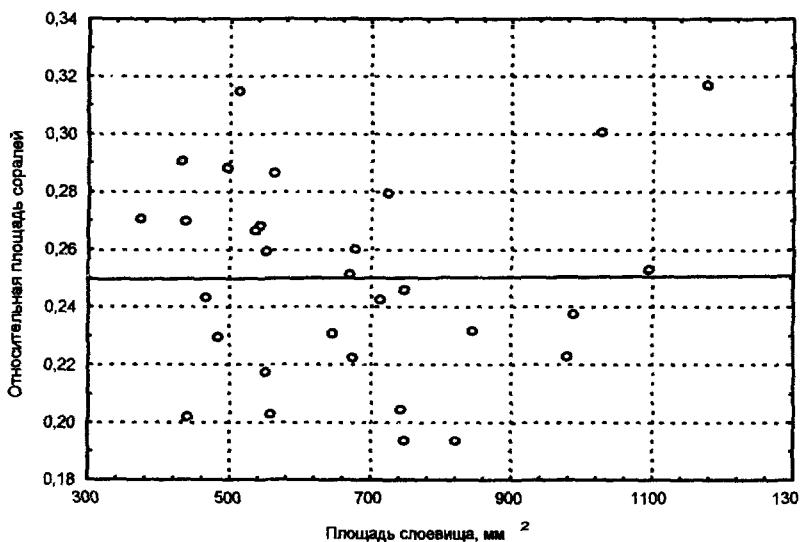
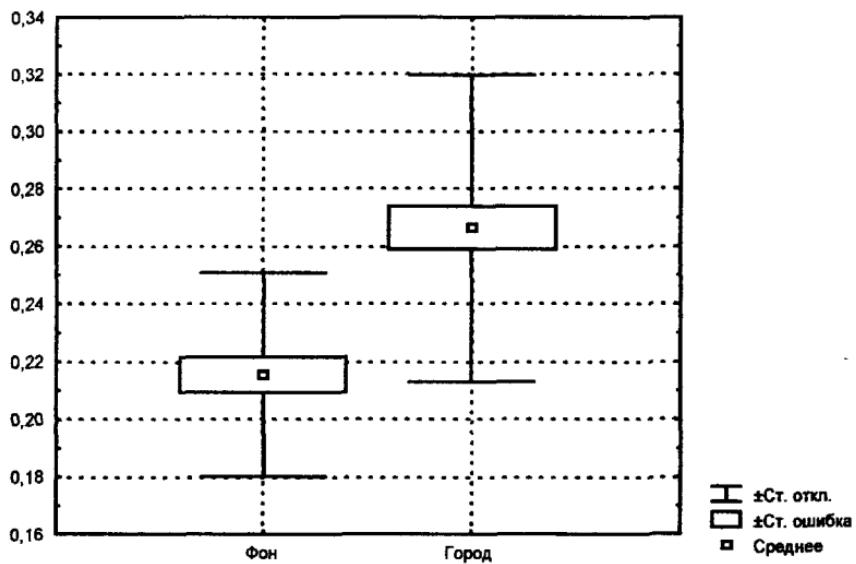
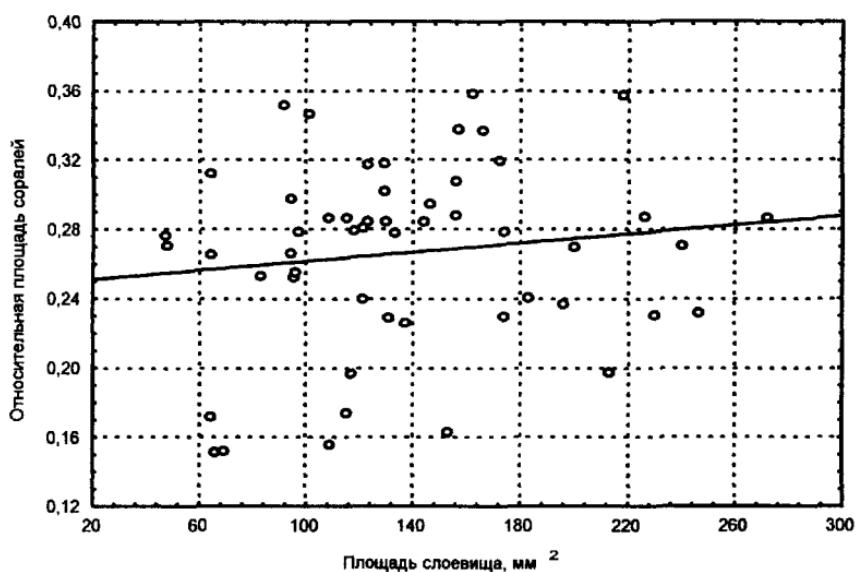
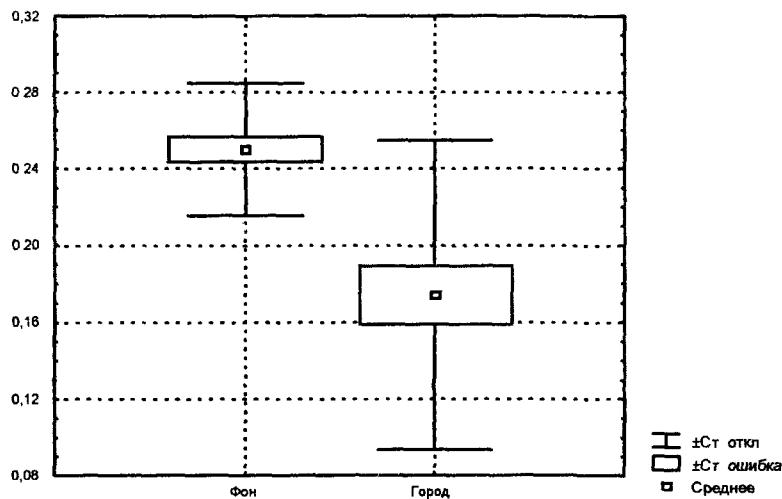
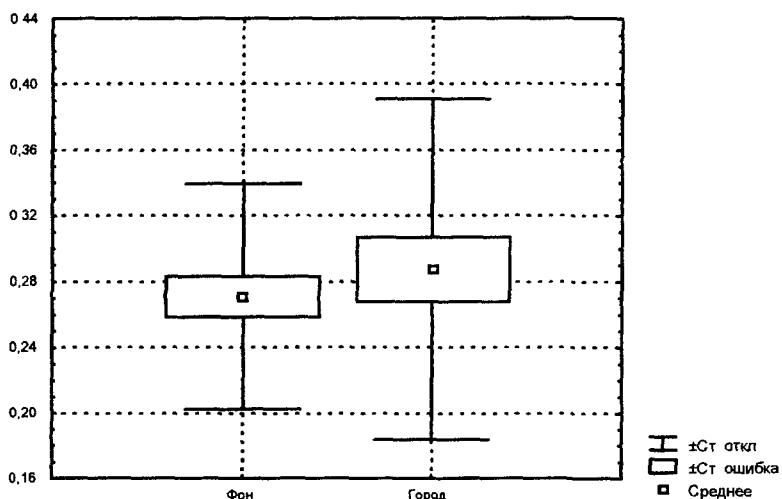


Рис. 2. Зависимость относительной площади соралей от площади слоевища у *Hypogymnia physodes* на фоновой территории

Рис. 3. Относительная площадь соралей *Phaeophycia orbicularis*Рис. 4. Зависимость относительной площади соралей от площади слоевища у *Phaeophycia orbicularis* в городе.

Рис. 5. Относительная площадь соралей *Hypogymnia physodes*Рис. 6. Количество соралей на 1 см^2 поверхности слоевища у *Hypogymnia physodes*

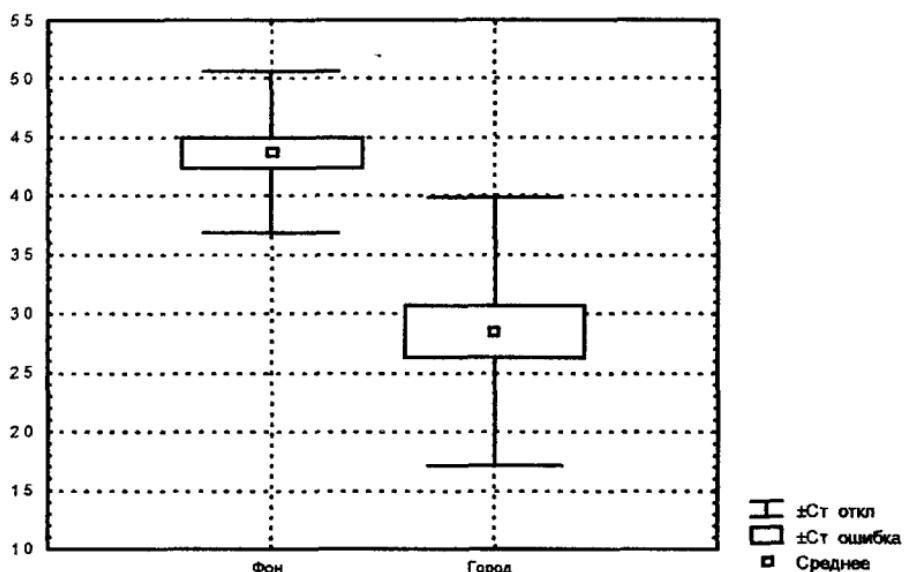


Рис. 7 Площадь одной сорали у *Hypogymnia physodes*, мм^2

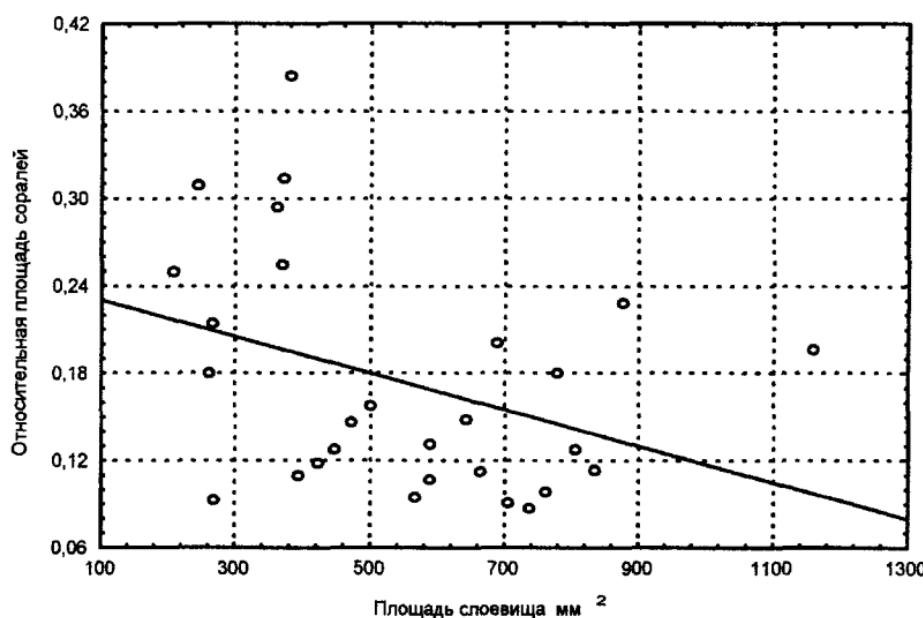


Рис. 8 Зависимость относительной площади соралей от площади слоевища у *Hypogymnia physodes* на березе в городе

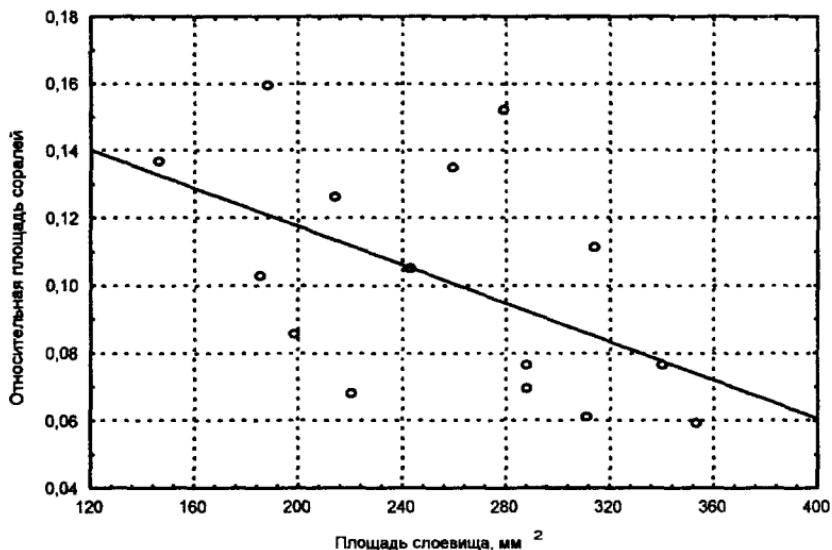


Рис. 9. Зависимость относительной площади соралей от площади слоевищ у *Hypogymnia physodes* на сосне в городе

воздействию и, как следствие, происходит ослабление деления клеток водоросли, что приводит к уменьшению соредиозности слоевищ.

Заключение

В результате исследования установлено, что толерантный к антропогенному воздействию вид *Phaeophyscia orbicularis* в городских условиях, в отличие от фоновых, увеличивает соредиозность талломов; чувствительный - *Hypogymnia physodes* - уменьшает. Мелкие экземпляры чувствительного вида в городе имеют большую относительную площадь соралей по сравнению с крупными.

Реакция изменения степени соредиозности, по-видимому, не является специфической, а зависит от условий произрастания вида. На развитие соредий, возможно, влияет не только порода, на которой произрастает лишайник, и загрязнение, но и такие параметры, как освещение, влажность. Таким образом, в городских условиях изменение продукции вегетативных пропагул может быть следствием не только увеличения загрязненности территории, но и изменения параметров фитоценоза. Группа видов, способная увеличивать количество образуемых соредий, в таких условиях имеет более высокий потенциал размножения.

Численность вида будет зависеть также и от образования впоследствии слоевиц из пропагул. Прорастание соредий и спор зависит от ряда факторов: влажности, наличия в субстрате органических соединений, загрязнения (Margot, 1973, Belandria et al., 1989). Способность образовывать слоевища в нарушенных местообитаниях важна также и для спорообразующих видов. Все толерантные и умеренно чувствительные виды лишайников, размножающиеся спорами, в изученном районе образуют апотеции. Многие виды из этой группы встречаются на молодых деревьях. Можно предполагать, что фертильность и высокая соредиозность, вместе с высокой скоростью прорастания соредий и спор и быстрым образованием слоевиц из пропагул, являются факторами устойчивости лишайников в нарушенных местообитаниях.

Выражаю благодарность Е.Л. Воробейчику (ИЭРЖ) за ценные замечания и обсуждение результатов работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования РФ (Грант «Изучение процессов синантропизации растительного покрова и микробиоты и эколого-биологических особенностей антропотolerантных растений и грибов») и гранта РФФИ № 97-04-50130.

ЛИТЕРАТУРА

- Малышева Н.В. Об особенностях морфологического строения лишайников в городских условиях // VII конференция по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1984. С.344-345.
- Малышева Н.В. Зависимость интенсивности соредиообразования от городских условий у лишайников *Parmelia sulcata* Tayl. и *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. // Изучение грибов в биогеоценозах. Свердловск, 1988. С.173.
- Belandria G., Asta J., Nurit F. Effects of sulphur dioxide and fluoride on ascospore germination of several lichens // Lichenologist. 1989. V.21. N 1.P.79-86.
- Kauppi M., Mikkonen A. Floristic versus single species analysis in the use of epiphytic lichens as indicators of air pollution in a boreal forest region, Northern Finland // Flora. 1980. V.169. N.4. P.255-281.
- Le Blanc F., De Sloover J. Relation between industrialization and the distribution and growth of epiphytic lichens and mosses in Montreal // Can. J. Bot. 1970. V.48. N.8. P.1485-1496.
- Lisická E. Epiphytic lichens in the vicinity of a nitrogen fertilizer factory in South-West Slovakia // Международная школа по лихеноиндикации. Таллинн, 1984. С.52-57.
- Margot J. Experimental study of the effects of sulphur dioxide on the soredia of *Hypogymnia physodes* // Air pollution and lichens. The Athlone press, London, 1973. P.314-329.

СИСТЕМА ЛОКАЛЬНОГО МОНИТОРИНГА ПЕТРОФИТНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ СЫСЕРТЬ

А.Ю. Теппина

Уральский государственный университет, г. Екатеринбург

С увеличением антропогенного давления на растительный покров происходит снижение генетического разнообразия видов, сокращение численности особей, раздробление популяций растений и их возрастающая изоляция (Горчаковский, 1984). Наибольшей опасности при этом подвергаются эндемичные и реликтовые виды, обитающие, как правило, небольшими изолированными популяциями. Система оценки состояния видов растений и сообществ должна основываться, прежде всего, на комплексных исследованиях, затрагивающих разные уровни организации растительного покрова - популяционно-видовой и ценотический. Необходимым условием таких исследований является выявление особенностей экологии и биологии видов растений. Кроме того, система локального фитомониторинга должна иметь универсальную, стандартизированную форму (наличие паспортов видов и сообществ), дающую возможность дальнейшего ее использования в течении весьма длительного времени.

Создавая свою систему мониторинга состояния петрофитной растительности береговых склонов нижнего течения реки Сысерт, мы пытались учесть перечисленные моменты. Береговые склоны образованы выходами ультраосновных горных пород. В состав сообществ входят степные и петрофитно-степные виды, большая часть которых является реликтовыми и эндемичными для Урала. В частности, около 40 % видов сообществ ограничены в своем распространении биотопами этого типа и относятся к категории редких и исчезающих: 8 видов занесены в Красные книги СССР (1984), РСФСР (1988), Среднего Урала (1996).

Предлагаемая нами система мониторинговых исследований базируется на двух уровнях - ценотическом и популяционно-видовом. Известно, что изменения окружающей среды приводят к нарушению равновесия на каждом из уровней.

Мониторинг на ценотическом уровне включает, прежде всего, выявление многообразия сообществ, их картирование и анализ особенностей экотопа. Все полученные данные заносятся в разработанный нами «Паспорт сообщества», включающий следующие параметры: 1.Номер пробной площади, 2.Местонахождение, 3.Положение в рельефе и экспозиция склона, 4.Высота склона, 5.Крутизна склона, 6.Материнская порода и характер коры выветривания, 7.Характеристика почвенного покрова, 8.Доступность для животных и человека, 9.Антропогенные факторы, 10.Площадь сообщества, 11.Название растительного сообщества, 12.Доминанты, 13.Геоботаническое описание сообщества (общее проективное

покрытие (%), количество видов, видовой состав и обилие видов), 14. Преобладающая био- и экоморфа, 15. Редкие и исчезающие виды сообщества, 16. Синантропные виды. Наличие «Паспортов сообществ» создает основу для создания компьютерных баз данных.

Как показали наши наблюдения, изменения, происходящие в петрофитных сообществах исследуемого района на ценотическом уровне, не значительны; в течение четырехлетних исследований нами не зафиксировано какого-либо одностороннего изменения параметров сообщества. Известно, что в отношении внешних воздействий ценотические параметры, по сравнению с популяционными и онтогенетическими, более устойчивы и обладают значительной буферностью. В этой связи, необходимым условиям организации мониторинговых исследований является изучение популяций ключевых или индикаторных видов.

Нами проводились наблюдений за состоянием ключевых видов и их ценопопуляций, к числу которых мы относим редкие эндемичные и реликтовые виды. Информация по оценке состояния популяций таких видов заносилась в «Паспорт вида», включающий карту местонахождений вида, его экотопическую приуроченность (экспозиция и крутизна склона, характер почвенного покрова и материнские породы), а также ценотические параметры - основные ассоциации, в состав которых входит вид, и его обилие. Всего нами подготовлены «Паспорта» 20 петрофитных и петрофитно-степных видов: *Adonis vernalis*, *Pulsatilla flavescens*, *Allium rubens*, *Stipa pennata*, *S. capillata*, *Helictotrichon desertorum*, *Elytrigia reflexiaristata*, *Artemisia frigida*, *A. latifolia*, *Onosma simplicissimum*, *Asplenium viride*, *A. ruta-muraria*, *Seseli krylovii*, *Campanula sibirica*.

Кроме перечисленных параметров, для 6 видов растений - *Minuartia helmii*, *Dianthus acicularis*, *Silene baschkirorum*, *Thymus uralensis*, *Echinops ritro*, *Schivereckia podolica* - в «Паспорт вида» включен пункт, касающийся оценки состояния их ценопопуляций. В качестве мониторинговых параметров фиксировались плотность и численность особей, возрастная и жизненная структура ценопопуляций. Эти характеристики являются наиболее лабильными и показательными (Заугольнова, 1977). Известно, что возрастной спектр ценопопуляции отражает степень адаптации особей к среде обитания, а также характеризует уровень развития ценопопуляции и перспективы ее существования. В свою очередь, дифференциация особей по уровню жизненности позволяет оценить ценопопуляции в целом и состояние отдельных особей в частности (Ценопопуляции растений, 1988).

В качестве примера рассмотрим «Паспорт вида» смолевки башкирской (см. рис. Паспорт вида), которая является уральским скально-горногорным гипозондемиком, произрастающим в каменистых степях и на выходах различных горных пород. Центр обилия вида, по данным Горчаковского (1969), расположен на Южном Урале. В районе наших исследований смолевка башкирская произрастает на выходах серпентинитов и пироксенитов разной степени выветрелости. Предпочитает поселяться на

крутых склонах южной, юго-западной и западной экспозиции; на северо-западных склонах этот вид приурочен к хорошо прогреваемым вершинам.

Исследованные нами ценопопуляции *Silene baschkirorum* имеют разную экотопическую приуроченность и заметно различаются по ряду важных параметров. В исследованных сообществах смолевка встречается с невысоким обилием - гг-sol, и лишь на 15 пробной площади (3 ценопопуляция) ее обилие достигает сор.2 в группах. Варьирует и плотность особей - минимальные ее значения характерны для 4 ценопопуляции (3,3 ос/m²), а максимальные отмечены для 3 ценопопуляции (18,2 ос/m²). На наш взгляд, это связано с особенностями экотопа: на выходах горных пород, где отсутствует почвенный покров, формируется разреженный растительный покров.

Все ценопопуляции смолевки башкирской нормальные (не зависят от заноса засатков извне), полноценные (в них присутствуют особи всех возрастных состояний), молодые (значения индекса возрастности показывают преобладание в спектрах особей прегенеративного периода) (см. рис. Паспорт вида (продолжение)). Возрастные спектры имеют бимодальных характер с абсолютным максимумом на прегенеративной и локальным - на генеративной частях спектра (исключение составляет 3 ценопопуляция).

За истекшие четыре года наблюдений возрастная структура ценопопуляций не претерпела существенных изменений. Наблюдались лишь не значительные колебания в соотношении численности особей разных возрастных групп. В общем, для ценопопуляций рассматриваемого вида можно отметить постепенное перемещение части особей из одного состояния в другое, что является отражением «волн жизни».

В практике ценопопуляционных исследований, для характеристики изменчивости возрастного спектра используется так называемый индекс возрастности. Высокий показатель вариации индекса возрастности зафиксирован для 2 ценопопуляции ($CvIB=25,5$), что свидетельствует, как мы считаем, о неустойчивости ее состава. В целом же ценопопуляции смолевки башкирской на береговых склонах реки Сысерть характеризуются небольшими значениями индекса возрастности, они лежат в пределах от 0,15 до 0,33. Минимальная его величина отмечена для ценопопуляции 4 в 1997 году.

Оценка жизненности особей на основе многофакторного анализа и ранжирования позволила выделить особи трех классов: низший (c), средний (b) и высший (a), представленность которых значительно варьирует в ценопопуляциях (рис.4). Оценка жизненного состояния ценопопуляций по размерному спектру проводилась с помощью расчета величины $1/2(a+b)$, как оценки асимметрии; спектр с положительной асимметрией является признаком деградации популяции, т.е. $1/2(a+b) < c$; симметричный - соответствует равновесной, т.е. $1/2(a+b)=c$, а спектр с отрицательной асимметрией - процветающей, т.е. $1/2(a+b) > c$ (Злобин, 1981, 1989). Анализ

спектров ценопопуляций, отражающих дифференциацию особей по жизненному состоянию, позволил классифицировать исследованные ценопопуляции по их качеству: ценопопуляции 1 и 4 близки к равновесным, 3 - процветающая, 2 - депрессивная.

Мы считаем возможным говорить, что практически все исследованные ценопопуляции смолевки башкирской являются устойчивыми само-поддерживающимися системами. Наиболее близка к эколого-фитоценотическому оптимуму ценопопуляция 3. Ценопопуляции 1 и 4, скорее всего, следует отнести к категории стабильно развивающихся. Исключение составляет ценопопуляция 2, в которой по ряду параметров (снижение численности, плотности, высокий коэффициент вариации индекса возрастности, неустойчивость возрастной структуры ценопопуляции, преобладание в спектре жизненности особей низшего класса) нами зафиксированы негативные тенденции к деградации. При сохранении существующего уровня антропогенной нагрузки, она в течение 10-12 лет может исчезнуть. Так, за 4 года исследований плотность этой ценопопуляции снизилась на 2 особи на метр квадратный, что составило 20 % численности.

Таким образом, проведенные четырехлетние исследования позволили нам оценить состояние петрофитных сообществ береговых склонов нижнего течения реки Сысерть. По нашим оценкам, при существующем уровне антропогенных нагрузок, изменения, происходящие в исследованных сообществах, незначительны и не влияют на динамику ценотических параметров. Более заметные изменения наблюдаются при ценопопуляционных исследованиях, оценка которых позволяет дать интегральную оценку состояния ценопопуляций вида.

Предлагаемая нами двухуровневая система локального фитомониторинга обеспечивает, как мы считаем, достаточную информативность для оценки состояния сообществ, видов и их ценопопуляций, а введение разработанных паспортов сообществ и видов позволяет «стандартизировать» методы оценки состояния исследуемых объектов, и тем самым максимально уменьшить субъективность проводимых оценок.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования РФ. Грант «Изучение процессов синантропизации растительного покрова и микробиоты и эколого-биологических особенностей антропотolerантных растений и грибов».

ЛИТЕРАТУРА

- Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала // Тр. ИЭРИЖ АН СССР. Свердловск, 1969. 285с.
- Горчаковский П.Л. Антропогенные изменения растительности: мониторинг, оценка, прогнозирование // Экология, 1984. №5. С.3-16.
- Горчаковский П.Л., Шурова Е.А. Редкие и исчезающие виды Урала и Приуралья. М.: Наука, 1982. 207с.

- Заугольнова Л.Б. Анализ ценопопуляций как метод изучения антропогенных воздействий на фитоценоз // Бот. ж., 1977. Т.62. №12. С.1767-1799.
- Злобин Ю.А. Об уровнях жизнеспособности растений // Ж. общ. биол., 1981. Т.42. №4. С.492-505.
- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Изд-во КазГУ, 1989. 146 с.
- Красная книга РСФСР: Растения / Отв. ред. А.Л.Тахтаджян. М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с.
- Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области): Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений / Под ред. В.Н.Большакова и П.Л.Горчаковского. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1996. 279 с.
- Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений / Отв. ред. А.Л.Тахтаджян. М.: Лесн. пром-сть, 1984. Т.2. 247 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ПРОИСХОЖДЕНИЕ СИНАНТРОПНОЙ ФЛОРЫ

A.C.Третьякова

Уральский государственный университет, г.Екатеринбург

Синантропные сообщества составляют существенный и важный компонент современной растительности. Например, по фитоэкологическим оценкам П.Л.Горчаковского и др., (1995) 53% растительного покрова Свердловской области характеризуется сильным, катастрофическим уровнем антропогенной деградации. В особенности это характерно для южных районов области, где уровень деградации растительности составляет 70-90%. Именно эти районы представляют наибольший интерес для изучения особенностей структуры и закономерностей формирования синантропной флоры. Поэтому, наши исследования были проведены в этой части Среднего Урала, а результаты этого цикла работ легли в основу настоящей статьи.

Как показали наши исследования, в составе синантропной флоры юго-восточной части Среднего Урала, представлено три отдела: Equisetophyta, Pinophyta и Magnoliophyta. Equisetophyta представлен одним родом *Equisetum* и тремя видами *E. arvense*, *E. pratense*, *E. sylvaticum*. На их долю приходится 1% от общего числа видов, составляющих синантропную флору. Отдел Pinophyta представлен семейством *Pinaeae* и од-

ним видом *Pinus sylvestris*. Основная масса видов (98.6 %) относится к отделу Magnoliophyta, представленного в основном двудольными - 85.6% видов. Лишь 37 видов (13 %) в составе исследуемой флоры относится к классу однодольных.

Соотношение двудольных и однодольных растений используют в сравнительной флористике, но гораздо более важным показателем считается состав семейств, занимающих во флоре господствующее положение. Спектр ведущих семейств - консервативный признак, устойчивый и характеристический для каждой флористической области (Толмачев, 1974).

В составе синантропной флоры, исследуемой в работе, отмечено 49 семейств, но ядро синантропной флоры составляют 10 семейств, на долю которых приходится 71% видов: Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Rosaceae, Scrophulariaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Lamiaceae, Polygonaceae, Apiaceae. Такой высокий процент ведущих семейств отмечен и для других синантропных флор (Киреева, 1989; Туганаев, 1988; Мартыненко, 1994). Вообще, подобное явление свойственно территориям с экстремальными условиями - тундры, высокогорья, пустыни, а также для молодых по времени формирования, миграционного происхождения флор (Толмачев, 1974). Р.В. Камелин (1979) отмечает, что высокий относительный вес десяти ведущих семейств, вероятно, можно рассматривать и как показатель меньшей степени естественности флоры.

Спектр ведущих семейств синантропной флоры не идентичен таковому флоры Среднего Урала. Только 8 семейств являются общими для них. В синантропной флоре из числа ведущих уходят семейства Сурегасеae и Ranunculaceae, а семейства Polygonaceae и Apiaceae усиливают свои позиции. Меняется и относительная значимость таксонов (табл.1). Семейства (за исключением ведущих) отнесены нами к олиготипным, включающим от 2 до 5 видов, и монотипным - представленным во флоре одним видом. В составе исследуемой синантропной флоры монотипные семейства составляют 39%, а олиготипные 37%.

Анализируемая синантропная флора содержит 198 родов, которые также можно подразделить на политипные, олиготипные и монотипные. В наших исследованиях политипные рода, включающие более 9 видов, отсутствуют. Одна четверть родов, 28 %, являются олиготипными, они представлены во флоре двумя-восемью видами. Наиболее крупными из них являются *Potentilla* (7 видов), *Veronica* (7 видов), *Artemisia* (5 видов), *Galium* (5 видов). *Vicia*, *Salix*, *Centaurea*, *Ranunculus*, *Poa* представлены в синантропной флоре 4 видами каждый. Большая часть олиготипных родов (33) представлена не более, чем двумя видами. Абсолютное большинство родов, 145 (72 %), являются монотипными. К монотипным родам относится около половины (45 %) всех видов синантропной флоры.

Синантропную флору отличает невысокое видовое разнообразие - 288 видов высших сосудистых растений. Показатели систематического разнообразия синантропной флоры можно представить следующим обра-

Таблица 1. Место, занимаемое семейством в таксономическом спектре синантропной флоры юго-восточной части Среднего Урала

Семейство	I	II
Asteraceae	1	1
Rosaceae	2	4
Poaceae	3	2
Cyperaceae	4	23
Brassicaceae	5	6
Fabaceae	6	3
Caryophyllaceae	7	7
Scrophulariaceae	8	5
Ranunculaceae	9	13
Lamiaceae	10	8
Apiaceae	11	10
Orchidaceae	12	-
Boraginaceae	13	12
Polygonaceae	14	9

Примечание. I - Флора Среднего Урала (Горчаковский и др., 1994);
II - Синантропная флора.

зом: видовая насыщенность рода 1.5, семейства - 5.9, а родовая насыщенность семейства - 4. Соответственно, пропорции синантропной флоры следующие: 1.5 : 5.9 : 4 (табл.2).

Синантропная флора представляет собой иерархическую систему, дифференцированную на флористические единицы различного ранга. Три наиболее крупных элемента в ее составе это рудеральная, сегетальная и пасквальная флоры. Каждая из них, в свою очередь, состоит из серии парциальных флор. Например, в составе рудеральной флоры мы выделяли парциальные флоры техногенных отвалов, железнодорожных линий,

Таблица 2. Качественные параметры систематической структуры синантропной флоры юго-восточной части Среднего Урала

Парциальная флора	Количество			Коэффициент		
	видов	родов	семейств	в / р	в / с	р / с
Синантропная флора в целом	288	198	49	1 5	5 9	4
Рудеральная флора	275	190	48	1 4	5 7	4
Сегетальная флора	85	73	24	1 2	3 5	3 1
Пасквальная флора	99	79	23	1 3	4 3	3 4

шоссейных дорог. Сегетальная флора включает совокупность парциальных флор посевов различных культур: яровых, озимых, многолетних, пропашных. Для пасквальной флоры данный аспект нами не рассматривался.

В нашем случае, рудеральная флора - флора антропогенно нарушенных местообитаний - отличается максимально высоким видовым богатством 275 видов. Пасквальная флора или флора местообитаний, испытывающих усиленные рекреационные нагрузки, выпас, насчитывает только 99 видов. Сегетальная флора, сложенная сорнями растениями, приуроченными к посевам, характеризуется наиболее низким видовым богатством - 85 видов (табл.2).

Группа ведущих семейств выделенных элементов синантропной флоры представлена одинаковым набором семейств. Первые позиции занимают Asteraceae и Poaceae. В отношении других семейств различия касаются лишь их относительной значимости. Так, в сегетальной флоре повышается значимость семейств Brassicaceae, Lamiaceae и Boraginaceae. Нет и полного сходства видового состава рассматриваемых флор. Общими для них являются только 47 видов. Наибольшее количество специфичных видов - 148 - обнаружено в составе рудеральной флоры, а наименьшее в составе пасквальной флоры - 3. В составе сегетальной флоры таких видов 10, причем эти виды можно назвать облигатно сегетальными: в условиях исследуемого района их существование жестко связано с агрофитоценозами. Наибольшее сходство видового состава обнаруживают пасквальная и рудеральная флоры. Связь сегетальной флоры оказывается большей с пасквальной и значительно меньшей с рудеральной (табл.3).

Из выделенных рудеральных парциальных флор наибольшим видовым многообразием отличается флора шоссейных дорог - 221 вид. Флора золоотвала и железных дорог представлена приблизительно одинаковым количеством видов - 181 и 172 соответственно. Okolo половины видового состава, 120 видов или 44 %, оказываются общими и встреча-

Таблица 3. Число общих видов и сходство видового состава синантропных парциальных флор, коэффициент Чекановского - Съеренсена

Флора / флора	1	2	3
1 Сегетальная флора	<u>85</u>	0.42	0.52
2 Рудеральная флора	75	<u>275</u>	0.51
3 Пасквальная флора	48	96	<u>99</u>

Примечание. в верхней части таблицы - коэффициент видового сходства, в нижней - количество общих видов между сравниваемыми флорами, по диагонали - общее количество видов во флоре.

ются во всех парциальных флорах. Высокое сходство видового состава рудеральных парциальных флор отражают и высокие коэффициенты видового сходства (табл.4), изменяющиеся от 0.71 до 0.75.

Таблица 4. Число общих видов и сходство видового состава рудеральных парциальных флор, коэффициент Чекановского - Съеренсена

Флора / флора	1	2	3
1 Золоотвал	<u>181</u>	0.75	0.71
2 Железная дорога	132	<u>172</u>	0.72
3 Шоссейные дороги	145	142	<u>225</u>

Для сегетальной флоры нами отмечено только 12 общих видов (14%), встречающихся во всех типах ее парциальных флор. Наибольшее количество специфичных видов (14) обнаружено в составе флоры многолетних культур. Достаточно высоко своеобразие и флоры пропашных культур - 11 специфичных видов. Наибольшее сходство видового состава отмечено для флор яровых и озимых культур. К ним примыкает флора многолетних культур, а флора пропашных культур является наиболее обособленной, дистанцированной от них (табл.5).

На наш взгляд, исследуемая синантропная флора состоит из двух флорогенетических элементов. Первый представлен местными видами, попадающими на антропогенно нарушенные участки из природного окружения. Подобные виды принято называть апофитами. Второй элемент в составе синантропной флоры - заносные, аддентивные растения-антропофиты.

Таблица 5. Число общих видов и сходство видового состава сегетальных парциальных флор, коэффициент Чекановского - Съеренсена

Флора / флора	1	2	3	4
1 Парциальная флора многолетних культур	57	0.58	0.58	0.50
2 Парциальная флора яровых зерновых	29	43	0.63	0.54
3 Парциальная флора озимых зерновых	27	25	36	0.46
4 Парциальная флора пропашных культур	25	23	18	42

Примечание. в верхней части таблицы - коэффициент видового сходства, в нижней - количество общих видов между сравниваемыми флорами, по диагонали - общее количество видов во флоре.

Апофитная и адвентивная фракции синантропной флоры значительно различаются по таксономической структуре. В составе апофитов выделено 42 семейства, среди антропофитов - только 26. Соотношение фракций апофиты - антропофиты по-разному представлено в различных семействах. В составе семейств Asteraceae, Poaceae, Rosaceae, Fabaceae и некоторых других, численно преобладают апофиты. Например, по нашим данным, в семействе Asteraceae апофитных видов 34, заносных - 12. В семействе Rosaceae апофитов 23, а адвентивных только 2. В семействе Brassicaceae перевес в сторону антропофитов - 13, в то время как апофиты представлены только четырьмя видами. 23 семейства представлены исключительно апофитными видами растений, это семейства: Ranunculaceae, Equisetaceae, Juncaceae, Cyperaceae, Pyrolaceae и другие. Полностью антропофитами представлено 7 семейств: Chenopodiaceae, Fumariaceae, Oleaceae, Aceraceae, Elaeagnaceae, Amaranthaceae, Convolvulaceae.

В таксономическом спектре адвентивной фракции из числа ведущих уходят такие семейства, как Apiaceae и Scrophulariaceae. Напротив, Brassicaceae и Chenopodiaceae усиливают свои позиции, причем семейство Brassicaceae поднимается на первое место в таксономическом спектре, а семейство Chenopodiaceae на четвертое. Изменяется и относительная значимость таксонов, например, семейства Asteraceae и Poaceae смешаются на второе и третье места соответственно, а Rosaceae на девятое место.

В составе синантропной флоры нами отмечено 54 заносных рода, представленных исключительно заносными видами. Примером подобных родов могут быть Cannabis, Amaranthus, Kochia, Salsola, Fagopyrum, Collomia, Panicum.

В составе синантропной флоры юго-восточной части Среднего Урала только четверть видового состава - это адвентивные растения. Наибо-

Таблица 6. Ценотические типы. синантропной флоры юго-восточной части Среднего Урала, шт / %

Ценотип	Апофиты	Антропофиты
Рудеральные	-	37/50
Рудерально-сегетальные	-	6/8
Сегетальные	-	16/22
Луговые	108/50	-
Лесные	39/18	-
Луговые-лесные	15/7	-
Пойменные	2/1	-
Болотные	9/4	-
Лугово-болотные	2/1	-
Степные	10/5	3 / 4
Лугово-степные	13/6	-
Горно-степные	1/1	-
Эрозиофилы	15/7	-
Культивируемые	-	12/16
Всего	214/100	74/100

лее высока доля адвентивных растений в составе сегетальной флоры - 38 %. Их количество резко, почти в два раза, снижается в составе пасквальнай - 17%.

Половина видового состава апофитов (50%) являются выходцами из луговых сообществ. Значительно меньшее число видов включает лесная ценотическая группа (18%). Группы лугово-лесная, болотная, степная и лугово-степная представлены небольшим числом видов. Выделяется группа видов-эрозиофилов, встречающихся в местообитаниях с нарушенным растительным покровом: по береговым обнажениям, вырубкам, оврагам; сюда входит 7% видов. В силу своей биологии эти виды оказываются преадаптированными к антропогенным местообитаниям. К этой группе относятся *Stellaria media*, *Persicaria maculata*, *Polygonum aviculare*, *Leonurus quinquelobatus*, *Tussilago farfara* и другие. Наиболее маловидо-

выми группами являются пойменная, лугово-болотная и горностепная, объединяющие по одному-пять видов (табл.6).

Многие адвентивные растения в пределах своего естественного ареала являются эвритопными, то есть не имеющими четкой ценотической приуроченности. При расселении они входят в состав антропогенных сообществ. Основу антропофитов составляют растения сегетальной (22%) и рудеральной (50%) ценотических групп. Значительное число видов, встреченных в составе синантропных растительных сообществ, являются культурными, проявляющими склонность к одичанию (16 %) (табл.6).

Среди адвентивных растений можно выделить выходцев из семи флористических областей: средиземноморской, ирано-туранской, североамериканской, сибирской, восточноевропейской, западноевропейской и восточноазиатской (табл.7). Самую крупную группу (39%) составляют виды средиземноморского происхождения. К ним относятся следующие виды: *Fallopia convolvulus*, *Raphanus raphanistrum*, *Sinapis alba*, *Echium vulgare*, *Lamium amplexicaule* и другие.

Второй центр, оказавший значительное влияние на состав адвентивной фракции синантропной флоры - это ирано-туранская флористическая область. Отсюда мигрировали такие виды, как *Cannabis ruderalis*, *Berteroa incana*, *Sisymbrium loeselii*, *Thlaspi arvense*, *Artemisia absinthium*, *Avena sativa*, составляющие 32% видового состава антропохорных растений.

Помимо средиземноморской и ирано-туранской флористических областей, оказавших основное влияние на становление видового состава антропофитов синантропной флоры, в ее формировании участвовали североамериканские виды (*Amaranthus retroflexus*, *Lepidotheca suaveolens*, *Hordeum jubatum*); восточно-азиатские (*Fagopyrum esculentum*, *Malus baccata*, *Panicum miliaceum*); восточноевропейские (*Bunias orientalis*, *Nonea rossica*); западноевропейские (*Onobrychis arenaria*, *Sinecio viscosus*) и сибирские (*Potentilla bifurca*, *Caragana arborescens*).

По составу генетических элементов, анализируемая нами флора идентична синантропной флоре Европейской части России (Туганаев, 1984) и резко отличается от одноименной Дальневосточной флоры, где значительную часть синантропных растений составляют виды восточно-азиатского и южно-азиатского флористических центров (Ульянова, 1985).

Таким образом, наши исследования показали, что в целом, синантропная флора юго-восточной части Среднего Урала характеризуется упрощенной таксономической структурой, за счет выпадения из ее состава ряда высших таксонов, и низким видовым разнообразием. Ее отличают также высокий процент первой десятки ведущих семейств, преобладание одновидовых родов. Эти черты сближают ее с флорами, формирующимиися в экстремальных условиях, а также флорами молодыми и миграционными по своему происхождению. Флористические системы более низкого ранга - парциальные - отличаются специфическим видовым составом, но их параметры оказываются характерными для синантропной флоры в целом.

Таблица 7. Состав флорогенетических элементов в адвентивной фракции синантропной флоры юго-восточной части Среднего Урала; шт / %

Флорогенетические элементы	Адвентивная фракция
Средиземноморские	29/39
Ирано-туранные	24/32
Североамериканские	10/14
Восточноевропейские	2/3
Западноевропейские	2/3
Восточноазиатские	3 / 4
Сибирские	4/5
Всего	74/26

На наш взгляд, синантропную флору следует рассматривать как прообраз растительного покрова будущего. Поэтому, показанные выше особенности синантропной флоры дают возможность представить некоторые из его предполагаемых характеристик: упрощенная таксономическая структура, низкий уровень видового разнообразия, частичная потеря регионального и зонального своеобразия за счет обогащения адвентивными видами.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования РФ. Грант «Изучение процессов синантропизации растительного покрова и микробиоты и эколого-биологических особенностей антропотolerантных растений и грибов».

ЛИТЕРАТУРА

- Горчаковский П.Л., Никонова Н.Н., Фамелис Т.В. Фитоэкологическая карта Свердловской области:(методика составления и система оценки антропогенных воздействий) // Пробл. регион. экологии. Екатеринбург, 1995. Сигн. вып. С.38-47.
- Горчаковский П.Л., Шурова Е.А. и др. Определитель сосудистых растений Среднего Урала.М.: Наука, 1994. 525 с.
- Камелин Р.В. Кухистанский округ горной Средней Азии (Комаровские чтения, Вып. 31). Л.: Наука, 1979. 117 с.
- Киреева Т.Б. Агрофитоценозы Севера Удмуртской АССР. Ижевск, 1989.
- Мартыненко В.А. Синантропная флора подзоны средней тайги европейского северо-востока // Бот. ж., 1994. Т.79, N 8. С.77-81.

- Толмачев А.И. Введение в географию растений. Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.
- Туганаев В.В. Агрофитоценозы современного земледелия и их история. М.: Наука, 1984. 88 с.
- Туганаев В.В., Пузырев Л.Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1988. 128 с.
- Ульянова Т.Н. Видовой состав основных сорно-полевых растений флоры Советского Дальнего Востока // Бот. ж., 1985. Т.70, № 4. С.482-490.

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ФАУНИСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ПИЛИЛЬЩИКОВ (HYMENOPTERA, SYMPHYTA, TENTHREDINIDAE) НА УРАЛЕ

E.M. Андреева

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Данная работа является результатом многолетнего исследования фауны сидячебрюхих перепончатокрылых Урала. Цель - изучение видового состава пилильщиков, принадлежащих к семейству Tenthredinidae (Hymenoptera, Symphyta) и некоторых особенностей распространения группы по территории Урала.

В работе были использованы: 1. сборы насекомых, проведенные в разных точках Урала (Полярный Урал: р.Аксарка; Северный Урал: Пермско-Илычский зап-к; Средний Урал: окрестности г. Екатеринбурга, окрестности биостанции УрГУ; Южный Урал: Ильменский заповедник, горный массив Иремель, заповедники Башкирский и Аркаим), 2. научные коллекции Ильменского заповедника и Института экологии растений и животных, 3. литературные данные (Богачева, 1977, 1990; Вержуцкий и др., 1973; Ольшванг, 1992; Седых, 1974; Соколов, 1982; Трусевич, 1982).

Автор выражает искреннюю признательность всем, кто помог в этой работе и особенно д.б.н. Ю.И.Новоженову за предоставленные сборы и помощь в определении материала.

Обзор фауны пилильщиков урала

В настоящее время на Урале обнаружено 216 видов пилильщиков, относящихся к семейству Tenthredinidae. Данные о количестве видов и распространении родов изучаемого семейства приводятся в таблице. Названия родов указаны по Желоховцеву и Зиновьеву (Желоховцев, Зиновьев, 1995, 1996). Сведения о пилильщиках Южного Урала более полно рассмотрены нами ранее (Андреева, 1998).

**Таблица. Распределение родов пилильщиков семейства
Tenthredinidae по территории Урала**

№ п/п	Род пилильщика	Всего видов	Количество видов на			
			Южн. Урале	Сред. Урале	Север. Урале	Поляр. Урале
1	2	3	4	5	6	7
Подсемейство Nematinae						
1	<i>Amauronematus</i> Konow, 1890	12				12
2	<i>Anoplonyx</i> Marlatt, 1896	2	2			
3	<i>Cladius</i> Illiger, 1807	4	3	2	1	1
4	<i>Croesus</i> Leach, 1817	3	2	2		
5	<i>Dineura</i> Dahlbom, 1835	1	1			
6	<i>Euura</i> Newman, 1837	4	1			3
7	<i>Hemicroca</i> Stephens, 1835	2	2	1		
8	<i>Nematinus</i> Rohwer, 1911	4	3	1		
9	<i>Nematus</i> Panzer, 1801	14	8	4	2	4
10	<i>Oligonematus</i> Zheloch., 1988	1	1			
11	<i>Pachynematus</i> Konow, 1890	1				1
12	<i>Platycampus</i> Schiodte, 1839	1	1	1	1	
13	<i>Pontania</i> O.Costa, 1859	5	3		1	1
14	<i>Pontopristia</i> Malaise, 1921	2				2
15	<i>Pristiphora</i> Latreille, 1810	13	6	1		6
16	<i>Pseudodineura</i> Konow, 1885	1	1			
Подсемейство Tenthredinidae						
17	<i>Aglaostigma</i> Kirby, 1882	3	2	1	1	
18	<i>Allantus</i> Panzer, 1801	7	6	4	4	2
19	<i>Ametastegia</i> O.Costa, 1882	3	2	1		
20	<i>Aneugmenus</i> Hartig, 1837	1	1	1		
21	<i>Athalia</i> Leach, 1817	3	3	1	1	
22	<i>Blennocampa</i> Hartig, 1837	4	4			
23	<i>Caliroa</i> O.Cost, 1859	3	2	1	1	
24	<i>Dolerus</i> Panzer, 1801	17	11	9	3	9
25	<i>Empria</i> Lepeletier, 1828	10	9	1	1	3
26	<i>Endelomyia</i> Ashmead, 1898	1	1	1		
27	<i>Eriocampa</i> Hartig, 1837	3	3	2	2	
28	<i>Eutomostethus</i> Enslin, 1914	1	1	1		
29	<i>Fenusia</i> Leach, 1817	2	2	1		
30	<i>Heterarthrus</i> Stephens, 1835	3	2	2		
31	<i>Loderus</i> Konow, 1890	4	3		2	2
32	<i>Macrophya</i> Dahlbom, 1835	12	10	7	1	
33	<i>Messa</i> Leach, 1817	3	3	1		
34	<i>Monophadnus</i> Hartig, 1837	1	1			
35	<i>Monosoma</i> MacGillivray, 1908	1	1			
36	<i>Monostegia</i> O.Costa, 1859	1			1	
37	<i>Nesoselandria</i> Rohwer, 1910	1	1			

Таблица (Продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
38	<i>Pachyprotasis</i> Hartig, 1837	2	1	1	2	
39	<i>Phymatocera</i> Dahlbom, 1835	1	1			
40	<i>Selandria</i> Leach, 1817	2	2	1		
41	<i>Siobla</i> Cameron, 1877	2	2			
42	<i>Stromboceros</i> Konow, 1885	1	1		1	
43	<i>Strongylogaster</i> Dahl., 1835	3	2	1	1	
44	<i>Taxonus</i> Hartig, 1837	1	1	1		
45	<i>Tenthredo</i> Linnaeus, 1758	41	33	26	17	12
46	<i>Tenthredopsis</i> A.Costa, 1859	9	7	7	2	
всего видов		216	153	83	45	58

В целом, территория Урала занята однородной фауной европейско-сибирского типа с преобладанием широко распространенных лесных видов. Существенное обеднение фауны наблюдается при продвижении к северу, только лишь для некоторых представителей подсемейства *Nematinae* отмечается повышение численности в северных районах. Для фауны крайнего севера характерно присутствие некоторых арктических видов (*Tenthredo jakutensi* Knw, *T. arctica* Thoms и др.). На юге Урала в фауну добавляются степные элементы. Для некоторых видов (*Tenthredo excellens* Knw, *Mastophya teutona* Panz.) Южный Урал - это северная граница их распространения.

При относительно высокой степени сходства видового состава (многие виды встречаются на всей изучаемой территории), наблюдаются различия в фауне отдельных его частей, вследствие того, что Урал отличается разнообразием природных комплексов, состоящих из фрагментов степной, лесной и тундровой биоты. Являясь фитофагами, пилильщики в своем распространении тесно связаны с кормовыми растениями. Формирование региональных симифтофаун основывается на видовом составе трофических группировок насекомых, связанных с ведущими растениями каждой лесорастительной формации. Особенно четко это отмечается для нематин, большая часть которых жизненно связана с ивовыми. Доходя до тундровой зоны и оставаясь там в пределах привычных для них местообитаний, они становятся одной из доминирующих групп беспозвоночных (Богачева, 1977).

Заключение

1. В настоящее время на Урале можно указать 216 видов из 46 родов, принадлежащих к семейству Tenthredinidae. Наиболее крупными по числу представленных видов являются рода *Tenthredo* (41 вид), *Dolerus* (17), *Nematus* (14), *Mastophya* (12).

2. При продвижении к северу происходит таксономическая трансформация в группе: незначительно представленное в южных районах подсемейство *Nematinae* становится доминирующим на севере, для других групп характерно снижение видового разнообразия в северных районах.

3. При анализе симфитофауны в широтном направлении отмечена тенденция увеличения числа видов при продвижении от тундры к южным границам тайги и их последующему уменьшению в лесостепной и степной зонах.

4. Ядро уральской симфитофауны составляют широко распространенные бореальные виды, на севере к ним добавляются арктические виды, на юге - степные. Доля европейских видов выше на Южном Урале, видов с сибирским ареалом распространения - в более северных районах.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреева Е.М. Материалы к познанию фауны сидячебрюхих перепончатокрылых (Hymenoptera, Symphyta, Tenthredinidae) Южного Урала // Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий. Матер.- Всероссийской конфер. Курган, 1998. С. 28-33.
- Богачева И.А. Взаимоотношения насекомых-филлофагов и растений в экосистемах Субарктики. Свердловск, 1990.
- Богачева И.А. Пилильщики Hymenoptera, Tentredinoidea и их роль в биогеоценозах Приобского Севера // Биогеоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1977. С. 85-88.
- Вержуцкий Б.Н., Воронов Г.А., Пазовский Г.Г. К познанию пилильщиков (Hymenoptera, Symphyta) Предуралья // Учен. зап. Пермск. гос. пед. ин-та. 1973. Т.109.
- Желоховцев А.Н., Зиновьев А.Г. Список пилильщиков и рогохвостов (Hymenoptera, Symphyta) фауны России и сопредельных территорий. I. // Энтомол. обозр. 1995. Т.74. Вып. 2. С.395-415.
- Желоховцев А.Н., Зиновьев А.Г. Список пилильщиков и рогохвостов (Hymenoptera, Symphyta) фауны России и сопредельных территорий. II. // Энтомол. обозр. 1996. Т.75. Вып. 2. С.357-379.
- Ольшванг В.Н. Структура и динамика населения насекомых Южного Ямала. Екатеринбург: Наука, 1992.
- Седых К.Ф. Животный мир Коми АССР. Сыктывкар, 1974.
- Соколов Г.И. Березовые и сосновые пилильщики Челябинской области // Экология и проблемы рационального использования природных комплексов Урала. Свердловск, 1982.
- Трусевич А.Г. О фауне минирующих насекомых-вредителей зеленых насаждений на Среднем Урале // Интродукция и акклиматизация декоративных растений. Свердловск, 1982.

РЕАКЦИЯ СООБЩЕСТВ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ НА ТЕХНОГЕННУЮ НАГРУЗКУ

Е.В.Брындина

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

Развитие дереворазрушающих грибов находится в тесной зависимости от состояния субстрата (Степанова, 1975; Стороженко, 1991) и ряда абиотических факторов (температура и влажность субстрата и воздуха (Бурова, 1986; Стороженко и др., 1992). Наряду с естественными факторами, определяющими распространение ксилотрофных базидиомицетов, существует и антропогенный фактор, в нашем случае - промышленные выбросы. Структурные изменения сообществ ксилотрофных базидиомицетов в градиенте техногенных нагрузок - результат, с одной стороны, прямого действия поллютантов, с другой - ухудшения жизненного состояния древесных растений токсическими выбросами. Последнее считается первопричиной происходящих изменений (Юпина, 1988; Стороженко и др., 1992; и др.). Поэтому важность комплексного изучения и последующего анализа изменения вышеуказанных составляющих экосистем в градиенте техногенной нагрузки не вызывает сомнений.

Исследования проведены на 30 пробных (10 м x 10 м) площадях в июле - сентябре 1996 г. на экотоксикологическом полигоне Института экологии растений и животных УрО РАН, расположенным в районе действия Среднеуральского медеплавильного завода (тяжелые металлы в сочетании с сернистым ангидридом). Подробное описание структуры и объема выбросов, а также характера техногенной трансформации лесных экосистем приведено в работе Е. Л. Воробейчика с соавт. (1994). Пробные площадки заложены в трех зонах нагрузки: импактной (6 площадок - на расстоянии от 0.2 до 1 км от границы завода), буферной (6 площадок - от 1 до 2 км; 6 площадок - от 4 до 5 км; 6 площадок - от 7 до 8 км) и фоновой (6 площадок - от 29 до 30 км). На каждой пробной площади был описан древостой (сплошной перечет деревьев с измерением диаметра). Для определения возраста живых деревьев взяты керны из всех живых деревьев на площадке на высоте 120 см. Проведен учет численности и описание ксилотрофных базидиомицетов. Для определения содержания тяжелых металлов и pH водного были взяты по 3 смешанных образца подстилки. Химические анализы выполнены в лаборатории популяционной экотоксикологии Института экологии растений и животных УрО РАН.

Длительное функционирование источника выбросов привело к формированию мощного градиента техногенной нагрузки. Наиболее резкие различия отмечаются в содержании тяжелых металлов в подстилке. Превышение концентраций Си над фоновым значением составило в буферной

Таблица 1. Содержание тяжелых металлов и рН в подстилке в разных зонах токсической нагрузки (средние на площадку значения)

Параметр	Зона нагрузки		
	Фоновая	Буферная	Импактная
Концентрация тяжелых металлов, мкг/ г:			
медь	82.2±4.4	2584.6±394.5	4619.4±295.0
свинец	81.2±3.8	856.6±90.5	1058.3±61.9
рН водный	5.4±0.05	4.9±0.07	4.6±0.07

зоне 56.2 раза; в импактной - 31.4 раза; Pb - 13.0 и 10.5 раз соответственно (табл. 1).

Несмотря на то, что кислотность подстилки при загрязнении не достигает очень высоких значений, разница в величинах на фоновой и импактной территории составляет до одной единицы pH (см. табл. 1). Этого вполне достаточно для увеличения подвижности ионов тяжелых металлов, а значит и их токсичности, что существенно усиливает нагрузку. Следовательно, в градиенте техногенной нагрузки наблюдается резкое ухудшение эдафических условий местообитания для древесного яруса.

С этим сопряжена значительная трансформация фитоценозов по мере приближения к источнику эмиссии, что было отмечено ранее (Воробейчик, Хантемирова, 1994; Воробейчик и др., 1994). Происходит ухудшение жизненного состояния древостоя, активизируются процессы его гибели, сопровождающиеся резким увеличением доли сухостоя; уменьшается общая густота древесного яруса (табл. 2), что отрицательно сказывается на термо- и гидрорежиме местообитания.

По мере ухудшения эдафических условий местообитания для древесных растений резко снижается численность ксилотрофных базидиомицетов, что приводит к неравномерному заселению древесных остатков и, в конечном итоге, к ингибираванию их деструкции. В буферной зоне встречааемость дереворазрушающих грибов снижена в 1.6 раз, встречаемость заселенных единичных субстратов - в 1.5 раза. В импактной - соответственно, в 36.0 и 30.0 раза (табл. 3).

По мере снижения техногенного давления на экосистемы происходит оптимизация условий среды обитания, что, соответственно, отражается на распределении ксилотрофных базидиомицетов по субстратам различного типа (табл. 4). В импактной зоне дереворазрушающие грибы в большем

Таблица 2. Параметры древесной растительности в разных зонах токсической нагрузки (средние на площадку значения)

Параметр	Зона нагрузки		
	Фоновая	Буферная	Импактная
Густота древостоя, шт / га	3116 7±137 6	2300 0±173 4	1716 7±122 2
Доля сухостоя по густоте	0 4±0 03	0 4±0 02	0 6±0 07
Доля сухостоя по полноте	0 2±0 03	0 3±0 04	0 5±0 1
Средний возраст пихты, год	70 7±5 5	62 5±3 5	44 9±1 8
Средний диаметр пихты, см			
живой	51 3±4 8	25 1±4 5	12 5±0 7
сухостойной	30 9±2 4	17 1±2 3	8 7±0 3

Таблица 3. Показатели активности ксилотрофных базидиомицетов в разных зонах токсической нагрузки (шт./га)

Параметр	Зона нагрузки		
	Фоновая	Буферная	Импактная
Встречаемость ксилотрофов	1200 0±201 7	727 8±117 1	33 3±21 1
Встречаемость заселенных единичных субстратов	1000 0±115 5	672 2±104 7	33 3±21 1

степени предпочитают заселять валежные стволы, нежели сухостой и пни. Возможно, это связано с тем, что субстрат данного типа обладает более благоприятными экологическими свойствами (менее резкие колебания термо- и гидрорежима), что особенно важно в условиях техногенной нагрузки.

Учитывая тесную связь жизнедеятельности ксилотрофов с густотой насаждений, набором древесных пород, их жизненным состоянием и возрастом, а также рядом абиотических (таких как влажность, температура) и биотических факторов (Бурова, 1986), можно заключить, что именно техногенная трансформация древесного яруса - одна из причин резкого

Таблица 4. Распределение ксилотрофных базидиомицетов по древесным остаткам в зависимости от их состояния в разных зонах нагрузки (% от общего числа встреч)

Параметр	Зона нагрузки		
	Фоновая	Буферная	Импактная
Доля заселенных живых деревьев	0 4	6 3	0 0
Доля заселенного пассивного древесного отпада			
сухостойного	82 6	56 3	33 3
валежного	17 0	26 6	66 7
пней	0 0	10 8	0 0

снижения численности и изменения структуры сообществ ксилотрофных базидиомицетов.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФ № 98-04-48768.

ЛИТЕРАТУРА

- Бурова Л Г Экология грибов макромицетов М Наука, 1986 222 с
- Воробейчик Е Л , Садыков О Ф., Фарафонов М. Г Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем Екатеринбург Н ука, 1994 280 с
- Воробейчик Е Л , Хантемирова Е В Реакция лесных фитоценозов на техногенное загрязнение зависимости доза - эффект // Экология 1994 № 3 С 31 - 4
- Степанова О А Грибы на порубочных остатках в еловых лесах Ленинградской области 2 // Микология и фитопатология 1975 Т 9 Вып 1 С 15 - 2
- Стороженко В Г Особенности строения микоценозов в связи с устойчивостью лесных сообществ // Проблемы лесопатологического мониторинга таежных лесов Европейской части СССР Петрозаводск, 1991 С 55 - 57
- Стороженко В Г , Бондарцева М А , Соловьев В А , Крутов В И Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам М Наук 1992 221 с
- Юпина Г А Дереворазрушающие грибы антропогенных территорий // Изучение грибов в биогеоценозах Свердловск, 1988 С 158

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФОРМИРОВАНИЯ ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЗОЛООТВАЛАХ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СТЕПЕНИ АНТРОПОГЕННОГО ВМЕШАТЕЛЬСТВА

A.A.Внуков

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Выявление особенностей морфогенеза древесных растений, произрастающих на специфических техногенных субстратах, помимо несомненного прикладного значения, представляет существенный интерес в связи с разработкой общей проблемы адаптациогенеза растений к новым экологическим факторам техногенного происхождения. Исследование подобных сообществ является одной из задач общего биогеоценологического изучения растительности, конкретно – культурбиогеоценологии (Раменский, 1971). Сравнительное изучение процессов формирования растительных сообществ на отвалах одного класса, расположенных в сходных условиях, но различающихся по степени антропогенного вмешательства в ход восстановления растительности, перспективно для выявления общих закономерностей и специфики развития растительного покрова на техногенных экотопах.

После окончания эксплуатации золоотвала Верхнетагильской ГРЭС (ВТГРЭС) в 1967 г., на него был нанесен глинистый грунт, на котором через 15 лет (Чибрик и др., 1996) сформировался фитодендроценоз с преобладанием ивы, осины, белых берез, с одиночно встречающимися сосной обыкновенной, елью сибирской, ольхой черной и серой. В 1993 г. на поверхность золоотвала № 1 Рефтинской ГРЭС (РГРЭС) на площади 4 га был нанесен почвогрунт сплошным слоем, толщина которого составляет по вариантам I, II, III: 0,25; 0,40; и 0,60 м соответственно. На этих вариантах в трех повторностях высажены для испытаний трехлетние саженцы основных лесообразующих видов: сосна обыкновенная, ель сибирская, лиственница сибирская, березы повислая и пущистая.

В ходе микроклиматических исследований на золоотвале РГРЭС одновременно изучались шесть показателей (температура воздуха и субстрата; относительная влажность воздуха; освещенность; скорость и направление ветра) на трех площадках: 1. Экспериментальный участок на золоотвале, заложенный в 1993 году (опыт); 2. Опушка близлежащего леса (контроль); 3. Участок на «чистой золе», на открытом пространстве золоотвала.

В результате исследований, проведенных в летне-осенний период 1996–1997 годов, установлено следующее:

1. Особенno четкое различие между опытом и - контролем с одной стороны, и участком на чистой золе - с другой, проявилось по скорости ветра, причем с уменьшением высоты над поверхностью это отличие на-

растает, достигая наибольших значений у самой поверхности. Для золоотвалов скорость ветра является важным фактором, поскольку в сухую погоду при скорости ветра более 3 м/с легкие фракции золы поднимаются в воздух и переносятся на значительные расстояния. При этом зола увлекает с собой не взошедшие семена растений и засыпает всходы. Под порывами ветра, корневая система молодого растения не способна надлежащим образом закрепиться в рыхлом перемещающемся субстрате. Большой вред растениям приносит иссекающее действие частиц золы, переносимых ветром по поверхности отвала.

2. Полуденные (13°) и вечерние (17°) температуры субстрата, в контроле и опыте с одной стороны, и на участке с «чистой золой» - с другой, достоверно различаются в среднем на 32 и 19% соответственно.

3. Зарегистрированные незначительные различия по всем показателям между контролем и опытом недостоверны.

Таким образом, выявлен ряд новых аспектов роли наносимых на поверхность золоотвалов почвогрунтов, помимо уже установленных, таких как обеспечение стабилизации поверхности отвалов (Пикалова, 1974); увеличение запаса питательных веществ в золе; закрепление семян и всходов растений; интенсификация почвообразовательного процесса за счет инокуляции поверхностных слоев золы почвенной микрофлорой и создания деятельной пленки их сообществ (Колесников, Пикалова, 1970); увеличение микробиологической активности (Фирсова, Кулай, 1966) и видового разнообразия водорослей (Гарчевский, Штина, 1967); активизация формирования сообществ почвенных микроорганизмов (Штина, Голлербах, 1976).

Нами показано, что землевание золоотвала не только улучшает физико-химические и лесорастительные свойства субстрата, но и преобразует микроклимат; в частности, уменьшается амплитуда суточных колебаний температуры субстрата, снижается скорость ветра. Таким образом, после проведения землевания ряд экологических факторов, определяющих ход лесовосстановления, ощутимо сдвигаются в сторону «нормы», т. е. приближаются к соответствующим показателям на лесных площадях,

Флора рассматриваемых золоотвалов в совокупности представлена 230 видами высших сосудистых растений, относящихся к 48 семействам, 169 родам. Преобладают покрытосеменные, из них двудольные составляют 82,5%. Число видов в семействах от 1 до 31; 19 семейств представлены одним видом, 7 – двумя, 6 – тремя. Наиболее многочисленны виды четырех важнейших семейств: *Asteraceae*, *Poaceae*, *Rosaceae* и *Fabaceae*, которые составляют в сумме 42,9% совокупной флоры.

Наиболее разнообразны по видовому составу роды *Trifolium*, *Carex* (по 8 видов), *Salix* (6), *Polygonum*, *Galium* (по 5), *Matricaria* и *Rumex* (по 4), 36 родов содержат два–три вида. Для некоторых родов прослеживается четкая зависимость видового разнообразия от экотопа. К примеру, на заболоченном участке золоотвала ВТГРЭС встречается восемь видов

осок, в то время как на золоотвале РГРЭС, где явления застоя воды на поверхности отвала носят непостоянный характер, не образуя характерного болотного экотопа, обнаружен лишь один вид осоки (*Carex acuta* L.).

Проведено сравнение биоэкологической структуры флор по экоморфам, жизненным формам по Раункиеру, способу распространения семян и ценотической принадлежности видов. В целом, во флоре исследуемых золоотвалов преобладают мезофиты (70,5%), гемикриптофиты (45,6%), значительную долю составляют рудеральные виды (34,8%). По способу распространения семян распределение видов довольно равномерно при незначительном суммарном перевесе автохоров и барохоров. Изучение биоэкологической структуры флор рассматриваемых золоотвалов показало преобладание сорных и луговых видов на самозарастающем отвале ВТГРЭС, в то время как флору рекультивируемого участка золоотвала РГРЭС приблизительно в равной степени формируют сорные, лесные, луговые и степные виды растений.

Высокую степень видовой общности на уровне 0,76 и выше показывают, как и следовало ожидать, флоры разных вариантов опыта на экспериментальном участке, в то время как флоры рассматриваемых золоотвалов в целом весьма различаются (0,38). Важно отметить тот факт, что флора экспериментального участка золоотвала РГРЭС ближе естественной зональной (0,80), чем флора ВТГРЭС (0,69).

Корневая система. На золоотвале ВТГРЭС сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) в возрасте 10 лет формирует довольно мощную систему поверхностно-стержневого-якорного типа (по классификации П.К. Красильникова; цит. по Бараннику, 1988). Стержневой корень четко выражен. Менее выражены якорные корни, которые, впрочем, развиваются в более старшем возрасте. Они представляют собой вертикальные слабо ветвящиеся корешки толщиной 3–5 мм, отходящие от горизонтальных корней. Поверхностные корни находятся преимущественно в слое 15–35 см, число их 5–10 у одного дерева. Максимальная протяженность одного корня 155 см.

Общая протяженность горизонтальных корней примерно вдвое превосходит длину вертикальных. Наибольшая насыщенность отмечается в горизонте 10–20 см. В отличие от деревьев, произрастающих на ненарушенных почвах, где основная масса корней развивается в определенном горизонте (преимущественно перегнойно-аккумулятивном), здесь корни распределены по глубине более равномерно, так как условия почвенного питания по профилю стабильны. Влажность не является ограничивающим рост фактором, исключая верхний 10-сантиметровый слой, периодически подвергающийся пересыханию, чем объясняется более низкое содержание корней в этом горизонте.

На рекультивированном участке золоотвала РГРЭС ризосфера сосны сосредоточена преимущественно в толще почвогрунта. В толще золы

проникает лишь стержневой корень, тогда как основная масса корней избегает углубляться в золу. Стержневой корень выражен отчетливо, но развитие якорных корней, по сравнению с контрольными саженцами, на лесных почвах незначительно. Корневая система ели *сибирской* (*Picea obovata* Ledeb.) на золоотвале Рефтинской ГРЭС типично поверхностная, приуроченная к слою почвогрунта.

Белые березы (*Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh.) на золоотвале ВТГРЭС образуют мощную, глубоко проникающую корневую систему. В местах, где березы растут совместно с одновозрастной сосной, они превосходят последнюю по общей длине горизонтальных скелетных корней в 3–4 раза и вертикальных скелетных корней – в 4–5 раз. И хотя скелетные корни березы более тонкие, чем у одновозрастной сосны, общая масса их у березы больше.

В целом архитектоника корней березы на золоотвалах отличается разветвленностью, ажурностью. Насыщенность корнями субстрата под березой превосходит таковую у хвойных древесных пород. Благодаря своим биоэкологическим особенностями, и в частности, характеру развития корневой системы, береза может составить серьезную конкуренцию сосне при их совместном произрастании. Ризосфера березы полнее охватывает толщу торфо-грунтовой смеси, ее корни, в отличие от сосны, активно проникают вглубь золы.

Микотрофные взаимоотношения. Необходимость изучения микоризы при проведении комплексных исследований определяется имеющимися в литературе указаниями на то, что степень микотрофности древесных растений коррелирует с их жизненным состоянием, со степенью нарушенности их минерального питания и, как следствие, с их устойчивостью к антропогенному воздействию (Веселкин, 1996).

Рассматриваемые микоризы относятся к эумицетным хальмофаговым эктомикоризам (Селиванов, 1981). Их характерные структурные признаки: корни деревьев сильно метаморфизованы, т. е. превращены в булавовидные, вильчатые, коралловидные и иной формы микоризные окончания. Хорошо выражены наружный грибной чехол, имеющий разнообразную форму и строение, и сеть Гартига.

Надежным показателем степени развития микориз, как указывает И.А. Селиванов (1987), может служить толщина мицелиального чехла, выраженная в микрометрах. Нами исследовалась степень микоризной инфекции саженцев как один из показателей жизненного состояния, устойчивости и уровня адаптации растений к специфическим условиям золоотвала (табл.). Видно, что у саженцев сосны и ели, культивируемых на золоотвале, не происходит существенных сдвигов в процессе микоризообразования в сравнении с контролем на лесных площадях. Отсутствие различий можно объяснить тем, что исследуемые растения в момент посадки на экспериментальном участке уже обладали развитой микоризой, так как изначально произрастали в питомнике на лесных почвах, богатых

Таблица. Толщина мицелиального чехла (мкм) сосны обыкновенной и ели сибирской, высаженных в 1993 г. в возрасте трех лет на золоотвале № 1 РГРЭС и произрастающих на золоотвале ВТГРЭС

Вариант	Сосна			Ель		
	1995	1996	1997	1995	1996	1997
Контроль (К)	15,2±1,1	16,5±1,5	20,8±1,3	18,1±1,2	17,2±1,7	16,5±1,0
Толщина почвогрунта 0,25 м (I)	12,5±1,7	14,6±1,6	17,2±2,2	14,2±1,3	15,9±1,1	15,2±1,4
Толщина почвогрунта 0,40 м (II)	19,8±1,2	18,5±2,1	18,6±1,7	16,5±1,2	18,0±1,4	17,4±1,2
Толщина почвогрунта 0,60 м (III)	16,0±1,5	15,7±1,2	17,9±1,4	17,5±1,6	18,4±2,0	17,2±1,1
ВТГРЭС	-	-	27,7±2,5	-	-	-

мицелием, а микотрофные взаимоотношения возникают уже у сеянцев первого года (Лобанов, 1971; Шубин, 1976).

У сосны, произрастающей на золоотвале ВТГРЭС, процессы микоризообразования происходят интенсивнее, чем на золоотвале РГРЭС, о чем свидетельствует достоверно более мощный мицелиальный чехол, чем у одновозрастных саженцев, культивируемых на золоотвале РГРЭС. Косвенным образом, о большей интенсивности процессов, протекающих в микоризных окончаниях сосны, растущей на золоотвале ВТГРЭС, говорит и более светло-окрашенный грибной чехол (Веселкин, 1997) и сильно развитая сеть Гартига (Лобанов, 1971).

Заключение

Изучение хода лесной рекультивации и процесса самозарастания рассматриваемых золоотвалов позволило установить следующее.

1. Землевание золоотвала не только улучшает физико-химические и лесорастительные свойства субстрата, но и преобразует микроклимат. В частности, уменьшается амплитуда суточных колебаний температуры субстрата, средняя скорость ветра у поверхности, тем самым ощутимо сдвигая показатели основных экологических факторов, определяющих ход лесовосстановления в сторону «нормы», т.е. приближая их к соответствующим показателям на лесных площадях.

2. Флора самозарастающего отвала, несмотря на относительно большой период развития (30 лет), существенно беднее флоры рекультивируемого участка золоотвала (4 года). Экогенез на золоотвалах при проведении активной формы лесной рекультивации (нанесение почвогрунта и посадка саженцев) (Моторина, 1985) проходит существенно быстрее, нежели при пассивной форме биологической рекультивации (только нанесение почвогрунта). Образующийся в результате проведения активной формы рекультивации растительный покров заметно ближе естественному зональному.

3. Древесная растительность успешно развивается на субстратах с низкой концентрацией элементов питания, адаптируясь к экстремальным эдактическим условиям, существующим на золоотвалах. При этом происходит существенное изменение архитектоники корневой системы. Если на зональных почвах и при биологическом методе рекультивации путем нанесения слоя торфо-грунтовой смеси основная масса активных корней деревьев приурочена к верхним горизонтам, содержащим повышенную концентрацию элементов питания, то на «чистой золе» они распространяются на значительную глубину. Равномерное, хотя и низкое содержание питательных веществ в толще золы не дает преимущества корням на определенной глубине. Корневая система деревьев, произрастающих на золоотвалах, занимает гораздо больший объем, чем на ненарушенных землях. Это отчасти компенсирует низкое содержание элементов питания в золе.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранник Л.П. Биоэкологические принципы лесной рекультивации. – Новосибирск: Наука, 1988. – 84 с.
- Веселкин Д.В. Микоризные грибы как индикаторы техногенных нарушений экосистемы // Проблемы общей и прикладной экологии: Мат. мол. конф. – Екатеринбург, 1996. – С. 29–40.
- Веселкин Д.В. Исследования разнообразия микориз в условиях техногенного загрязнения // Вертикаль: Вестник молодой науки Урала. – Оренбург, 1997. – II. № 1. – С. 59–64.
- Колесников Б.П., Пикалова Г.М. Некоторые результаты работы лаборатории промышленной ботаники УрГУ по фитомелиорации промышленных отвалов // Рекультивация в Сибири и на Урале. – Новосибирск, 1970.
- Лобанов Н.В. Микотрофность древесных растений. – М.: Лесная промышленность, 1971. – 216 с.
- Моторина Л.В. Экологические основы рекультивации земель. – М., 1985.
- Пикалова Г.М. О способе «землевания» промышленных отвалов при их зарастании растительностью // Проблемы рекультивации земель в СССР. – Новосибирск, 1974. – С. 97–102.
- Раменский Л.Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова. – Л., 1971.
- Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. – М.: Наука, 1981. – 232 с.
- Селиванов И.А. Методы количественной характеристики микосимбиотрофизма растений // Микориза и другие формы консортивных связей в природе: Межвуз. сб. науч. тр. – Пермь, 1987. – С. 3–11.
- Тарчевский В.В., Штина Э.А. Развитие водорослей на промышленных отвалах // Современное состояние и перспективы изучения почвенных водорос-

- лей в СССР: Тр. межвуз. конф. – Киров, 1967. – Т. 20. – Вып. 40. – С. 146–150.
- Фирсова В.П., Кулай Г.А. Физико-химические и микробиологические свойства золы отвалов тепловых электростанций Свердловской области // Охрана природы на Урале. – 1966. – Вып. 5.
- Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М., 1976. 143 с.
- Шубин В.И. Микотрофность древесных пород в условиях севера и ее значение при лесовосстановлении // Тез. докл. II Всесоюз. совещ. «Значение конкурентных связей в организации биоценозов». – Пермь, 1976. – Т. 150. – С. 139–146.
- Чибрик Т.С., Глазырина М.А., Лукина Н.В. Роль рекультивационных мероприятий в формировании экосистем на золоотвалах // Тез. докл. междунар. совещ. «Биологическая рекультивация нарушенных земель».– Екатеринбург, 1996. – 176 с. – С. 167–168.

ОЦЕНКА РЕКРЕАЦИОННОЙ ФУНКЦИИ ЛЕСА НА ПРИМЕРЕ ЕКАТЕРИНБУРГСКОГО ГОРЛЕСХОЗА

О.Е.Добротворская, Н.Н.Ларькина

Ботанический сад УрО РАН

Экологическая сторона рекреационной функции лесов заключается в удовлетворении потребностей населения в отдыхе в лесу с обеспечением сохранности лесных экосистем. Осуществление принципа рационального рекреационного лесопользования предусматривает рассмотрение его как системы,ключающей три подсистемы - социальную, поскольку она охватывает необходимую для общественной жизни смену труда и отдыха, экологическую, поскольку она отражает взаимоотношение человека с природой, и хозяйственную, поскольку она связана с обслуживанием отдыхающих.

Рекреационная роль лесов настолько возросла, что в настоящее время для нее в наибольшей степени по сравнению с другими социальными функциями необходима разработка объективной оценки. При оценке рекреационной роли лесного массива учитываются в первую очередь степень устойчивости лесной экосистемы к воздействию рекреационных нагрузок. Рекреационная нагрузка - интегрированный показатель рекреационного воздействия, определяемый количеством отдыхающих на единицу площади, временем их пребывания на объекте отдыха и видом отдыха. Рекреационные нагрузки обычно измеряются в двух видах: единовременным

количеством отдыхающих на единице площади (1 га) в среднем за учетный период (1 год = 8760 часов) и суммарным временем отдыха на единице площади за учетный период. В практике оценки рекреационного лесопользования чаще применяется первый способ. Среднегодовая единовременная рекреационная нагрузка определяется по формуле:

$$A_p = A \cdot \sum_{i=1}^n f_i / 365$$

где: A_p - среднегодовая единовременная рекреационная нагрузка (чел./га среднегодовая);

A - средние за i -ый учетный период единовременные рекреационные нагрузки в разные сезоны года в нерабочие и рабочие дни с комфорной и дискомфорной погодой (чел./га);

f_i - средние многолетние количества нерабочих и рабочих дней с комфорной и дискомфорной погодой в разные сезоны года.

Фактическая среднегодовая величина посещаемости леса в рекреационных целях (интенсивность посещаемости), не превышающая допустимых нагрузок, определяется по формуле:

$$A_\phi = 8760 \cdot A_o \cdot \prod_{i=1}^5 K_i \cdot K_6, \text{ чел.час./га в год}$$

где: 8760 - число часов в году,

A_o - среднегодовая допустимая рекреационная нагрузка в спелых и приспевающих лесах, чел./га,

K_1, K_2, K_3 - коэффициенты, корректирующие допустимую рекреационную нагрузку соответственно по группам возраста и рельефа, степени подготовленности участка для отдыха.

K_4, K_5 - коэффициенты, корректирующие рекреационную ценность леса в зависимости от удаленности участков от населенного пункта и от остановки транспорта.

K_6 - коэффициент учета фактической посещаемости леса по отношению к допустимым рекреационным нагрузкам.

В случаях превышения допустимых рекреационных нагрузок, приводящих к нарушениям сложившегося природного равновесия, экологическая оценка рекреационной роли леса должна предусматривать учет ущерба от снижения экологических (средоформирующих, средозащитных и др.) функций данного участка леса.

Проводя сравнительный анализ рекреационной функции (таб.1) можно заметить, что фактическая среднегодовая величина посещаемости в березовых и осиновых лесах в 2,5 раза выше, чем в сосновых.

Максимальная посещаемость наблюдается в лиственничной и разнотравной группах типов леса, затем в ягодниковой и травяно-зеленомощной. Наименьшей популярностью пользуются мшисто-хвощевые и сфагновые леса.

Таблица 1. Оценка рекреационной функции леса на примере Свердловского горлесхоза, чел./час на 1 га в год (для холмистой местности с крутизной склона 4-10 град. К=0,88; коэффициент учета подготовленности участка для отдыха = 1,5; удаленность от населенного пункта 3-8 км, К=0,8; расстояние от остановки транспорта 1-3 км, К=0,8.)

Группа Возраста	Воз- раст, лет	Группа типов леса					
		Ягодни- ковая	Разно- травная	Травяно- зелено- мошная	Бруснич- ная	Липни- ковая	Сфагно- вая
Сосна							
Молодняки	30	773,68	1446,45	773,68	336,38	1446,45	100,91
Средневозраст.	80	1237,89	2314,32	1237,89	538,21	2314,32	161,46
Приспевающие	130	1547,37	2892,9	1547,37	672,77	2892,9	201,83
Спелые	160	1547,37	2892,9	1547,37	672,77	2892,9	201,83
Перестойные	200	1392,63	2603,61	1392,63	605,49	2603,61	181,65
Поляны	-	15 473,66	28 929,02	15 473,66	6 727,68	28 929,02	2 018,30
Береза, осина							
Молодняки	20	2590,16	3969,33	2590,16	1379,17	3969,33	201,83
Средневозраст.	45	4144,25	6350,93	4144,25	2206,68	6350,93	322,93
Приспевающие	75	5180,31	7938,66	5180,31	2758,35	7938,66	403,66
Спелые	90	5180,31	7938,66	5180,31	2758,35	7938,66	403,66
Перестойные	110	4662,28	7144,8	4662,28	2482,51	7144,8	363,29
Поляны	-	51 803,14	79 386,62	51 803,14	27583,49	79 386,62	4 036,61
							12 109,82

Если рассматривать посещаемость леса по возрастным периодам, то видно, что максимальная нагрузка приходится на приспевающую и спелую группу возраста, потом на средневозрастную и перестойную.

Необходимо отметить, что наибольшая величина рекреационной нагрузки приходится на поляны.

Оценка рекреационной функции, наряду с другими функциями леса, используется при определении кадастровой оценки лесов, при переводе лесных земель в нелесные (в целях, не связанных с ведением лесного хозяйства и лесным пользованием), для определения размеров платы за пользование лесами.

ЛИТЕРАТУРА

- Лебедев Ю.В., Исаева Р.П., Толкач О.В., Добротворская О.Е. и др. Методика и исходные данные для кадастровой оценки городских лесов г. Екатеринбурга (Свердловского горлесхоза). Екатеринбург, 1994 г.
- Лебедев Ю.В., Исаева Р.П., Толкач О.В., Добротворская О.Е. и др. Методика и исходные данные для определения размеров платы за перевод лесных земель в нелесные (в целях не связанных с ведением лесного хозяйства и лесным пользованием) в Свердловской области. Екатеринбург, 1994 г.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА *FRAGARIA VESCA* L. В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

С.А.Дубровная

Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола

Одной из задач популяционной биологии многолетних травянистых растений является количественная характеристика демографических процессов. Наблюдения за динамикой онтогенеза и рождаемости-смертности у вегетативно подвижного вида земляники лесной *Fragaria vesca* L. проводились в 1996-97 г.г. на территории заповедника «Большая Кокшага» Республики Марий Эл в 4 экологически различных местообитаниях: вырубка 1990г. в липово-осиновом черничном лесу; железнодорожная насыпь, где земляника произрастает среди крупной щебенки; просека в сосново-березовых насаждениях; антропогенно ненарушенное местообитание в сосняке-брусничнике.

В этих местообитаниях заложены трансекты 0,5x15 м, все растения на которых маркировались. Характеристика трех местообитаний (кроме насыпи) была проведена с использованием экологических шкал Д.Н.Цыганова для лесных сообществ. Вырубка в липово-осиновом черничном лесу отличается от других местообитаний богатым содержанием азота в почве, большой изменчивостью увлажнения.

Известно, что большую роль в развитии земляники играет освещенность. На железнодорожной насыпи земляника произрастает в условиях полной освещенности, которая в момент наблюдения (август 1997г.) составила 220 люкс. Освещенность на вырубке сильно варьирует, в среднем - 100 люкс. На просеке и в сосняке средняя освещенность низкая (30 и 10 люкс, соответственно), диапазон изменчивости освещенности в сосняке значительно больше, чем на просеке.

Ранее нами был подробно описан онтогенез *F.vesca*, выделено 8 возрастных состояний (Веденникова, Дубровная, 1997).

Динамика численности показана для двух местообитаний на рисунке 1. Значительное пополнение *j* и *im* растениями вегетативного происхождения на вырубке к осени 1996 г. обусловило повышение общей численности. Гибель растений этих возрастных состояний в течение зимы 1996-97 г.г. привела к уменьшению общей численности летом 1997 г. При осенних учетах 1997 г. наблюдается незначительное увеличение *j* и *im* растений. Чрезвычайно сухой и жаркий июль стал причиной гибели более 80% уже появившихся в этом сезоне и укоренившихся растений. На протяжении всех сроков наблюдений численность виргинильных и генеративных растений оставалась относительно стабильной. Иная картина динамики численности в сосняке-брусничнике. При осенних учетах 1996 г. наблюдается уменьшение численности *im* растений за счет их гибели, а так-

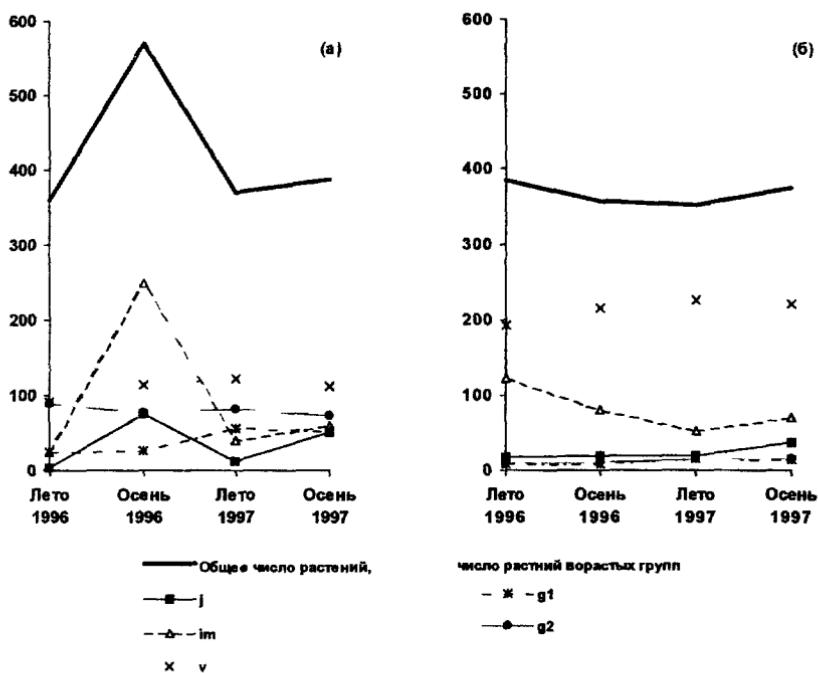


Рис 1 Динамика численности земляники лесной на вырубке (а) и сосняке (б)

же перехода в виргинильное состояние. В течение двух лет число *J*, как и растений других возрастных групп, оставалось практически неизменным, поэтому относительно стабильна и общая численность.

Рассмотрим судьбу растений вегетативного происхождения, появившихся в течение сезона 1996 г (когорта 1996). Проводился анализ таблиц сопряженности с последующим разложением хи-квадрата на компоненты, обсуждаются только статистически значимые различия ($P < 0,05$).

Гибель растений в течение сезона 1996 г была разной в различных местообитаниях. На вырубке и в сосняке не погибло ни одного растения из 342. На просеке и железнодорожной насыпи погибло 12,5% *J* растений (из 184), 1,3% *im* растений (из 223) и ни одного *v* растения (из 21).

Скорость развития растений в течение сезона 1996 г на вырубке была выше, чем во всех других местообитаниях. На вырубке частоты растений разных возрастных состояний (из общего числа 328) составили 22,9% *J*, 66,8% *im* и 10,4% *v*, в то время как на просеке, железнодорожной насыпи и в сосняке из общего числа 442 растений было 43,7% *J*, 51,6% *im* и 4,8% *v*.

Таблица 1. Развитие растений когорты 1996 г. к лету 1997 г., %

Возрастное состояние осенью 1996 г.	Возрастное состояние летом 1997 г.	Местообитание	
		Вырубка	Просека, железнодорожная насыпь
j	j	45,0	49,0
	im	25,0	42,7
	v	30,0	8,3
	число растений	20	96
im	im	19,2	46,9
	v	65,0	42,5
	g1 (im)	5,8	2,5
	g1	10,0	8,1
v	число растений	120	160
	v	61,5	88,2
	g1	38,5	11,8
	число растений	13	17

3. Гибель растений в течение зимнего периода 1996-97 г.г. была выше на вырубке, чем на просеке и железнодорожной насыпи (материал по сняжу очень мал), причем гибель j растений была выше, чем im и v. На вырубке погибло 73,3% j (из 75) и 47,4% im и v (из 253), в то время как на просеке и насыпи, соответственно, 47,8% j (из 184) и 27,5% im и v (из 244).

4. Скорость развития растений после перезимовки в начале сезона 1997 г. также была выше на вырубке, чем на просеке и насыпи (табл.).

5. Гибель растений в течение сезона 1997 г. Частота гибели v и g1 растений во всех местообитаниях составила 6,1% (из 228). Это ниже, чем

частоты гибели *j* и *im*, различающиеся на вырубке и насыпи — 35,0% (из 117) и на просеке и в сосновке 13,0 (из 92).

6. Скорость развития растений в течение сезона 1997 г. Частоты перехода в следующее возрастное состояние в среднем по всем местообитаниям очень близки для *j* (20,6% из 34 растений) и для *im*, бывших *j* в растениями осенью 1996 г. (27,7% из 47). В зависимости от условий местообитания различна судьба *im* растений, ставших *im* уже осенью 1996 г.: в следующее возрастное состояние переходит 71,4% (из 14) на вырубке и только 24,2% (из 66) на просеке, насыпи и в сосновке. Во всех местообитаниях лишь 1,3% (из 160) перешли из виргинильного в молодое генеративное состояние.

Таким образом, земляника лесная в разных экологических условиях проявляет разный тип стратегии. В ненарушенном сосновке земляника ведет себя как пациент. На участках, подвергенных антропогенному воздействию, - как эксперимент, что проявляется в большей энергии вегетативного размножения, в более быстром темпе развития растений на начальных этапах онтогенеза и в большей гибели молодых растений. Однако даже в антропогенно нарушенных участках в зависимости от конкретных экологических условий экспериментность может быть выражена в разной степени.

Работа выполнена при частичном финансировании со стороны НП «Университеты России - фундаментальные исследования» (грант 7-1645). Автор выражает глубокую признательность д.б.н. Н.В.Глотову за руководство работой.

ЛИТЕРАТУРА

Ведерникова О. П., Дубровная С. А. Онтогенез земляники лесной (*Fragaria vesca* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. - Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. -С.196-202.

К ИЗМЕНЧИВОСТИ ЭЛЕМЕНТОВ КРЫЛОВОГО РИСУНКА БАРХАТНИЦ (LEPIDOPTERA, SATYRIDAE) ИЗ ПОПУЛЯЦИЙ ЮЖНОГО И СРЕДНЕГО УРАЛА

E.Ю.Захарова

Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург

Различные проявления индивидуальной фенотипической изменчивости широко используются для изучения гетерогенности природных популяций и анализа эволюционных проблем. Изменчивости крылового рисунка чешуекрылых посвящены классические работы Шванвича 50-х годов, в которых приводится и схематизация рисунка крыла.

В работе ставились следующие задачи: 1.Выделить и описать дискретные элементы крылового рисунка представителей подсемейства *Satyrinae* (*Lepidoptera, Satyridae*). 2.Определить пределы варьирования числа пятен крылового рисунка бархатниц и выявить реально существующие фенотипические комбинации с учетом асимметричных проявлений на конкретном участке ареала. 3.Показать возможность использования спектров изменчивости рисунка для оценки степени гетерогенности природных популяций. 4.Оценить соотношение хронографических, хорологических, половых различий изменчивости в популяциях изучаемых видов.

Изучаемые виды широко распространены на Южном и Среднем Урале, что облегчает сбор массового материала. Выборки проводились преимущественно в двух местообитаниях видов: в Сысертском районе Свердловской области (д.Фомино) и в Ильменском государственном заповеднике (ИГЗ) в Челябинской области.

Проанализирован следующий материал: *Coenonympha glycerion* Bork.: д.Фомино 1994/96-97 - 164 экз.; ИГЗ 1996 - 97 экз.; *C. arcana* L.: д.Фомино 1994/96-97 - 357 экз.; *Maniola jurtina* L.: д.Фомино 1996/97 - 77 экз.; Челяб.обл.: д.Серпневка, д. Бянка 1996 - 92 экз.; *Satyrus dryas* Sc.: ИГЗ 1997 - 151 экз.; *S. ferula* F.: (по Некрутенко, 1965) г. Судак 1961/62; - 47 экз.; *Aphantopus hyperantus* L.: всего было проанализировано 25 выборок (5998 экз), с 1972 по 1997 год из четырех местообитаний вида (Свердл.обл. - окрестности г.Екатеринбурга, д.Фомино; Челяб.обл. - ИГЗ, д.Серпневка). Сбор материала начат Ю.И.Новоженовым, с 1992 по 1997 полевые сезоны продолжен автором.

Рисунок крыльев бархатниц подсемейства *Satyrinae* однотипен, он состоит из ряда субмаргинальных глазчатых пятен на темном фоне каждого крыла, более заметных на исподне, иногда включает светлые перевязи, пятна и тонкие маргинальные линии. У представителей подсемейства, характеризующихся значительной изменчивостью размеров и числа пятен субмаргинальной полосы, существуют пятна, которые могут иметь два состояния: присутствие, либо отсутствие в рисунке и могут рассматриваться как дискретные альтернативные фенетические признаки. Остальные пятна, варьирующие по размерам, всегда присутствуют в рисунке. Пятна переднего крыла были обозначены как Р, пятна заднего - как G, (табл.1).

Виды сенниц рода *Coenonympha* в своем рисунке всегда имеют по 3 пятна на задних крыльях, остальные могут исчезать, включая все пятна на передних крыльях. Наиболее близок по характеру стабильности и по расположению пятен в ячейках крыльев к сенницам вид *A.hyperantus*, для которого можно выделить пятна G1 и G2 в тех же ячейках крыла, что и у *C.arcana* и *C.glycerion*. Однако, в отличие от последних, пятна рисунка заднего крыла *A.hyperantus* не образуют непрерывной полосы. У видов рода *Satyr* крупные черные пятна P1 и P2 резко выделяются в рисунке и у *S.dryas* снабжены крупными синими ядрами. Если у *S.dryas* пятно

Таблица 1. Расположение пятен в ячейках крыльев сатирид.

Ячейки переднего крыла	R5-M1	P5	P5				
	M1-M2	P1	P1	P1*	P1*	P1*	P1
	M2-M3	P2	P2	P3	P3		
	M3-Cu1	P3	P3	P4	P4		P2
	Cu1-Cu2	P4	P4	P2*	P2		P3
Ячейки заднего крыла	Rs-M1	G4,G7	G4			G4	G5
	M1-M2	G5	G5			G2	G3*,G6
	M2-M3	G3*	G3*				
	M3-Cu1	G2*	G2*			G5	G2*
	Cu1-Cu2	G1*	G1*	G1	G1?	G1	G1*
	Cu2-2A	G6	G6,G7		G2?	G3	G4
		<i>C. arcana</i>	<i>C. glycerion</i>	<i>S. dryas</i>	<i>S. ferula</i>	<i>M. jurtina</i>	<i>A. hyperanthus</i>

*обозначены пятна, всегда присутствующие в рисунке;
Нумерация пятен отражает стабильность их проявления.

P2 всегда присутствует в рисунке, то для самцов *S.ferula* из крымской популяции Некрутенко (1965) описывает особей, имеющих на передних крыльях только P1.

Единственное пятно рисунка передних крыльев *M.jurtina*, расположено в той же ячейке крыла, что и P1 у *S.dryas* и *S.ferula*. Это крупное черное глазчатое пятно, как по нашим данным, так и по данным Форда (Ford, 1964), обладает 100% стабильностью проявления. Что касается пятен на задних крыльях, то все они носят характер дискретных фенетических признаков.

Фенотип рассматривается не как мозаика признаков, контролируемых отдельными генами, а как целостное проявление всех свойств особи. Используя методологию фенетики, по отдельным признакам и их вариациям можно представить многомерную модель фенотипа, выявить существующие типы сходных особей в популяции, сравнить их и описать фенотипическое разнообразие, что возможно только на групповом, популяционном уровне. Такую задачу описания фенотипического популяционного разнообразия возможно решить с помощью построения спектров изменчивости признаков, как это было предложено Коваленко, Поповым (1997). В качестве примера мы приводим спектр изменчивости крылового рисунка *M.jurtina* (рис.1). В ячейках сетки, по горизонтали которой отложено количество пятен рисунка на правом заднем крыле, а по вертикали - количество пятен на левом заднем крыле, расположены комбинации, обнаруженные в природных популяциях и составляющие реальный

12345						0.63			2.52		
12-45					0.63			0.63			
123-5				0.63			0.63				
1234-				0.63	1.26		7.55				
12-5		0.63				2.52					
12-4-		0.63						0.63			
123-		0.63		8.81			1.89	0.63			
1-3-				0.63							
12--	0.63			2.52	0.63	0.63					
1---											
--	0.63										
L	R	—	1—	12—	1-3—	123—	12-4	12-5	1234-123-5	12-45	12345

комбинация рисунка специфична для самцов
 комбинация рисунка специфична для самок
 комбинация рисунка встречается у обоих полов

Рис. 1. Спектр изменчивости крылового рисунка *Maniola jurtina* на Южном Урале. Цифры в ячейках сетки - процент особей от общей выборки
(Серпневка, Баянка - 96; Фомино - 96/97)

спектр изменчивости вида (Sr). По диагонали сетки располагаются симметричные комбинации рисунка.

Каждый вид характеризуется своим спектром изменчивости крылового рисунка. Так, для *M. jurtina*, с учетом асимметричных вариантов рисунка, реальный спектр составил 29 комбинаций, которые представляют собой комбинации, специфичные для самцов (24), для самок (1) и обнаруженные у обоих полов (4). Спектр изменчивости самцов оказывается значительно шире спектра изменчивости самок.

Важнейшая первоначальная задача при изучении морфологической изменчивости - оценка соотношения ряда форм изменчивости, связанных с сезонными, половыми, хронографическими и другими различиями. В свою очередь, исследование популяционной структуры вида, основанное на анализе морфологической изменчивости, предполагает определение степени устойчивости фенооблика группировок в пространстве и во времени, выявление и соотнесение масштаба внутри- и меж- популяционных различий (Васильев, Шарова, 1992).

Как было показано при изучении полиморфизма у ряда видов насекомых, в том числе *A. hyperantus* (Новоженов, 1989, и др.), существует определенный популяционный гомеостазис, позволяющий фенооблику оставаться стабильным в течение длительного времени. Дискриминантный анализ по длинам крыльев и диаметрам пятен рисунка для всех изучаемых

мых видов показал, что полигоны изменчивости самцов и самок достаточно сильно разобщены в пространстве первых двух канонических переменных. Половые различия изменчивости оказываются более значимыми, чем хорологические и хронографические.

Накопленный материал позволил выявить типичные и редкие комбинации крылового рисунка для самцов и самок изучаемых видов в каждой популяции. Так, распределение самок *A. hyperantus* в фенооблике уральских популяций всегда унимодально, в то время как распределение самцов бимодально, и для них оказывается возможным выделить две наиболее часто встречающиеся комбинации рисунка. Половые различия изменчивости, таким образом, проявляются не только при изучении метрических признаков, но и при качественном анализе фенотипической изменчивости видов.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильев А Г, Шарова Л П Соотношение географической и хронографической изменчивости обыкновенной бурозубки на Урале // Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих Сб науч трудов Екатеринбург Наука Урал отделение, 1992 С 94-108
- Коваленко Е Е, Попов И Ю Новый подход к анализу свойств изменчивости // Журн общ биол 1997 Т 58 №1 С 70-83
- Некрутенко Ю П Необычная изменчивость *Satyrus actaea* Esp (Lepidoptera, Satyridae) в Крыму и возможные ее причины // Зоол журн 1965 Т44 С 617-620
- Новоженов Ю И Хронографическая изменчивость популяции // Журн общ биол 1989 Т 50 №2 С 171-183

СОДЕРЖАНИЕ ОСНОВНЫХ ФОРМ УГЛЕВОДОВ В ЛИСТЬЯХ ДИКОРАСТУЩИХ РАСТЕНИЙ СРЕДНЕГО УРАЛА В СВЯЗИ С ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПРИУРОЧЕННОСТЬЮ ВИДОВ

Л.А.Иванов

Уральский государственный университет

Понятие экологической группы восходит еще к Вармингу. По его определению экологическая группа или экологический тип представляют собой совокупность растений различной жизненной формы, обитающих в сходных условиях (Шенников, 1950).

В настоящее время экологические группы охарактеризованы достаточно хорошо лишь в плане морфологии и в гораздо меньшей степени - в плане физиологии и биохимии. Хорошую изученность морфологических

признаков объясняет легкость их наблюдения и изучения. Значительно труднее уловить физиологические особенности, тем более, если исследования проводятся в естественных условиях. В связи с этим целью нашей работы было изучение биохимических особенностей у растений разных экологических групп. Мы пытались определить пределы варьирования и степень различия значений между разными экологическими группами.

Исследования проводились на биологической станции Уральского госуниверситета, расположенной в 50 км от г. Екатеринбурга. Была произведена репрезентативная выборка 102 видов дикорастущих растений в естественных для них условиях обитания. Для исследований брали листья средних ярусов от 5-10 растений каждого вида. Выбирали только хорошо развитые и неповрежденные растения в период цветения. Фиксацию материала вели при 75° С. В измельченном растительном материале вели определение растворимых углеводов антроновым методом. Неструктурные полисахариды определяли медно-щелочным методом после 3 ч. гидролиза с 3% HCl при 100° С. Расчеты проводили на единицу сухой массы и на единицу поверхности листа.

Принадлежность видов к определенной экологической группе определяли по литературным данным (Раменский и др., 1956; Абрамчук, Горчаковский, 1983). По результатам литературного анализа было выделено 5 экологических групп видов по отношению к водообеспечению: гигро-мезофиты (ГМ), мезофиты (М), ксеро-мезофиты (КМ), мезо-ксерофиты (МК) и ксерофиты (К). В ряду ГМ-М-КМ-МК-К происходит усиление способности сопротивляться неблагоприятному влиянию засухи.

Исследования показали, что в ряду ГМ-М-КМ-МК-К увеличивалось содержание неструктурных полисахаридов в расчете на единицу сухой массы и на единицу поверхности листа (рис.1). Ксерофиты достоверно отличались от мезофитов по содержанию неструктурных полисахаридов, как в расчете на единицу сухой массы ($p < 0,05$), так и на единицу поверхности листа ($p < 0,0001$). Содержание растворимых углеводов в расчете на единицу поверхности листа также увеличивалось от ГМ к К (Рис.2). Достоверность различия ксерофитов от мезофитов по этому показателю была ниже 5% уровня ($p < 0,05$). Однако при расчете содержания растворимых углеводов на единицу сухой массы листа оказалось, что нет значимых отличий ксерофитов от мезофитов ($p > 0,05$), хотя в ряду ГМ-М-КМ-МК наблюдалась тенденция к увеличению содержания.

Низкое содержание растворимых углеводов на единицу сухой массы листа у ксерофитов является следствием структурных особенностей листьев этих растений. Известно, что отличительными чертами ксерофитов являются сильно развитые покровные ткани, толстая кутикула, большое количество проводящих и механических тканей и толстые клеточные стенки. Поэтому доля механических и покровных структур в навеске у ксерофитов значительно выше, чем у мезофитов. Вследствие этого, содержание растворимых сахаров у ксерофитов оказывается заниженным. Это подтверждает-

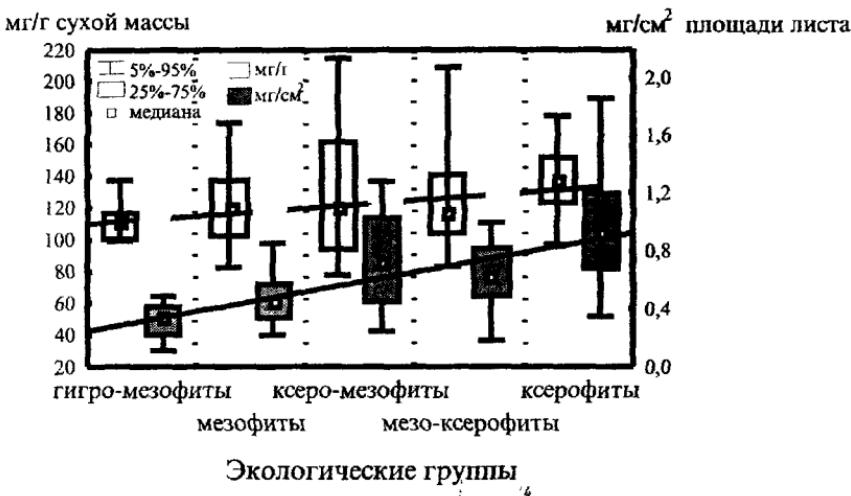


Рис. 1. Содержание неструктурных полисахаридов в листьях растений разных экологических групп. Уравнение регрессии для содержания углеводов на единицу массы: $y = 0,18 + 0,135x$

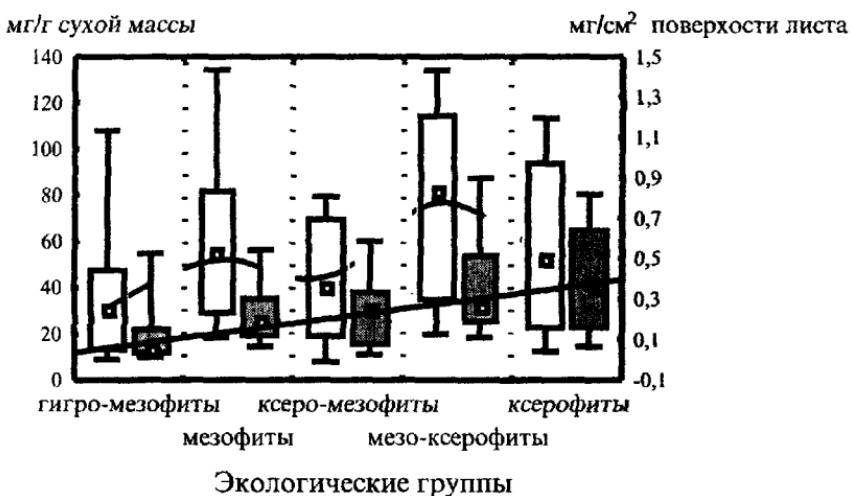


Рис. 2. Содержание растворимых углеводов в листьях растений разных экологических групп (обозначения такие же как на рис. 1). Уравнение регрессии для содержания углеводов на единицу площади: $y = 0,46 - 0,7x$

ся при расчете на единицу площади листа, при котором влияние большого количества механических и покровных структур устраняется.

Высокая концентрация углеводов у ксерофитов является приспособительным результатом адаптации фотосинтетического аппарата к условиям засухи, высоких температур и инсоляции. Как результат высокого уровня ассимиляции CO_2 , большое содержание углеводов в листьях ксерофитов позволяет поддерживать осмотическое давление в клетках листа на высоком уровне. В условиях сильного иссушения и характерной для ксерофитов интенсивной транспирации, это препятствует обезвоживанию клеток листа.

Таким образом, нами было показано, что растения разных экологических групп, собранные в естественных условиях обитания, отличались по содержанию основных форм углеводов. Ксерофиты значимо отличались от мезофитов высоким содержанием растворимых углеводов и неструктурных полисахаридов, что является следствием недостатка воды.

Работа выполнена при поддержке фонда РFFI, грант 97-04-49900 и программы Министерства образования «Университеты России» №454.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипов Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову.- М.: Гос. изд-во сельскохозяйственной литературы, 1956.-472 с.
- Абрамчук А.В., Горчаковский П.Л. Луга лесостепного Зауралья// Флористические и геоботанические исследования на Урале.- Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983.-с.3-61.
- Шенников А.П. Экология растений.- Л.: Советская наука, 1950.-375 с.

РАЗНООБРАЗИЕ СТРУКТУРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА 10 ДИКОРАСТУЩИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ

Л.А.Иванова

Уральский государственный университет, г. Екатеринбург

В 1970-е годы на кафедре физиологии растений Уральского госуниверситета (Мокроносов, 1978; 1981) был разработан метод мезоструктуры фотосинтетического аппарата, который предполагает комплексный количественный анализ структуры фотосинтетического аппарата на разных уровнях организации (лист, клетка, ассимиляционные ткани, хлоропласт). Метод мезоструктуры можно использовать как для сравнения видов растений, принадлежащих к разным систематическим и экологическим группам.

пам, так и для изучения фенотипических вариантов одного вида. При анализе растений на видовом уровне возникает вопрос, насколько велики различия между отдельными видами по сравнению с внутривидовым варьированием признаков. Мы решили проанализировать разброс структурных показателей фотосинтетического аппарата у дикорастущих видов растений, в зависимости от места и времени сбора и от экологической приуроченности вида. Для анализа были выбраны 10 дикорастущих видов, изученные в 2-3-х кратной повторности в разные годы: 1983, 1986, 1993, 1994, 1995 и 1996; и в разных местах: на биостанции УрГУ (50 км от г. Екатеринбурга), в окрестностях г. Екатеринбурга, в Юганском заповеднике (Западная Сибирь). Из 10 изученных видов пять относились к мезофитам, другие пять видов были ксерофитами. Сбор растительного материала производился на фенотипически «средних» особях в обычных для данного вида условиях обитания. Для анализа брали листья из среднего яруса, в фазу цветения, у 5-10 однородных экземпляров растений. Все измерения проводили согласно методике «мезоструктуры фотосинтетического аппарата» (Мокроносов, Борзенкова, 1978). Непосредственно на свежесобранных листьях производили измерения площади листа, толщины листа, веса единицы листовой поверхности. Для определения размеров хлоропластов делали фотоснимки со свежих срезов листьев с помощью микрофотонасадки, с последующей проекцией их на экран. Количество хлоропластов в клетке, число клеток в единице площади листа и размеры клеток изучали на материале, фиксированном в 80%-м этаноле с последующей макерацией тканей. Используя измеряемые параметры, вычисляли такие расчетные характеристики, как объем клетки и хлоропласта, клеточный объем хлоропласта (КОХ, объем клетки, приходящийся на один хлоропласт), суммарный объем хлоропластов в объеме клетки, и интегральные показатели: общая поверхность мембран хлоропластов в единице площади листа (индекс мембран хлоропластов, ИМХ) и общая поверхность мембран клеток в единице площади листа (индекс мембран клеток, ИМК).

В таблице 1. представлены значения основных показателей мезоструктуры для каждой повторности 10 изученных видов, а также год и место исследований. Видно, что наибольшие отличия между повторностями одного вида наблюдались по площади листа. Так, у *Thalictrum minus*, изученного в 1986 году в окрестностях г. Екатеринбурга, площадь листа была в 6,5 раз больше, чем у этого же вида, взятого в Юганском заповеднике в 1993г. Отличия между повторностями по толщине листа в целом не превышают 1,6 раза, по плотности листа - не более 1,3 раза. По числу клеток и хлоропластов у большинства видов данные не отличались более, чем в 1,5 раза, кроме вида *Veronica spicata*, у которого число клеток по данным 1983 года было больше в 2 раза, чем в 1994 году, а число пластид соответственно в 2,3 раза. Общая поверхность мембран хлоропластов в расчете на единицу площади листа у одного и того же вида отличалась в 1,5-2 раза.

Таблица 1. Список изученных видов, число повторностей и значения некоторых показателей мезоструктуры.

Вид	НЭк	П	Год	М	Пл.л	Тл	УПЛ	Обк	Чхл	ЧклПГ	Обхл	Чхл ПГ	ИМХ	ИМК
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	1м	1	96	Б/с	0,9	178	184		49	96,0	53,7	3,1	2,1	
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>		2	83	Б/с		273	200	56,5	43	121,0	49,5	5,2	3,8	
<i>Rumex acetosa</i>	2м	1	86	Окр	64,6	220	268	35,3	57	139,0	82,3	6,2	5,7	6,9
<i>Rumex acetosa</i>		2	93	ЮЗ	29,1	360	236	87,0	65	87,0	83,4	5,7	5,0	2,0
<i>Taraxacum officinale</i>	3м	1	96	Б/с	55,1	183	187	6,5	31	293,0	44,7	8,2	5,0	1,7
<i>Taraxacum officinale</i>		2	83	Б/с		154	160	8,2	43	219,0	31,4	9,4	5,4	
<i>Ranunculus repens</i>	4м	1	86	Окр	30,0	260	360	30,3	56	116,4	52,1	6,4	4,3	5,4
<i>Ranunculus repens</i>		2	93	ЮЗ	40,3	307	388	33,6	63	65,0	64,1	4,1	2,5	4,1
<i>Thalictrum minus</i>	5м	2	93	ЮЗ	322,7	99	142			172,0	35,0	3,1	1,7	
<i>Thalictrum minus</i>		1	86	Окр	50,0	95	160	1,1		450,0	51,2	4,5	3,0	3,7
<i>Echinops ritro</i>	6кс	2	83	Б/с		220	1160	4,6	31	1078,0	16,8	33,4	12,6	
<i>Echinops ritro</i>		1	96	Б/с	20,0	240	1200	6,5	40	867,0	34,6	29,8	16,1	13,3
<i>Genista tinctoria</i>	7кс	1	95	Б/с	1,5	195	850	3,9	19	1300,0	14,6	23,4	8,2	16,5
<i>Genista tinctoria</i>		2	83	Б/с		195	600	3,2	14	1770,0	14,6	24,8	8,7	
<i>Gypsophila altissima</i>	8кс	1	86	Окр	2,2	450	514	17,9	58	210,0	42,0	10,3	6,0	6,3
<i>Gypsophila altissima</i>		2	86	Окр	1,8	260	506	13,0	42	462,0	45,5	16,4	10,1	11,5
<i>Gypsophila altissima</i>		3	95	Б/с	1,8	543	607	21,5	117	202,0	25,7	19,3	8,1	6,1
<i>Origanum vulgare</i>	9кс	1	94	Б/с	2,4	132	627	6,2	24	843,0	29,8	22,3	10,5	17,1
<i>Origanum vulgare</i>		2	96	Б/с	3,3	179	488	5,2	33	581,0	13,8	18,0	5,0	6,7
<i>Origanum vulgare</i>		3	83	Б/с		127	610	7,2	35	843,0	16,5	29,5	11,3	
<i>Veronica spicata</i>	10кс	1	94	Б/с	4,2	313	778	4,5	22	1065,0	41,8	24,8	15,1	18,6
<i>Veronica spicata</i>		2	83	Б/с		161	750	2,8	28	2066,0	23,3	57,8	26,9	

Примечание. Н - номер вида, Эк - экологическая группа (м - мезофит, кс - ксерофит), П - номер повторности, Год - год сбора материала, М - место сбора: Б/с - биостанция, Окр - окрестности Екатеринбурга, ЮЗ - Юганский заповедник. Показатели: Пл.л - площадь листа (см^2), Тл - толщина листа (мкм), УПЛ - удельная плотность поверхности листа (мг сух. в-ва/ дм^2), Обк - объем клетки (тыс. мкм^3), Чхл - число хлоропластов в клетке, ЧклПГ - число клеток на единицу площади листа (тыс./ см^2), Обхл - объем хлоропласта (мкм^3), ЧхлПГ - число хлоропластов на единицу площади листа (млн./ см^2), ИМХ - общая поверхность мембран хлоропластов ($\text{см}^2/\text{см}^2$), ИМК - общая поверхность мембран клеток ($\text{см}^2/\text{см}^2$).

Межвидовые отличия были по большинству показателей более значительны. Исключение составляли виды, близкие по экологии. Хорошо известно, что структура фотосинтетических тканей отражает экологические условия произрастания вида. Поэтому, мезофильные виды имели близкие значения по показателям, особенно зависимым от влияния экологических факторов, - плотности листа, числу клеток и хлоропластов на единицу площади, ИМК, ИМХ, и сильно отличались по этим же показателям от видов-ксерофитов.

На рис.1. графически изображен разброс значений некоторых показателей у изученных видов. Видно, что уровень различий между повтор-

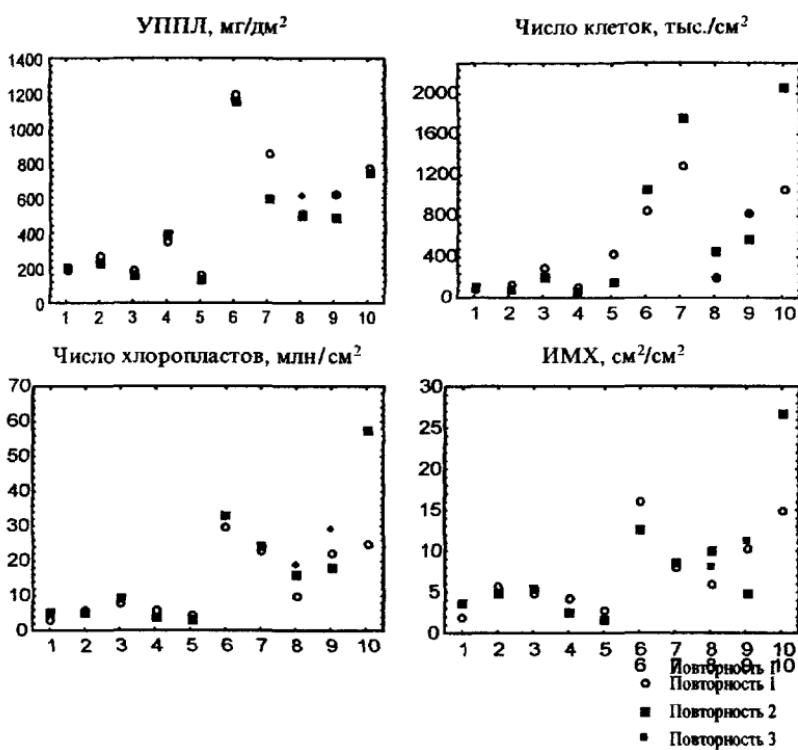


Рис. 1. Значения некоторых показателей мезоструктуры для 10 изученных видов. По вертикальной оси - значения показателя, по горизонтальной оси - номера видов (согласно табл.1.) Ошибка измерения для числа клеток - не более 5%, для числа хлоропластов - 7%, для ИМХ - около 10%

ностями ниже, чем между видами, и тем более - между экологическими группами видов. В таблице 2 представлен уровень достоверности отличий между повторностями (включая все виды) и между ксерофитами и мезофитами (включая все повторности).

Таким образом, результаты исследования показали, что отличия между видами, принадлежащими к разным экологическим группам, значительно больше, чем между повторностями изучения одного и того же вида. При соблюдении всех необходимых условий (сбор материала у типичных фенотипов в обычных местообитаниях, из среднего листового яруса и т.д.) метод мезоструктуры с большой долей достоверности можно применять на видовом уровне для анализа растений, принадлежащих к разным эколого-биологическим группам.

Работа выполнена при поддержке фонда РFFИ, грант 97-04-49900 и программы Министерства образования «Университеты России» №454.

Таблица 2. Достоверность отличий между повторностями изученных видов (повт.1-повт.2) и экологическими группами видов (мезофиты-ксерофиты) по основным показателям мезоструктуры (по критерию Манна-Уитни).

Показатели	повт.1-повт.2	мезофиты-ксерофиты
Площадь листа	н.д.	**
Толщина листа	н.д.	н.д.
Плотность листовой пластиинки	н.д.	****
Объем клетки	н.д.	*
Число хлоропластов в клетке	н.д.	*
Число клеток в единице площади листа	н.д.	***
Объем хлоропласта	н.д.	***
Число хлоропластов в единице площади листа	н.д.	****
Объем клетки на один хлоропласт	н.д.	*
Суммарный объем хлоропластов в объеме клетки	н.д.	н.д.
Общая поверхность мембран хлоропластов в единице площади листа	н.д.	****
Общая поверхность мембран клеток в единице площади листа	н.д.	**

Примечание: Повт.1 - первая повторность всех 10 видов, Повт.2 - вторая повторность всех 10 видов, мезофиты - все повторности мезофильных видов, ксерофиты - все повторности ксерофильных видов. н.д. - не достоверно (уровень вероятности для всех показателей при сравнении повторностей видов 0.6-0.9), *p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001, ****p<0.0001

ЛИТЕРАТУРА

- Мокроносов А.Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, УрГУ, 1978., с. 5-30.
 Мокроносов А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза - М : Наука, 1981.-196с.

НЕКОТОРЫЕ ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕГОЛЕТОК *R.ARVALIS* В УСЛОВИЯХ УРБАНИЗАЦИИ

И.Н.Камкина

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

В популяционной экологии большое внимание уделяется исследованию влияния условий развития животных на изменчивость их морфофи-

зиологических и цитологических признаков. Особое значение уделяется изучению влияния антропогенных факторов среды на популяции животных. Для зоологического контроля за состоянием природной среды наиболее подходят те группы животных, которые характеризуются высокой численностью, широким распространением и обладающие реагентными и индикаторными свойствами (Пястолова, 1990). К такой группе относятся амфибии, сеголеток которых мы выбрали в качестве объекта для изучения влияния антропогенных факторов среды. В комплексе работ, которые проводятся в лаборатории экологического мониторинга по изучению скорости роста и развития амфибий и сопряженных с ними явлениями, возникла необходимость дать количественную оценку тем изменениям на цитологическом уровне, которые являются следствием развития животных в условиях большого города.

Цели и задачи работы

1. Изучить особенности популяций остромордой лягушки в условиях урбанизации. Определить степень влияния урбанизации на популяции на морфофизиологическом и цитологическом уровнях.

2. Для более полного представления о характере изменений этих показателей провести сравнительный анализ вышеупомянутых параметров у животных, развивающихся в лабораторных условиях, и у особей из естественных популяций. У лабораторных животных исследовались те же показатели, что и у особей из естественных популяций.

3. Изучить особенности роста и развития личинок остромордой лягушки из популяций этих зон, находящихся под разным уровнем антропогенного воздействия в лабораторных условиях.

Материал и методика

В качестве объекта исследования нами были использованы сеголетки остромордой лягушки (*Rana arvalis Nilss.*), так как этот вид широко распространен в выбранном нами районе. Животные собраны в городе Екатеринбурге и его окрестностях в 1997 году. В данной работе для сопоставления и оценки полученных результатов была использована разработанная В.Л.Вершининым (1980) типизация городских ландшафтов. В зависимости от уровня антропогенного воздействия в пределах крупного промышленного города им выделено четыре зоны, к которым приурочены места обитания земноводных. В основу разделения на зоны положена степень интенсивности жилой застройки (этажность, плотность, освоенность территории человеком) и химизм водной среды.

1 зона. Центральная часть города с многоэтажной застройкой, массивными асфальтовыми покрытиями, мелкими реками и ручьями, забранными в трубы. В этой части города амфибии практически не встречаются.

2 зона. Районы многоэтажной застройки с осваиваемыми территориями, примыкающие к центральной части города.

3 зона. Малоэтажная застройка, главным образом, дома частного сектора с садами и огородами, окраины города, пустыри, парки. Нередко биотопы этой зоны смыкаются с лесопарками.

4 зона. Лесопарковый пояс города. Местообитания этой зоны находятся в основном под воздействием рекреационной нагрузки.

В качестве контроля выбрана популяция, обитающая в 23 км. от города Екатеринбурга.

Из популяций, населяющих эти зоны, взята икра, и животные выращивались в лабораторных условиях. В процессе работы нами использована методика содержания личинок бесхвостых амфибий, разработанная С.С. Шварцем и О.А.Пястоловой (1970). У сеголеток измеряли длину тела, вес тела, печени, сердца, готовили гистологические препараты.

Тотальные препараты роговицы готовили по обычной методике, принятой в гистологической практике (Епифанова, 1965), и окрашивали гематоксилином по Бемеру (Роскин, Левинсон, 1957). В процессе работы использован распространенный способ выражения митотического индекса в промилле (число митозов на тысячу клеток) (Иберг, 1968). Параллельно измеряли площадь клеток базального слоя эпителия.

Сравнение полученных данных проводили с помощью критерия Фишера.

Результаты и выводы

1. В таблице 1 приведены результаты статистической обработки данных. В качестве самых показательных морфофизиологических характеристик популяций мы приводим данные по длине тела животных разных зон, индексу печени и сердца, митотической активности и величине клеток эпителия роговицы.

2. Установлено, что все рассмотренные показатели сеголеток городских популяций достоверно различны по зонам ($P<0.05$), тогда как у лабораторных животных такие различия установлены только для индекса печени ($F=3.68$, $P=0.02$) (рис.1) и митотической активности ($F=3.82$, $P=0.02$) (рис.2).

3. На лабораторном материале показано, что наименьшая выживаемость у личинок 2 и 3-ей зон (73%), а в 4 зоне и загородной популяции выживаемость соответственно составила 90% и 77.5%. Для 2-ой зоны нами отмечены наименьшие сроки личиночного развития (63 дня), в то время как по другим зонам это значение составляет 74-80 дней.

4. В процессе лабораторных исследований были выявлены аномалии развития у сеголеток *R. arvalis* 3 (23.3%) и 4 (6.7%) зон. Наиболее часто отмечены такие виды аномалий конечностей, как эктродактилия - различная степень сокращения числа пальцев и фаланг, таумелия - сильное нарушение плана строения и искривление конечностей. Классификация приводится по A.Dubois (1979) и M.I.Tjler (1989).

Таблица 1. Некоторые характеристики сеголеток *R. arvalis* из естественных популяций и выращенных в лабораторных условиях.

ЗОНА*	МЕСТООБИТАНИЕ	КОЛ-ВО животных	ДЛИНА ТЕЛА, мм	ИНДЕКС ПЕЧЕНИ, %	ИНДЕКС СЕРДЦА, %	Митотическая активность, %	ВЕЛИЧИНА КЛЕТОК, μ^2
2	Ул Курицына, ЦПКиО	46	15,8±0,3	42,2±1,6	3,89±0,10	6,82±0,58	65,6±0,9
3	Ул Самолетная	23	14,2±0,4	50,9±2,3	3,09±0,14	5,48±0,83	69,9±1,3
4	Оз Шарташ	63	15,1±0,2	47,1±1,4	3,19±0,09	7,99±0,49	67,5±0,8
5	Режевской тракт	18	15,4±0,4	42,2±2,6	2,94±0,16	4,97±0,93	69,5±1,5
Критерий Фишера			F=4,48, p=0,005	F=4,11, p<0,008	F=13,47, p<0,000	F=4,03, p=0,008	F=311, p=0,03
2	Лабораторные	22	13,9±0,3	36,8±1,9	2,90±0,19	3,29±0,43	78,3±0,9
3		7	14,7±0,9	27,9±5,2	2,88±0,53	6,82±1,16	79,3±2,5
4		20	13,3±0,5	30,3±3,0	2,39±0,31	3,59±0,67	78,0±1,5
5		23	14,1±0,5	25,9±3,0	2,66±0,31	3,12±0,67	76,6±1,4
Критерий Фишера			F=1,79, p=0,17	F=3,68, p=0,02	F=0,72, p=0,55	F=3,82, p=0,02	F=1,16, p=0,34

*2 – многоэтажная застройка; 3 – малоэтажная застройка; 4 – лесопарковый пояс города. 5 – контроль.

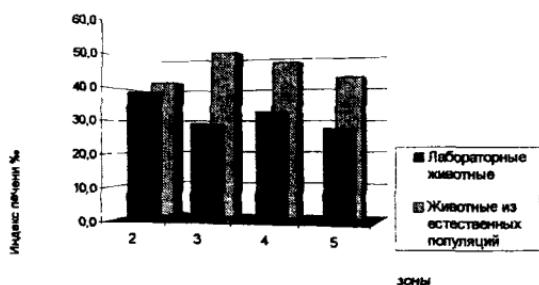


Рис. 1. Изменение индекса печени сеголеток по зонам

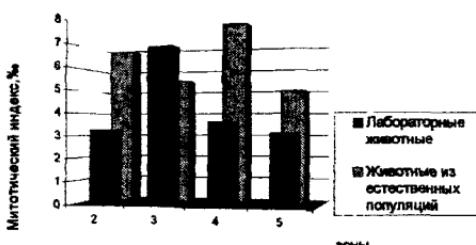


Рис. 2. Изменение митотического индекса эпителия роговицы по зонам

ЛИТЕРАТУРА

- Вершинин В.Л. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска. // Информационные материалы Института ЭРиЖ. Свердловск, 1980, с. 5-6.
- Епифанова О.И. Гормоны и размножение клеток. М.: Наука, 1965, 699 с.
- Пястолова О.А. Некоторые проблемы зоологического контроля природной среды на Урале. // Животные в условиях антропогенного ландшафта: Сб. научн. трудов. Свердловск: УрО АН СССР, 1990, с. 3-9.
- Иберт Дж. Взаимодействующие системы в развитии. М.: Мир, 1968, 192 с.
- Роскин Г.И., Левинсон Л.В. Микроскопическая техника. М.: Изд-во АН СССР, 1957, 467 с.
- Шварц С.С., Пястолова О.А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. Специфичность действия. // Экология, 1970, №1, с 78-82.
- Dubois A. Anomalies and mutations in natural populations of the *Rana esculenta* complex (Amphibia, Anura). // Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1979, Pl.1, №55, P.59-87.
- Tjler M.I. Australian frogs. // Penguin Books Australia Ltd, 1989, P.163-187.

ЭПИДЕРМАЛЬНЫЙ КОМПЛЕКС *BETULA VERRUCOSA* В УСЛОВИЯХ ТОКСИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ

Клепикова Е.А.

ИЭРиЖ УрО РАН, г. Екатеринбург

Исследования проводились в городе Верхняя Пышма, где в городских посадках используется *Betula verrucosa*. Основным источником загрязнения является комбинат «Уралэлектромедь». Были выбраны пять участков, расположенные на различном расстоянии от источника выбросов и подверженные различной степени токсической нагрузки. Меру нагрузки определяли по концентрации ряда тяжелых металлов (Cu, Zn, Pb, Cd) в поверхностном слое почв. Концентрацию металлов в почве определяли методом атомно-абсорбционной спектрометрии после кислотной вытяжки 5-процентной азотной кислотой. Суммарная токсическая нагрузка рассчитывалась по формуле:

$$C_{\Sigma} = \Sigma \frac{C_i}{C_{i_{\text{кл}}}}, \quad \text{где}$$

C_i - концентрация металла в почве, мкг/ г;

$C_{i_{\text{кл}}}$ - фоновое содержание металла в почве в регионе (табл. 1).

В качестве показателя, позволяющего оценивать состояние растений, выбрано количество устьиц в поле зрения микроскопа. Поскольку число и распределение устьиц очень варьирует от вида растения и условий произрастания, то были выбраны участки с максимально равными экологическими условиями, но различающиеся по величине суммарной токсической нагрузки. Учет количества устьиц производился с помощью метода реплик или клиокаст (Таршис Г.И., Таршис Л.Г., 1994). Так как данный показатель достаточно лабилен, были рассмотрены зависимости количества устьиц от возраста листа и от яруса. Во время роста листовой пластинки наблюдается увеличение количества устьиц; после 25-30 дней количество устьиц не изменяется. Отмечено возрастание количества устьиц от нижнего яруса к верхнему и их стабилизация на верхнем ярусе. Изменения количества устьиц в кроне по сторонам света и влияния розы ветров на этот показатель не обнаружено (табл.2).

При анализе зависимости числа устьиц от величины суммарной токсической нагрузки показано, что при ее уменьшении в 30 раз количество устьиц в поле зрения микроскопа увеличивается на 40 %. Показатель количества устьиц в поле зрения микроскопа достоверно коррелирует с градиентом суммарной токсической нагрузки (табл.3).

Таблица 1. Характеристика выбранных участков по концентрации металлов в почве и суммарной токсической нагрузке.

Номер участка	Концентрация металла в почве, мкг/г $a \pm \sigma$				C_6 , отн.ед.
	Cu	Zn	Pb	Cd	
I	1192 ± 2498	416 ± 238	346 ± 58	2,8 ± 0,7	608,1
II	1341 ± 744	71 ± 41	62 ± 29	1,07 ± 0,4	76,79
III	296 ± 112	99 ± 46	58 ± 32	3,2 ± 2,4	29,11
IV	276 ± 163	40 ± 8	57 ± 18	0,4 ± 0,3	21,38
V	210 ± 79	63 ± 16	45 ± 19	1,2 ± 0,6	18,77

Таблица 2. Распределение количества устьиц в кроне по сторонам света, количество устьиц в поле зрения микроскопа при увеличении 7x 40

Стороны света	Север	Северо-Восток	Восток	Юго-Восток	Юг	Юго-Запад	Запад	Северо-Запад
Количество устьиц, шт	18	18	18	17	18	19	17	18

Таблица 3. Количество устьиц в поле зрения микроскопа и суммарная токсическая нагрузка почвы.

Номер участка	C_6 , отн.ед	Количество устьиц в поле зрения микроскопа при увеличении 7X40, шт, $a \pm \sigma$	
I	608,1		22 ± 4,4
II	76,79		23 ± 4,5
III	29,11		24 ± 2,3
IV	21,38		28 ± 4,4
V	18,77		31 ± 2,7

ОСТАТКИ КОРМОВЫХ ОБЪЕКТОВ В ГНЕЗДАХ ПТИЦ В ГРАДИЕНТЕ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

М.Е.Гребенников *, О.В.Кожевников **

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

Остатки кормовых объектов в гнездах птиц могут дать информацию об особенностях их рациона.

Материал и методика

Мы проводили разбор материала гнезд и определяли остатки корма в гнездах птиц, заселяющих искусственные гнездовья в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ, г. Ревда). Площадки с гнездовьями расположены в зонах сильного загрязнения (1-2.8 км от предприятия), умеренного (4-8 км) и на территории с фоновым уровнем техногенных выпадений (16 и 20 км). Основной тип леса в районе исследований (подзона южной тайги) - смешанный, с преобладанием темнохвойных пород (ель, пихта). В период с 1989 по 1991 гг. и в 1997 г. Е.А.Бельским были собраны гнезда 5 видов птиц (мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* - 72, большой синицы *Parus major* - 12, московки *P. ater* - 13, горихвостки *Phoenicurus phoenicurus* - 7, поползня *Sitta europaea* - 1).

Результаты и обсуждение

Кормовые объекты принадлежали к 6 отрядам насекомых (*Coleoptera*, *Hymenoptera*, *Orthoptera*, *Hemiptera*, *Homoptera*, *Odonata*), паукам (*Aranei*) и моллюскам (*Mollusca*). Нами проведено сравнение корма птенцов мухоловки-пеструшки (наиболее представительные сборы) в зоне умеренного загрязнения (4 км от завода) и на фоновой территории (20 км) (Рис. 1, 2).

По мере роста загрязнения местообитаний снижается разнообразие беспозвоночных - остатков корма в гнездах птиц. Это хорошо прослеживается на примере жесткокрылых. На фоновой территории среди кормовых объектов отмечено 8 семейств *Coleoptera*: *Carabidae*, *Histeridae*, *Silphidae*, *Lucanidae*, *Elateridae*, *Coccinellidae*, *Cerambycidae*, *Curculionidae*; а в зоне умеренного загрязнения только 3: *Carabidae*, *Cerambycidae*, *Curculionidae*.

С загрязнением местообитаний изменяется и структура рациона: возрастают доля муравьев, появляются нетипичные для вида кормовые объекты (прямокрылые).

Присутствие моллюсков в корме лесных птиц отмечалось ранее (Хохуткин, 1965; Иноземцев, 1978; Березанцева, 1997; Graveland, 1996). Раковины моллюсков служат одним из важнейших естественных источников

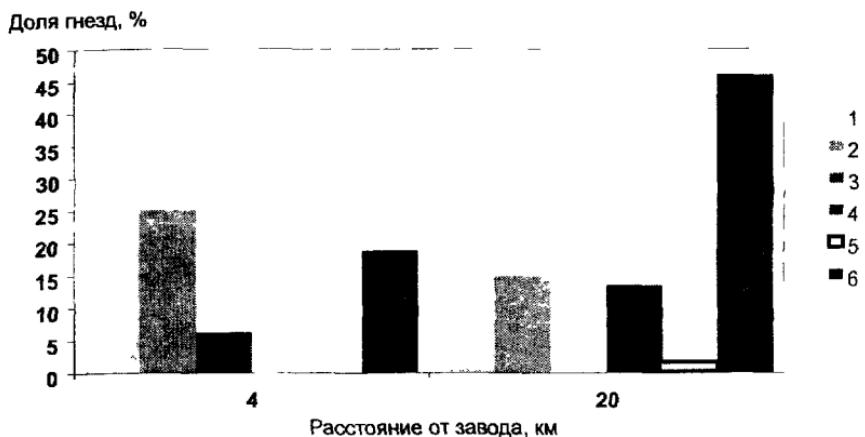


Рис. 1. Встречаемость кормовых объектов в гнездах мухоловки-пеструшки.
 1 – Coleoptera; 2 – Hymenoptera; 3 – Orthoptera; 4 – Hemiptera; 5 – Aranei;
 6 – Mollusca

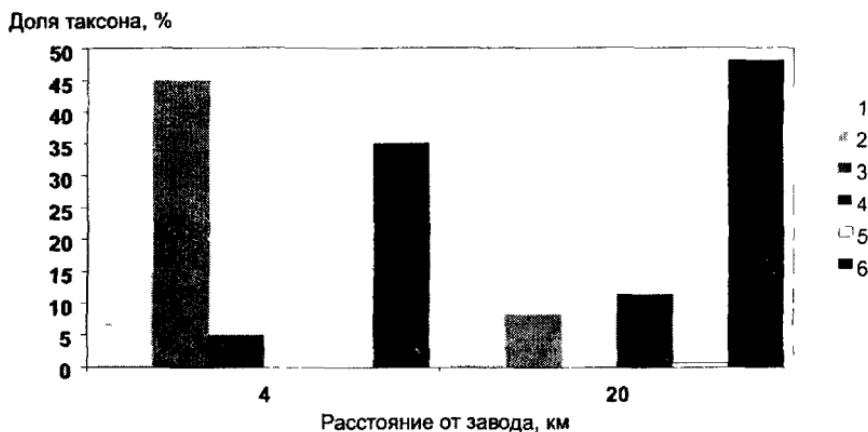


Рис. 2. Доля таксона среди кормовых остатков в гнездах мухоловки-пеструшки
 Обозначения смотри на рис. 1

кальция для птиц (Хохуткин, Некрасов, 1969; Graveland, 1996), который необходим для формирования скорлупы в период перед яйцекладкой и для птенцов в период интенсивного роста скелета. Для некоторых видов птиц выявлена положительная корреляция между количеством раковин в материале гнезда и уровнем кальция в рационе птенцов (Graveland, 1996; Eeva, 1996). В кормовом рационе у мухоловки-пеструшки, по данным И.М.Хохуткина и Е.С.Некрасова (1969), присутствует пять видов наземных моллюсков и два пресноводных.

Таблица 1. Встречаемость раковин моллюсков в гнездах птиц
в зависимости от расстояния от завода.

Виды птиц	Расстояние от завода, км		
	1-2.8	6-8	16-20
	осмотрено гнезд (из них с моллюсками)		
мухоловка-пеструшка	8 (1)	9 (3)	54 (36)
большая синица	7 (1)	2 (0)	3 (0)
московка	3 (0)	4 (0)	6 (0)
горихвостка	6 (0)	1 (0)	нет
поползень	1 (0)	нет	нет
Итого	25 (2)	16 (3)	63 (36)
Доля гнезд с моллюсками, % (\pm ошибка)	8.0 \pm 5.4 **	18.8 \pm 9.8 *	57.1 \pm 6.2
Среднее количество моллюсков на гнездо	0.1	0.4	1.2
Среднее количество моллюсков на гнездо, содержащее раковины (\pm ошибка)	1	2.3 \pm 0.7	2.4 \pm 0.2
lim	1	1-3	1-6

Достоверность отличий от фонового уровня: * - $p < 0.05$, ** - $p < 0.01$

Таблица 2. Изменение видового состава и относительного обилия
(доля в %) моллюсков найденных в гнездах птиц в градиенте загрязнения.

Виды моллюсков	Расстояние от завода, км		
	1-2.8	6-8	16-20
Discus ruderatus (Stud.)	50.0	57.1	54.6
Nesovitrea petronella (L.Pfr.)	50.0	42.9	11.4
Bradybaena fruticum (Müll.)			10.2
Cochlicopa lubrica (Müll.)			15.9
C. nitens (Gall.)			4.5
C. lubricella (Porro)			2.3
Vallonia pulchella (Müll.)			1.1
Количество моллюсков, экз.	2	7	88

Раковины моллюсков обнаруженные нами в гнездах птиц в районе СУМЗа принадлежат наземными видам и встречаются, большей частью, у мухоловки-пеструшки. У большой синицы раковины найдены только в одном гнезде. На фоновой территории раковины моллюсков присутствуют более чем в половине всех гнезд птиц (табл.1). Встречаемость раковин в гнездах достоверно увеличивается с удалением от источника выбросов. Доля гнезд с моллюсками в зонах сильного и умеренного загрязнения в 7 и 3 раза, соответственно, меньше, чем в контроле. Среднее количество моллюсков на гнездо, содержащее раковины, несколько возрастает вдали от завода, однако различия между площадками выражены слабее. Аналогичное уменьшение количества раковин моллюсков на гнездо у мухоловки-пеструшки отмечено в окрестностях медеплавильного завода

Финляндии, моллюски почти полностью отсутствовали в гнездах птиц в зоне максимального загрязнения (Eeva, 1996).

Видовой состав моллюсков в гнездах птиц также меняется в градиенте загрязнения среды (табл.2). По мере удаления от источника выбросов количество видов увеличивается с двух до семи. В сборах из гнезд на всех площадках доминирует *Discus ruderatus*. Субдоминант на загрязненной территории – *Nesovitrea petronella*, в контроле - *Cochlicopa lubrica*. Наблюдаемое снижение видового разнообразия и встречаемости моллюсков в гнездах птиц может косвенно свидетельствовать об изменениях малакоценозов в градиенте загрязнения. Как было показано ранее, в этом районе в лесной подстилке моллюски отсутствуют в зоне максимального загрязнения (Воробейчик, 1994).

Таким образом, промышленные выбросы оказывают на гнездящихся птиц как непосредственное (токическое), так и опосредованное воздействие. Один из таких опосредованных эффектов проявляется в изменении структуры рациона корма и снижении доступности кальция.

Авторы выражают благодарность научным сотрудникам ИЭРЖ Е А Зиновьеву за определение членистоногих и Е А.Бельскому за предоставленный материал и помочь в обсуждении результатов.

Работа была выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 98-04-48039 и гранта «Университеты России-Фундаментальные исследования»

ЛИТЕРАТУРА

- Березанцева М С Питание птенцов певчего дрозда *Turdus philomelos* в лесостепной дубраве «Лес на Ворскле» // Рус орнитол журн , 1997 Экспресс-вып 12. С 8-15
- Воробейчик Е Л Почвенная мезофауна // Воробейчик Е Л , Садыков О Ф , Фарафонов М Г Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург, 1994 С 179-185
- Иноземцев А А Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах Л , 1978 С 1-264
- Хохуткин И М Новые данные о питании клинтуха // Новости орнитологии Материалы 4-й Всесоюз орнитол конф Алма-Ата, 1965 С 403
- Хохуткин И М , Некрасов Е С Некоторые трофические связи мухоловки-пеструшки // Орнитология в СССР Материалы 5-й Всесоюз орнитол конф Ашхабад, 1969 Ч 2 С 84-685
- Eeva T Direct and indirect effects of air pollution on two hole-nesting bird species (Ph D Thesis) // Annales universitatis Turkuensis Turku, 1996 Ser A II Tom 83
- Graveland J Avian eggshell formation in calcium-rich and calcium-poor habitats importance of snail shells and anthropogenic calcium sources // Can J Zool , 1996 V 46, № 6 P 1035-1044

ЕСТЕСТВЕННОЕ ЗАРАСТАНИЕ ОТВАЛОВ ПРЕДПРИЯТИЙ ЖЕЛЕЗОДОБЫВАЮЩЕЙ ПРОМЫШЛЕННОСТИ В СЕВЕРНОМ КАЗАХСТАНЕ

Д.Т. Конысбаева

В Северном Казахстане открытым способом добываются черные и цветные металлы, уголь и асбест. В местах добычи появляются техногенные субстраты в виде отвалов, сложенных смесью горных пород различного геологического возраста. Одним из гигантов казахстанской металлургии является Соколовско-Сарбайский горно-обогатительный комбинат в степной зоне Тургайской равнины на территории Кустанайской области. На Сарбайском руднике, входящем в состав этого комбината, имеются карьеры большой мощности. В настоящее время добыча железной руды ведется с глубины более 300 м открытым способом. Горные породы представлены контактными и покрывающими рудные тела. По времени образования покрывающие рудные тела породы относятся к меловому, третичному и четвертичному периодам. Стратиграфия покрывающих пород довольно однородная. Среди континентальных лессовидных четвертичных пород выделяются желто-бурые супеси, суглинки и глины. Под ними залегают неогеновые пески и супеси. Их подстилают токсичные, сильноокислые и засоленные породы третичного возраста морского происхождения: чеганские глины (тонкослоистые, жирные, плотные, тяжелые, сероземные); глинистые и кремнистые опоки серого цвета тасаранского отложения. Широко представлены отложения мелового возраста - белые кварцевые и серые пески, зеленоватые кварцево-глауконитовые пески, черные лигнитовые пески. Далее идут хлоротизированные, порфиритовые, ожелезненные глины и пески, бокситоносные супеси и глины.

Климат этого района резко континентальный. Температура в июне и в июле может повышаться до 40°С. В теплое время часто дуют ветры. Суховеи иссушают почву и растительность. Осадков бывает очень мало. Зимы холодные, малоснежные, с метелями. Снег обычно скапливается только в понижениях рельефа, либо в заветренных местах. Южные и западные склоны отвалов остаются без снега. Почвы представлены южными маломощными черноземами, темно-каштановыми почвами; часто встречаются солончаки, также солонцы, сформированные на засоленных, близко к поверхности залегающих третичных глинах.

Формирование наиболее старых отвалов Сарбайского рудника относится к 60-м годам. В то время методы селективной обработки пластов и складирования горных пород в отвалы еще не нашли широкого применения, а теперь изменить технологию добычи руд невозможно. Поэтому на отвалах отсутствуют слои породы, наиболее пригодные для произрастания растений. Отвалы, занимая большую площадь, оказывают неблагоп-

риятное воздействие на окружающие пространства вследствие сползания грунтов. Они подвержены водной и ветровой эрозии, в результате чего легкие частицы рыхлых пород, выносимые ветром с бортов, переходят в воздушную среду в виде пыли и разносятся в прилегающем пространстве. Если учесть, что рядом, буквально в 300 м от отвалов, находится Сарбайский поселок, становится очевидной необходимость улучшения условий жизни людей, живущих и работающих здесь, путем закрепления поверхности отвалов растительностью.

Объектом наших исследований послужил один из наиболее старых отвалов - Лиманский отвал Сарбайского рудника. Начало его формирования относится к 60-м годам; он создавался с помощью экскаваторов; с 1973 г. работы на нем прекращены. В период с 1958 по 1972 гг. в него уложено более 50 млн. м³ рыхлой вскрыши. Отвал двухъярусный: верхний ярус (площадь 65 га) сложен из смеси чеганской глины, опоки, неогеновых и меловых песков, не пригодных для произрастания деревьев и трав. Нижний ярус (площадь с откосами 69 га) сложен четвертичными отложениями, потенциально плодородными.

Возможны два пути закрепления отвалов растительностью: рекультивация и естественное зарастание. Растения могут произрастать в довольно широком диапазоне условий среды, трансформируя среду обитания, и образовывать детрит, участвующий в образовании почвы. Поэтому растения являются лучшими консерваторами отвалов. На Сарбайском руднике опытные работы по рекультивации проводились Э.Б. Тереховой и Т.С. Чибрик в конце 80-х и в начале 90-х годов. Однако рекультивационные работы в настоящее время для комбината признаны слишком дорогостоящими, и осуществление их экономически невозможно. В связи с этим комбинат пока ориентируется на естественное зарастание отвалов.

На формирование естественной растительности на поверхности отвалов оказывают влияние многие факторы, в том числе климатические условия района, свойства грунта отвала, характер растительности на прилегающих к отвалу участках. В местных условиях большое значение имеют напряженность температурного и водного режима на границе среды атмосфера-субстрат, неблагоприятные свойства грунтов, неравномерное распределение снежного покрова, резкая расчлененность поверхности. Такая среда предъявляет растениям жесткие требования на засухо-, морозо- и жароустойчивость, устойчивость к эрозии, способность переносить обнажение корневых систем и засыпание растений мелкоземом, солеустойчивость. Большая высота отвалов (до 40-50 м) препятствует заносу семян на внутренние участки.

Для получения общего представления о флоре и растительном покрове Лиманного отвала Сарбайского рудника было проведено рекогносцировочное обследование. Был выявлен видовой состав произрастающих здесь растений; установлены особенности размещения растительных сообществ. Затем основное внимание было уделено изучению этапов сукцес-

сий на участках, разных по времени появления обнаженного субстрата. Для характеристики растительности закладывались пробные площадки размером 10x10 м; описание сообществ проводилось по ярусам и подъярусам, был проведен учет обилия видов по Друде.

На отвале в настоящее время произрастает более 130-140 видов цветковых растений. Они относятся к 16 семействам; преобладающие семейства - астровые (23%), мятликовые (19%), а также маревые, бобовые (10-12%). Все растения, встреченные на отвале, входят в состав степных растительных сообществ, распространенных на прилегающей к отвалу территории, или относятся к числу сегетальных илиrudеральных сорняков. Среди них преобладают ксерофиты и мезоксерофиты.

Первичные растительные группировки на отвале состоят из 12-13 видов цветковых растений, включая одно-двухлетние сорняки и виды, пришедшие из прилегающих сообществ естественной растительности (*Atriplex nitens*, *Kochia prostrata* и др.). На 10-й год флористическое богатство возрастает до 35 видов. Сорные однолетние и двухлетние растения, слагающие пионерные растительные группировки, выпадают из состава. Формируются группировки без выраженного ярусного строения, в состав которых входят *Polygonum aviculare*, *Artemisia marschalliana*, *Berteroa incana*, *Medicago falcata*, *Melilotus albus*, *M.officinalis* и др. В дальнейшем польни и бобовые начинать приобретать ценообразующее значение. Из злаков обычны *Festuca sulcata* и *Calamagrostis epigeios*, заросли которых сосредоточены в понижениях рельефа. В углублениях микрорельефа встречается и *Chamerion angustifolium*. Проективное покрытие значительно выше, чем в первые годы сингенеза. Доля одно-двухлетних растений уменьшается, а многолетников возрастает. На грунтосмесях плоских поверхностей и в некоторых случаях на бортах отвала зарастание идет по классическому типу сингенетической сукцессии; от первичной пионерной группировки через стадию несомненной открытой простой группировки (*Polygonum aviculare* - *Melilotus officinalis* + сорное разнотравье). К началу второго десятилетия растительность приобретает характер сплошной многовидовой группировки. К этому времени видовой состав становится довольно устойчивым. К середине третьего десятилетия формируются сообщества, близкие к зональным. В их состав входят *Festuca sulcata*, *Heliotrichon deserorum*, *Stipa lessingiana*, *Melilotus albus*, *M.dentatus*, *Medicago falcata*, *Gypsophila paniculata*, *Veronica spicata*, *Potentilla intermedia*, виды рода *Artemisia* и др. Проективное покрытие достигает 70-80 %.

Однако поверхность отвала резко рассечена, что вызывает мозаичное распределение растительных группировок, находящихся на разных стадиях первичных сукцессий. Существенное влияние на зарастание отвала и распределение формирующихся сообществ оказывают элементы мезо- и микрорельефа (бугры, ярусы, гряды), а также экспозиция склона. Так, южный склон нагревается интенсивно, даже зимой, когда дуют южные и юго-западные ветры. На более холодном северном склоне на-

капливается снег глубиной до 50-55 см, тогда как южный склон почти обнажен от снега. На плоских участках снежный покров также неравномерен, сосредоточиваясь в понижениях между буграми, гребнями. Все это способствует более быстрому и энергичному зарастанию склонов и откосов северной ориентации по сравнению с южными склонами и повышенными формами рельефа.

Активный процесс зарастания наблюдается везде; так, например, на верхушках гряд и местами на откосах отвала, можно встретить участки с пионерной растительностью. Хотя такие участки занимают не более 8-10% площади, их присутствие весьма характерно. Это свидетельствует о том, что процесс сукцессий, образование новых фитоценозов продолжается. Однако некоторые участки Лиманного отвала по флористическому составу и структуре сообществ уже очень близки к сообществам степной растительности на прилегающей к отвалу территории.

На основании результатов проведенного исследования можно прийти к заключению, что естественное зарастание Лиманного отвала близится к завершению, и через некоторое время его можно будет использовать для формирования антропогенных ландшафтов (питомников, садовых участков и т.п.).

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВЛИЯНИЯ ВНУТРИВИДОВЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ НА РОСТ ОСОБЕЙ, ИСХОДЯ ИЗ ОЦЕНКИ СТЕПЕНИ ПЕРЕКРЫВАНИЯ ИХ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ УЧАСТКОВ ОБИТАНИЯ, НА ПРИМЕРЕ РЫЖЕЙ ПОЛЁВКИ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*)

К.В.Маклаков

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Выявление факторов, определяющих интенсивность роста и размножения особей, всегда было одной из главных задач экологии животных. Возможность формализации и математического представления влияния разных факторов на рост отдельной особи с энергетических позиций показана, например, в работах Ф.В.Кряжимского [1988, 1998]. В моей работе сделана попытка, применив численные методы обработки имеющихся полевых данных, обнаружить и описать ранее уже установленное влияние взаимодействий между особями внутри популяций на их рост.

При исследовании механизмов оптимизации структурно-функциональных характеристик популяции необходимо учитывать состояние и изменение её пространственной структуры как важных показателей использования энергетических ресурсов территории. Поэтому основной задачей в описа-

нии пространственной структуры популяций оседлых видов является оценка территорий, занимаемых каждым отдельным животным и несколькими животными, то есть общих территорий, исходя из которых можно судить о характере и степени взаимодействий между особями одной группы или между разными группами особей. Наиболее простым и доступным способом оценки взаимодействий между особями может быть определение степени перекрывания их индивидуальных участков обитания.

Единственным способом наблюдения, позволяющим отслеживать сразу большое количество мелких грызунов, не нанося им существенного вреда, является многократный отлов в живоловушки с мечением пойманых зверьков. Существует несколько методов определения площади индивидуальных участков по данным отловов на пробной площадке (рис.1).

1. Самый простой - это *Метод минимального расстояния*, когда границы участка обитания проводятся по координатам всех крайних ловушек, в которые ловилось животное.

2. *Пограничный метод*, или метод квадратов, когда каждой ловушке соответствует целый квадрат обитания, с центром в точке отлова и сторонами, равными расстоянию между ловушками.

Оба этих метода допускают любую форму участка, но не отражают степени посещаемости животными той или иной точки территории.

3. *Метод Танаки* [Tanaka,1972], основанный на обведении участка в виде эллипса, большой осью которого является наибольшее расстояние между крайними точками отлова, а малой - расстояние, равное наименьшей дистанции между перпендикулярами, проведёнными к большой оси от ловушек, расположенных в пределах участка, определённого методом минимального расстояния.

4. В 50-е годы американским экологом Колхуном [Colhoun, Casby,1958] был разработан первый *статистический метод*, предполагающий нормальное распределение встречаемости особи вокруг некоторой точки наибольшей активности, вычисленной, исходя из координат поимок, методом наименьших квадратов. В результате форма участка всегда предстает в виде круга.

5. М.Мазуркевич [Mazurkiewicz,1969] усовершенствовала метод Колхуна, что позволило представлять участки распределения вероятностей в виде эллипсов, повернутых под соответствующими углами относительно координат площадки.

Вышеперечисленные методы определения участка учитывают разную степень посещения животными разных точек пространства, но предполагают заданную форму участка.

6. В настоящее время находит применение *Метод ареального момента*, предложенный американскими экологами Диксоном и Чэмпменом [Dixon,Chapman, 1980], который заключается в вычислении, исходя из координат поимок, для любой точки пробной площадки величины, обратно



Рис.1. Участки обитания, определённые разными методами при одних и тех же координатах отлова.

пропорциональной вероятности встречаемости особи. В результате этого индивидуальный участок предстаёт в виде пространства вероятностей.

Ареальный момент, по существу, является обычным двумерным статистическим моментом, значение которого в каждой точке определяется как экспонента степени n суммарного расстояния от точки до элементов ареала. В общем виде значение ареального момента в точке j выглядит как

$$M'_n = \frac{1}{P} \int_A r^n dA,$$

где P - число наблюдений, а r - расстояние между точкой j и бесконечно малыми по площади элементами ареала dA .

$$M'_n = \frac{1}{P} \sum_{x=1}^P r_{jx}^n,$$

На практике интегрирование заменяется простым суммированием: где r_{jx} - расстояние между точкой j и точкой наблюдения (поимки) x .

$$\sqrt[n]{M'_{-1}} = \frac{1}{\frac{1}{P} \sum_{x=1}^P \frac{1}{r_{jx}}}.$$

Наименьшее из всех точек значение корня степени n из ареального момента в некоторой точке $\sqrt[n]{M'_{-1}}$ даёт два важных показателя: указы-

вает на средний центр активности и выражает дисперсию ареала особи. Например, если квадратный корень из наименьшего ареального момента второй степени $\sqrt{M'_2}$ даёт квадратичную дисперсию и указывает на средний арифметический центр активности, не всегда находящийся в пределах ареала, то более достоверное значение даёт корень минус первой степени $\sqrt{-M'_{-1}}$, указывающий на средний гармонический центр активности:

Основными достоинствами данного метода являются:

1) то, что форма участка не задана заранее, а выявляется, исходя из результатов вычислений;

2) метод ареального момента позволяет выявлять не один, а несколько «центров активности»;

3) следующим достоинством и одновременно недостатком метода является то, что границы участка определяются по произвольно выбранному критерию встречаемости, по которому каждая точка на пространстве площадки либо включается в участок обитания (если ареальный момент меньше некоторой величины), либо не включается (если ареальный момент больше). С одной стороны это неопределенность, а с другой - она даёт возможность выбирать и оперировать с разными значениями *критерия пограничности* для каждого участка.

Пограничное значение ареального момента может быть разным в зависимости от задач исследователя. Например, для пиков численности (меньше), когда индивидуальные участки уплотняются, и для спадов (больше), когда они, наоборот, расширяются; разный критерий участка должен быть для самок (меньше) и для самцов (больше), так как у последних территориальность выражена гораздо меньшей степени; в рамках одного участка: разный критерий для физического присутствия особи (меньше) и для её «информационного поля» (больше) и т.д.

Расчёт ареальных моментов на основании достаточно большого количества данных возможен только при использовании быстродействующей вычислительной техники. Метод ареального момента был реализован при разработке компьютерной программы «Ареал» на языке Borland Pascal для операционной среды Windows (с применением библиотек ObjectWindows и Borland Windows Custom Controls). Программа сравнивает участок контрольной особи с участками остальных особей и вычисляет площадь их пересечения.

Для проверки метода ареального момента использованы полевой материал, полученный Л.Н.Добринским, Ф.В.Кряжимским, Н.Л.Добринским, Ю.М.Малафеевым в окрестностях деревни Шигаево Шалинского района Свердловской области. Для примера приведены данные по рыжей полёвке (*Clethrionomys glareolus*) в августе в года пика и спада численности (1983

Таблица. Прирост массы особей за 4 месяца и степень перекрывания участков их обитания с участками других особей в августе

МЕТКА	август ГРУППА	08.83 ВЕС, Г	декабрь ГРУППА	12.83 ВЕС, Г	БЕСПОКОЙСТВО, м^2	ПРИРОСТ, КГ
80	FSN	13	FSN	12	254524	-0.00067
78	FSN	15	FSN	14	234536	-0.00057
42	FSN	14	FSN	14	177689	0
8	FSN	15	FSN	15	113727	0
84	FSN	13.5	FSN	14	133431	0.000303
115	MSN	16	MSN	17	163905	0.000505
32	MSN	14.5	MSN	16	212975	0.00082
158	FSN	13.5	FSN	15	75409.9	0.000878
61	MSN	14	MSN	15	165383	0.001618

Примечание: FSN - неразмножающиеся самки-сеголетки;
MSN - неразмножающиеся самцы-сеголетки

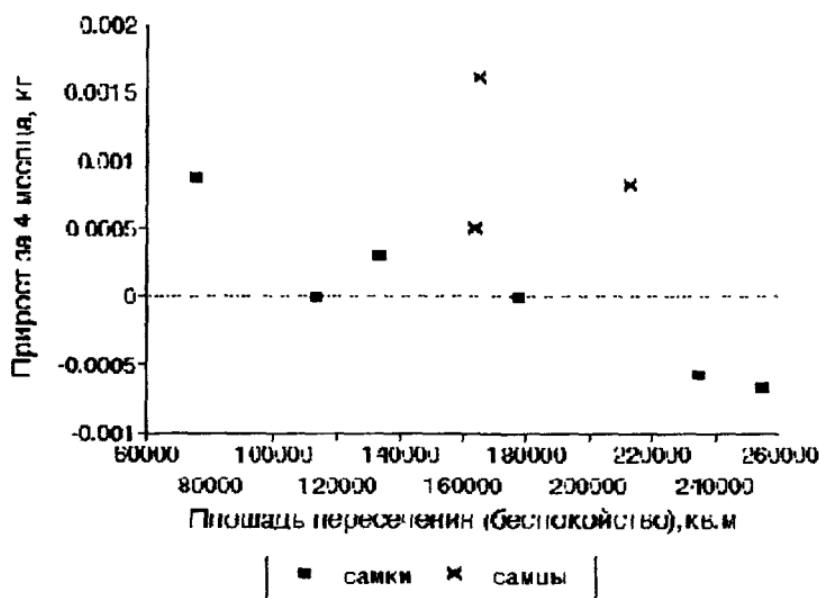


Рис.2. Зависимость между приростом и степенью перекрывания индивидуальных участков для самок и для самцов

и 1987 годы соответственно) В качестве критерия, ограничивающего индивидуальный участок обитания каждой особи, выбрано то значение ареального момента, которое дает площади участков, сравнимые с таковыми по данным прямых наблюдений за животными, мечеными родамином, в соответствующих условиях местообитаний [Никитина, 1961]

При спаде численности участки обитания распределены не равномерно по площадке, а скученно, животные стремятся к взаимодействию

В год пика численности наблюдается большой показатель взаимодействия при переуплотнении - многократное перекрывание индивидуальных участков. В этот год на пробной площадке удалось проследить судьбу 9 одновозрастных (6 самок и 3 самца) неразмножающихся особей рыжей полевки через 4 месяца после пика в августе (Табл.)

Результаты взвешивания животных в декабре месяце так соотносятся с результатами степени перекрывания их участков с участками других особей в августе (Рис 2)

Для самцов нельзя установить какое-либо влияние степени перекрывания индивидуальных участков на их рост

Однако для самок наблюдается отчетливая обратная зависимость между площадью перекрывания их участка с чужими участками (степенью беспокойства) и приростом за 4 месяца для каждой особи ($r_a = -0,93521$) (рис 2)

Такие закономерности и прежде выявлялись другими авторами и с помощью других методов как в лабораторных экспериментах на мелких грызунах, так и в ходе полевых исследований на водных млекопитающих [Scheffer, 1955] и мелких грызунах [Кряжимский, Малафеев, 1983]. Это подтверждает то, что метод ареального момента дает удовлетворительную оценку площади и конфигурации индивидуального участка для каждой особи, а значит, и степени взаимодействия между особями

ЛИТЕРАТУРА

- Кряжимский Ф В , Малафеев Ю М Внутрипопуляционная регуляция роста полевок-экономок в естественных условиях // Экология 1983 №5 С 69-74
- Кряжимский Ф В Факторы среды и оптимальная регуляция бюджетов времени и энергии у гомойотермных животных // Экологическая энергетика животных Свердловск УрО АН СССР 1988 С 5-33
- Никитина Н И Рыжие полевки // Итоги мечения млекопитающих М Наука 1980 С 189-219
- Colhoun J B , Casby J B Calculation of home range and density of small mammals // U S Public Health Monogr 1958 V 55 24p
- Dixon K R Chapman J A Harmonic mean measure of animal activity areas // Ecology 1980 V 61 №5 P 1040-1044
- Mazurkiewicz M Elliptical modification of the home range pattern // Bull Pol Acad Sci S1 11 1969 V 17 №7 P 427-431

Tanaka R. Investigation into the edge effect by use of capture-recapture data in a vole population // Res. Popul. 1972. V.13. P.127-151.

Scheffer V.B. Body size with relation to population density in mammals // J.Mammals. 1955. V.36, №4. P.493-515.

В ДЕТОКСИКАЦИИ ТЕЛЛУРИТА КАЛИЯ У БАКТЕРИЙ УЧАСТВУЕТ ГЛУТАТИОН

Н.Г. Музыка⁽¹⁾, А.П. Соломенский⁽²⁾

Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, г. Пермь

(1) Лаборатория физиологии микроорганизмов

(2) Лаборатория промышленной экологии и водной микробиологии

Введение

Соединения теллура находят широкое применение в современной промышленности. Вследствие высокой реакционной способности оксанионы теллурита (TeO_3^{2-}) представляют опасность для живых организмов. Механизм токсичности оксанионов теллурита в настоящее время не изучен; полагают, что он связан с их сильной окисляющей способностью. Известно, что некоторые виды бактерий, в том числе *Escherichia coli*, способны восстанавливать теллурит до менее токсичного металлического элементного теллура (Te^0), который накапливается внутри клеток. Недавно было установлено, что один из возможных защитных механизмов у бактерий во время теллуритного стресса связан с функционированием тиоловой редокс-системы (Turner *et al.*, 1995).

Главным небелковым тиолом в клетках многих грам-отрицательных бактерий, в том числе *A. calcoaceticus* и *E. coli*, является глутатион. Роль этого трипептида в клетках бактерий неоднозначна. Так, в одних случаях было показано участие глутатиона в защите бактерий от целого ряда токсичных воздействий, в том числе ионизирующей радиации (Morse, Dahl, 1978), действия солей ртути, мышьяка и других токсичных соединений (Owens, Hartman, 1986). В других исследованиях, проведенных на *E. coli*, было обнаружено усиление токсичности соединений хрома (VI) в присутствии глутатиона (Liu, Dixon, 1996). Несмотря на то, что глутатион, как полагают, является одним из основных защитных агентов от окислительных воздействий, мутанты *E. coli*, не способные его синтезировать, не обнаруживали повышенной чувствительности к окислительному стрессу, индуцированному перекисью водорода (Greenberg, Demple, 1986). В нормальных условиях мутанты *E. coli*, дефицитные по глутатиону, как широко известно, показывают такую же скорость роста, как и у родительского штамма. Таким образом, чтобы оценить роль глутатиона в

клетках бактерий, по-видимому, требуется детальное исследование его функций в каждом рассматриваемом случае.

Целью данной работы было изучение изменений уровня внутриклеточного глутатиона при действии K_2TeO_3 на выделенный из природных источников штамм *Acinetobacter calcoaceticus* IEGM 549 и штамм *E.coli* AB 1157.

Материалы и методы

Штамм бактерий *A.calcoaceticus* IEGM 549 был выделен авторами из сточных вод промышленного происхождения. Бактерии *A.calcoaceticus* и *E.coli* культивировали на установке для выращивания микроорганизмов УВМТ 12-250.

Концентрацию K_2TeO_3 в среде культивирования определяли согласно методике Tigray *et al.* (1992). Поглощение теллурита клетками находили по его элиминации из среды. Глутатион определяли по методу Tietze (1969), белок по методу Lowry (1951). Все представляемые данные являются результатом по крайней мере трех независимых определений.

Результаты и обсуждение

Добавление K_2TeO_3 к растущим клеткам *A.calcoaceticus* приводило к снижению его концентрации в среде. Как мы установили, бактерии оказались способными элиминировать до 50 мкг / мл TeO_3^{2-} за 12-24 часа, оставаясь при этом жизнеспособными.

Используемая концентрация 15 мкг / мл K_2TeO_3 полностью ингибировала рост *A.calcoaceticus* в течение всего времени эксперимента. Скорость поглощения теллурита была постоянной, клетки приобретали характерную черную окраску, что свидетельствовало об образовании элементного теллура. Одновременно с поглощением и восстановлением оксианионов TeO_3^{2-} уровень внутриклеточного глутатиона постепенно снижался и через 45 минут составил 33% относительно необработанных клеток (10.7 мкМ / г белка и 32.6 мкМ / г белка, соответственно) (рис.1). В дальнейшем уровень глутатиона в обработанных теллуритом клетках практически не изменялся.

Ранее было показано, что клетки *E.coli* способны восстанавливать оксианионы TeO_3^{2-} (Tigray *et al.*, 1995). В исследованиях, выполненных на *E.coli*, мы также наблюдали почернение клеток во время экспозиции с K_2TeO_3 , что свидетельствовало о наличии TeO_3^{2-} и Te^0 активности. Как и в случае с *A.calcoaceticus*, было обнаружено значительное снижение уровня внутриклеточного глутатиона при действии теллурита калия. Фактически, через 30 мин после действия 2 мкг / мл K_2TeO_3 уровень глутатиона в клетках *E.coli* понизился с 13.9 мкМ / г белка до нуля.

У *A.calcoaceticus* доза 0.1мМ NEM (N-этилмалеимид) вызывала временное ингибирование роста, который возобновился через 45 минут (рис.1). Содержание глутатиона в клетках, обработанных NEM, через 15

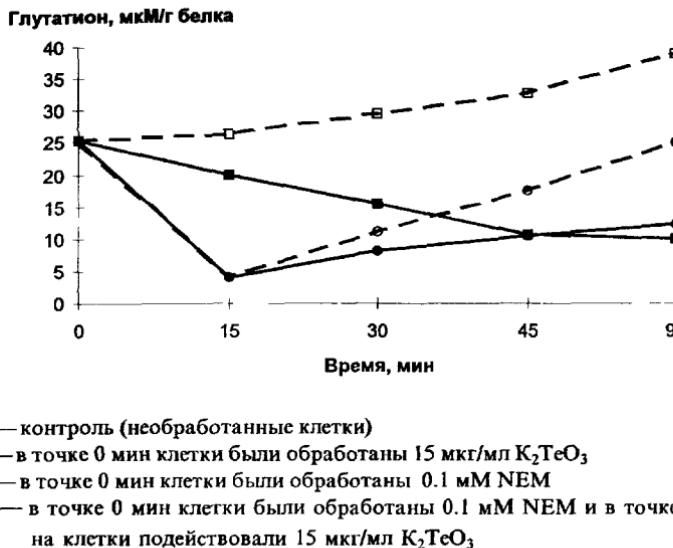


Рис. 1. Влияние 15 мкг/мл теллурита калия на уровень внутриклеточного глутатиона у *A.calcoaceticus*

мин. составило 15% по сравнению с контролем (необработанные клетки) (4 мкМ / г белка и 26.3 мкМ / г белка, соответственно) (рис.1). После этого в клетках, обработанных NEM, содержание глутатиона постепенно восстановилось и к концу опыта достигло первоначального уровня. Снижение уровня глутатиона в обработанных NEM клетках связано со способностью этого реагента связывать свободные SH-группы.

Было обнаружено, что клетки *A.calcoaceticus*, на которые воздействовали 15 мкг/ мл K₂TeO₃ в присутствии 0.1мM NEM поглотили из среды меньше теллурита, чем клетки, экспонированные одним K₂TeO₃ (2.4 мкг TeO₃²⁻ / г белка и 5.9 мкг TeO₃²⁻ / г белка, соответственно). По всей видимости, это связано с тем, что NEM влияет на транспортные функции.

Обработка 15 мкг / мл K₂TeO₃ через 15 мин после действия NEM не вызывала дальнейшего снижения уровня внутриклеточного глутатиона у *A.calcoaceticus* (рис.2). Содержание глутатиона в клетках, обработанных теллуритом и NEM было 12.5 мкМ / г белка, а в клетках, обработанных только NEM 25 мкМ / г белка.

В опытах с использованием бесклеточного гомогената *A.calcoaceticus* было установлено, что способность бактерий восстанавливать оксианионы TeO₃²⁻ обратно пропорциональна действующей дозе NEM (данные не представлены).

В настоящее время точные биохимические механизмы устойчивости к теллуриту не изучены. Нами получены данные что *A calcoaceticus* способен восстанавливать теллурит. Мы подтвердили обнаруженную ранее Turner *et al* (1995) способность *E coli* восстанавливать оксианионы TeO_3^2 .

В представленной работе мы наблюдали, что во время поглощения и восстановления теллурита в клетках обоих видов исследуемых бактерий происходит значительное снижение уровня общего глутатиона. Одним из возможных механизмов защиты от стресса, индуцируемого действием K_2TeO_3 может быть детоксикация через восстановление оксианионов TeO_3^2 в менее токсичный Te^0 . Привлекательным агентом на эту роль является глутатион. Глутатион (GSH) способен непосредственно восстанавливать теллурит до элементного теллура *in vitro*. Эта реакция может быть одним из способов внутриклеточной модификации оксианионов TeO_3^2 . В пользу этого предположения свидетельствуют данные, полученные Turner *et al* (1995), которые обнаружили, что мутанты *E coli*, не способные синтезировать глутатион, имели повышенную чувствительность к теллуритному стрессу. Полученные в представленной работе данные позволяют предположить, что одной из основных защитных функций глутатиона является его участие в восстановлении теллурит-оксианионов. Поскольку глутатион выполняет в клетках бактерий различные функции, то, помимо прямого взаимодействия с теллуритом, он может быть задействован в защите против TeO_3^2 и опосредованно.

ЛИТЕРАТУРА

- Greenberg J Demple B Glutathione in *Escherichia coli* is dispensible for resistance to H_2O_2 and gamma radiation // *J Bacteriol* 1986 V 168 № 2 P 1026-1029
- Liu S, Dixon K Induction of mutagenic DNA damage by chromium (VI) and glutathione // *Env Mol Mutagenesis* 1996 V 28 P 71-79
- Lowry O H, Rosenbrough N J, Farr A R, Randall R Protein measurement with the Folin-Phenol reagent // *J Biol Chem* 1951 V 193 P 263-275
- Morse M L Rolf H Dahl Cellular glutathione is a key to the oxygen effect in radiation damage // *Nature* 1978 V 271 P 660-662
- Owens R A Hartman P E Glutathione a protective agent in *Salmonella typhimurium* and *Escherichia coli* as measured by growth and delay assays // *Env Mutagenesis* 1986 V 8 P 659-673
- Tietze F Enzymic method for quantitative determination of nanogram amounts of total and oxidized glutathione Application to mammalian blood and other tissues // *Anal Biochem* 1969 V 27 P 502-522
- Turner R J, Weiner J H, Taylor D E Use of diethyldithiocarbamate for quantitative determination of tellurite uptake by bacteria // *Anal Biochem* 1992 V 204 P 292-295

Turner R.J., Weiner J.H., Taylor D.E. The tellurite-resistance determinants of *AtehB* and *klaA*₁*BteB* have different biochemical requirements // Microbiology (UK). 1995. V. 141. P.3133-3140.

ПОЛЮТАНТЫ В РАЦИОНАХ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ, ОБИТАЮЩИХ В ГРАДИЕНТЕ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ

C.B. Суморокова (Мухачёва)

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Накопление загрязнителей у животных из природных популяций характеризуется видовой специфичностью. Полагают, что при равных уровнях поллютантов во внешней среде неодинаковое содержание последних в организмах обусловлено различиями в экологии, прежде всего, особенностями питания. Однако, литературные данные о роли рациона в накоплении тяжелых металлов мелкими млекопитающими противоречивы и не позволяют говорить о четких закономерностях (Безель и др., 1984; Ефимов, 1991; Майорова, 1996; Мухачева, 1996; Jefferies, Fresh. 1972; Smith, Rogstad, 1982; Denneman, 1990 и др.).

Основной целью настоящей работы было изучить характер концентрирования загрязнителей и факторы, оказывающие влияние на уровни накопления приоритетных поллютантов в рационах разных видов мелких млекопитающих из симпатических популяций, обитающих в градиенте техногенного загрязнения среды.

Материалы и методы

В ходе исследований было проанализировано содержимое желудков 8 видов мышевидных грызунов и насекомоядных, обитающих на разном удалении от медеплавильного комбината (Средний Урал). Животных отлавливали на протяжении бесснежного периода в 1990-1997 гг., в трех зонах техногенной нагрузки: импактной (0-3 км от факела выбросов), буферной (3-5 км) и фоновой (в 20 км от источника эмиссии). Подробное описание участков исследования было дано нами ранее (Мухачева, 1996; Мухачева, Лукьянов, 1997). Для массового сбора животных использовали метод ловушко-линий, давилки устанавливали по 50-100 шт. на 3-5 суток. У отловленных особей по стандартным методикам определяли вид, пол и возраст.

С учетом специфики питания животные были объединены в 4 группы: преимущественно семеноядные (лесные мыши *P. Apodemus*); животные

Таблица 1. Общее количество проанализированных образцов (1990-1997 гг..)

Изученная группа	Зона техногенной нагрузки		
	импактная	буферная	фоновая
p. <i>Apodemus</i>	75	24	20
p. <i>Clethrionomys</i>	138	198	221
p. <i>Microtus</i>	4	10	14
p. <i>Sorex</i>	5	3	9
Всего образцов:	222	235	264

со смешанным рационом (лесные полевки p.*Clethrionomys*); преимущественно зеленоядные (серые полевки p.*Microtus*) и насекомоядные (землеройки-бурозубки p.*Sorex*). Содержимое желудков высушивали до абсолютно-сухого веса в лабораторных условиях, далее образцы подвергали озолению методом мокрой минерализации с концентрированной азотной кислотой. Для оценки уровней накопления приоритетных поллютантов (свинец, кадмий, медь, цинк) в рационах изученных видов мелких млекопитающих использовали метод атомно-абсорбционной спектроскопии. Объем исследованного нами материала представлен в таблице 1.

Результаты и обсуждение

Сравнительный анализ рационов представителей 4 групп мелких млекопитающих, отличающихся по типу питания и интенсивности метаболизма и совместно обитающих на разном удалении от медеплавильного комбината, показал существенные различия в поступлении меди, цинка, кадмия и свинца в организмы зверьков с кормом. Так, например, уровни накопления свинца в кормовых объектах животных одного и того же вида, отловленных в непосредственной близости от источника эмиссии (в импактной зоне) и на фоновой территории отличались у представителей рода *Microtus* почти в 10 раз, для лесных полевок p.*Clethrionomys* - колебания достигали 5-кратных различий, для p.*Sorex* и p.*Apodemus* зарегистрированы изменения в 3-3,5 раза соответственно (рис. 1).

Для интегральной оценки поступления поллютантов в организмы мелких млекопитающих с кормом мы использовали показатель суммарной токсической нагрузки, представляющий собой функцию концентраций приоритетных поллютантов в пищевых рационах животных (Мухачева, Безель, 1995). За единицу была принято среднее значение уровней

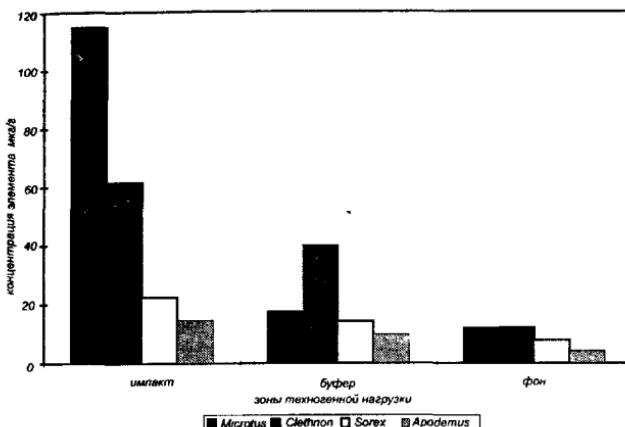


Рис. 1 Уровни накопления свинца в пищевых рационах мелких млекопитающих из симпатических популяций загрязненных и фоновых территорий,

накопления 4 изученных элементов, выступающих в качестве маркеров токсической нагрузки, зарегистрированное в содержимом желудков лесных мышей на фоновой территории. Результаты расчетов показывают, что в целом по шкале накопления животные распределились следующим образом: максимальные уровни загрязнителей отмечались у зеленоядных серых полевок (р. *Microtus*), минимальные - у семеноядных лесных мышей (р. *Apodemus*). Лесные полевки (р. *Clethrionomys*) и землеройки-буровушки (р. *Sorex*) занимали по шкале накопления промежуточное положение.

Для оценивания вклада факторов, оказывающих воздействие на концентрацию изученных поллютантов в рационах мелких млекопитающих использовали данные по рыжей полевке (около 500 определений для каждого элемента), применяя метод трехфакторного дисперсионного анализа (табл. 2).

Результаты трехфакторного дисперсионного анализа (с постоянными эффектами) концентраций тяжелых металлов в содержимом желудков особей рыжей полевки, отловленных в градиенте техногенного загрязнения среды. Фактор А - расстояние до источника эмиссии; фактор В - пол животных; фактор С - возраст особей

В качестве основных факторов рассматривали поло-возрастные особенности животных и качество среды обитания.

Результаты дисперсионного анализа свидетельствуют о том, что концентрации рассмотренных поллютантов в рационах особей рыжей полевки в первую очередь определяются качеством среды обитания (уровнем загрязнения местообитаний): при удалении от факела выбросов они закономерно уменьшаются. Значимых различий в уровнях накопления загрязнителей в содержимом желудков зверьков разного пола зарегистрирова-

Таблица 2. Уровень значимости эффектов по F-критерию для особей рыжей полевки. Средний Урал, 1990-1997 гг.

Изученный элемент	Факторы и их взаимодействие						
	A	B	C	AB	BC	AC	ABC
Свинец	***	-	**	-	-	-	-
Кадмий	***	-	**	-	-	-	-
Медь	***	-	***	-	-	**	*
Цинк	***	-	**	-	-	-	-

Уровень статистической значимости отличий по F-критерию:

*** $p \leq 0,001$ ** $p \leq 0,01$ * $p \leq 0,05$

но не было. Это свидетельствует об отсутствии специфики в кормовом спектре животных этих демографических групп.

В то же время были отмечены существенные различия в концентрациях тяжелых металлов в рационах рыжих полевок разных возрастных групп. Характерной чертой наблюдавших нами возрастных отличий в содержании тяжелых металлов в рационах (зарегистрированных для всех 4 элементов) было значительное повышение уровней поллютантов у половозрелых особей (как перезимовавших, так и прибывших) в сравнении с неполовозрелыми сеголетками.

Вероятными причинами отмеченных различий, на наш взгляд, могут служить, во-первых, сезонные вариации в содержании поллютантов в кормовых объектах рыжих полевок, во-вторых - неодинаковая структура рациона у зверьков разных возрастных групп, о чем свидетельствуют литературные сведения (Европейская рыжая полевка, 1980). Имеющиеся в нашем распоряжении материалы не позволяют проанализировать влияние последнего аспекта, хотя, очевидно, что он вносит определенный вклад в наблюдаемые нами возрастные отличия. В связи с этим были проанализированы только сезонные изменения концентраций изученных элементов в рационах рыжих полевок: весной (в апреле-мае), летом (в июле) и осенью (в сентябре-октябре).

Для всех рассмотренных поллютантов были получены сходные результаты. Проиллюстрируем их на примере свинца (рис.2).

Из рисунка видно, что максимальные концентрации этого токсиканта во всех зонах техногенной нагрузки были отмечены в весенний период. К осени уровни накопления свинца в рационах существенно снижают-

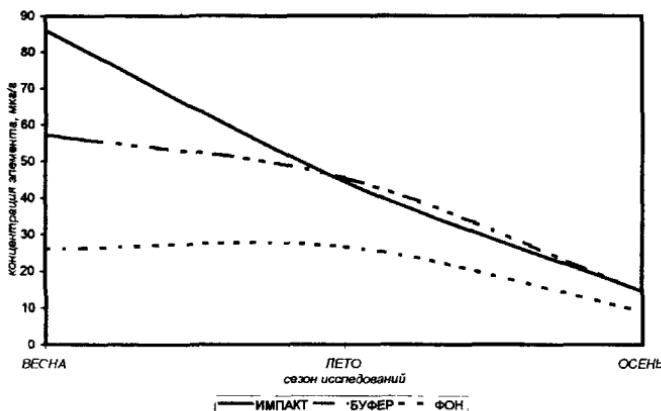


Рис.2 Изменение концентрации свинца в кормовых объектах рыжей полевки в градиенте техногенного загрязнения среды на протяжении беснежного сезона.

ся. Именно в этот период основную долю в уловах составляют неполовозрельные сеголетки. В то же время перезимовавшие зверьки и молодняк первых когорт потребляют тяжелые металлы с кормовыми объектами и в весенне-летний период, составляя основную массу в отловах на протяжении этих сезонов. Снижение концентраций поллютантов, на наш взгляд, обусловлено повышенной аккумуляцией загрязнителей в течение зимы в объектах биоты и снеге (а также позднее в талых водах) и постепенном вымывании поллютантов на протяжении беснежного периода.

Таким образом, полученные данные позволяют сделать вывод о том, что уровни накопления поллютантов в рационах мелких млекопитающих определяются рядом факторов, среди которых особенно выделяются следующие: специфика питания, качество среды обитания, возраст животных, а также сезонные особенности концентрирования поллютантов в кормовых объектах.

ЛИТЕРАТУРА

- Безель В.С., Садыков О.Ф., Тестов Б.В., Мокроносов А.А. Накопление свинца мышевидными грызунами в природных популяциях // Экология, 1984. №6, С.25-31.
- Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1975. 352 с.
- Ефимов Н.Н. Геохимическая нагрузка на животный организм в условиях техногенного загрязнения тяжелыми металлами // Биогеохим. ореолы рассеяния хим. элементов в экосистемах Дал. Востока. АН СССР ДВО. Владивосток, 1991 С.36-50.

- Майорова Л Н Содержание тяжелых металлов в живых организмах республики Мордовия Вопр мед -биол наук Сб ст по матер науч конф «32 Евсевьевские чтения» Саранск, 16-17 апр , 1996 Саранск, 1996 С 83-85
- Мухачева С В Экотоксикологические особенности и структура населения мелких млекопитающих в градиенте техногенного загрязнения среды Автореф дис канд биол наук Екатеринбург, 1996 25 с
- Мухачева С В , Бузель В С Уровни токсических элементов и функциональная структура популяций мелких млекопитающих в условиях техногенного загрязнения (на примере рыжей полевки) // Экология 1995, №3 С 237-240
- Мухачева С В , Лукьянин О А Миграционная подвижность населения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Schreber, 1780) в градиенте техногенных факторов // Экология 1997 №1, С 34-39
- Denneman Wim D A comparison of the diet of two *Sorex araneus* populations under different heavy metal stress // Acta theriol , 1990, 35, №1-2 P 25-38
- Jefferies J D , Fresh M C Lead concentrations in small mammals trapped on roadside vergesand field sites // Environ Pollut 1972 Vol 172, №3 P 147-182
- Smith G J , Rogstad O J Small mammal heavy metal concentration from mined and control sites // Environ Pollut 1982 Vol 28, №2 P 121-134

МОДЕЛЬ НАГРУЗОЧНОГО ЛУЧЕВОГО ТЕСТА НА АДАПТАЦИЮ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ К РАДИАЦИОННОЙ СРЕДЕ

A.A.Нифонтова, Н.М.Сидоренко, С.Б.Владимирская

*Уральский государственный университет,
Институт экологии растений и животных УрО РАН, г Екатеринбург*

Повышенную радиорезистентность животных, обитающих на радиоактивно загрязненных территориях, обычно выявляют с помощью однократной добавочной лучевой нагрузки (Илиенко, Крапивко, 1986; Григоркина, Любашевский, 1996). Мы считаем, что для решения этой задачи более адекватно использовать пролонгированное облучение. Изучение клеточно-тканевых процессов, в свою очередь, может дать представление о механизмах, идущих в организме при таком виде облучения

Материалы и методика

В исследовании было использовано 46 лабораторных половозрелых мышей, аутбредных и линии СВА. Животных подвергали пролонгированному облучению на экспериментальной установке ГУТ Со-1200 при дозовой нагрузке 300 Р/сут и забивали на 2, 4, 7, 8, 10 или 11-е сутки от начала эксперимента. В пробах красного костного мозга и тимуса подсчитыва-

ли общую клеточность. Внутренние паренхиматозные органы, кишечник и головной мозг фиксировали в 10% нейтральном формалине. Проводка велась по стандартным гистологическим методикам (заливка в парафин) (Смирнова, 1962). Срезы толщиной 7-8 мкм окрашивали гематоксилин-эозином. Для анализа глубины поражения эпителия кишечника проведён подсчёт числа эпителиальных клеток по средней линии крипты и ворсинки. Контроль: интактные мыши и облучаемые до гибели последнего животного в группе. Для всех животных регистрировали суточные изменения веса. Результаты обработаны статистически по t-критерию Стьюдента.

Результаты и обсуждение

При выбранном режиме облучения гибель беспородных животных происходила с 8-х по 12-е сутки, мышей линии СВА - с 8-х по 11-е, накопленная доза при этом составила 22 – 34 Гр и 22 – 31 Гр для беспородных и СВА соответственно, без достоверных различий между ними (рис. 1).

Падение веса животных происходило постепенно, и к концу опыта составило 59 – 62 % от исходного (рис. 1).

Опустошение красного костного мозга и тимуса (рис. 2 и 4) шло в два этапа: 0 – 7 сутки (0 – 21 Гр) и 8 – 12 сутки (21 – 36 Гр). Судя по глубине поражения кроветворной ткани и совпадению начала вымирания мышей со вторым этапом падения клеточности, можно сделать вывод, что определяющим в гибели животных является развитие костномозгового синдрома.

Повреждение клеток эпителия слизистой оболочки 12-типерстной кишки, в зависимости от накопленной дозы, происходило с постоянной скоростью, и к концу облучения составило 48,9 % от контроля для аутбредных мышей и 44 % – для мышей линии СВА (без достоверных различий между ними).

Морфологическое исследование внутренних органов показало разную степень их повреждения. Методом световой микроскопии были найдены следующие изменения:

1) селезёнка: лимфоидные фолликулы сильно опустошены, без чётких границ, понижение количества ядерных элементов в красной пульпе;

2) кишечник: заметное уменьшение длины ворсинок и крипт, повреждение их эпителия с частичным опустошением крипты;

3) семенники: уменьшение слоя сперматогенного эпителия при визуально неизменном количестве сперматозоидов, отёчность интерстициальной ткани;

4) надпочечники: уменьшение и деструкция мозгового слоя, увеличение размеров пучкового слоя за счёт клубочкового и сетчатого слоёв, множественные кровоизлияния, что соответствует гистологической картине, характерной для стресса;

5) лёгкое: множественные кровоизлияния, в некоторых местах обширные;

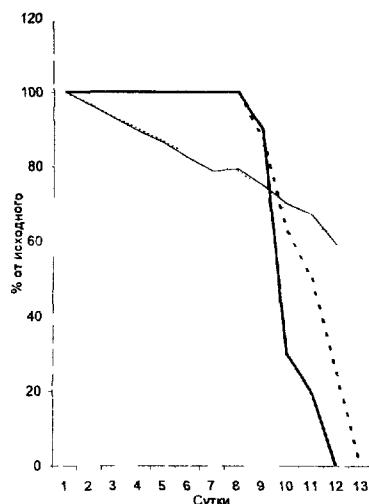


Рис 1 Динамика выживаемости и массы тела мышей облученного контроля

б/пор — CBA (вес)
— б/пор — CBA (выживаемость)

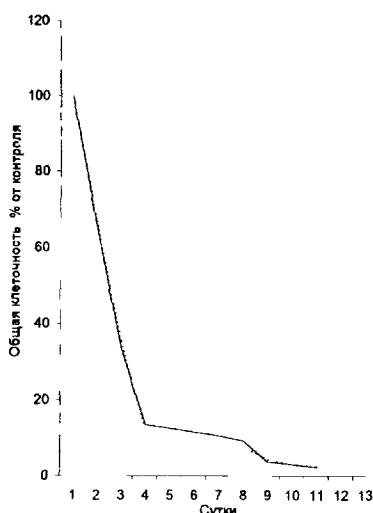


Рис 2 Динамика общей клеточности красного костного мозга у мышей при хроническом облучении 300 Р/сут

б/пор — CBA

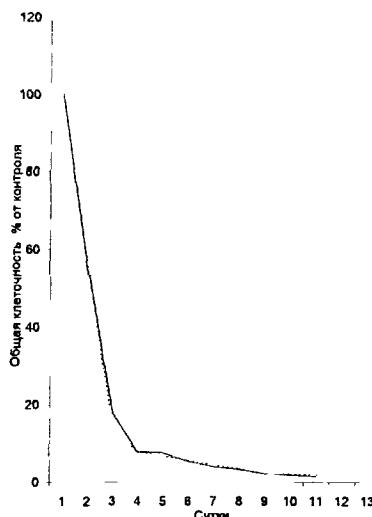


Рис 3 Динамика общей клеточности тимуса у мышей при хроническом облучении 300 Р/сут

б/пор — CBA

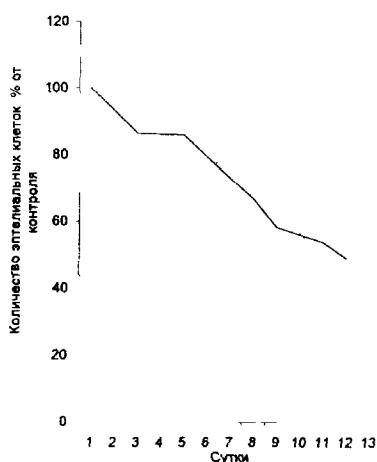


Рис 4 Динамика количества эпителиальных клеток по средней линии ворсинки и крипты в слизистой оболочке 12 типерстной кишки у мышей при хроническом облучении 300 Р/сут

б/пор — CBA

6) печень: дискомплексация долек, неравномерный пикноз и набухание ядер, увеличение размеров внутридолльковых желчных протоков, единичные мелкие кровоизлияния;

7) головной мозг: многочисленные экстравазаты, особенно крупные в мозжечке и под мозговыми оболочками.

Таким образом, анализ приведённых данных по динамике изменений в кроветворной системе и гистологической картине внутренних органов мышей, подвергнутых хроническому облучению, позволяет заключить, что причиной их смерти является, главным образом, поражение кроветворения. Сопутствующее поражение внутренних органов, по-видимому, отягощает развивающийся костномозговой синдром.

ЛИТЕРАТУРА

1. Илиенко Н.И., Крапивко Т.П. Экология животных в радиационных биогенозах. Институт Северцова. 1986. С. 86 – 166.
2. Григоркина Е.Б., Любашевский Н.М. К вопросу о радиорезистентности грызунов, обитающих на загрязнённых территориях Урала // IV Международный симпозиум «Урал атомный, Урал промышленный». Екатеринбург, 1996. С. 18 – 21.
3. Смирнова И.Б. Цитологический анализ изменений слизистой оболочки тонкого кишечника мыши, вызванных общим рентгеновским облучением // Радиобиология. 1962. Т.2, №6. С. 897 – 902.

ДОМАШНИЕ ЖИВОТНЫЕ ВЕРХОТУРЬЯ

И.Н. Подопригора

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Археозоологический материал является одним из основных источников в изучении фауны крупных млекопитающих в голоцене. До настоящего времени на территории Урала и Западной Сибири не было известно местонахождений костных остатков, датируемых 17 - 19 вв. При раскопках города Верхотурья, проводимых в рамках программы «Возрождение Верхотурья» впервые обнаружен материал данного периода. Значительный объем археозоологического материала - более 7000 костных фрагментов - является редким исключением в ряду изученных памятников эпохи средневековья.

Материал представлен выборками различной величины, собранными из двух раскопов на территории Верхотурского Кремля. Раскоп 1 содержит культурный слой 17 - 19 вв; раскоп 2 - слои 17 - 18 вв. Раскоп 1 вскрыт четырьмя условными горизонтами, раскоп 2 - пятью. Анализ со-

Таблица 1. Видовой состав. Раскоп 1.

Вид	Горизонт 1		Горизонт 2		Горизонт 3		Горизонт 4	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
заяц беляк	4	0.4	—	—	—	—	—	—
лось	19	1.5	15	1.5	8	2.6	—	—
сев. олень	1	0.1	1	0.1	—	—	1	0.3
корова	922	72.3	753	74.8	216	70.6	275	82.3
овца	193	15.1	118	11.7	33	10.8	12	3.6
свинья	135	10.6	120	11.9	49	16.0	46	13.8
Mammalia ind.	198	—	148	—	34	—	32	—
Aves ind.	93	—	75	—	28	—	20	—
Pisces ind.	40	—	39	—	12	—	6	—
Всего	1605	100	1269	100	380	100	392	100

Таблица 2. Видовой состав. Раскоп 2.

Вид	Горизонт 1		Горизонт 2		Горизонт 3		Горизонт 4		С	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
лось	16	1.0	10	1.1	1	0.2	1	0.3	1	0.5
сев. олень	2	0.1	2	0.2	—	—	—	—	—	—
корова	1043	66.6	565	62.0	418	71.2	241	84.0	1083	82.8
овца	198	12.6	152	16.6	71	12.1	20	7.0	21	9.5
свинья	303	19.4	182	20	96	16.3	24	8.4	16	7.2
лошадь	4	0.5	1	0.1	1	0.2	1	0.3	—	—
кролик	—	—	1	0.1	—	—	—	—	—	—
Mammalia ind.	250	—	72	—	54	—	9	—	—	—
Aves ind.	165	—	112	—	59	—	1	—	1	—
Pisces ind.	66	—	20	—	6	—	—	—	—	—
Всего	2047	100	1117	100	706	100	297	100	222	100

бранного материала выявил видовой состав, представленный в таблицах 1 и 2.

Основная масса костных остатков диких видов принадлежит лосю. Практически все найденные кости являются фрагментами межчелюстных костей, что, вероятно, говорит об использовании в пищу лосиных губ. Кроме межчелюстных костей, единично встречены остатки межчелюстных костей, фрагменты метаподий и сошники.

Определено семь фрагментов костей северного оленя - остатки межчелюстных костей и метаподий. Найден фрагмент метаподии, принадлежащий лесной форме северного оленя.

В раскопе I найдены четыре кости зайца беляка. В целом, видовой состав диких животных не отличается от состава териофауны, известного для этого времени.

Абсолютное большинство костных фрагментов принадлежит домашним животным. Первое место по количеству костных остатков занимает крупный рогатый скот. В общей сложности исследовано 4832 фрагмента из раскопов I и 2, происходящих минимально от 169 особей. Судя по многочисленности остатков, крупному рогатому скоту принадлежала ведущая роль в питании. Целые черепа в выборке отсутствуют. Остатков комоловых особей не найдено, что позволяет отнести крупный рогатый скот Верхнотурья 17 - 19 веков к группе рогатых пород. Характерно большое количество целых не разрубленных метаподий.

На втором месте стоят кости домашних свиней. Определена 971 кость, минимально от 68 особей; отмечены различия в соотношении отделов скелета по раскопам: основная масса костных остатков из верхних горизонтов раскопа 2, датируемых 18 веком, приходится на ребра и позвонки; в раскопе I - 19 век, кости данного вида распределены более равномерно.

Обнаружено 818 костных фрагментов, принадлежащих овце, минимально от 93 особей. Характерно наличие большого количества нижних челюстей, большая часть которых принадлежит молодым особям.

Найдено несколько костей, принадлежащих лошади. Судя по отсутствию костей в кухонных остатках, лошадиное мясо в пищу не употребляли.

Впервые из памятника средневековья на территории Урала и Западной Сибири выявлены костные остатки домашнего кролика.

ЛИТЕРАТУРА

- Петренко А.Г. Древнее и средневековое животноводство Среднего Поволжья и Предуралья. М.: Наука, 1984. 174 с.
- Цалкин В.И. К истории животноводства и охоты в Восточной Европе. М., 1962. 140 с.
- Цалкин В.И. Древнейшие домашние животные Восточной Европы. М.: Наука, 1970. 230 с.

ЧАСТОТА ХРОМОСОМНЫХ НАРУШЕНИЙ У ЧЕТЫРЕХ ВИДОВ ГРЫЗУНОВ ИЗ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ СРЕДНЕГО И ЮЖНОГО УРАЛА

О.В.Полянина, Л.Э.Ялковская

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Спонтанный мутационный процесс играет важную роль в эволюции. Изучение закономерностей этого процесса необходимо для правильной оценки интенсивности индуцированного мутагенеза.

В настоящее время имеется большое количество работ по изучению спонтанного мутационного процесса у растительных объектов и некоторых лабораторных животных, в культуре клеток млекопитающих, в том числе человека. Что касается природных популяций, накоплены лишь разрозненные данные о спонтанных частотах хромосомных aberrаций у животных с контрольных территорий в исследованиях индуцированного мутагенеза. Когда говорят о спонтанном мутагенезе, имеется в виду постоянное действие на наследственные структуры таких естественных факторов, как собственные метаболиты организма, радиационный фон, УФ излучение солнца и т.д. Однако, из-за глобального загрязнения биосфера, антропогенный фактор исключить невозможно. Поэтому, когда речь идет о природных популяциях, вместо термина «спонтанные частоты» корректнее использовать термин «фоновые частоты» (Гилева, 1997).

Для Уральского региона проблема выбора контрольных территорий и популяций, не затронутых действием антропогенного фактора, стоит весьма остро. Поэтому, при проведении эколого-генетического мониторинга ряда районов и областей Урала с помощью диких и синантропных грызунов, а также для изучения закономерностей естественного мутирования в природных популяциях, важно иметь информацию о фоновых частотах хромосомных нарушений у грызунов этого региона.

С этой целью нами изучена частота хромосомных нарушений в kostном мозге у четырех видов грызунов: рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*), обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*), обыкновенной слепушонки (*Ellotis talpinus*) и лесной мыши (*Apodemus sylvaticus*) из природных популяций Среднего и Южного Урала.

Для исследований были выбраны районы Свердловской области, которые, по данным Областного комитета охраны природы, являются наиболее чистыми - это Шалинский и Талицкий районы. Относительно благополучными в экологическом плане являются окрестности д.Айттарка, расположенной вблизи Оренбургского заповедника. В Челябинской области исследования проводились в окрестностях станции «3 разъезд» (направление от Челябинска к Каменску-Уральскому). У всех животных, кроме рыжих полевок, проведен анализ печени на содержание ряда тяже-

льых металлов, концентрации которых находятся в пределах нормы, известной для грызунов на Урале (Гилева, 1997); а также анализ костно-мышечной ткани на содержание радиоактивных элементов Ra-226, Th-232, K-40, Cs-137 и Sr-90. Их концентрации соответствуют глобальным уровням (Соколов, 1989).

При статистической обработке материала применялся двухфакторный дисперсионный анализ и ранговый коэффициент корреляции Спирмена.

Результаты цитогенетического анализа представлены в таблице 1. Средние частоты клеток с хромосомными аберрациями у четырех изученных видов диких грызунов составили от 0,3% у лесной мыши из Талицы до 2,2% у обыкновенной слепушонки из Челябинской области. Эти значения сопоставимы с данными, которые приводятся рядом авторов для диких грызунов с контрольных территорий. Так, для рыжей полевки фоновые частоты клеток с хромосомными аберрациями составляют 0,4%-0,7% (Елисеева и др., 1996; Гончарова и др., 1996); для полевки-экономки 0,6% (Зайнуллин, 1997); для водяной полевки 0,7% (Скорова и др., 1986); для колючего хлопкового хомячка 2,2%; для белоногого хомячка 2,8-3,6% (Mc Bee et al., 1987).

Выявлено достоверное повышение частоты клеток со структурными нарушениями хромосом у обыкновенных слепушонок по сравнению с остальными видами ($F=6,985$, $p=0,0005$). Причиной этому могут служить эколого-демографические особенности данного вида, в частности, чрезвычайная оседлость. При таких условиях вероятен повышенный коэффициент инбридинга, что может стать причиной увеличения частоты аберрантных клеток. Кроме того, животные, длительное время находящиеся под землей, тесно контактируют с почвой, в которой оседают и сорбируются все виды загрязнителей, влияющих на уровень хромосомных нарушений (Mc Bee et al., 1987).

Кариотипированные слепушонки являются сеголетками. В физиологическом отношении эта группа моложе большинства животных трех других изученных видов, так как слепушонки характеризуются гораздо большой продолжительностью жизни (в природных условиях слепушонки живут до шести с лишним лет, остальные виды в среднем около года). Этот фактор, вероятно, также может повлиять на увеличение частоты цитогенетических аномалий у слепушонок, поскольку известно, например, что у млекопитающих в ранний постнатальный период отмечен высокий уровень хромосомных аберраций, который затем снижается и вновь начинает расти в пожилом возрасте (Ильинский и др., 1986; Кузнецова и др., 1986). В целом в исследованиях спонтанного кластогенеза большое значение придается изучению влияния возраста на выход хромосомных аберраций в соматических клетках. В настоящей работе по результатам корреляционного анализа показано отсутствие достоверной связи между фоновой частотой хромосомных нарушений и возрастом животных (относительным показателем возраста служила величина индекса ступни). По-

Таблица 1. Частота хромосомных нарушений у четырех видов грызунов из природных популяций Среднего и Южного Урала.

Вид	Число животных	Число клеток	Пол	Средняя доля (%) клеток		
				с хромосомными аберрациями	с пробелами	Анеупloidных и полиплоидных
<i>Clethrionomys glareolus</i> (Свердл. обл., окрестности п. Шаля)	10	500	самки	0,2	3,0	0,2
	11	550	самцы	0,7	2,0	0,7
			среднее	0,5	2,5	0,5
<i>Microtus arvalis</i> (Оренбург. обл., окрестности Оренбургского зап-ка)	2	100	самки	1,0	2,0	1,0
	7	350	самцы	0,3	1,4	0,6
			среднее	0,4	1,6	0,7
<i>Ellobius talpinus</i> (Челябинск. обл., ст. 3-ий разъезд.)	6	300	самки	2,3	4,0	0,3
	5	250	самцы	2,0	2,4	0,4
			среднее	2,2	3,3	0,4
<i>Apodemus sylvaticus</i> (Свердл. обл., окрестности п. Талица)	8	400	самки	0,3	0,5	1,5
	10	500	самцы	0,4	0,4	0,8
			среднее	0,3	0,4	1,1

видимому, в природных популяциях грызуны, как правило, не достигают того возраста, когда эта зависимость может проявиться.

Противоречивая ситуация складывается при анализе литературных данных по влиянию пола на спонтанный мутагенез. Чаще всего авторами отмечается отсутствие значимых различий между самцами и самками в фоновой частоте микроядер и частоте клеток с хромосомными аберрациями как у лабораторных животных, так и у диких видов млекопитающих (Ильинский и др., 1986; Mc Bee et al., 1987; Mavoungpil et al., 1990). Наши исследования также показали, что половые различия отсутствуют ($F=0,047$, $p=0,832$).

Среди хромосомных нарушений преобладают аберрации хроматидного типа (в основном одиночные фрагменты), что весьма характерно для спонтанного мутагенеза.

Кроме хромосомных аберраций, нами учитывалась суммарная частота анеупloidных и полиплоидных клеток. Результаты, представленные в таблице 1, показывают, что фоновые частоты геномных мутаций составили от 0,5% до 1,1%. Это совпадает с данными Гилевой (1997) по фоновым для Уральского региона уровням анеупloidных и полиплоидных клеток в костном мозге диких и синантропных грызунов (0,6%-1,2%). Достоверные

различия по этому показателю между видами и полами выявлены не были ($F=1,457$ и $F=0,097$; $p=0,237$ и $p=0,759$, соответственно).

При цитогенетическом анализе принято приводить частоту пробелов, среди которых могут быть истинные разрывы хромосом. Следует подчеркнуть, что у изученных животных наблюдается явный параллелизм частоты пробелов с частотой хромосомных аберраций.

Выводы

1. Фоновые частоты клеток с хромосомными аберрациями у четырех видов грызунов составили от 0.3% до 2.2%, а фоновые суммарные частоты анеуплоидных и полиплоидных клеток от 0.5% до 1.1%.

2. Обнаружено достоверное превышение в фоновой частоте структурных нарушений хромосом у обыкновенной слепушонки по сравнению с ряжей и серой полевками и лесной мышью.

3. Зависимость фоновой частоты цитогенетических нарушений от возраста и пола исследуемых животных выявлена не была.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 96-04-48014) и Государственной программы «Биологическое разнообразие».

ЛИТЕРАТУРА

Гилева Э.А. Эколо-генетический мониторинг с помощью грызунов (уральский опыт). Екатеринбург: Изд-во Уральского Университета, 1997, 105с.

Гончарова Р.И., Рябоконь Н.И., Слуквин А.М. Динамика мутабильности соматических и половых клеток животных, населяющих районы выпадения радиоактивных осадков // Цитология и генетика. 1996, Т.30, №4, С.35-41.

Елисеева К.Г., Картель Н.А. и др. Хромосомные аберрации в различных тканях мышевидных грызунов и амфибий из загрязненных радионуклидами районов Беларуси // Цитология и генетика. 1996. Т.30, №4, С.20-25.

Зайнуллин В.Г. Генетические эффекты хронического облучения малыми дозами ионизирующего излучения. Автореф. дис...д-ра биол. наук. Москва , 1997, 48с.

Кузнецова С.М., Зарецкая М.Ю. Хромосомы. Старение. Долголетие // Цитология и генетика. 1986. Т.20. №4. С.304-312.

Скорова С.В., Назаров Г.Г., Герлинская Л.А. Влияние стресса на частоту нарушений хромосом у водяной полевки // Изв. СО АН СССР. 1986. №18. Сер. биол. наук. Вып.3. С.91-94.

Соколов В.Е., Криволуцких Д.А., Усачев В.Л. Дикие животные в глобальном радиоэкологическом мониторинге. М.: Наука,1989. 150с.

Mavourin K., Blakey D.H. et al. The in vivo micronucleus assay in mammals bone marrow and peripheral blood. A report of the U.S. Environmental Protection Agency Gene-Tox Program // Mutation Research. V. 239. №1. P.29-80.

Mc Bee K., Bickham J.W. Chromosomal aberrations in native small mammals (*Peromyscus leucopus* and *Sigmodon hispidus*) at a petrochemical waste disposal site: I. Standard Karyology // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 1987. V16. №6. P.681-688.

НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О ГРЫЗУНАХ СЕВЕРНОГО УРАЛА В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ

A.A.Темерина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

В данной работе использованы остеологические остатки мелких млекопитающих, полученные при раскопках пещеры Жилище Сокола, которая находится в южной части восточного склона Северного Урала, на правом берегу реки Каква. Предварительные результаты изучения остатков мелких млекопитающих из отложений пещеры позволили установить состав фауны и датировать ее по морфологии зубов копытных леммингов первой половиной позднего плейстоцена (Смирнов, 1996). В 1996 году на основании материалов, полученных из приповерхностных отложений этой пещеры, была охарактеризована локальная фауна мелких млекопитающих. В 1997 году, с целью получения данных о временной динамике фаун Северного Урала, в пещере был заложен раскоп 1.5Х1.5м и вскрыты рыхлые отложения на глубину до 90 см до скального ложа. Вся толща разреза оказалась литологически единой, поэтому отложения были разделены на условные горизонты по 15 см. Раскоп был поделен на 9 квадратов, каждый площадью 0,25 м². Материал по мелким млекопитающим получен из пристенной части раскопа (квадраты А/II, А/I III и Б/1 I); там не было обнаружено примесей более позднего возраста, чем возраст основных отложений. Из двух нижних горизонтов, лежащих на скальном ложе, материал по мелким млекопитающим был взят также из квадратов А/1 II, А/1 IV и Б/1 II (Графика 2). Для данной работы были использованы остатки мелких млекопитающих из всех квадратов двух нижних горизонтов (75-90 и 60-75 см) и из квадрата А/1 I третьего снизу горизонта; всего более 4000 щечных зубов.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы «Биоразнообразие».

Таблица 1. Значения коэффициентов сходства Животовского при попарном сравнении фаун из различных частей отложений пещеры Жилище Сокола.

	-75-90	-60-75	-60-75	-60-75	-45-60
	центр раскопа	A/I II	A/I IV	B/I III	A/I I
-75-90 центр раскопа		0.98	0.97	0.97	0.98
-60-75 A/I II			0.97	0.97	0.99
-60-75 A/I IV				0.99	0.99
-60-75 B/I III					0.99
0-15 пристенок	0.98	0.97	0.98	0.98	0.98

Цели работы

1. Сравнение данных о составе фаун и соотношении долей остатков мелких млекопитающих в различных горизонтах и различных квадратах раскопа в пещере Жилище Сокола.

2. Выявление особенностей локальной фауны из пещеры Жилище Сокола в сравнении с другими локальными фаунами первой половины позднего плейстоцена, известными на Урале.

В материале из квадратов А/I II, А/I IV и Б/I III присутствовала примесь более молодого материала, по-видимому, голоценового возраста, представленная окрашенными значительно светлее остальных зубами водяной полевки и видов лесных местообитаний: полевок рода *Clethrionomys*, пашенной полевки и белки. Содержание примеси среди остатков лесных видов составляет в разных квадратах от 59 до 76% от общего числа их зубов. Вычислить долю примеси среди зубов водяной полевки невозможно из-за небольшого числа остатков этого вида. В квадратах А/I II и А/I III светлых зубов обнаружено не было. По результатам определения щечных зубов грызунов для каждого участка и разных горизонтов был установлен состав фауны и вычислено соотношение долей остатков видов; зубы, составляющие примесь, при этом не использовались. Состав фаун во всех случаях был почти одинаковым, а различия объясняются разным количеством материала в них, что было показано с помощью процедуры разбавления выборок до выборки минимального размера (в данном случае 450 зубов) (Таблица 2). Попарное сравнение данных из разных квадратов и горизонтов раскопа по критерию сходства Животовского также показало высокую степень сходства (Таблица 1). Квадраты А/I II и А/I III с глубины 60-75 см для анализа не использовались, из-за относительно небольшого количества материала в этих квадратах и, соответственно, меньшего количества обнаруженных в них видов (Смирнов, Маркова, 1996).

Максимальная доля остатков в рассматриваемой фауне принадлежит тундровым видам - копытному (очень многочисленный) и сибирско-

Таблица 2. Состав и соотношение долей остатков разных видов (в %%) в отложениях пещеры Жилище Сокола.

	-75-90 прид. часть	-60-75 A/1	-60-75 A/1	-60-75 A/1	-60-75 A/1 IV	-60-75 Б/1	-45-60 А/1	0-15 пристанок
<i>Dicrostonyx sp.</i>	38.1	31.7	33.3	42.7	39.0	35.3	36.5	39.0
<i>Lemmus sibiricus</i>	13.2	34.2	29.4	9.9	19.47	17.3	18.5	15.8
<i>Microtus middendorffii</i>	2.8	4.9	7.8	2.5	4.2	8.3	3.5	8.4
<i>Microtus gregalis</i>	23.5	14.6	15.7	22.6	18.4	17.3	22.5	18.1
<i>Lagurus lagurus</i>	12.3	14.6	3.9	15.0	11.6	13.5	12.5	13.4
<i>Cricetulus migratorius</i>	0.3			0.3	1.1	0.6		0.3
<i>Eolagurus luteus</i>								0.5
<i>Microtus oeconomus</i>	4.8			5.9	3.1	2.1	4.5	4.0
<i>Arvicola terrestris</i>	0.3			2.0				0.2
<i>Clethrionomys ex gr rutilus-glareolus</i>	0.6				1.1	1.1	1.0	0.8
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	1.1			2.0	1.7	2.6	0.6	0.5
<i>Microtus agrestis</i>	2.8				0.5	0.5	0.6	1.1
<i>Sicista betulina</i>	0.3							
Число видов	12	5	8	10	10	10	9	12
Общее минимальное количество особей	182	20	25	187	99	81	100	329
Число видов после разбавления	11			10	10		9	9

му (многочисленный) леммингам и полевке Миддендорфа (обычный вид). На втором месте по численности находятся жители степных биотопов - узкочерепная полевка и степная пеструшка (многочисленные виды), серый хомячок, желтая пеструшка и суслик - редкие виды. Очень мала численность лесных (темная и лесные полевки) и луговых (экономка и водяная полевка) видов - они попадают в группы редких или обычных, но тяготеющих к редким видам. Такое соотношение долей остатков видов свидетельствует о сухих и холодных по сравнению с современными, но более теплых по сравнению с поздневалдайскими, условиях формирования фауны. В настоящее время на Северном Урале фауны с подобной структурой населения неизвестны. На Среднем и Южном Урале также нет прямых аналогов данной локальной фауны; во всех известных на этой территории фаунах первой половины позднего плейстоцена значительная доля остатков принадлежит лесным и луговым видам, а численность степных видов (за исключением Южного Урала) невысока. (Смирнов, 1992; 1993; 1996; Гуслицер, 1987).

Выводы

1. В пещере Жилище Сокола не наблюдается динамики состава фауны и соотношения долей видов по глубине и по квадратам, т.е. во всей толще отложений материал характеризует единую фауну. Это позволяет объединять материал из различных квадратов и горизонтов для получения серийных выборок редких видов и их дальнейшего анализа. В материале, полученном из центральной части площади раскопа, присутствует незначительная доля примесей (не более 6.4% от общего числа зубов в одном квадрате), которые составляют зубы водяной полевки и лесных видов - полевок рода *Clethrionomys* и пашенной.

2. Особенностями фауны из пещеры Жилище Сокола, отличающими ее от других известных фаун первой половины позднего плейстоцена, являются: малая доля остатков видов лесных (темная полевка, лесные полевки) и луговых (полевка-экономка и водяная полевка) местообитаний; высокая доля остатков полевки Миддендорфа; большое количество и высокая доля остатков степных видов (узкочерепная полевка, степная пеструшка, желтая пеструшка, серый хомячок, суслик и степная пищуха).

ЛИТЕРАТУРА

- Гуслицер Б.И., Павлов П.Ю. О первоначальном заселении Северо-Востока Европы // Научные доклады. Коми филиал АН СССР вып.12, 1987. 24 с.
- Смирнов Н.Г. Проблемы исторической экологии млекопитающих Северной Евразии // Вековая динамика биогеоценозов. Чтения памяти академика В.Н.Сукачева. М., 1992. С.17-35.
- Смирнов Н.Г. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург, 1993. 64 с.

Смирнов Н.Г., Маркова А.К. Методические вопросы оценки таксономического разнообразия млекопитающих на основе остеологических сборов // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Екатеринбург, 1996. С.3-16.

Смирнов Н.Г. Разнообразие мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Екатеринбург, 1996. С. 39-83.

ОСОБЕННОСТИ СУТОЧНОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ ТРАВОСТОЯ

О.Е. Чащина

Ильменский государственный заповедник

Комплекс беспозвоночных животных, обитающих в травостое, рассматривается в настоящее время как самостоятельный ярус животного населения суши (Чернов, Руденская, 1975). Население травянистого яруса растительности подчиняется некоторым тенденциям динамики, общим для всего животного населения, но характеризуется и специфическими чертами временной неоднородности. Важнейшая особенность травостойного комплекса беспозвоночных - его чрезвычайная суточная динамичность (Гудощикова, 1928; Беклемишев, 1934; Чернов, Руденская, 1975). С данных позиций несомненный интерес представляет динамический аспект изучения структуры населения травянистых ассоциаций, а именно суточная неоднородность рассматриваемого комплекса беспозвоночных.

Материал и методика

Количественные учеты беспозвоночных проводились в 1996-97 гг. методом круглосуточных укосов с интервалом 3 часа на следующих пробных площадях в Ильменском заповеднике:

- сосняк разнотравно-орляковый;
- березняк разнотравно-папоротниковый;
- разнотравный луг (влажный);
- мезотрофное вахтово-осоково-сфагновое болото;
- заросли крапивы.

Анализ проводился на уровне высших таксонов (семейство, отряд, класс, тип). Сходство надвидового состава населения определялось при помощи индекса Чекановского-Съеренсена для количественных данных в форме b (Песенко, 1982). Дендрограммы построены по кластерному методу «среднее группы».

Результаты и обсуждение

Полученные данные подтверждают, что в течение суток значительно меняется состав и соотношение отдельных групп беспозвоночных в травянистом ярусе, а также их суммарная численность и биомасса. Отмеченное многими авторами (Беклемишев, 1934; Руденская, 1970; Литвинова и др., 1982; Лагунов, 1990) смещение максимальных значений относительного обилия беспозвоночных в верхней части травостоя на вечерние часы подтверждено для фитоценозов открытых пространств (болота, луга, а также зарослей крапивы); в травостое под пологом леса максимумы обилия в разные фенопериоды приурочены к различным частям суток. Доминирующей группой в лесных сообществах являются пауки, что связано с большей представленностью здесь, кроме хортобионтов, ярусно-подвижных видов, а именно тамнохортофилов (Веселова, 1988; Лагунов, 1994). Понятно, что пауки и вносят наибольший вклад в суточные колебания обилия беспозвоночных в целом. В середине и конце лета данная группа наиболее многочисленна в вечерние иочные часы и превалирует над остальным населением круглосуточно, тогда как в начале лета максимум приурочен к утренним часам и в отдельные часы суток группа уступает лидерство. Данный вопрос требует дальнейшего изучения состава аранеокомплекса травостоя лесных ассоциаций.

Размах колебаний численности беспозвоночных в травянистом ярусе болота и луга значительней, чем в травостое лесных сообществ и в зарослях крапивы (рис. 1а).

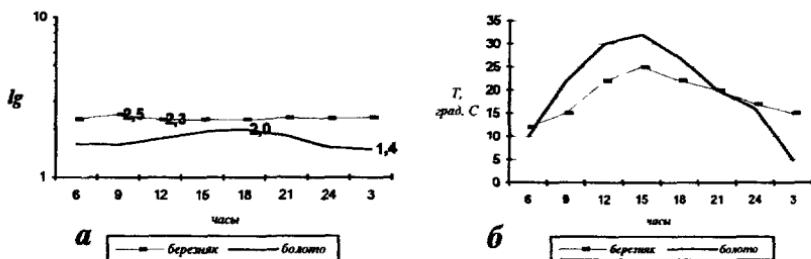


Рис. 1. Суточный ход: а) численности беспозвоночных в травостое березняка и болота в июле 1996 г.; б) температур в березняке и на болоте во время учетов.

Кроме того, в лесных сообществах, как правило, самая многочисленная группа беспозвоночных сохраняет лидирующее положение на протяжении всех суток, а меняется лишь состав (незначительно) и соотношение групп-субдоминантов; в сообществах открытых пространств, напротив, состав доминантов изменчив. Обсуждаемая тенденция, вероятно, связана с большим размахом микроклиматических колебаний на лугу и болоте.

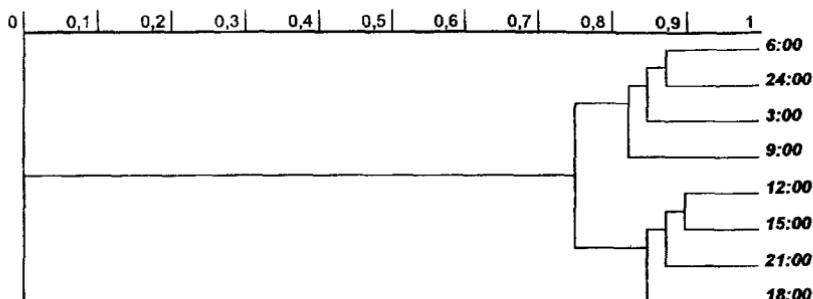


Рис. 2. Дендрограмма сходства населения зарослей крапивы по численности в разное время суток 25.06.1997 г.

Показательно, что под пологом леса кривые суточного хода температуры, влажности и освещенности более пологие - кроны деревьев служат своеобразным «экраном» и создают особый микроклимат площадки (рис. 16).

Суточная динамика численности и биомассы отдельных групп беспозвоночных обуславливает изменчивость и таксономической структуры населения в целом. Оценка индексов сходства надвидового состава населения в разное время суток с помощью кластерного анализа позволяет выявить определенные хронокомплексы - особые временные группировки населения, обладающие сходной таксономической структурой. Выделяемые кластеры (хронокомплексы) весьма своеобразны в зависимости от даты учета и пробной площади; наряду с этим прослеживается тенденция обособления раннего утреннего и вечерне-ночного населения. Так, на дендрограмме сходства населения зарослей крапивы обособляется на уровне $Ics = 0,82$ кластер утренне-ночного населения (рис. 2).

Обособление утреннего и вечерне-ночного населения обусловлено прежде всего тем, что в это время суток, как правило, доминирующая (в среднем за сутки) группа беспозвоночных уступает лидерство. Состав и соотношение групп-субдоминантов также может значительно меняться. Кроме того, в травостой вечером и ночью зачастую поднимаются виды, связанные с подстилкой и поверхностью почвы - жужелицы, многоножки, сенокосцы. Обсуждаемая перестройка энтомокомплексов вызывается, по-видимому, определенным сочетанием микроклиматических условий (прежде всего температуры, влажности и освещенности) и эндогенными ритмами конкретных групп беспозвоночных, которые тесным образом связаны с указанными преферендумами. Взаимодействие этих феноменов приводит к тому, что лидером (лидерами), превалирующим(и) над остальным населением, становится группа (группы), обладающая соответствующей экологической валентностью. Заметим, что к вечерним часам (как правило) приурочена и минимальная выровненность населения в за-

рослях крапивы и на лугу (так, индекс полидоминантности Симпсона 1/С для зарослей крапивы 20.07.97 г. принимал значения от 2,72 в 9 вечера до 4,12 в полдень).

Ярусно-подвижные группы беспозвоночных, а также «туристы» - виды, случайно и не периодически появляющиеся в травостое (Лагунов, 1994), демонстрируют роль обитателей травянистого яруса как промежуточного пограничного слоя, тесно связанного с древесно-кустарниковым и подстильочно-почвенным ярусами. Ритмика появления в травостое данной части населения накладывает свой, иногда очень сильный, отпечаток на суточные изменения обилия беспозвоночных в целом. Так, в травостое болота в июне 1997 г. укашивались поденки, составляя ночью более 62% населения. Наложение динамических процессов групп-хортобионтов и комплекса ярусно-подвижных и случайных компонентов создает сложную картину суточной неоднородности населения травянистого яруса и затрудняет выделение ведущих причин такой неоднородности, а также выяснение тенденций изменения структуры во времени.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (код проекта 96-04- 50801).

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В.Н. Суточные миграции беспозвоночных в комплексе наземных биогеоценозов // Труды Биол. НИИ при Пермском гос. ун-те. Т. VI, вып. 3-4. 1934. С.119-208.

Веселова Е.М. Структура населения беспозвоночных травяного яруса (на примере сообществ Волжско-Камского междуречья) // Автореферат дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 21 с.

Гудоцкова В.И. Суточные миграции животных в комплексе ассоциаций // Труды Биол. НИИ при Пермском гос. ун-те. Т. 1, вып. 4. 1928. С. 299-328.

Лагунов А.В. Структура животного населения травостоя луговых и лесных сообществ Ильменского заповедника // Автореферат дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук. М., 1990. 20 с.

Лагунов А.В. Статиграфическая структура хортобионтного комплекса беспозвоночных животных в Ильменском заповеднике // Экологические исследования в Ильменском государственном заповеднике. Миасс: ИГЗ УрО РАН, 1984. С. 25-42.

Литвинова Н.Ф., Гусева В.С., Крыгин А.Ю. Суточная динамика беспозвоночных в травостое крупнотравной полусаванны // Зоологический журнал. Т.61, вып. 6. 1982. С. 945-947.

Мэггарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.

Чернов Ю.И., Руденская Л.В. Комплекс беспозвоночных-обитателей травостоя как ярус животного населения // Зоологический журнал. Т. 54, вып.6. 1975. С. 884-894.

ЖИРНО-КИСЛОТНЫЙ СОСТАВ КЛЕТОК РОДОКОККОВ

О.Б. Чумаков

Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, г. Пермь

Цель настоящих исследований – изучение возможности применения анализа клеточных жирных кислот для дифференциации отдельных видов бактерий рода *Rhodococcus* (Zopf 1891) Goodfellow and Alderson 1977.

В данной работе использовано более 60 штаммов, принадлежащих к шести видам *Rhodococcus* и хранящихся в Региональной профилированной коллекции алканотрофных микроорганизмов [Каталог штаммов..., 1994].

Культуры выращивали в жидкой минеральной среде следующего состава (г/литр): KNO_3 – 1.0; KH_2PO_4 – 1.0; K_2HPO_4 – 1.0; NaCl – 1.0; MgSO_4 – 0.2; CaCl_2 – 0.02; FeCl_3 – 0.001; глюкоза – 10.0; дрожжевой экстракт – 1.0, при температуре 28⁰ С, с использованием орбитального шейкера (150 об/мин). Выращенные клетки отмывали в 0,5%-ном физиологическом растворе. Экстракцию липидов, выделение свободных жирных кислот и получение их метиловых эфиров проводили по известной методике (Кейтс М., 1975). Щелочной гидролиз и кислый метанолиз жирных кислот осуществляли в запаянных ампулах. Реагенты помещали в ампулы (объемом 2,5 мл), которые запаивали и выдерживали в термостате при температуре 70⁰С в течение 1,5 ч. Это позволяет предотвратить окисление образцов при их длительном хранении.

Для анализа метиловых эфиров жирных кислот использовали газожидкостную хроматографию с применением хроматографа модели «Chrom 5» (чехословацкого производства), оснащенного насадочными колонками с полярной и неполярной жидкими фазами. Колонки стеклянные, внутренним диаметром 3 мм, длиной 2.4 метра. В качестве носителя жидкой фазы применялся Chromosorb W AW-DMCS, 60-80 меш пропитанный 15% ПЭГА (полиэтиленгликольадипинат) для полярной колонки, и 10% полиэтилена для неполярной колонки. Полиэтилен наносили в растворенном состоянии в кипящем толуоле (Король А.Н., 1985). Колонку длительно кондиционировали при 270⁰С в термостате хроматографа до стабилизации уровня шума на минимальном уровне. Разделение метиловых эфиров жирных кислот проводилось в изотермическом режиме при 180⁰С и 215⁰С соответственно для полярной и неполярной колонок. Газ носитель – гелий, 30 мл/мин для полярной колон-

ки и 20 мл/мин для неполярной. Детектор пламенно-ионизационный, температура детектора 220°С. Температура испарителя 290°С. Расход водорода 25 мл/мин, воздуха 300 мл/мин. Выходной сигнал детектора регистрировался компьютером. Полученные данные обрабатывали с использованием компьютерной программы собственной разработки. Каждый образец подвергали анализу на колонке с полярной фазой, затем на колонке с неполярной фазой. Идентификация отдельных пиков проводилась методом сравнения времени удержания с временем удержания компонентов стандартной смеси фирмы «Sigma», а также учитывались изменения относительного времени удержания пиков для разных фаз (Кейтс М., 1975).

В табл. 1 приведены результаты жирнокислотного анализа 45 штаммов родококков. Для каждой жирной кислоты приведены минимальное и максимальное значения для вида. Основными компонентами жирнокислотного состава являются пальмитиновая ($C_{16:0}$), пальмитолеиновая ($C_{16:1}$) и олеиновая ($C_{18:1}$) кислоты, составляющие более 50% количества жирных кислот. Рассматривая мажорные компоненты жирнокислотного состава клеток, удается выделить признак для надежного разграничения близкородственных *R. opacus* и *R. «longus»* от других исследуемых видов *Rhodococcus*, как то : *R. erythropolis*, *R. fascians*, *R. rhodochrous* и *R. ruber*. В качестве такого признака служит отношение концентрации миристиновой кислоты ($C_{14:0}$) к концентрации пентадекановой кислоты ($C_{15:0}$) (см. табл. 1).

У отдельных видов родококков выявляются характерные признаки. Так, все исследуемые штаммы *R. erythropolis* содержат циклопропановую жирную кислоту (су $C_{17:0}$); тогда как представители *R. fascians* – изомеры пентадекановой кислоты (изо $C_{15:0}$).

Близкородственные виды *R. rhodochrous* и *R. ruber* четко дифференцируются по процентному содержанию туберкулстеариновой кислоты ($10Me_{18:0}$) и ее гомологов ($10MeC_{16:0}$, $10MeC_{17:0}$) (См. таблицу 1).

Для разграничения штаммов *R. «longus»* от *R. opacus* может быть использован показатель ненасыщенности ($K_{\text{ненасыщ.}}$), рассчитываемый по соотношению общих количеств ненасыщенных и насыщенных жирных кислот, а также процентное содержание туберкулстеариновой кислоты и ее гомологов.

В таблице 2 систематизированы все отмеченные особенности жирнокислотного профиля исследованных видов родококков. Данная таблица может быть применена в качестве ключа для разграничения на видовом уровне по результатам изучения клеточного жирнокислотного состава.

Таким образом, исследование жирнокислотного профиля большого набора штаммов родококков различных видов свидетельствует о возможности использования выявленных особенностей жирнокислотного состава клеток родококков для дифференциации их на видовом уровне.

Таблица 1. Жирнокислотный состав бактерий вида *Rhodococcus* (% от суммы кислот)

Жирная кислота	<i>R. ruber</i> (12)	<i>R. rhodochrous</i> (8)	<i>R. erythropolis</i> (7)	<i>R. «longus»</i> (3)	<i>R. opacus</i> (13)	<i>R. fascians</i> (2)
C _{12:0}	0.2 – 0.6	1.5 – 1.8	0.4 – 0.7	0.0 – 0.1	0.1 – 0.2	0.5 – 0.6
C _{13:0}	0.1 – 0.3	0.7 – 0.8	0.1 – 0.2	0.0 – 0.1	0.1	0.2
C _{14:0}	0.8 – 1.7	3.4 – 6.5	5.2 – 8.5	1.4 – 1.5	1.7 – 2.2	3.7 – 7.5
C _{15:0} раз.	-	-	-	-	-	4.1 – 8.7
C _{15:0}	0.3 – 1.2	3.1 – 3.6	1.1 – 2.1	2.6 – 3.3	2.1 – 7.5	1.3 – 2.1
C _{16:0}	27 – 35	31 – 37	30 – 33	24 – 26	25 – 29	31 – 32
10MeC _{16:0}	-	2.8 – 3.4	0.1 – 1.4	0.3 – 0.4	0.8 – 2.4	0.4 – 1.1
C _{16:1}	3.8 – 8.2	8.4 – 15	6.2 – 10	8.7 – 8.8	8.3 – 14	8.6 – 9.8
C _{17:0}	1.0 – 2.0	1.1 – 2.4	1.2 – 1.8	6.4 – 7.5	2.8 – 5.4	0.8 – 1.2
cycC _{17:0}	-	-	2.6 – 3.9	-	-	-
10MeC _{17:0}	-	-	-	0.3	1.0 – 3.3	0.0 – 0.3
C _{17:1}	0.3 – 1.1	1.2 – 4.4	0.9 – 3.1	9.5 – 13	5.2 – 15.4	0.8 – 1.6
C _{18:0}	9.7 – 20	7.9 – 16	6.1 – 14	4.2 – 5.7	2.6 – 8.7	2.7 – 5.4
10MeC _{18:0}	0.9 – 3.4	5.5 – 7.9	11 – 13	2.7 – 4.2	3.3 – 13	7.4 – 18
C _{18:1}	38 – 43	14 – 18	15 – 22	33 – 34	17 – 28	20 – 26
C _{16:0} /C _{16:0}	1.1 – 2.7	1.1 – 2.9	2.5 – 5.7	0.4 – 0.6	0.27 – 0.7	1.8 – 5.8
К _{изомеров}	0.83 – 1.1	0.38 – 0.6	0.25 – 0.5	1.1 – 1.3	0.55 – 1.1	-
10MeC _{18:0} и гомологи	0.9 – 3.4	5.5 – 14	7.2 – 20	3.4 – 4.6	5.7 – 22	-

Примечание: в скобках указано число исследованных штаммов; C_{15:0} – число атомов углерода и двойных связей.

Таблица 2. Характерные особенности жирнокислотного состава родококков

Вид	C _{14:0} / C _{15:0}	Клонкациц	Сумма 10MeC _{16:0} и гомологов	Наличие cycC _{17:0}	Наличие изо-C _{16:0}
<i>R. erythropolis</i>	> 1			+	-
<i>R. fascians</i>	> 1			-	+
<i>R. rhodochrous</i>	> 1	0,43	> 9%	-	-
<i>R. ruber</i>	> 1	0,92	< 3%	-	-
<i>R. «longus»</i>	< 1	1,19	< 4%	-	-
<i>R. opacus</i>	< 1	0,73	> 4%	-	-

ЛИТЕРАТУРА

1. Каталог штаммов региональной профилированной коллекции алканотрофных микроорганизмов. /Под ред. И.Б. Ившиной. Ин-т экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН. –М.: Наука, 1994. –163 с.
2. Кейтс М. Техника липидологии. –М.: «Мир», 1975. –324 с.
3. Король А.Н. Неподвижные фазы в газожидкостной хроматографии. -М.: «Химия», 1985. – 240 с

ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДА ЭЛЕКТРОННОГО ПАРАМАГНИТНОГО РЕЗОНАНСА (ЭПР) ДЛЯ РЕКОНСТРУКЦИИ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ НАКОПЛЕННЫХ ДОЗ ДЛЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ, ОБИТАЮЩИХ НА РАДИАЦИОННО-ЗАГРЯЗНЕННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

Е.А.Шишикина, УНПЦ РМ, Медгородок, г. Челябинск

Д.А.Иванов, ИФМ УрО РАН, г. Екатеринбург

Мелкие млекопитающие, в том числе и мышевидные грызуны, представляют собой особый интерес как для изучения индивидуальных радиационных эффектов, так и соотнесения этих результатов со статистическими данными об эффектах, наблюдаемых на популяционном уровне. Краткое время жизни и, соответственно, множество сменившихся поколений на загрязненной территории обеспечивают возможность подобного анализа (Любашевский, Чибиряк и др., 1996). Сегодня активно разрабатываются и применяются методы прямых физических измерений для конкретного индивида. Одним из них является метод Электронного Парамагнитного Резонанса (ЭПР). Метод ЭПР-дозиметрии основывается на измерении радиационно-индуцированных радикалов в гидроксилапатите, который является основной минеральной составляющей зубов и костей млекопитающих (Wieser, Romanukha et all., 1996). Метод ЭПР-дозиметрии применяется преимущественно для реконструкции индивидуальных доз людей. Возможность использования его применительно к мелким млекопитающим до сих пор не изучалась.

Материалы и методы

В качестве объекта исследований среди мышевидных грызунов были выбраны *M. arvalis*, поскольку обыкновенная полевка в регионе ВУРСа наиболее изучена и наблюдается в поколениях на протяжение многих лет. Всего было измерено 6 животных с 500-кюрийной зоны ВУРСа, отловленных в 1994 году и 2 животных, отловленных в 1995 году и обитавших на «чистой» территории. Условие длительного хранения черепов (1994-1997гг) животных до измерений является обязательным, поскольку при низком содержании ^{90}Sr в черепе и зубах необходимо время для накопления радиационно-индуцированных радикалов до уровня чувствительности метода. Фрагменты черепа озолялись и измерялись на счетчике бета-излучения RFTOMHz-ZALHLER-G-120. Погрешность измерений составила 10%. ЭПР-измерения проводились на стандартном гомодинном радиоспектрометре ЭПР ERS-231. Препараты после ЭПР-измерений взвешивались и радиометрировались. Доза от инкорпорированного в костных тканях стронция вычислялась при помощи компьютерной программы «Каскад-5» (разработчики Лаппа А.В., Бурмистров Д.С., ЧГУ.).

Результаты и обсуждение

В результате радиометрических и ЭПР-дозиметрических измерений мы получили значения удельных активностей зубов и черепа восьми исследуемых животных и их накопленные дозы за все время существования черепа, которые представлены в таблице 1. Сегодня изучается возможность уменьшения погрешности ЭПР-измерений путем усовершенствования методики предварительной обработки костного материала мышевидных грызунов. Но уже первые измерения, выполненные по стандартной методике, не адаптированной к зубам мышевидных грызунов, с приводимой погрешностью на данных образцах оказались весьма информативны. Доза, сформированная при жизни на зубе для мелких млекопитающих в условиях комбинированного внешнего и внутреннего облучения, определяется суммой $D = D_{ext} + \sum_{i=1}^3 D_{int\ i}$, где D_{ext} - компонента, сформированная за счет внешнего облучения, D_{int} - за счет внутреннего. Причем можно выделить три основные компоненты внутреннего облучения зуба. Во-первых, радионуклиды, инкорпорированные в самом зубе; во-вторых, радионуклиды, инкорпорированные в черепе животного; в-третьих, в мягких тканях и в пище, непрерывно находящейся в ротовой полости мышевидных грызунов.

ЭПР измеряет кумулятивную дозу, накопленную при жизни животного, плюс дозу, сформированную на зубах за время хранения черепа. Естественно было бы ожидать, что полученные значения должны отражать не столько внешнюю компоненту, сформированную за несколько месяцев жизни животного, сколько внутреннюю дозу от черепа и самооблучения зубов, сформированную за годы хранения исследуемого материала. Мы провели расчеты внутренней дозы на основе измерений активности зубов и черепа полевок. Разница между измеренной суммарной и расчетной внутренней дозой должна составить дозу внешнего облучения. Из-за сложной геометрии зуба полевки для расчетов мы приняли следующие приближения:

1. Каждая эмалевая петля зуба полевки описывалась в виде системы вложенных цилиндров, состоящих из дентина и эмали в области коронки и цемента и дентина корня в области корня. В рассмотрение принималась околоскелетная кость, черепные кости (рис.1). Для прижизненного описания учитывалась пища, заполняющая ротовую полость как тканеэквивалентная среда. В качестве активности пищи для расчетов бралась средняя удельная активность почвы в месте отлова полевки.

2. Размеры эмалевой петли меньше пробега излучаемых Sr-90 электронов, поэтому неравномерным характером потканевого перераспределения радионуклидов можно пренебречь и считать, что активность распределена равномерно внутри зуба. В результате принятых приближений были рас-

Таблица 1. Результаты радиометрических и ЭПР-измерений.

N	Возраст, мес.	Место отлова	A зубов, Бк/г	A черепа, Бк/г	D _{ЭПР} , Гр.
1	2.5	ВУРС	157±20	724 70	4.5 0.8
2	2	ВУРС	97±10	269 30	3.1 1.4
3	2	ВУРС	180±20	681 70	6.8 0.7
4	3.5	ВУРС	96±10	205 20	1.9 0.8
5	2.5	Биостанция	2 1	2.0±1	0
6	1	Биостанция	0	0	3.4 1.1
7	2	ВУРС	154±20	321 30	2.2 1.2
8	1	ВУРС	260±30	152 20	6.4 1.4

считаны средние дозовые коэффициенты вкладов зубов, черепа и пищи с мягкими тканями в суммарную дозу, нормированные на массу всех зубов полевок (Таб. 2). Соответственно рассчитана прижизненная доза для каждого животного сформированная каждым из дозообразующих факторов (Рис. 2.) и суммарная доза за все время накопления, включая период хранения черепа. Доза от пищи и мягких тканей составила всего 5-7% суммарной прижизненной внутренней дозы, несмотря на то, что принимая приближение приравнивания активности пищи и мягких тканей активностям почв мы заранее завышали результат. Сопоставляя расчетную и ЭПР-дозы, мы находим для пяти из восьми животных, что ЭПР-дозиметрическая оценка соответствует внутренней дозе, накопленной в зубах (Рис.3). Для третьего, шестого и восьмого животного наблюдается превышение ЭПР-дозы над расчетной внутренней, то есть имела место существенная внешняя компонента облучения или в зубных тканях присутствовали аа-источники излучения. Не-стронциевая компонента кумулятивной дозы 3-его животного оценивается с учетом погрешностей и расчетов и измерений в пределах 2.1+3.5Гр, для 6-го животного - 2.3+3.8Гр, для 8-го - 4+6Гр. При сопоставлении доз, сформированных излучением зубов и черепа прижизненно, видно, что основной вклад в дозу на зубе вносит излучение черепа, то есть доминирующей компонентой, фактически определяющей дозу в зубах, является костная ткань черепа полевки. Полученный результат позволяет непосредственно перейти от полученной расчетной дозы на зубах *M. arvalis* к дозе на красный костный мозг.

Выводы

Представленное исследование является впервые осуществленной попыткой использовать метод ЭПР-дозиметрии в реконструкции индивиду-

Рис 1 Геометрическое приближение эмалевой петли зуба полевки

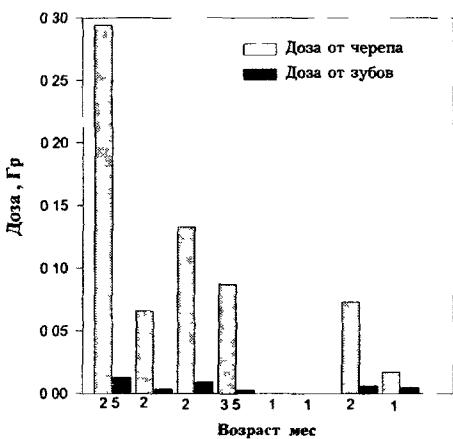
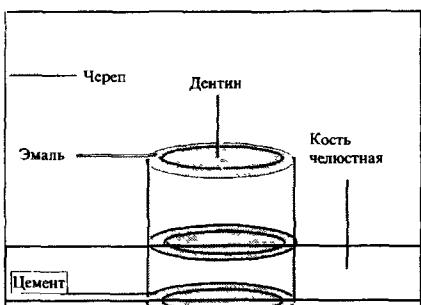


Рис 2
Сопоставление доз, сформированных излучением зубов и черепа при жизни животных

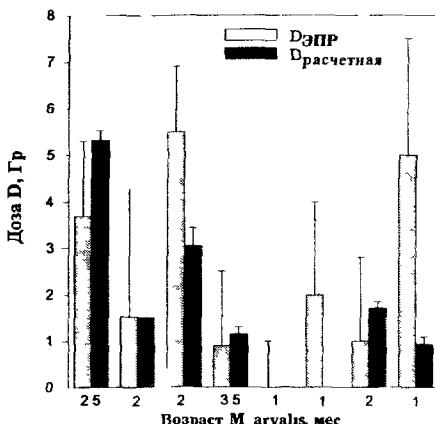


Рис 3
Сопоставление расчетной и ЭПС-доз

Таблица 2. Средние дозовые коэффициенты для зубов *M. arvalis*, рассчитанные от различных дозообразующих факторов (Гр/распад).

Зубы	Погре-шность	Череп	Погре-шность	Пища и мягкие ткани	Погре-шность
$1,2 \cdot 10^{-10}$	5%	$2,5 \cdot 10^{-10}$	11%	$6,15 \cdot 10^{-11}$	22%

альных доз для мелких млекопитающих. Результаты доказывают: во-первых, принципиальную применимость ЭПР-спектрометрии для исследования зубов мелких млекопитающих; во-вторых, информативность параллельных ЭПР и радиометрических измерений. Использование рассчитанных нами дозовых коэффициентов позволяет разделить внешнее и внутреннее радиационное воздействие. Эмалевые призмы зубов полевок представляют собой точечные детекторы, самооблучение которых не играет в большинстве случаев существенной роли в процессе дозообразования. Основным источником, формирующим дозу на зубах, является череп. Таким образом, коэффициент перехода от дозы на зубе полевки обычной к дозе на красный костный мозг можно принять равным 1. Требуются дополнительное уточнение методики ЭПР-измерений зубов мышевидных грызунов для более точной реконструкции внешней дозы облучения животных. Вышесказанное позволяет рекомендовать аналогичные исследования на большом статистическом материале для дальнейшего сопоставления доз с наблюдаемыми радиобиологическими эффектами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Любашевский Н.М., Чибиряк М.В., Григоркина Е.Б., Стариценко В.И., Ра-сина Л.Н., Владимирская С.Б. *От адаптации млекопитающих к патологии человека в техногенной среде.* // IV Международный симпозиум «Урал атомный, Урал промышленный.» Тезисы докладов. Екатеринбург. УрО РАН, 1996.
3. Wieser A., Romanyukha A.A., Petzoldt G., Kozheurov V.P., Degteva M.O. *Tooth enamel as a natural beta dosimeter for bone seeking.* // Radiation Protection Dosimetry, 1996 d. V.65. P.413-416.

К ВОПРОСУ О РЕПРОДУКТИВНОЙ СТРУКТУРЕ ПОПУЛЯЦИИ *EVODINUS INTERROGATIONIS* L. (*Coleoptera, Cerambycidae*)

B.M.Юдин

Уральский государственный университет, г. Екатеринбург

В современной биологии довольно большое значение уделяется изучению проблемы популяции и её роли в различных природных процессах.

Выделяют несколько различных её структур, как-то: половая, возрастная, пространственная, и др. С этой точки зрения имеет смысл говорить также и о репродуктивной структуре, поскольку в каждой популяции существует ряд группировок, различающихся по степени их вклада в генофонд следующего поколения. Всегда можно выделить группу особей, которые в данный репродуктивный период достигают половозрелости и способны к участию в размножении (Дубинин, Глембоцкий, 1967). Это—размножающаяся часть данной популяции (Малоземов, 1979). С другой стороны, ряд особей в силу различных причин в размножении никогда не участвует.

Как правило, в размножающейся части популяции спариваются не все особи одновременно; некоторые из них в определенный момент времени остаются одиночными. Они составляют генетический резерв популяции, вступающий в процесс размножения при изменении внешних условий. Поэтому необходимо внутри размножающейся части популяции различать репродуктивные группы, состоящие из особей, размножающихся в данный конкретный период времени (Малоземов, 1982).

Объектом данной работы является *Evodinus interrogationis*, массовый полиморфный вид, широко распространенный по всей лесной полосе России. Сбор материала проводился в окрестностях биологической станции УрГУ (Свердловская обл., Сысертский район, деревня Ключи) в 1996 и в 1997 году по методике, разработанной Ю.А.Малоземовым (1988).

Всего было собрано в 1996 году 270 особей (80 пар и 110 одиночек), в 1997 году 298 (82 пары и 134 одиночки). С каждого из насекомых было снято по 5 промеров: длина надкрылий ($L_{\text{надкр}}$), ширина надкрылий ($P_{\text{надкр}}$), длина переднеспинки ($L_{\text{псп}}$), ширина переднеспинки ($P_{\text{псп}}$), длина передней голени ($L_{\text{гол}}$), был учтен также рисунок надкрылий. Результаты измерений приведены в табл.1 и 2.

Из таблиц видно, что по большинству признаков размножающиеся особи крупнее, чем одиночные. Это подтверждает идею о некоторой морфологической обособленности размножающейся части популяции.

По-видимому, большую роль при выборе брачного партнера играет рисунок на надкрыльях насекомых. В таблицах 3 и 4 приведены соотношения частот аберраций среди спаривающихся и одиночных особей (нумерация приведена по работе: Новоженов, 1980) по четырем наиболее часто встречающимся морфам и для редких вариантов рисунка (менее 4-х в общей выборке).

Можно видеть, что представители редких морф чаще встречаются в одиночном состоянии и редко участвуют в размножении. Особенно хорошо это видно по данным 1996 года. В то же время насекомых с типичным рисунком надкрылий больше среди спаривающихся особей. Очевидно, это свидетельствует о том, что представители наиболее распространенных морф имеют больший успех в размножении, чем редкие формы.

Анализ на ассортативное скрещивание (см. таблицы 5 и 6) показал наличие положительной корреляции между рядом признаков самцов и са-

Таблица 1. Средние значения промеров тела у самцов
(по данным 1997 года).

	Лндр	Рндр	Лнсп	Рнсп	Лгол
Пары	8,52±0,37	4,44±0,21	2,75±0,14	2,67±0,13	3,06±0,16
Одиночки	8,20±0,40	4,24±0,22	2,72±0,12	2,53±0,12	2,99±0,14

Таблица 2. Средние значения промеров тела у самок
(по данным 1997 года).

	Лндр	Рндр	Лнсп	Рнсп	Лгол
Пары	9,11±0,44	4,78±0,27	2,85±0,16	2,80±0,13	3,00±0,15
Одиночки	8,67±0,37	4,44±0,19	2,79±0,12	2,62±0,13	3,04±0,16

мок в копулирующих парах, однако в разные годы эти признаки могут меняться. Так, в 1996 году решающую роль при выборе брачного партнера играла длина передней голени самцов, а в 1997 наиболее значимыми стали длина и ширина переднеспинки. В целом очевидно, что в исследуемой популяции происходит преимущественное спаривание фенотипически сходных особей, то есть имеет место положительное ассортативное скрещивание.

Выводы

1. В популяции *E.interrogationis* размножающиеся особи по ряду признаков (длина и ширина надкрыльй, длина и ширина переднеспинки) отличаются от особей, не участвующих в размножении, что доказывает существование в ней репродуктивной группы, несколько обособленной от остальной части популяции.

2. Особи более многочисленных морф участвуют в размножении чаще, чем представители редких аберраций. Это показывает, очевидно, что в популяции действует стабилизирующий отбор, при котором наибольший успех в размножении имеют типичные животные.

3. Анализ на ассортативное скрещивание показал наличие корреляции между отдельными признаками самцов и самок, однако эти признаки могут меняться в зависимости от условий среды.

ЛИТЕРАТУРА

Дубинин Н.П., Глембоцкий Я.Л. Генетика популяций и селекция. М.:1967
Малоземов Ю.А. Изменчивость, репродуктивные группы и системы спари-

Таблица 3. Соотношение частот aberrаций (1996год).

Аберрация	5	18	25	36	Редкие
Пары	0,097	0,61	0,11	0,055	0,042
Одиночки	0,076	0,59	0,086	0,03	0,111

Таблица 4. Соотношение частот aberrаций (1997год).

Аберрация	5	18	25	36	Редкие
Пары	0,046	0,519	0,185	0,074	0,083
Одиночки	0,063	0,557	0,132	0,042	0,115

Таблица 5. Корреляция между признаками самцов и самок в копулирующих парах (1996год).

$\varphi \diagdown \sigma$	Морфа	Лндкр	Лпсп	Рпсп	Лгол
Морфа	-0,02	0,03	-0,05	0,03	0,04
Лндкр	0,11	0,21	0,01	-0,06	0,29
Лпсп	0,03	0,21	0,16	0,14	0,40
Рпсп	0,05	0,28	0,14	0,17	0,39

Таблица 6. Корреляция между признаками самцов и самок в копулирующих парах (1997год).

$\varphi \diagdown \sigma$	Морфа	Лндкр	Рндкр	Лпсп	Рпсп	Лгол
Морфа	0,08	0,10	0,10	0,00	0,04	-0,10
Лндкр	-0,14	0,16	0,15	0,30	0,28	0,14
Рндкр	-0,08	0,07	0,13	0,32	0,31	0,09
Лпсп	-0,08	0,07	0,18	0,33	0,35	0,04
Рпсп	-0,11	0,09	0,12	0,33	0,21	0,12
Лгол	0,06	0,01	0,06	0,13	0,11	-0,07

вания *Pissodes pini* L. (Coleoptera, Curculionidae).// Фауна Урала и Европейского севера. Свердловск, 1979

Малоземов Ю.А. К изучению репродуктивной структуры популяции колорадского картофельного жука (*Leptinotarsa decimlineata* Say.) // Фауна Урала и прилежащих территорий. Свердловск, 1982

Малоземов Ю.А. Методические указания к изучению репродуктивной структуры популяций насекомых. Свердловск, 1998

Новоженов Ю.И. Полиморфизм и непрерывная изменчивость в популяциях насекомых. // ж. Общая биология. Т. XLI. Вып. 5. 1980.

СТРУКТУРА ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНЫХ СВЯЗЕЙ И ТРАНСПОРТ АССИМИЛИЯТОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ ДИКОРАСТУЩИХ ВИДОВ СРЕДНЕГО УРАЛА

М.Ю.Яшков, Е.А.Решетова, А.А.Гангарт

Уральский государственный университет, г.Екатеринбург

В современной экологии (Grime, 1979; Hunt, Cornelissen, 1997; Lambers, Poorter, 1992) большое внимание уделяется вопросам продуктивности и скорости роста дикорастущих растений. Показано (Hunt, Cornelissen, 1997; Lambers, Poorter, 1992), что скорость роста и продуктивность растений в большой степени определяются генетическими факторами. Установлено, что генотипические различия между видами, растущими с разной скоростью, имеют физиологическую основу, что проявляется, в первую очередь, в эффективности фотосинтеза и дыхания. В то же время продуктивность растений в условиях умеренного климата определяется не только скоростью роста проростков, но и устойчивостью роста на последующих этапах онтогенеза. В работах Мокроносова (1983), Курсанова (1976), Гамалея (1990) показано, что продуктивность и урожайность растений, помимо фотосинтеза и дыхания, во многом определяется характером донорно-акцепторных отношений, экспортом и распределением ассимилированного при фотосинтезе углерода между разными акцепторными органами. Задача нашей работы состояла в анализе ростовых параметров и выявлении факторов, лимитирующих скорость роста и продуктивность у дикорастущих травянистых видов Среднего Урала в естественных условиях обитания.

Материал и методы

В качестве объектов исследования использовали 15 видов цветковых растений - травянистых однолетников и многолетников, у которых, на основе анализа биомассы, определяли относительную склон-

рость роста общей массы растения и относительный прирост отдельных органов. Отбор растений производили на 4 учетных площадках 15*15 м в 7-15 кратной повторности с интервалом 15-20 дней. Относительную скорость роста общей массы рассчитывали по формуле $RGR = (M_2 - M_1) / ((M_2 + M_1) * 0.5 \cdot t_{2-1})$, где RGR - относительная скорость роста, $M_2 - M_1$ - прирост массы растения в интервале между двумя определениями, t_{2-1} - время между определениями. Относительный прирост надземных стеблей, листьев, генеративных органов и подземной части определяли как отношение прироста массы органов в период их линейного роста к величине данного временного интервала и массе листьев в середине этого периода: $RGR_{\text{л}} = (M_{\text{л},2} - M_{\text{л},1}) / t_{2-1} \cdot M_{\text{л},1}$. У 8 видов на стадии бутонизации - цветения в естественных условиях определяли фотосинтез, дыхательные потери, экспорт ассимилятов из донорных органов и последующее распределение углерода между акцепторами. В дневное время (11-12 ч) один из листьев среднего яруса помещали на 10 минут в прозрачные герметичные камеры из полиэтилена и вводили C^{14}O_2 , удельная радиоактивность которого на момент введения составляла 25 мКюри / л. У 4 растений листья фиксировали сразу же после экспозиции для определения интенсивности фотосинтеза. Еще 4-5 растений фиксировали через 24 часа после экспозиции и исследовали распределение C^{14} между донорным листом и акцепторными органами на основе относительной радиоактивности по методике Вознесенского (Вознесенский, Заленский, Семихатова, 1965). Дыхательные потери рассчитывали по убыли общего содержания C^{14} в растении за период наблюдений. Об интенсивности экспорта ассимилятов судили по радиоактивности листа-донора через 24 ч после экспозиции с C^{14}O_2 . Проводили статистическую обработку.

Результаты и обсуждение

Анализ взаимосвязи роста растения с приростом отдельных органов выявил следующие закономерности. У *Myosoton aquaticum* (рис.1) максимальный рост общей массы происходил в период интенсивного формирования листьев и прекращался с началом формирования стеблей. Аналогичную зависимость наблюдали у *Plantago media* и, в определенной степени, у *Artemisia vulgaris*. Такой тип роста далее будет называться экстенсивным, поскольку образование новой массы в данном случае связано с постоянным расширением фотосинтетического аппарата и минимальным включением углерода в другие акцепторы. В то же время у *Tripleurospermum inodorum* (рис.1) наблюдали рост на фоне преимущественного включения углерода в стебли, а формирующиеся листья, как акцепторы ассимилятов, характеризовались непродолжительным и слабо выраженным ростом. Данный тип роста далее будем рассматривать как интенсивный, поскольку он не связан с формированием дополнительного фотосинтетического аппарата и предполагает, соответственно,

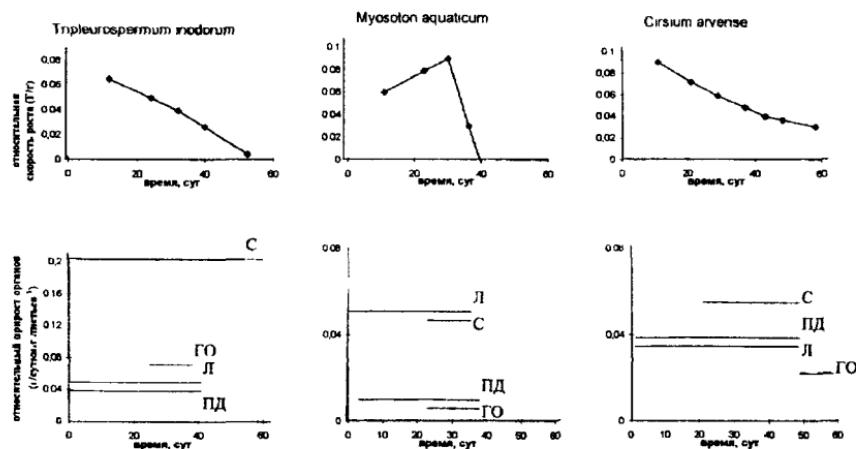


Рис. 1. Относительная скорость роста (по оси Y) общей массы растения, $\text{г}/\text{г}^*\text{сут}^{-1}$ (A) и отдельных органов, $\text{г}/\text{г листьев}^*\text{сут}^{-1}$ (Б) в онтогенезе изученных видов. На диаграммах части (Б) высота, на которой расположены линии, соответствует средней скорости роста органов, а длина линий - продолжительности линейного роста органов. Л - листья, С - надземные стебли, ГО - генеративные органы, ПД - подземная часть

более эффективное использование ассимилированного углерода. Аналогичный тип роста отмечали у *Polygonum bistorta*, *Fillipendula hexapetala*, в меньшей степени у *Chenopodium album*, *Sedum rigrigem*. Наконец, у *Cirsium arvense* (рис.1), максимальный прирост общей биомассы наблюдали на фоне интенсивного роста листьев и подземной части, но скорость роста оставалась высокой и на более поздних этапах онтогенеза - в период формирования стеблей и генеративных органов. Это пример экстенсивно-интенсивного роста, который также наблюдали у *Echinops ritro*, *Trifolium repens*, в меньшей степени у *Chenopodium album*. Результаты экспериментов с C^{14} свидетельствуют об отсутствии связи между интенсивностью фотосинтеза и скоростью роста (табл.1). В то же время экстенсивно растущие виды характеризовались большими дыхательными потерями углерода - до 52% от исходно ассимилированного C^{14} за сутки у *A.absinthium*. Высокую скорость роста *P.media* можно объяснить слабо выраженным ростом гетеротрофных акцепторов - стеблей и генеративных органов при интенсивном включении C^{14} в акцепторные листья. В то же время у таких видов, как *T.inodorum* и *T.repens*, проявлявших интенсивный рост, дыхательные потери были значительно меньше. На эффективность использования углерода, помимо дыхания,

Таблица 1. Фотосинтез и эффективность постфотосинтетического использования углерода у изученных растений в генеративной фазе онтогенеза.

ВИД	фотосинтез тыс имп. за 100" в час	дыхатель- ные потери	включение C ¹⁴ в структурную биомассу акцепторных органов	остаток C ¹⁴ в донорном листе через 24 ч после экспозиции	транспорт C ¹⁴ в листья, % от содержания C ¹⁴ в растении через 24 ч пос- ле экспозиции
					% от исходно введенного C ¹⁴
Tripleurospermum inodorum Sch Bip	3,3	1,8	83,2	16,0	0,8
Sedum purpureum L	2,0	1,5	37,2	62,8	8,2
Polygonum bistorta L	33,4	22,9	24,9	52,2	0,7
Cirsium arvense (L) Scop	10,1	33,3	33,2	33,5	20,1
Trifolium repens L	9,6	12,2	43,5	44,3	10,3
Plantago media L	7,5	43,4	37,2	33,1	15,2
Artemisia absinthium L	16,8	51,7	37,9	10,4	2,2
Fragaria vesca L	15,1	47,0	9,9	43,1	37,6

оказывает влияние такой фактор, как транспорт ассимилятов из листьев-доноров. У *T.inodorum* и *S.purpureum* отмечали близкие значения дыхательных потерь, однако *T.inodorum* проявлял большее включение углерода в структурную биомассу акцепторных органов и потому у данного вида наблюдали большую скорость роста (табл.1). У *P.bistorta* и *F.vesca* только малая часть ассимилятов (9-25%) транспортировалась из донорных листьев, следствием этого была низкая продуктивность. Таким образом, скорость роста и продуктивность дикорастущих растений в значительной степени определяется распределением биомассы между донорными и акцепторными органами в ходе онтогенеза и эффективностью использования углерода, выражющейся в соотношении фотосинтеза, экспорта ассимилятов из донорных листьев и дыхания. Таким образом, скорость роста и продуктивность дикорастущих растений в значительной степени определяется распределением биомассы между донорными и акцепторными органами в ходе онтогенеза и эффективностью использования углерода, выражющейся в соотношении фотосинтеза, экспорта ассимилятов из донорных листьев и дыхания. Действие каждого из этих факторов проявляется по-разному у видов с различными ростовыми характеристиками.

Работа выполнена при финансовой поддержке фонда РFFИ, грант 97-04-48374

ЛИТЕРАТУРА

- Вознесенский В.Л., Заленский О.В., Семихатова О.А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука, 1965. 306 с.
- Гамалей Ю.В. Флюэма листа: развитие структуры и функций в связи с эволюцией цветковых растений. Л.: Наука, 1990. 144 с.
- Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растениях. М.: Наука, 1976. 646 с.
- Мокроносов А.Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. М.: Наука, 1983. 64 с.
- Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester. Brisbane. Toronto: J.Wiley&Sons, 1979. 222 p.
- Hunt R., Cornelissen J.H.C. Components of relative growth rate and their interrelations in 59 temperate plant species // New Phytologist. 1997. 135, 3. P.395-417.
- Lambers H., Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences // Advances in ecological research. 1992. 23. P.187-261.

АНАЛИЗ ТИПОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЛЕСНЫХ ЗЕМЕЛЬ ЮЖНОУРАЛЬСКОЙ ПРОВИНЦИИ ЮЖНО- ТАЕЖНЫХ И СМЕШАННЫХ ЛЕСОВ

Г.В.Андреев

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

В результате промышленных лесозаготовок и пожаров на Южном Урале произошло сокращение ареала темнохвойных лесов (Недригайлов, 1928; Крашенинников, Кучеровская-Рожанец, 1941; Попов, 1980; Фильрозе, Гладушко, 1981; Волков, Позднякова, 1997; Муратов, Амирханова, 1997 и др.). Конкретные данные о масштабе и степени этих процессов практически отсутствуют. Эти сведения можно получить, используя материалы лесоустройства, построенные на принципах географо-генетической классификации, дающей объективную информацию о типологической структуре лесных земель на разных уровнях, а также о степени деградации лесных экосистем.

Исследуемая территория Катав-Ивановского лесхоза Челябинской области является характерной для южноуральской провинции подзоны южнотаёжных и смешанных лесов (Колесников, 1961; 1967). В основу анализа были положены материалы массовой таксации Свердловской лесоустроительной экспедиции, в которой принимал участие автор в 1994 году. При лесоустройстве использовалась схема генетической классифи-

кации типов леса Южного Урала (Фильзозе, 1983, 1986 и др.). Предметом исследований являлись условно-коренные елово-пихтовые древостои, а также коротко-, длительно- и устойчиво-производные сосновые, берёзовые и осиновые насаждения.

Площади, занимаемые каждой провинцией, близки между собой: 47% - центральные горные хребты (ЦГ), 53% - западные низкогорья (ЗН). Свыше 90% площадей обоих провинций занимают дренированные участки. Следует обратить внимание на относительно большую долю участков, занятых каменистыми и щебнистыми почвами (I и II группа типов) в ЗН. Их здесь 13% в I и 27% во II-ой. В ЦГ их 3 и 8% соответственно. Это характеризует большую расчлененность рельефа западных низкогорий по сравнению с центральным горным районом. Наибольшую долю площадей занимают участки III группы с мощными дренированными почвами, среди которых преобладают пологие склоны - 74% в ЗН, и 62% в ЦГ.

Рассмотрим структуру типов насаждений на нескольких уровнях. Темнохвойные древостои в обеих провинциях сохранились лишь на 1/6 части площади. В ЦГ провинции наибольшая доля площадей с преобладанием ели и пихты приурочена к I группе типов с мелкими каменистыми почвами (27%), а в западных низкогорьях - ко II группе с почвами средней мощности (19%). В обеих провинциях наиболее продуктивные и доступные участки III группы вырубались в первую очередь, поэтому доля елово-пихтовых древостоев значительно ниже (16%). Наименьшее участие темнохвойных насаждений отмечено на каменистых участках I группы типов в ЗН (8%), а также временно- и устойчиво-переувлажненных участках IV и V групп, как в ЦГ, так и в ЗН. где условно-коренными являются березняки. На уровне типов местоположений мы видим, что темнохвойные древостои больше приурочены к склонам северных экспозиций II и III групп типов в обоих провинциях (от 20 до 50%). На примере наиболее распространённого типа местоположений видно, что большая сохранность елово-пихтовых древостоев характерна для западных низкогорий (16%), по сравнению с центральными горными хребтами (12%). Доля площадей, занятая коротко-производными насаждениями, также больше в ЗН - 26%, чем в ЦГ - 21%. Это объясняется большей и давней эксплуатацией лесов ЦГ: наличием пригодной для сплава реки Катав и узкоколейной железной дороги Запрудовка-Белорецк.

Выводы

В результате лесоэксплуатации, не соответствующей экологии ели и пихты, темнохвойные леса района исследования находятся на грани полного исчезновения, особенно в наиболее продуктивных местоположениях. Необходим полный отказ от сплошнолесосечных рубок и переход к несплошным рубкам в наибольшей степени сохраняющих детерминирующие функции лесов.

МАТЕРИАЛЫ К АНАЛИЗУ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ РЕАКТИВНОСТИ ЛИНЕЙНЫХ И АУТБРЕДНЫХ МЫШЕЙ

И.А.Пашнина, А.В.Сидорова, С.Б.Владимирская

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Настоящая работа посвящена разработке радиобиологических подходов к изучению гетерогенности популяций. Исследовалась индивидуальная изменчивость как аспект проблемы разнообразия. В качестве модели выбраны линейные и аутбредные лабораторные мыши. В ходе эксперимента было определено 15 прижизненных морфофизиологических параметров организма: концентрация химических элементов, выделяемых с мочой (P, Ca, Cu, K, Na); количество лейкоцитов, относительное количество нейтрофилов, моноцитов и лимфоцитов в периферической крови; концентрация глюкозы в периферической крови; интегральный тест на нервно-мышечную нагрузку (продолжительность плавания); на протяжении всего эксперимента отслеживалась динамика веса животных. Исследования перечисленных показателей проводились до и после адреналового стресса (по 0,02 мл 0,1% раствора адреналина ежедневно в течение 10 суток). Затем животных подвергали тотальному гамма-облучению на установке ГУТ-Со-1200 с интенсивностью 300 Р/сутки до гибели последнего животного, для определения суммарной индивидуальной летальной дозы пролонгированного облучения. После гибели животных были сняты краинометрические показатели, проведено взвешивание внутренних органов.

Ранее показано (Любашевский, Григоркина, 1994, 1995) достоверное сокращение сроков вымирания при остром облучении линейных мышей в состоянии экспериментального стресса, тогда как у аутбредных животных, напротив, наблюдали расширение сроков гибели. Было высказано предположение, что данный феномен обусловлен унификацией функционального состояния животных с близким генотипом, и проявлением генотипических различий радиочувствительности у аутбредных мышей. Действительно, нами выявлена унификация физиологического состояния линейных животных по ряду показателей: содержанию глюкозы в крови, продолжительности плавания, содержанию P, Ca, Cu и отношению K/Na в моче. Реакция беспородных животных на адреналовый стресс неоднозначна: по трем показателям дисперсия возросла, по трем – уменьшилась. В то же время, при использованном режиме пролонгированного облучения, дисперсия индивидуальной летальной дозы и сроки гибели у стрессированных животных (как линейных, так и аутбредных), по сравнению контролем, не изменились.

Найдены линейные корреляционные зависимости между индивидуальной летальной дозой и следующими показателями: количество лейко-

цитов и относительное количество нейтрофилов в периферической крови - до и после адреналового стресса; абсолютное количество нейтрофилов и моноцитов, концентрация кальция в моче, продолжительность плавания - до стресса; абсолютное количество лимфоцитов, соотношение К и Na, выделяемых с мочой - после стресса. Кроме того, между исследованными морфофизиологическими признаками обнаружены множественные корреляционные связи. Полученные результаты в дальнейшем позволят сконструировать оптимальный комплекс показателей для прижизненного определения индивидуальной радиочувствительности.

Разработанные подходы будут применены к оценке гетерогенности природных популяций мелких млекопитающих, обитающих в условиях техногенного загрязнения.

РЕАКЦИЯ СИМБИОТРОФНЫХ ГРИБОВ НА АЭРОТЕХНОГЕННОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ

Е.В.Вурдова

Уральский государственный университет, г. Екатеринбург

Исследования по изучению действия выбросов Среднеуральского медеплавильного завода (сернистый ангидрид, фторсодержащие соединения, тяжелые металлы) на симбиотрофные грибы (сем. Boletaceae, Russulaceae) показали, что загрязнение окружающей среды не оказывает на них однозначно отрицательного действия. Видовое богатство симбиотрофных грибов сохраняется на уровне контроля даже в импактной зоне, а в буферной зоне происходит его заметное увеличение, особенно при удалении от источника загрязнения на расстояние 4 км. Однако, несмотря на одинаковый уровень видового богатства грибов в импактной и фоновой зонах, эти зоны отличаются по составу симбиотрофных грибов: коэффициент сходства Чекановского - Съеренсена равен 0.54. Сыроежковые грибы сокращают свою представленность по мере увеличения загрязнения окружающей среды, а болетовые, наоборот, увеличивают свое видовое богатство с ростом антропогенных нагрузок, то есть обнаруживают большую толерантность по отношению к аэротехногенному загрязнению.

На наш взгляд, по устойчивости к аэротехногенному загрязнению можно выделить 3 группы симбиотрофных грибов: 1) толерантные; 2) среднеустойчивые; 3) чувствительные.

К толерантным видам мы относим прежде всего те, которые встречаются только в импактной зоне: *Boletus betulinola* (Vassilk.) Pilat & Dermek, *Russula helodes* Melzer, *R. heterophylla* Kuhn., *R. nitida* (Pers.: Fr.) Fr. Они могут служить как виды-индикаторы для нарушенных территорий. К ним можно отнести и грибы, которые распространены во всех

зонах *Boletus subtomentosus* L. Fr., *Leccinum scabrum* (Bull. Fr.) S F Gray, *Lactarius glyciosmus* (Fr. Fr.) Fr., *L necator* (J F Gmel. Fr.) Pers. *L vietus* (Fr.) Fr., *Russula aeruginea* Lindbl., *R emetica* (Schaeff. Fr.) Pers. *R minutula* Vel., *R xerampelina* (Schaeff.) Fr., а также в импактной и буферной зонах *Boletus edulis* Bull. Fr., *Leccinum percandidum* (Vassilk.) Watl., *L versipelle* (Fr.) Snell., *Russula cyanoxantha* (Schaeff.) Fr., *R decolorans* (Fr.) Fr., *R fragilis* (Pers. Fr.) Fr., *R gracillima* Schaff., *R maculata* Quel., *R ochroleuca* Pers., *R puellaris* Fr.

К видам со средней устойчивостью к загрязнениям относятся грибы, встречающиеся в буферной и фоновой зонах *Boletinus asiaticus* Sing., *Chalciporus piperatus* (Bul. Fr.) Bat., *Boletus badius* (Fr.) Fr., *B pulvulento* Opat., *Leccinum aurantiacum* (Bull.) S F Gray, *Leccinum varicolor* Watl., *Lactarius glutinopallens* Moll. & Lange, *L mutissimus* (Fr.) Fr., *L piperatus* (Fr.) S F Gray, *L scrobiculatus* (Scop. Fr.) Fr., *L torminosus* (Schaeff. Fr.) Pers., *L vellereus* (Fr.) Fr., *L uvidus* (Fr. Fr.) Fr., *Russula aquosa* Leclair, *R aurea* Pers., *R amethystina* Quel., *R elaeodes* (Bres.) Bon., *R emeticicolor* (Schaff.) Sing., *R foetens* Pers. Fr., *R lilacea* Quel., *R mesospora* Sing., *R nauseosa* (Pers.) Fr., *R olivacea* (Schaeff.) Pers., *R paludosa* Britz., *R turci* Bres. ss Maire, *R virescens* (Schaeff.) Fr.

К неустойчивым, или чувствительным, мы считаем возможным отнести виды, обитающие исключительно в фоновой зоне *Russula claroflava* Grove, *R delica* Fr., *R luteotacta* Rea. Очевидно, что данные виды могут служить видами-индикаторами на ненарушенность территории.

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ В ЕСТЕСТВЕННЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ БИОТОПАХ УРАЛА

M. E. Гребенников

Уральский государственный университет, г. Екатеринбург

Первые сведения о фауне моллюсков, обитающих на Урале, содержатся в работах ранних авторов (Boettger, 1889, Круликовский, 1903, 1903а; Линдгольм, 1903, 1919, Воронцовский, 1912, 1922). В монографии И М Лихарева и Е С Раммельмайер (1952) приводятся сведения о распространении всех наземных моллюсков в пределах бывшего СССР, в том числе и на Урале. Начиная с конца 50-х годов, малакофауна Урала подробно изучалась И М Хохуткиным (1965, 1968, 1968а, 1969, 1978, 1979, 1990, 1990а, 1996). Наиболее полный список приведен в работе 1961 г. (Хохуткин, 1961), в таежной и лесостепной зонах от Северного до Южного Урала обнаружено 38 видов. Наземная малакофауна Челябинской области по Ю С Крестьянинову (1972, 1972а, 1973, 1973а, 1975) включает 32 вида и интересна присутствием реликта геттичного времени

Gastrocopta theeli. Сводка наземных моллюсков самой южной части Урала и прилегающих территорий (степная и полупустынная зоны З. Казахстана) включает 28 видов (Увалиева, Сахарнова, 1985; Увалиева, 1990)

В настоящем исследовании проанализирован материал по наземным моллюскам (36 видов, 543 образца, около 6 тыс. экземпляров) из 6 физико-географических территорий Урала, хранящийся в малакологической коллекции зоологического музея Института экологии растений и животных. Наиболее полно представлены горный Полярный Урал, весь Средний Урал и горный Южный Урал. Большая часть материала собрана И.М.Хохуткиным; последние сборы (1997 г.) из Первоуральского, Ревдинского и Сысертского районов, а также из г.Свердловска и его окрестностей произведены автором. Таким образом, обработан материал из относительно ненарушенных (большинство ранних сборов) и подвергшихся антропогенному воздействию биотопов.

Основываясь на материалах данной коллекции и литературных источниках, можно сделать заключение, что наземная малакофауна Урала включает 44 вида и подвида, относящихся к 15 семействам.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 98-04-48039 и гранта в системе Минобразования РФ.

ОСОБЕННОСТИ ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) В ФАЗЕ НАРАСТАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ

Ю.А.Давыдова

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

Данная работа является основой для исследования особенностей процессов овогенеза и сперматогенеза животных, составляющих популяцию на разных фазах динамики численности.

Изучали структуру населения европейской рыжей полевки в 1996 - 1997 гг. Наблюдения проводили в коренных пихто - еловых лесах Висимского государственного природного заповедника. Три тура ежегодных учетов проводили в мае, июле, октябре. Использовали стандартный метод ловушко-линий. Линии по 25 - 50 ловушек экспонировали 4 суток. Абсолютный возраст животных определяли по методу возрастных изменений зубов (Оленев, 1989). Отработано 2500 ловушко-суток, отловлено 134 особи рыжей полевки.

В 1996 г. зарегистрирована крайне низкая численность рыжей полевки. Индекс относительного обилия составил: в июле 0,3 особей/ 100 ло-

вушко-суток (ос./ 100 л.с.); в октябре 0,5 ос./ 100 л.с.; в мае рыжая полевка в учетах отсутствовала. В 1997 г. индекс относительного обилия возрастил с 2,8 ос./ 100 л.с. в мае, 16,3 ос./ 100 л.с. в июле, до 35,5 ос./ 100 л.с. в октябре.

Анализ возрастной и репродуктивной структуры населения рыжей полевки выполнен по материалам 1997 г. Выделены три функционально-возрастных группы животных: перезимовавшие особи (все репродуктивно активны), размножающиеся сеголетки, не размножающиеся сеголетки. Возрастная и репродуктивная структура популяции претерпевает закономерные сезонные изменения. Доля перезимовавших особей уменьшается с 63,2% в мае до 2,8% в октябре. Доля размножающихся сеголеток уменьшается с 36,4% в мае до 19,7% в октябре, противоположные изменения характерны для группы не размножающихся сеголеток. Подобная сезонная динамика относительной численности, возрастной и репродуктивной структуры популяции типична для лет нарастания численности популяций рыжей полевки и в других частях ее ареала (Bernshtain et al., 1989).

Таким образом, 1996 г. может быть охарактеризован как фаза депрессии численности в многолетнем популяционном цикле рыжей полевки, а 1997 г. - фаза нарастания численности.

Для популяции в фазе роста свойственен взрывной характер нарастания плотности и закономерные особенности сезонной динамики возрастной и репродуктивной структуры.

СТРОЕНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА, ХИМИЧЕСКИЙ И УГЛЕВОДНЫЙ СОСТАВ ЛИСТЬЕВ 27 ВИДОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ СРЕДНЕГО УРАЛА

Н.В.Дикусар, Л.А.Иванова, Л.А.Иванов

Уральский государственный университет, г. Екатеринбург

Основными особенностями древесных растений, в отличие от травянистых, являются большая продолжительность жизни, многолетние надземные органы и низкая доля фотосинтетических тканей в массе целого растения. В связи с этим деревья и кустарники имеют свои физиологические особенности. В настоящее время исследованы в основном особенности морфологии древесных растений, физиологических исследований очень мало, особенно в естественных условиях. Целью нашей работы было изучение строения фотосинтетического аппарата, химического и углеводного состава листьев деревьев и кустарников Среднего Урала в естественных условиях.

В ходе работы было изучено 27 видов древесных растений Среднего Урала из 13 семейств, из них 13 видов - собственно деревья, 15 кустарники. Исследования проводились летом 1997 года на биологической станции УрГУ, а также в лаборатории фотосинтеза УрГУ. Для исследования брали листья взрослого растения среднего яруса, южной стороны, из наружной части кроны. Изучение параметров фотосинтетического аппарата растений проводили по методике мезоструктуры, разработанной под руководством А.Т.Мокроносова (1979). Кроме этого, провели анализ химического и углеводного состава листьев 17 древесных растений.

В ходе проведенной работы определена частота встречаемости, значения модального класса, медианы, пределы варьирования основных параметров мезоструктуры древесных видов. Изученные древесные растения имели толщину листа от 99 до 258 мкм, при этом у 50% всех исследованных видов этот показатель не превышал 200 мкм. Плотность листовой пластинки составляла 300-500 мг/дм². Объем клетки варьировал от 0,5 до 10,4 тыс.мкм (54%-ный модальный класс – 3 тыс.мкм³), объем хлоропласта – от 14 до 63 мкм³ (40%-ный модальный класс 20-35 мкм³). Количество хлоропластов в клетке изменялось от 12 до 36, при модальном классе 15-20. Число клеток в единице площади листа равнялось 400-800 тыс./кв.см, количество пластид – 10-15 млн/см². Были определены также интегральные показатели: суммарная поверхность клеток и хлоропластов в расчете на единицу площади листа, они составляли 2-4 и 2-6 см²/см² соответственно. Результаты исследования химического и углеводного состава листьев позволили дать общую характеристику изученных древесных растений. Изученные деревья и кустарники характеризовались значениями зольности листьев в пределах от 0,0095 до 0,0253 мг/г сухого веса, содержанием минеральных веществ 35-55 мг/г, при варьировании этого показателя от 19,8 до 89,02 мг/г сухого веса. Содержание органических веществ и нитратов в листьях древесных растений составляли 0,6-1,0 мг/г сухого веса и 3,2-4,3 мг/г сухого веса соответственно. Процентное содержание растворимых сахаров в листьях исследованных видов составляло 4,8-6,5%, неструктурных полисахаридов 10-16% от сухой массы.

Таким образом, в результате проведенной работы была дана общая характеристика строения фотосинтетического аппарата, химического и углеводного состава листьев 27 древесных растений Среднего Урала. Результаты исследования могут быть использованы для анализа физиологических особенностей древесных растений, а также для сравнения с характеристиками других жизненных форм.

Работа выполнена при финансовой поддержке фонда РFFИ, грант 97-04-49900 и программы Министерства образования «Университеты России» №454.

ТЕПЛОВОЙ ШОК И ЭТАНОЛ ИЗМЕНЯЮТ ВНУТРИКЛЕТОЧНЫЕ УРОВНИ ГЛУТАТИОНА И КАЛИЯ В КЛЕТКАХ БАКТЕРИЙ *ESCHERICHIA COLI*

О.Н.Закирова

Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, г. Пермь

Одним из повреждающих факторов окружающей среды является тепловой шок. У бактерий при тепловом шоке происходит ряд адаптационных изменений, в частности, активируется регулятор теплового шока. Следствием его активации является выработка белков теплового шока, часть из которых является шаперонами, способными узнавать и связывать денатурированные белки при стрессовых условиях.

Глутатион является потенциальным кандидатом на роль компонента сенсорных и регуляторных систем, участвующих в отклике клеток на стрессы. Ранее в лаборатории физиологии микроорганизмов ИЭГМ получены данные, свидетельствующие о наличии изменений в бактериях *E. coli* уровней калия и глутатиона при разных стрессах. Нами были измерены уровни внутри- и внеклеточного глутатиона при тепловом шоке и при обработке этанолом растущих клеток *E.coli* AB1157. Наблюдалось снижение уровня общего внутриклеточного глутатиона на 30 %, при одновременном повышении уровня общего наружного глутатиона на 40 %. При этом менялся редокс-статус глутатиона: во внеклеточной среде снижалось количество окисленного глутатиона на 45% и на 53% увеличивалось содержание восстановленного глутатиона. В контроле уровень общего внутриклеточного глутатиона не изменялся, а во внеклеточной среде уровень общего, окисленного и восстановленного глутатиона в течение роста культуры снижался на 20-30 %.

Известно, что мембранотропный агент этанол, также вызывает синтез белков теплового шока. В наших опытах было обнаружено, что при действии теплового шока и этанола изменяется концентрация внутриклеточного калия у клеток *E.coli* K12. Обнаружено также, что при тепловом стрессе и действии этанола концентрация внутриклеточного калия возрасала, с последующим падением до исходного уровня.

Изменение содержания внутриклеточного калия и глутатиона у *E.coli* наблюдалось ранее при других стрессах. Можно предположить, что такого рода изменения могут быть связаны с универсальными механизмами, участвующими в защите клеток от стрессов.

ИССЛЕДОВАНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ РЕГЕНЕРАЦИИ ПРИРОДНОГО ИОНООБМЕННОГО МАТЕРИАЛА (КЛИНОПТИЛОЛИТА)

О.Р.Ильясов, А.М.Асонов

Российский научно-исследовательский институт комплексного использования и охраны водных ресурсов, г.Екатеринбург

Проблема защиты природных водных объектов от загрязнения талыми и ливневыми сточными водами с городских территорий выдвигается на одно из первых мест в экологических задачах. Сегодня ущерб, наносимый водным источникам сточными водами этой категории, выше, чем от сточных вод хозяйской канализации.

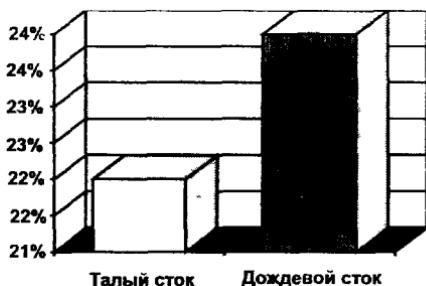
Ранее нами был предложен фитофильтр для очистки поверхностных сточных вод в виде ботанической площадки, в которой в качестве сорбента используется природный ионообменный материал - клиноптилолит. Данная площадка позволяет повысить качество очистки воды, и особенно в течение вневегетационного периода. Во время работы данного фитофильтра стал вопрос о способе регенерации клиноптилолита. Известен способ химической регенерации сорбента 10% раствором NaCl. Однако, данный способ не экономичен и в тоже время приводит ко вторичному загрязнению стоков. Нами предложен наиболее приемлемый, с точки зрения экологии и экономии, способ биологической регенерации природного ионообменника с помощью высшей водной растительности (ВВР).

Выводы и рекомендации

1. Выявлен высокий эффект очистки имитаторов талого и дождевого стоков на ботанической площадке типа фитофильтр с твердым субстратом в виде клиноптилолита. Эффективность очистки по азоту аммонийному находится в пределах 88%, а по фосфатам - 55%.

2. Показана принципиальная возможность регенерации природного цеолита-клиноптилолита с помощью высшей водной растительности. Достигнутый в эксперименте с тростником всего за 30 суток биорегенерационный эффект в пределах 25% (по аммонийному азоту) говорит о перспективности биологического способа восстановления ионообменной способности клиноптилолита.

3. Расчеты, выполненные на основании экспериментальных данных, показывают, что ризосфера десяти растений, размещенных на площади 625 см^2 и в толщине слоя клиноптилолита 17 см, способна потребить за 1 месяц 18,7 г $\text{N}(\text{NH}_4^+)$. В этом случае утилизирующая способность тростника, высаженного на ботанической площадке плотностью 150 растений на 1 м^2 будет равна 300 г $\text{N}(\text{NH}_4^+)$ в месяц или 1500 г (1,5 кг) за вегетационный период.



гетации высшей водной растительности.

5. Для достижения отмеченного эффекта очистки рекомендуемая скорость фильтрации жидкости через слой клиноптилолита должна быть в пределах 1 м/час, а толщина слоя должна обеспечивать время ее контакта с цеолитом 15-20 минут.

Для оценки биологической регенерации клиноптилолита после окончания исследований была проведена химическая регенерация сорбента 10 % р-ром NaCl.

Эффект биорегенерации клиноптилолита

	Талый сток	Дождевой сток
Количество восстановленного азота аммонийного	22 %	24 %

МОНИТОРИНГ ПИТЬЕВОЙ ВОДЫ: ОПРЕДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ ТОКСИЧНОСТИ ХЛОРИРОВАННОЙ И ОЗОНИРОВАННОЙ ВОДЫ С ПОМОЩЬЮ МИКРОБИОТЕСТА

C.A.Куксина, О.Г.Лялина

Институт экологии и генетики микроорганизмов, г.Пермь

За последние годы качество питьевой воды практически не улучшается. Специалисты с сожалением отмечают, что пить не фильтрованную, а тем более не кипяченную воду из-под крана опасно для здоровья.

Новый ГОСТ «Питьевая вода» предусматривает, наряду с традиционной химико-аналитической системой анализов, использование биологического тестирования, где в настоящее время известно более 100 биотестов, которые позволяют определить в одном анализе суммарное действие всех токсикантов, а не отдельные вредные вещества

4. Использование клиноптилолита в качестве твердого субстрата в конструкции ботанической площадки, работающей по принципу фильтрации очищенных талых и ливневых сточных вод, позволяет вести очистку этих вод в период их образования (во вневегетационный период), а не только в период вегетации высшей водной растительности.

Для определения общей токсичности питьевой воды мы использовали метод микробиолюминесценции, предназначенный для проведения экологического мониторинга объектов окружающей среды с применением светящихся микробных биосенсоров (*E.coli*. lum⁺) и прибора биолюминометр «Биотокс 6». Генноинженерный гибрид *E.coli*, lum⁺ является представителем большого семейства Enterobacteriaceae, органически вписывающегося в природные экосистемы и постоянно присутствующего в воде, почве, воздухе, в организмах людей и животных.

Оценка токсичности основана на определении изменения интенсивности биолюминесценции бактерий при действии токсических веществ в пробе, по сравнению с контролем. В качестве критериев токсичности применяются величины: меньше 20% - образец «нетоксичен»; от 20% до 49% - образец токсичен; равно или более 50% - образец сильно токсичен.

Объектом наших исследований является вода из источников централизованного и децентрализованного водоснабжения (крупные и малые реки, пруды, озера, ключи, артезианские скважины и колодцы), а также пробы с разных этапов водоочистки. Наибольшей токсичностью обладали пробы с малых рек, озер, прудов – 39,3%; наименьшей – пробы с ключей, колодцев, артезианских скважин – 21,2%. По полученным результатам можно сделать вывод о возможности применения данного микробиотеста для оценки качества различных природных водоемов, а также о техногенном загрязнении вод, так как их общая токсичность выше 20%, что указывает на присутствие в ней вредных веществ.

Кроме того, тест оказался пригодным для количественного выявления токсикантов в воде на основных этапах очистки, а также в водопроводной питьевой воде. Несмотря на систему мероприятий, направленных на ее очистку, общая токсичность снижается ненамного, а в водопроводной воде практически остается на прежнем уровне. Это можно объяснить искусственным введением при водоочистке коагулянтов, осветлителей, активного хлора, продукты взаимодействия с которыми обладают выраженным общетоксическим, мутагенным и канцерогенным эффектами. Микробиотестирование проб воды после обеззараживания хлором и озоном выявило снижение токсичности после озонирования, возможно, из-за кратковременного действия озона. Кроме того, он не образует высокотоксичных продуктов при взаимодействии с водой, как активный хлор.

Существование микроорганизмов в водопроводной воде определяется некоторыми факторами, среди которых ведущим является активный хлор, затем недостаток трофических субстратов, понижение температуры среды.

При замене хлорирования на озонирование мы вправе ожидать тех же результатов. Поэтому в воду после хлорирования и озонирования мы добавили суспензию бактерий (*E.coli* lum⁺) и культивировали в условиях, максимально приближенных к естественным. Тем самым имитировали аварийную ситуацию на трубопроводе, когда при нарушении герметично-

сти микроорганизмы из среды проникают в питьевую воду. Результаты показали, что в хлорированной воде со временем численность бактерий резко снижалась, по сравнению с затравочной дозой, что объясняется лимитирующим действием активного хлора. Численность бактерий в озонированной воде снизилась намного, так как лимитирующий эффект озона в воде намного ниже из-за быстрого его распада, и он может разрушать некоторые органические вещества не до конца, при этом ограничивая, но не исключая дальнейшее развитие сохранившихся или попавших в водопровод бактерий. Отсюда следует, что при попадании микроорганизмов в озонированную воду, в эпидемическом отношении она не будет безопасна.

Таким образом, выполненные лабораторией исследования позволяют утверждать, что метод биолюминесценции дает возможность быстро и количественно оценить общую токсичность проб из различных водоемов, проследить изменение токсичности при водоочистке, дать оценку качества питьевой воды, проследить с помощью затравок *E.coli* lum+ влияние хлорирования и озонирования на микроорганизмы.

ИНТЕРВАЛЬНАЯ ОЦЕНКА КОМПОНЕНТ ДИСПЕРСИИ ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПОПУЛЯЦИИ (НА ПРИМЕРЕ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ)

И.А.Кшиясов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Актуальной задачей при исследовании факторов, влияющих на динамику популяций, является количественная оценка вкладов экологических факторов и их взаимодействий в вариацию демографических признаков популяций (Жигальский, 1994). Ранее (Bernstein et all, 1989; Кшиясов, 1996, 1997) предложена процедура выявления популяционных циклов ряжей полевки и классификации лет наблюдений на фазы, составляющие популяционный цикл, а также проведено оценивание (Кшиясов, 1998) компоненты дисперсии демографических признаков популяции, приписываемой влиянию популяционного цикла.

Целью данной работы является интервальная оценка компонент дисперсии демографических признаков популяции ряжей полевки.

Предложено и реализовано использование процедуры численного ресемплинга *JackKnife* для генерации некоторого набора дисперсионных планов вместо единственного исходного. Достоинством метода *JackKnife* является получение несмещененных оценок среднего и дисперсии (Sokal, Rohlf, 1995). При использовании дисперсионного анализа (модель II) для

Таблица. Интервальная оценка силы влияния факторов:

А - популяционный цикл - "Цикличность", В - «Сезонность» - на вариацию относительной численности популяции рыжей полевки.

Двухфакторный ДА (2-way ANOVA), модель-II

$$Y_{ijk} = m + A_i + B_j + (A_i B_j) + e_{ijk} \quad I = 4; J = 4; K = 2$$

Источник дисперсии	df	F		P		Компонента дисперсии s^2 , %	
		Лимиты		Лимиты		Лимиты	
		мин.	макс.	мин.	макс.	мин.	макс.
"Цикличность" (между фазами популяционного цикла)	3	4,48	8,53	,035	,005	26,2%	44,0%
"Сезонность" (между месяцами учетов)	3	4,50	5,01	,034	,026	20,7%	37,8%
Взаимодействие	9	2,33	4,71	,067	,004	12,0%	26,1%
Остаток	16					13,1%	22,0%

разложения дисперсии исследуемого признака на компоненты для соблюдения ортогональности факторного плана требуется равное число наблюдений в ячейках факторной классификации (*ibid*). Поэтому можно дополнительно наложить требование генерации только равномерных комплексов (т.е. с равным числом наблюдений в ячейках). В качестве примера в таблице приведены минимальные и максимальные значения F-отношения, Р - уровней значимости и компонент дисперсии (%) относительной численности популяции европейской рыжей полевки из центральной части ее ареала (Тульская обл., 1972-81 гг.), полученные по «выборке», состоящей из 9 равномерных дисперсионных двухфакторных планов, сформированных из одного неравномерного.

Максимальна компонента дисперсии, соответствующая влиянию популяционного цикла. Остаточная компонента дисперсии сопоставляется эффектам не учтенных в модели и случайных факторов. Полученные интервальные оценки компонент дисперсии численности свидетельствуют о высоком качестве модели, описывающей динамику популяции с помощью популяционных циклов, и позволяют заключить, что эндогенным факторам принадлежит ведущая роль в формировании численности исследованной популяции рыжей полевки.

ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ СЕМЯДОЛЕЙ НЕКОТОРЫХ C₄-ВИДОВ СЕМ. CHENOPODIACEAE С РАЗНЫМ ТИПОМ СТРОЕНИЯ МЕЗОФИЛА.

М.В.Наумова, Е.Л.Ровнушкина, Е.Г.Артюшева

Уральский государственный университет, г. Екатеринбург

Семядоли - первые в онтогенезе листовые органы растений - у многих видов выполняют не только запасающую, но и фотосинтетическую функцию. Семядольные листья некоторых C₄-видов сем. Chenopodiaceae имеют тип строения мезофилла, типичный для C₃-растений, осуществляющих фиксацию CO₂ напрямую в цикле Кальвина. Целью данной работы было выявление основных закономерностей в формировании структуры фотосинтетического аппарата семядолей C₄-маревых в зависимости от типа строения их мезофилла. Определение площади листа, объёмов клеток, клеточного объёма хлоропластов, числа и размеров хлоропластов производили по методике А.Т.Мокроносова.

Проростки изученных видов имели разные морфобиологические особенности и темпы изменения количественных показателей структуры фотосинтетического аппарата семядольных листьев. Для одной группы видов (*Salsola paulsenii*, *Aellenia subaphylla*) характерны длительное и интенсивное увеличение площади семядолей, объёмов клеток, клеточного объёма хлоропластов, высокие скорости роста. Семядоли достигают больших размеров и долго сохраняются на растении. Заложение настоящих листьев на ранних этапах онтогенеза протекает медленно, проростки имеют развитые междуузлия. Для другой группы видов (*Girgensohnia oppositiflora*, *Haloxylon aphyllum*, *Salsola gemmascens*) характерно незначительное увеличение площади семядолей, объёмов клеток, клеточного объёма хлоропластов в течение непродолжительного периода. Семядольные листья мелкие, быстро завершают своё развитие и отмирают. Настоящие листья интенсивно формируются с первых дней прорастания, что приводит к розеточной форме роста в ювенильной фазе; исключение составляет афильный вид, саксаул чёрный (*Haloxylon aphyllum*), фотосинтез у которого осуществляют хлорофиллоносные побеги. Наличие связи между темпами формирования семядольных и настоящих листьев свидетельствует о функциональной зависимости органов, последовательно появляющихся в онтогенезе. В то же время в изменении других структурных показателей, таких как число и размеры хлоропластов, резких различий между видами не найдено.

Данное распределение видов на группы совпадает с классификацией А.А.Бутник, основанной на формировании нефотосинтетических признаков (развитие проводящей системы, строение почечки зародыша). Однако анализ изменения структуры фотосинтетического аппарата в онтоге-

незе позволил выделить растения, сочетающие черты обеих групп. Для семядолей *Climacoptera aralensis* характерно длительное увеличение площади семядолей, объемов клеток, клеточного объема хлоропластов, однако по скорости изменения структурных показателей, интенсивному развитию настоящих листьев и розеточной форме роста этот вид близок к группе видов с мелкими семядолями.

Не обнаружено четкой связи между типом строения мезофилла и характером развития фотосинтетического аппарата семядольных листьев. К первой группе отнесены виды с сальзоловидным вариантом кранц-анатомии семядолей (*Salsola paulsenii*) и с изопалисадными семядолями (*Aellenia subaphylla*), ко второй группе - с изопалисадными (*Girgensohnia opositiflora*, *Haloxyton aphyllum*) и дорзовентральными (*Salsola gemmascens*) семядолями. Семядольные листья *Climacoptera aralensis* обладают атрипликоидным вариантом кранц-анатомии.

Таким образом, выявлены различные сочетания морфологических особенностей проростков, темпов изменения количественных показателей структуры фотосинтетического аппарата и типов строения семядольного листа.

ИЗУЧЕНИЕ КОЛОНИЙ РУКОКРЫХ В ПЕЩЕРАХ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

О.Л. Орлов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Работа по изучению колоний летучих мышей в пещерах проводилась в двух направлениях: 1) неоднократное обследование наиболее крупных колоний в течение всего года, изучение их видовой структуры, динамики численности, условий обитания животных; 2) поиск новых мест обитания рукокрылых. В первом случае нами исследовались Смолинская и Аракаевская пещеры. Во втором случае мы проводили поиск зимовок рукокрылых в пещерах Нижнесергинского района, и Гостьковской пещере в Аласаевском районе.

Смолинская пещера была обследована нами впервые в марте 1997 года. Здесь было обнаружено более 800 зимующих летучих мышей, причем некоторые животные не спали. В июле-августе в пещере также были обнаружены летучие мыши. Их было намного меньше, чем прежде (около 100 особей). Летом небольшие колонии рукокрылых были обнаружены в дуплах деревьев недалеко от пещеры и в Смолинском гроте. В октябре мы насчитывали в пещере более 300 особей, в начале ноября - око-

ло 500. В феврале 1998 г. обнаружено свыше 1100 зимующих летучих мышей, из которых более 1000 особей - прудовые ночницы, около 80 - водяные ночницы, единично встречаются ушан и усатая ночница в старом понимании данного вида (сейчас этот вид подразделяется на два: собственно усатую ночницу и ночницу Брандта). В марте количество особей каждого вида, по сравнению с февралем, практически не изменилось, но бодрствующих зверьков было заметно больше. Смолинская пещера имеет очень длинный и узкий вход, поэтому температура воздуха в ней в течение всего года остается постоянной ($+4^{\circ}\dots+6^{\circ}$ С).

Аракаевская пещера исследовалась в 1997-1998 годах в холодный период года. Число зимующих в этой пещере особей в разные сроки зимовки различно (I.1997 - более 160 экземпляров; III.1997 - 146; X.1997 - 245; XII - 223; I.1998 - 167 особей). Отмечается уменьшению числа летучих мышей к концу периода зимовки (за счет прудовой ночницы). Наиболее вероятно перемещение летучих мышей в поздние сроки в более труднодоступные места. Не исключена и смертность животных. В этой пещере преобладают прудовая ночница и северный кожанок. Единично встречаются ушан, водяная ночница, усатая ночница и (или) ночница Брандта. В дальних гротах пещеры температура воздуха в течение зимы постоянна ($+4^{\circ}\dots+5^{\circ}$ С). В ближних гротах температура воздуха к январю-февралю опускается до 0° С и ниже. Именно в этих гротах на зимовке преобладают северные кожанки.

С сентября 1997 по март 1998 года нами обследованы 17 пещер в Нижнесергинском районе. Был обнаружен еще ряд зимовок, в большинстве из которых преобладает северный кожанок.

Колония рукокрылых в Гостьковской пещере в апреле насчитывала 21 особь: 11 водяных ночниц, по 4 северных кожанка и ушана, по 1 прудовой и усатой ночнице (или ночнице Брандта). Почти все зверьки бодрствовали.

Таким образом, на территории области зимует не менее 5-6 видов летучих мышей: прудовая и водяная ночница, ушан, северный кожанок, усатая ночница и (или) ночница Брандта; наиболее массовые виды - прудовая ночница и северный кожанок. Получены достоверные данные о наличии зимовок рукокрылых в 11 пещерах Свердловской области: Аракаевской, Дружбе, пещере Карстового Моста, Шахте Рыбникова, Пильниковской, Малой Аракаевской, гроте Аракаево-8, Катниковской, Большом Провале, Смолинской и Гостьковской. Колония летучих мышей в Смолинской пещере является круглогодичной.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЕНОМЕНА ГИПЕРТРОФИИ СЕЛЕЗЕНКИ С УЧЕТОМ ТИПОВ ОНТОГЕНЕЗА ЦИКЛОМОРФНЫХ ГРЫЗУНОВ

Н.М.Пасичник

Уральский государственный университет, г. Екатеринбург

Многие исследователи грызунов в Уральском регионе регулярно отмечали особей с гипертрофированными селезенками, индекс которых превышает 100%, а абсолютный вес достигает у рыжей полевки 3,5 г при «норме» 100-150 мг. Цель данной работы - проведение комплексного экологического анализа феномена гипертрофии селезенки на основе динамики ведущих популяционных параметров, с учетом функциональной структурированности популяций (на основе двух типов онтогенеза). Данный показатель рассматривается нами в качестве индикатора, отражающего наличие в популяции повреждающего фактора. Выяснение причин феномена гипертрофии на данном этапе работы не входило в нашу задачу.

В работе использованы материалы за 1982-1983 и 1988-1997 годы, из природных популяций грызунов из Ильменского государственного заповедника. Выборка за весь исследуемый период составила 2345 особей. Было изучено 7 видов мышевидных грызунов, относящихся к трем родам: *Clethrionomys*, *Microtus* и *Apodemus*. Основной анализ был проведен на европейской рыжей полевке *Clethrionomys glareolus*, являющейся доминирующим видом в районе наших исследований (1249 экз.)

Получены следующие результаты:

1. Для вида *Clethrionomys glareolus* установлен диапазон изменчивости относительного веса селезенки, который оказался значителен: от 2 до 104%. Проведенный анализ позволяет считать «нормальной» селезенку с относительным весом до 10% (100-150 мг), увеличенной - более 10%.

2. Произведена оценка масштаба явления. Показано, что имеет место прямая зависимость между типами онтогенеза и гипертрофией селезенки. Это явление свойственно в первую очередь особям, размножающимся в год рождения, и перезимовавшим животным (приступающим к размножению весной), то есть животным с высоким уровнем обменных процессов, что подтверждается комплексом морфо-физиологических показателей. Увеличенные селезенки с индексом более 10% отмечаются у 50% размножающихся животных и только 2% среди неразмножающихся зверьков. Предварительный анализ не выявил достоверных различий по ряду морфофункциональных показателей между размножающимися особями с нормальной и гипертрофированной селезенкой. Также установлено, что последние полноценно участвуют в репродукции популяции.

3. Проведенный анализ относительного веса селезенки у обитающих в районе исследований грызунов выявил наличие явления гипертрофии у

трех видов лесных полевок и его отсутствие у серых полевок и мышей. Таким образом, это явление можно считать родоспецифичным.

4. Отмечена четкая обратная зависимость между колебаниями численности и долей особей с гипертрофированной селезенкой.

5. В зимний период особей с гипертрофированной селезенкой не обнаружено. Отмечено явление зимней депрессии абсолютного и относительного веса селезенки, что подтверждает описанные ранее в литературе закономерности, характерные для традиционных морфо-физиологических индикаторов.

ПОЗДНЕГОЛОЦЕНОВАЯ ФАУНА КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПОЛЯРНОГО УРАЛА

Д.В.Пономарев

Институт геологии, г. Сыктывкар

В 1996 г. в результате раскопок отложений грота «Зверобой», расположенного на восточном склоне Полярного Урала (нагорье Янгана-Пэ), были проведены сборы костных остатков млекопитающих. Накопление костей большей части видов, за исключением, вероятно, бурого медведя, происходило за счет деятельности хищников. Об этом свидетельствует отсутствие артефактов и характер сохранности костей, которые несут следы погрызов и пребывания в желудочно-кишечном тракте хищников. Костные остатки самого многочисленного вида, зайца-беляка, представлены всеми элементами скелета, с преобладанием зубов и дистальных отделов конечностей (таблица 1).

В разрезе выделяются три горизонта, представленных отложениями разного литологического состава. Стратиграфически самым нижним горизонтом внутренней части грота является слой 4, который перекрывает осадками слоя 3. Слой 1 представлен отложениями предвходовой площадки.

По данным радиоуглеродного датирования костей из низов слоя 4, накопление отложений в гроте началось 4 тыс. лет назад. Fauna из слоя 4 (таблица 2) представлена небольшим количеством костных остатков. Для нее характерно присутствие представителя лесных местообитаний - *Martes* sp. Доля остатков лисицы превышает таковую для песца.

В слое 3 заметно увеличивается общее количество костных остатков, при этом доля *Martes* sp. резко уменьшается. Преобладают остатки зайца-беляка, песца и северного оленя.

Материал из слоя 1 характеризует, по-видимому, собственно позднеголоценовый (лесотундровый) этап истории фауны, в котором большая

Таблица 1. Состав элементов скелета зайца-беляка

Элемент скелета	Слой 1	Слой 3	Слой 4
Cranium cerebrale	-	3	1
Cranium viscerale	2	1	1
Mandibula	1	4	1
Dentes	44	49	1
Vertebrae	2	5	2
Costae	4	3	-
Scapula	-	-	1
Coxae	1	-	-
Humerus	1	1	-
Radius	-	3	1
Ulna	-	1	2
Femur	-	4	-
Tibia	-	3	-
Tarsus	4	11	3
Carpus	-	9	-
Sesamoidea	4	7	-
Metacarpus	4	-	-
Metatarsus	6	2	-
Metapodia	7	43	1
Phalanx I	12	45	2
Phalanx II	7	26	4
Phalanx III	10	29	1

Таблица 2. Видовой состав и количество костных остатков из отложений грота «Зверобой»

Вид	Слой 1	Слой 3	Слой 4
<i>Lepus timidus</i>	155	259	20
<i>Alopex lagopus</i>	24	36	3
<i>Vulpes vulpes</i>	4	2	4
<i>Ursus arctos</i>	-	4	-
<i>Martes sp</i>	-	1	3
<i>Gulo gulo</i>	-	4	-
<i>Mustela erminea</i>	6	1	1
<i>Mustela nivalis</i>	2	-	-
<i>Mustela sibirica</i>	-	1	-
<i>Rangifer tarandus</i>	33	56	-
Всего	224	364	31

часть костных остатков принадлежит зайцу-беляку, песцу и северному оленю. Количество остатков песца заметно больше, чем лисицы.

Автор выражает признательность Н.Г.Смирнову и П.А.Косинцеву за предоставленный материал и помочь в работе.

Работа проводилась при поддержке гранта РФФИ N 96-04-50990

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТРУКТУРЫ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА 50 ВИДОВ РАСТЕНИЙ СУБАРКТИЧЕСКОЙ ЗОНЫ

С.А.Попова, Л.А.Иванова

Уральский государственный университет, г. Екатеринбург

Строение фотосинтетических тканей имеет большое значение для адаптации растительного организма к условиям среды. От числа и размеров клеток и хлоропластов, величины их общей поверхности зависит водный и углеродный обмен, а значит, и общий уровень фотосинтетических процессов. В связи с этим интересно изучение структурной организации фотосинтетического аппарата растений различных климатических зон. В данной работе представлена характеристика 50 видов растений Субарктики и анализ приспособления их фотосинтетической функции к условиям среды на тканевом и клеточном уровне.

Исследования проводились в окрестностях г.Лабытнанги и на ст. Красный Камень (г.Рай-Из, г.Сланцевая и др.) в июле-августе 1997 года. Анализ проводили с помощью метода мезоструктуры, разработанного в конце 70-х гг. на кафедре физиологии растений УрГУ под руководством А.Т.Мокроносова. Для каждого вида получено более 20 показателей структуры фотосинтетического аппарата. Проведена статистическая обработка данных для общей характеристики изученных растений. Учитывая неоднородность выборки, растения были поделены на эколого-биологические группы по жизненным формам (кустарники, травы) и по особенностям местообитания (горные, тундровые). Результаты исследований показали, что изученные растения имели площадь листа от 0,02 до 19 см², при этом у 40% видов она не превышала 1 см². Толщина листа изменялась от 134 до 727 мкм, при 70%-ном модальном классе 200 -400 мкм; плотность листовой пластинки 100 - 2270 мг/дм². Объем клетки варьировал в пределах 1 - 112 тыс.мкм³ (исключение *Oxytropis digyna* -439 тыс.мкм³), число хлоропластов в клетке 15 -175 (исключение 205 - 420 у четырех видов). Число клеток и хлоропластов на единицу площади листа у 70% видов равнялось 100 - 500 тыс./см² и 20 - 40 млн/см² соответственно. Изученные растения характеризовались общей поверхностью мембран клеток (ИМК) и хлоропластов (ИМХ) в расчете на единицу площади листа, равными 1,6 - 43,1 и 1,7-36,8 см²/см² (у 65% видов ИМК и ИМХ составляли 8 - 20 см²/см²). При сравнении полученных данных с растениями умеренной зоны (Баринов, 1983; Мокроносов, 1979; Пьянков, 1993 и др.) видно, что субарктические растения характеризуются меньшей площадью листа, большей его толщиной и плотностью, большим числом клеток и хлоропластов на единицу площади листа и более высокими значениями общей поверхности клеток и хлоропластов в едини-

нице площади листа. Можно предполагать, что такие особенности строения фотосинтетического аппарата сформировались в результате адаптации к условиям низких температур и короткого вегетационного периода.

Высокие значения количества фотосинтезирующих единиц в единице площади листа, интегральных показателей ИМХ и ИМК свидетельствуют о высокой фотосинтетической активности листовой поверхности субарктических растений.

Работа выполнена при финансовой поддержке фонда РFFI, грант 97-04-49900 и программы Министерства образования «Университеты России» №454.

ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р.СЫСЕРТЬ (СВЕРДЛОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Л.Ю.Прудникова

Уральский государственный университет, г. Екатеринбург

В исследуемом районе обнаружено 93 вида листостебельных мхов. Экологический анализ показал, что по отношению к субстрату большинство видов (67%) эвритопны, т.е. произрастают на двух и более типах субстрата. Наиболее богаты стенотопами каменистые субстраты (16 видов, или 17% всего числа видов). Группа напочвенных мхов насчитывает 11 видов, эпифитов - 4 вида. Исключительно на гнилой древесине встречается только 2 вида мхов. Среди эвритопов выделяются следующие подгруппы: 1. Эпифитно-мелкоземные виды. Встречаются как на коре, так и на каменистых субстратах; являются переходной группой. Приурочены почти исключительно к петрофитным растительным группировкам. 2. Виды эродированных склонов и пожарищ, равно встречающиеся и на каменистых субстратах. В отношении ценоза не избирательны. 3. Эпиксильно-почвенные виды. 4. Широкие эвритопы, заселяющие практически все типы субстрата.

Таким образом, прослеживается две основных субстратных линии. Одна включает скально-мелкоземные и эпифитные группировки; это в основном мезо- и ксеромезофиты, часто эрозиофилы. Другая линия - сообщества почвенные и гнилой древесины. Эти мхи предпочитают повышенное увлажнение.

В ценотическом отношении избирательность мхов также невелика: 70% видов обнаружены нами в двух и более типах ценозов. Наиболее оригинальный видовой состав бриофлоры имеют петрофильные группировки, что объясняется изобилием каменистых субстратов и особыми микроклиматическими условиями. 17% видов, встречающихся там, харак-

терны только для этих сообществ. Оригинальные виды отмечены и в других типах ценозов: в лесах (7% видового состава), в болотных сообществах (15%), в пойменных сообществах (12%). Суходольные луга оригинальных видов мхов не имеют.

В ходе исследования обнаружено, что мхи разных субстратов имеют разную степень ценотической приуроченности. Так, наиболее индифферентными к ценозу оказались сообщества эпиксилов: их видовой состав примерно одинаков в любой растительной группировке. Та же закономерность распространяется и на эпифиты.

Эпифиты и эпиксилы, как следует из экологического анализа, представляют собой совершенно разные субстратные линии, однако по данным ценотического анализа видовой состав этих двух групп очень схожен. Это объясняется тем, что даже на совершенно сгнившей древесине встречаются участки сохранившейся коры, где и произрастают эпифиты.

Почвенные сообщества мхов в целом имеют сходный состав в разных ценозах; несколько выделяются группировки суходольных лугов и оstepненных склонов: их видовой состав беднее и имеет более низкий коэффициент сходства.

Скально-мелкоземные группировки сильно отличаются по составу, в зависимости от микроклиматических и ценотических условий. Следует особенно отметить сообщества мохообразных на обломочнике и валунах в лесных ценозах. Они имеют совершенно своеобразный видовой состав и представляют собой отдельный «бриоценоz»; особенно специфичен состав доминантов, который резко отличает данную группировку как от скальных, так и от прилежащих лесных напочвенных сообществ мохообразных.

По всей видимости, характерные особенности распределения бриофлоры обусловлены следующим обстоятельством: мхи, по сравнению с большинством других высших растений, имеют очень малые размеры (0,5-10 см), а потому гораздо более чутко реагируют на локальные изменения экологических параметров.

ВЗАИМОСВЯЗЬ ПОСТФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ УГЛЕРОДА И НАКОПЛЕНИЯ КРАХМАЛА В ЛИСТЬЯХ ДИКОРАСТУЩИХ ВИДОВ СРЕДНЕГО УРАЛА

Е.А.Решетова, М.Ю.Яшков, А.А.Гангарт

Уральский государственный университет, г. Екатеринбург

С помощью C^{14} исследовали динамику накопления крахмала в листьях 22 дикорастущих травянистых видов Среднего Урала, отличающихся по скорости роста, продуктивности и эффективности постфото-

синтетического использования углерода. Установили, что растения, сохраняющие интенсивный рост в генеративной фазе, отличаются эффективным использованием углерода, что проявляется в высоком включении C^{14} -ассимилятов в биомассу акцепторных органов. Это обеспечивается интенсивным экспортом продуктов фотосинтеза из листьев-доноров и эффективным дыханием. Растения, использующие основную часть ассимилированного углерода на рост или на дыхание, различаются по динамике накопления крахмала в донорных листьях. Такие виды, как *Fumaria officinalis*, *Leucanthemum vulgare*, *Thlaspi arvense*, *Plantago media*, *Artemisia absinthium*, расходующие основную часть ассимилированного при фотосинтезе углерода в процессах дыхания, интенсивно накапливают крахмал в первые минуты после экспозиции с $C^{14}O_2$; через 24 ч основная часть крахмала подвергается гидролизу. В то же время у *Tripleurospermum inodorum*, *Trifolium repens*, *Betonica officinalis*, *Sedum rigigaeum* основной синтез крахмала происходит в более поздний период: через несколько часов после экспозиции с $C^{14}O_2$. Эти виды отличаются более эффективным использованием продуктов фотосинтеза, что проявляется в высоком включении C^{14} в биомассу акцепторных органов. Возможно, что более поздний синтез крахмала происходит не в хлоропластах, а в других клеточных структурах. Этим достигается снижение расхода ассимилированного углерода в процессах дыхания и снижается ингибирующее действие синтеза крахмала фотосинтеза, что приводит к большей устойчивости ростовых процессов при действии разнообразных факторов внешней среды.

Работа выполнена при финансовой поддержке фонда РФФИ, грант 97-04-48374.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О БРИОФЛОРЕ ИЛЬМЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Н.А.Савельева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

С 1995 года продолжены работы по изучению бриофлоры Ильменского заповедника. Главная задача проводимых исследований заключалась в первичной инвентаризации флоры листостебельных мхов заповедной территории, включая литературные данные, архивные материалы (гербарные образцы и рукописи), хранящиеся в фондах заповедника, сборы экспедиций, работавших на данной территории (ИЭРиЖ г. Екатеринбурга, 1994,) и собственные сборы исследователя в течение 1995-97 годов.

К настоящему времени на основе этих данных составлен предварительный список листостебельных мхов, включающий 97 видов, относимых

**Систематический обзор предварительных данных о бриофлоре
Ильменского заповедника.**

Семейство	Число		Род (число видов в нем)
	видов	родов	
Sphagnaceae	23	1	Sphagnum(1)
Polytrichaceae	4	1	Polytrichum(4)
Pottiaceae	1	1	Didymodon (1)
Grimmiaceae	4	3	Grimmia(2), Racomitrium(1), Schistidium(1)
Seligeriaceae	1	1	Blindia(1)
Ditrichaceae	1	1	Ceratodon(1)
Dicranaceae	9	5	Dicranum(5), Cypodontium(1), Orthodicranum(1), Paraleucobryum(1), Rhabdoweisia(1)
Bryaceae	7	4	Leptobryum(1), Bryum(2), Pohlia(3), Rhodobryum(1)
Mniaceae	5	1	Plagiommium(5)
Aulacomniaceae	1	1	Aulacomnium(1)
Meesiaceae	1	1	Palludella(1)
Fontinaliaceae	1	1	Fontinalis(1)
Climaciaceae	1	1	Climacium(1)
Hedwigiaaceae	1	1	Hedwigia(1)
Neckeraceae	1	1	Neckera(1)
Leskeaceae	1	1	Pseudoleskeella(1)
Thuidiaceae	2	2	Abietinella(1), Heterocladium(1)
Amblystegiaceae	12	8	Amblystegium(1), Calliergon(4), Campylium(1), Drepanocladus(1), Hamatocaulis(1), Limprichtia(1), Sanionia(1), Warnstorffia(2)
Brachytheciaceae	10	4	Brachythecium(7), Cinrichyllum(1), Tomentypnum(1), Eurhynchium(1)
Plagiotheciaceae	1	1	Plagiothecium(1)
Hypnaceae	5	5	Hypnum(1), Homomallium(1), Platygryrium(1), Ptilium(1), Pylaisiella(1)
Hylocomiaceae	4	3	Hylocomium(1), Pleurozium(1), Rhytidadelphus(1)
Rhytidziaceae	1	1	Rhytidium(1)

к 49 родам и 23 семействам. Наиболее богаты видами следующие семейства: Sphagnaceae - 23, Amblystegiaceae - 12, Brachytheciaceae - 10, Dicranaceae - 9, Bryaceae - 7, Mniaceae и Hypnaceae - 5, Polytrichaceae, Grimmiaceae и Hylocomiaceae - 4, семейство Thuidiaceae представлено двумя видами, четырнадцать семейств - одним. По числу родов в бриофлоре

заповедника, из предварительных данных, семейства листостебельных мхов распределяются следующим образом: *Amblystegiaceae* - 8, *Dicranaceae* и *Hypnaceae* - 5, *Bryaceae* и *Brachytheciaceae* - 4, *Grimmiaceae* и *Hylocomiaceae* - 3 *Thuidiaceae* - 2, остальные содержат один род. Наиболее богаты видами род *Sphagnum* - 23. Род *Brachythecium* содержит 7 видов, *Dicranum* и *Plagiommium* - по 5, *Polytrichum* и *Calliergon* - по 4, *Pohlia* - 3, *Grimmia*, *Warnstorffia*, *Bryum* и *Rhytidadelphus* - по 2, остальные по одному.

ВЫБОР МЕТОДИКИ УЧЕТОВ МЕЛКИХ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ДИНАМИКИ РАЗНООБРАЗИЯ И СТРУКТУРЫ ИХ НАСЕЛЕНИЯ

Н.М.Самойлова

Ильменский гос. заповедник, г. Миасс

При исследовании структуры, разнообразия и их динамики такого разнородного зоокомплекса как мелкие наземные позвоночные, в условиях дефицита рабочей силы и времени необходим метод, который был бы сравнительно нетрудоемким, универсальным и единым для большинства групп животных изучаемого населения. В структурных исследованиях достаточно и даже более важно установление долевого участия и тенденций его изменений, чем абсолютной численности животных.

Анализ литературных материалов и практический опыт первого года работы в сосняках Ильменского заповедника показывают, что в этом случае из относительных методов учета (как требующих наименьших трудозатрат) наиболее приемлем метод ловчих конусов с направляющими канавками. Проводить его рекомендуется по пять дней три раза за летний сезон - в начале лета (конец мая - первая половина июня), в середине (вторая половина июля) и в конце лета (вторая половина августа - начало сентября). Данная методика дает возможность собрать материал, необходимого и достаточного объема и качества, по видовому составу и относительному обилию мелких наземных позвоночных в интересующем биотопе, позволяющий в дальнейшем сравнивать выборки, полученные из разных районов или в разные годы, то есть изучать динамику структуры и разнообразия животного населения в пространстве и во времени.

Очевидно, что выявленные различия будут адекватны различиям между группировками животных, в которых взяты эти выборки.

Предлагаемая методика сбора фактологического материала может быть использована в долгосрочных мониторинговых зооценотических исследованиях, как более универсальная для большинства групп мелких наземных позвоночных животных.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ (Coleoptera, Carabidae) ПАРКОВОЙ ЗОНЫ ПРОМЫШЛЕННОГО ГОРОДА

O. В. Семенова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Сезонная динамика активности жужелиц одного из самых многочисленных семейств в отряде жесткокрылых, изучалась в трех городских парках г. Нижний Тагил. Исследовался также лесной участок, расположенный в пригородной зоне. В каждом биотопе устанавливали по 10 ловушек в линию. В качестве ловушек использовались стеклянные банки емкостью 0,5 л.

На сегодняшний день, на обследуемых участках обнаружено 45 видов жужелиц, что вполне сопоставимо с данными, полученными, например, по Казани – 41 вид (Экология урбанизированных территорий, 1987), по Орехово-Зуево - 35 видов (Хотулева, 1996), по Гомелю - 34 вида (Молодова, 1991).

Для всех парков города характерно значительное сходство фауны жужелиц. Примерно 50 видов встречаются везде, хотя доля их различна. Например, *Pterostichus melanarius* ILL. является доминантным видом не только в парковой зоне, но и в пригороде. *Carabus granulatus* L. и *Eraphioides sekalis* Pk. доминируют во всех парках, исключая центральный, т. к. он характеризуется самой малой площадью и отсутствием каких-либо удобных убежищ. В то же время в парке, расположенном в западной части города и более чем в 2 раза превышающем остальные по площади, именно благодаря наличию оврагов, зарослей сорняков, околоводных низинок, встречается достаточно крупный хищный вид *Carabus regalis* F.-W., выявленный в качестве одного из доминантов в пригороде. Выше перечисленные виды (за исключением последнего), отмечаются в качестве доминантов и для других городов.

Характеризуя сезонную динамику, надо отметить, что для всех обследованных парковых участков в течение сезона прослеживаются два пика активности. Первый пик приходится на май – начало июня и определяется наличием доминантных видов с весенним типом размножения (*Poecilus versicolor* Sturm., *Carabus granulatus* L., *Pterostichus oblongopunctatus* F., *Amara communis* Pz.). Второй всплеск активности имеет место в июле – начале августа и объясняется целым рядом причин, несколько различающихся для разных участков. В качестве таких причин могут выступать: выход молодого поколения у доминирующего *Pterostichus melanarius* ILL. – вида с мультиsezонным размножением; начало периода активности у видов с осенним размножением (*Eraphioides sekalis* Pk.).

Некоторые отличия характерны для лесной зоны в пригороде. На данном участке зафиксирован только один пик активности, приходящий-

ся на середину июня. Это обусловлено доминированием видов с весенним типом размножения (*Pt. oblongopunctatus* F., *Harpalus latus* L.) и отсутствием среди доминантов видов, размножающихся осенью. Смещение же периода активности на более поздние сроки связано с повышенной затененностью участка, а, следовательно, с более поздним прогревом верхних слоев почвы.

Все выше перечисленное позволяет отметить, что, несмотря на ряд особенностей, например, резкое доминирование ограниченного количества видов, на долю которых приходится 90% особей (подобное явление наблюдается и в агроценозах) (Молодова, 1991; Семенова, 1997), сезонная динамика населения жужелиц городских парков определяется фенологическим типом доминантных видов и микроклиматическими условиями биотопа. Причем, чем разнообразнее эти микроклиматические условия, и чем больше площадь парка, в пределах которого располагается исследуемый биотоп, тем больше вероятность функционирования данного биотопа, как стации, обеспечивающей сохранение разнообразия почвенной фауны даже в черте крупного промышленного города.

ИЗМЕНЕНИЕ АНТИБИОТИКОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ КЛЕТОК *STAPHYLOCOCCUS EPIDERmidis* В УСЛОВИЯХ ДЕЙСТВИЯ ПЕПТИДНОГО АНТИБАКТЕРИАЛЬНОГО ФАКТОРА

A.В. Титова

Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, г. Пермь

В настоящее время стафилококковые инфекции продолжают привлекать внимание исследователей. Это связано с тем, что широкое применение как природных, так и синтетических антибиотиков, эффективное на первых порах, неизбежно ведет к появлению антибиотико-резистентных штаммов. В лаборатории биохимии развития ИЭГМ УрО РАН был выделен штамм коагулазонегативных стафилококков, продуцирующих антибактериальный пептид катионной природы, который, по-видимому, можно рассматривать как фактор естественной защиты бактериальных клеток. Задачей работы было исследование влияния данного фактора на состояние антибиотикочувствительности некоторых штаммов стафилококков.

В качестве индикаторной культуры был взят штамм *S.epidermidis*, а также вариант этого штамма, резистентный к ионам кадмия и ряду антибиотиков.

В ходе проведенных опытов было установлено, что при реализации эффекта антибактериального фактора на клетки *S.epidermidis*, находящи-

еся в начале логарифмической фазы роста, наблюдается изменение их чувствительности к антибиотикам.

В случае исходного штамма, уже через 1 час после внесения фактора происходит повышение чувствительности практически ко всем использованным в опыте антибиотикам. После обработки фактором в течение 28 часов, когда культура выходит из состояния торможения и начинает активно расти, происходит восстановление резистентности к ристомицину, гентамицину, фузидину. В то же время еще больше увеличивается чувствительность к линкомицину и рифампицину. Интересно, что к таким антибиотикам как ампициллин, левомицетин, неомицин, тетрациклин, цефалексин, эритромицин и стрептомицин культура становится более устойчивой по сравнению с исходным уровнем резистентности.

У штамма, резистентного к ионам кадмия, после 1 часа инкубирования с антибактериальным фактором повышается чувствительность к таким антибиотикам как ампициллин, ристомицин, левомицетин, оксациллин, рифамицин, тетрациклин, цефалексин, эритромицин и фузидин. После 28 часов наблюдается частичное восстановление устойчивости ко всем перечисленным антибиотикам, за исключением тетрациклина.

Следует отметить, что клетки штамма, резистентного к ионам кадмии, становятся более устойчивыми к действию антибактериального фактора, поскольку количество фактора, необходимое для торможения роста, в три раза превышает количество, необходимое для проявления эффекта при использовании исходного штамма.

Интересно, что при селекции кадмий-устойчивого варианта штамма, одновременно с повышением устойчивости к ионам кадмия постепенно появлялась резистентность к левомицетину, неомицину, линкомицину, тетрациклину и эритромицину. Аналогичные данные получены нами при культивировании клеток исходного штамма в присутствии антибактериального фактора.

Результаты работы свидетельствуют о значительном изменении антибиотикочувствительности использованных в работе штаммов *S.epidermidis* под действием исследуемого низкомолекулярного пептидного фактора.

ТРУТОВЫЕ ГРИБЫ УРАЛЬСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ (АНАЛИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР)

Н.В.Ушакова

Уральский государственный университет, г. Екатеринбург

Изучение видового состава трутовых грибов Уральской горной страны проводилось в 1945-1997 гг. в различных районах : северо-запад, за-

пад и юг Свердловской области, центр и юг Челябинской области, запад и центр Курганской (Степанова-Картавенко, 1967); Полярный Урал - окрестности г.Салехарда и г.Лабытнанги (Kotiranta, 1995). Несмотря на это, в настоящее время отсутствует полный список видов грибов данной экологической группы (check-list).

В связи с этим, крайне актуальной задачей, по нашему мнению, является обобщение всех имеющихся на настоящий момент сведений о биологическом разнообразии трутовых грибов Уральской горной страны. Собственно, это и определило задачу нашей работы - аналитический обзор имеющихся литературных сведений по видовому составу трутовых грибов Урала.

Проведенный нами анализ показал, что микробиота Уральской горной страны представлена 148 видами трутовых грибов, принадлежащих к 59 родам и 15 семействам. Ведущими семействами микробиоты являются Phaeolaceae (22 вида), Coriolaceae (17 видов), Phellinaceae (15 видов). Из 59 родов 26 (44%) монотипические, т.е. представлены одним видом. Коэффициент видовой насыщенности рода составляет 2.5. Самыми крупными являются рода *Trametes*, *Postia*, *Gloeophyllum*, *Fomitopsis*, *Inonotus*, *Phellinus*.

К наиболее распространенным видам, встречающимся повсеместно на изучаемой территории, относятся *Antrodia serialis*, *Coltricia perennis*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Gloeophyllum sepiarium*, *Lenzites betulinina*, *Phellinus igniarius*, *Ph.tremulae*, *Porodaedalea pini*, *Piptoporus betulinus*, *Trametes hirsuta*, *T.ochracea*, *T.versicolor*, *Trichaptum abietinum*, *T.fusco-violaceum*.

Три вида: *Amylocystis lapponica*, *Daedalea quercina*, *Ganoderma lucidum* - наиболее редки в этом регионе и внесены в Красную Книгу Среднего Урала.

Большая часть всех описанных для Урала трутовых грибов - 91 вид - в своем развитии приурочены к древесине хвойных (*Picea*, *Pinus*, *Abies*, *Larix*), причем среди них 51% составляют грибы, вызывающие бурую гниль; 72 вида развиваются на лиственных (35% - виды бурой гнили); 16 видов способны поражать древесину обеих групп, как хвойных, так и лиственных. Один вид (*Coltricia perennis*) встречается только на почве.

Урал можно отнести к районам, сравнительно хорошо изученным в микологическом отношении; тем не менее, обширные территории этого региона все еще остаются неисследованными. Поэтому своей основной задачей мы рассматриваем подготовку уточненного списка трутовых грибов Уральской горной страны. Это позволит дать объективную оценку биологическому разнообразию трутовых грибов Урала, их распространению, субстратной приуроченности, обилию; а также выявить редкие, нуждающиеся в охране виды и охарактеризовать их эколого-биологические особенности.

ИСКОПАЕМЫЕ ОСТАТКИ СЛОНОВ В КОЛЛЕКЦИЯХ МУЗЕЕВ ПЕРМСКОЙ ОБЛАСТИ

Т.В.Фадеева

Областной краеведческий музей, г. Пермь

Палеотериологические собрания музеев комплектуются в основном непрофессиональными коллекторами, и, как правило, костный материал не имеет привязки к определенному стратиграфическому горизонту, что, несомненно, снижает его научную ценность. Тем не менее, кроме чисто стратиграфического значения, остатки наземных позвоночных представляют и самостоятельный палеонтологический интерес и важны для понимания истории развития фауны, дополняя информацию по границам ареалов обитания вымерших животных.

Общепризнанной, единой методики диагностики видов ископаемых хоботных и генераций их зубов пока не разработано. Особенно затруднена обработка неоднородных по видовому и возрастному составу серий ископаемых зубов и костей посткраниального скелета из хаотично собранных коллекций региональных музеев.

Цель данной работы - определение по совокупным методикам видов ископаемых слонов из однородной по региональному признаку выборки.

Исследованы костные остатки ископаемых слонов (56 зубов и 17 трубчатых костей) из фондовых коллекций Пермского, Краснокамского, Чайковского краеведческих музеев. Параметры зубов измерялись по методике В.Е.Гарутта и И.В.Фороновой (1976). Генерации зубов определялись по сопряженным графикам наименее трансгрессирующих показателей (число пластин, ширина, высота коронки) по методике А.В.Шера и В.Е.Гарутта (1985). Промеры трубчатых костей проводились по схеме И.Е.Кузьминой (1971). Возрастные группы определялись по методике Г.Ф.Барышникова с соавторами (1977).

Из всех параметров последних коренных зубов, были выделены средняя длина пластины, частота пластин на 10 см и, далее, проведена корреляция с толщиной эмали. Из серии последних коренных зубов выделяются три группы, практически не трансгрессирующие по трем признакам и принадлежавшие трогонтериевому слону (длина пластины 16,8-20,5 мм; частота 4,8-6,2; толщина 1,5-3,0), мамонту раннего типа (соответственно 11,7-17,4 мм; 6,3-8,8; 1,5-2,4) и мамонту позднего типа (8,4-12,3 мм; 9,0-10,5; 0,9-1,6). Родственный по региональному признаку материал четко иллюстрирует убывание длины пластины, толщины эмали и возрастание частоты пластин в линии *Mammuthus trogontherii* - *Mammuthus primigenius*.

Порядковые номера зубов с выраженнымами площадками давления определялись по диаграммам наиболее независимых от особенностей

онтогенеза параметров: количество пластин, высота и ширина зуба. При сопоставлении диаграмм с литературными данными были условно выведены генерации зубов Pd4, M1, M2.

Видовая диагностика слонов по трубчатым костям практически не разработана. Исследуемые трубчатые кости принадлежат взрослым животным. Скелет мамонта, представленный в экспозиции Пермского музея, не является идентификационным материалом, так как собран из костей, относящихся к различным, стратиграфически не датированным, региональным местонахождениям. Параметры скелета *Mammuthus primigenius*, найденного в окрестностях с. Майкор (Пермская область) и хранящегося в Геологическом музее Казанского университета, позволяют соотнести их с параметрами исследуемых костей последней возрастной группы и установить их принадлежность этому же виду.

Таким образом, применение совокупных методик позволяет в определенной степени изучить случайные региональные выборки и базироваться на полученных данных в дальнейших исследованиях по установлению и уточнению возраста отложений четвертичного периода.

ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИЕ ГРИБЫ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

O.A.Храмова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Процесс синантропизации - один из важнейших эволюционных процессов, характерных для современной микробиоты. Отбор антропотолерантных видов на нарушенных территориях приводит к формированию антропогенных микоценозов. В связи с этим, проведены исследования по изучению видового состава дереворазрушающих грибов промышленного города и анализ структуры выявленных сообществ.

Исследования структуры микоценозов проведены на территории г. Нижнего Тагила. Основным источником химического загрязнения на данной территории является Нижнетагильский металлургический комбинат (НТМК), на который приходится более 90,8 % от общего количества выбросов в городе.

Было собрано и определено 30 видов ксилотрофных базидиомицетов сем. Polyporaceae s. lato: *Bjerkandera adusta* (Willd.: Fr.) P. Karst., *Cerrena unicolor* (Bull.: Fr.) Murr., *Datronia mollis* (Sommerf.: Fr.) Donk, *Daedaleopsis confragosa* (Bolt.: Fr.) Schroet, *D. tricolor* Bond. et Sing., *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr., *Fomitopsis pinicola* (Swartz: Fr.) P. Karst., *Hapalopilus nidulans* (Fr.) P. Karst., *Hymenochaete tabacina* (Sow.: Fr.) Lev.,

Ganoderma applanatum (Pers.) Pat., *Gloeophyllum sepiarium* (Fr.) P. Karst., *Irpex lacteus* (Fr.: Fr.) Fr., *Lenzites betulina* (Fr.) Fr., *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst., *Phellinus igniarius* (L.: Fr.) Quel., *Ph. pini* (Thore: Fr.) A. Ames., *Ph. punctatus* (Fr.) Pil., *Ph. tremulae* (Bond.) Bond. & Boriss., *Polyporus squamosus* Huds.: Fr., *Punctularia strigoso-zonata* (Schw.) Talbot, *Stereum hirsutum* (Willd.: Fr.) S.F. Gray, *S. sanguinolentum* (Alb. & Schw.: Fr.) Fr., *S. subtomentosum* Pouz., *Trametes gibbosa* (Pers.: Fr.) Fr., *T. hirsuta* (Wulf.: Fr.) Pil., *T. suaveolens* L.: Fr., *T. trogii* Berk. in Trog., *T. versicolor* (L.: Fr.) Pil., *Trichaptum biforme* (Fr. in Kl.) Ryv., *T. fusco-violaceum* (Fr.) Ryv..

Установлено, что в искусственных зеленых насаждениях формируется особая группа активных видов, отличная от таковых естественных ценозов: *Bjerkandera adusta*, *Fomes fomentarius*, *Ganoderma applanatum*, *Piptoporus betulinus*, *Trametes trogii*, *T. versicolor*. Все они, за исключением *P. betulinus*, являются эвритрофами, имеют многолетние или однолетние зимующие плодовые тела с ди- или тримитической гифальной системой.

На основании этого сделан вывод о формировании на территории города специфических микоценозов, представленных антропо-толерантными видами. Количественные и качественные изменения сообществ дереворазрушающих грибов урбанизированных территорий обусловлены, в первую очередь, сокращением естественных местообитаний, которое сопровождается резкой сменой микроклиматических условий.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 98-04-48768.

НЕКОТОРЫЕ ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННУЮ ОРГАНИЗАЦИЮ ПОСЕЛЕНИЙ БАРСУКА В ИЛЬМЕНСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

П.В. Чащин

Ильменский государственный заповедник

Барсук - обычный, широко распространенный, но вместе с тем один из наименее изученных видов Уральской фауны. В сообщении рассматривается одна из частных задач исследований вида в Ильменском заповеднике - пространственно-временная организация поселений барсука и факторы, ее определяющие. Исследования проводили в Ильменском заповеднике в 1994 - 1997 г.г. Всего обследовано 240 поселений, временных нор и убежищ барсука.

В ходе исследования выявлен ряд биотических, абиотических и антропогенных факторов, определяющих пространственно-временную организацию нор.

Антропогенные факторы уже обсуждались нами достаточно подробно (Чащин, 1995). Отметим лишь, что в ходе исследований выявлено 6 факторов опосредованного (повышение уровня водоемов; осушение болот; пожары; одичавшие собаки; хозяйственная деятельность, связанная с выемкой грунта) и 2 фактора непосредственного воздействия (охота и браконьерство, беспокойство), различных по частоте встречаемости, а также по длительности и последствиям воздействия.

Из 240 обследованных постоянных и временных нор барсука 39 возникли в антропогенно нарушенных ландшафтах. Постоянные норы естественного происхождения ($n = 110$) расположены в самых различных условиях: на вершинах, различной крутизны склонах и у подножий хребтов и холмов, в межгорных понижениях, долинах рек и ручьев, на склонах оврагов и т.д. Высота над уровнем моря, в отличие от центральных районов страны (Лихачев, 1956), в условиях Ильменя, по всей видимости, роли не играет. Преобладают поселения с западной и восточной экспозицией (рис.), что объясняется меридиональной ориентацией главенствующих хребтов в заповеднике.

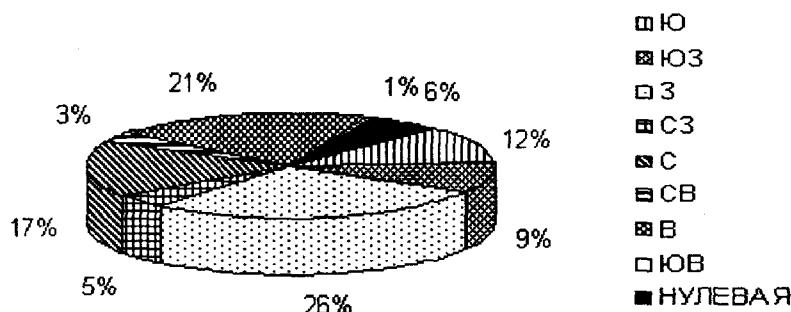


Рис. Распределение барсучьих поселений по экспозиции

Большинство поселений в Ильменском заповеднике устроено животными в камнях - скальных обнажениях, каменных россыпях и т.п. Это объясняется малой мощностью аллювиального слоя на склонах гор и заболоченностью долин. Ясно, что образование поселений барсука приурочено, в основном, к естественным расщелинам скал и предопределено геоморфологическими условиями.

Определение возраста поселений - отдельная и достаточно сложная задача. Однако известно, что барсук появился на Южном Урале в начале голоценена (Смирнов и др., 1990). Понятно, что поселения, устроенные

животными в практически «вечном субстрате», могут существовать на протяжении не десятков, а сотен и даже тысяч лет. Отдельные наблюдения, проводимые за барсуками в ИГЗ с сороковых годов нашего столетия, показали: при невмешательстве человека поселения существуют достаточно стабильно. При этом некоторое время поселение может быть нежилым вследствие гибели хозяев от болезней или хищников, либо наоборот, совместно с «законными обитателями» (барсуками) могут обитать другие виды - лисица и енотовидная собака.

Выводы

1. Образование поселений в ИГЗ зависит главным образом от абиотических факторов, в частности, от геоморфологии территории заповедника.
2. В ходе дальнейшего существования и развития поселения большее значение приобретают биотические и антропогенные факторы.

ГАБИТУАЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЯИЦ МАССОВЫХ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ ВИДОВ КОКЦИНЕЛИД

Б.М. Чичков

Краеведческий музей, г. Миасс

С 1995 по 1997 г. нами под руководством к.б.н .В.П.Пекина проводилось изучение габитуального разнообразия яиц массовых на Южном Урале видов кокцинеллид. Основная цель работы - выделение габитуальных типов яиц божьих коровок и выяснение их сопряженности с системой жизненных форм имаго жуков. Было промерено около 220 яиц от 12 видов семейства кокцинеллид. Изучение габитуса яиц проводилось по оригинальной методике В.П.Пекина, с помощью проекционного аппарата и круговой 9-ти градусной матрицы. Математическая обработка полученных данных велась с использованием стандартных пакетов статистической обработки результатов, в частности программа Statgraphics. Использован метод кластеризации, на основе матрицы евклидовых расстояний центроидным методом.

Анализ материала позволил нам впервые выделить для наиболее массовых на Южном Урале 12-ти видов кокцинеллид 6 габитуальных типов яиц. Установлено, что габитус яиц, также как и имаго, отличается высокой стабильностью. Это подтверждают промеры за несколько лет и выборка 65 яиц по 1 виду (*Coccinella 7-punctata*), которая дала одинаковые средние параметры в выборках по 20, 15, 10 и 5 яиц.

Результаты по изучению разнообразия форм яиц выявили несопряженность габитуальных типов имаго и яиц. Так, виды *Coccidula rufa* и *Anisosticta 19-punctata*, имаго которых относятся к одному габитуальному варианту, имеют различные формы яиц.

ПОИСК ПУТЕЙ СТАБИЛИЗАЦИИ И ЛУЧШЕЙ ЭКСПРЕССИИ ОПЕРОНА LUM СЕНСОРА *ESCHERICHIA COLI LUM+*

И.Л.Шмырина

Институт экологии и генетики микроорганизмов (ЛЭГ), г. Пермь

В настоящее время все большую актуальность приобретают исследования по созданию генноинженерных гибридов микроорганизмов с полезными свойствами. Конечный результат таких работ во многом зависит от стабильности формируемого генома, уровня экспрессии приобретаемых реципиентом свойств и подбора сред, оптимизирующих эти параметры культур.

Объектом наших исследований был штамм фирмы «Аргумент» (г.Москва) *E.coli lum+*, используемый в качестве сенсора для выявления и количественной оценки токсикантов в реакции ингибирования биолюминесценции. Оценивали частоту мутаций и реверсий введенного в геном *E.coli* люм-оперона, влияние типа питательных сред на этот процесс, с целью селекции вариантов со стабильным и максимально выраженным признаком биолюминесценции.

В ходе работы светящиеся колонии данного штамма последовательно выращивали на скоженном агаре (среда Эндо) в течение 24ч при 37°C. Их содержимое высевали на чашки Петри с мясопептонным агаром (МПА), средой Эндо, рыбопептонным агаром (РПА) методом серийных разведений. Возникновение темновых вариантов определяли визуально, по отсутствию свечения колоний в темноте. Далее для исследования частоты реверсий темновые мутанты пересевали на соответствующую среду с целью учета revertантов. Результаты были статистически обработаны на ЭВМ (программа Stat).

В ходе проведенных исследований было обнаружено, что частота прямых мутаций зависит от степени сходства используемой среды в пассажах. Так, число темновых колоний возрастало в ряду Эндо-МПА-РПА. Наименьший процент на среде Эндо объясняется ее предварительным использованием для пассивирования микроорганизмов, в ходе которого, очевидно, произошли адаптивные перестройки. Известно, что в популяциях морских светящихся бактерий – донора *lim+* оперона, находящихся в стационарной фазе роста, также с большой частотой (до 10⁻³) возникают спонтанные темновые варианты, которые стабильно наследуют эти признаки при росте на твердой среде. В случае пересева микроорганизмов на иную среду соответственно возрастала частота мутантов. Исследование тусклых вариантов светящихся бактерий свидетельствует, что их слабое свечение обусловлено низким содержанием люциферазы и всех или нескольких субстратов люциферазной системы. Суммарно эту реакцию можно представить в следующем виде:



И И.Гительзон с соавт.(1984) указывает, что у *Photobacterium fischeri* низкую интенсивность свечения штаммов связывали с накоплением в «тусклых» клетках флавопротеидов с большей константой связывания ФМН-Н₂. У светящегося штамма люминесценция возможна лишь при окислении свободного флавина, т.к. связанный ФМН-Н₂ не флуоресцирует.

Одновременно нами отмечено, что появление темновых вариантов прямо пропорционально плотности колоний на чашках (особенно на РПА и Эндо). Вероятно, это обусловлено исчерпанием необходимых для процесса люминесценции веществ. Возможно и альтернативное объяснение – влияние ингибирующих или токсических веществ.

Показано, что наибольшая частота ревертантов характерна для бактерий на среде Эндо, меньшая на РПА, минимальная на МПА. Большее число реверсий, вероятно, свидетельствует о более благоприятных условиях для микроорганизмов, которые пассивируются в однотипных условиях (адаптации и формирование оптимального фенотипа для среды). Механизмы реверсий обсуждаются в литературе. Вероятно, подобные процессы имеют место и при разнокачественном составе среды.

Таким образом, на основании проведенных исследований можно сделать заключение.

Использование в качестве питательного субстрата среды Эндо и постоянное на ней культивирование обеспечивает наименьшую частоту прямых мутаций и наибольший процент реверсий. Это ведет к лучшему сохранению и экспрессии признака lum в клетках, и указывает на обратимый характер метаболических перестроек темновых вариантов.

Применение разреженных культур и колоний является целесообразным для получения большего числа световых вариантов с продолжительным и устойчивым свечением.

В дальнейшем предлагается использовать среду Эндо, т.к. ее полусинтетический характер предоставляет удобства не только для поддержания светящегося штамма, но и для выделения вариантов с постоянной и наилучшей физиологической экспрессией признака lum для искусственной селекции светящихся форм.

СРАВНЕНИЕ ПОДХОДОВ К КЛАССИФИКАЦИИ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗАПАДНЫХ НИЗКОГОРИЙ ЮЖНОГО УРАЛА

Н.С. Иванова

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Классификация растительности - одно из основных направлений науки о растительном покрове (Александрова, 1969; Василевич, 1975). Специфика объекта классификации и необходимость ее для решения множества частных задач предопределили формирование в разных странах разных подходов к классификации растительности (Миркин и др., 1989).

Целью данного сообщения является выявление соответствия между синтаксономическими единицами, полученными на основе разных подходов к классификации растительности на примере горных лесов западных низкогорий Южного Урала. Прежде всего, нас интересовал вопрос - имеют ли установленные нами по признакам экотопов типы леса достаточное убедительные флористические различия.

Наши исследования проводились (1991-1996 гг.) на территории лесов Катав-Ивановского лесхоза Челябинской области, которые типичны для западных низкогорий Южного Урала (Уральская лесная область, Юрзанско-Верхнеайская провинция горных южнотаежных и смешанных лесов) (Колесников, 1969). Подбор участков осуществлялся на типологической основе (Колесников, 1956; Фильрозе, 1983). Объектами исследований являлись темнохвойные фитоценозы и производные от них березняки и осинники (коротко-, длительно- и устойчиво-производные), представляющие собой разные стадии формирования древостоея в ходе восстановительно-возрастных смен в разных местопроизрастаниях. Для определения типа условий местопроизрастания Е.М.Фильрозе предлагает использовать следующий комплекс признаков: высотный пояс (флористический комплекс растительности); группу типов лесорастительных условий (эдафический комплекс) - особенности водного режима; положение в рельефе. Всего изучено 40 пробных площадей, размером 0.5 га. Для них выполнено общее геоботаническое описание. Составлены списки видов с указанием их обилия по шкале Браун-Бланке (Westhoff, Maarel, 1973).

При выделении синтаксономических единиц реализовано три подхода к классификации растительности: доминантный, флористический и генетической типологии. Для реализации флористического подхода использованы два метода: метод Браун-Бланке, на основе диагностических групп видов и автоматический на основе коэффициентов сходства геоботанических описаний. Использованы коэффициенты сходства Чекановского-Съеренса (K_S) для количественных признаков (Миркин и др., 1989).

Наиболее значимым фактором, определяющим структуру лесных сообществ западных низкогорий Южного Урала, является наличие или

отсутствие переувлажнения. Наименьшее сходство имеют сообщества переувлажненных и дренированных местоположений (K_S от 0.015 до 0.07). Березняки крупноосоковые на обводненных приручьевых участках образуют плотное скопление ($K_S=0.69\pm 0.024$), которое отличается от фитоценозов на дренированных местоположениях как доминантами, так и флористической композицией. Диагностическими видами являются *Scirpus sylvaticus* L., *Carex vesicaria* L., *Carex atheroides* Streng. Они же доминируют.

На дренированных местоположениях при классификации растительности по флористическим критериям решающее значение имеет степень антропогенной нарушенности. При классификации наименее трансформированных рубками, близких к коренным, темнохвойных фитоценозов применение разных подходов и методов дает близкие результаты. Выделяются три крупные синтаксономические единицы, соответствующие трем высотным поясам (флористическим комплексам): нижнему, среднему и верхнему, хорошо различающиеся доминантами и диагностическими видами.

В нижних частях пологих дренированных склонов, близкими к коренным являются 120-160-летние ельники чернично-зеленомошные. Они объединяются в отдельный кластер на уровне сходства 0.56±0.024. Диагностическими видами являются *Hylocomium splendens*, *Dicranum* sp., *Pleurozium schreberi* (доминанты) и *Lycopodium annotinum* L., *L.clavatum* L., *Vaccinium myrtillus* L. (константные виды).

В средних (наиболее теплых) частях пологих и покатых дренированных склонов коренными являются ельники неморальные с крупнопапоротниковым покровом. Их особенность - обилие мезофитных папоротников: *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Dryopteris expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins et Jeggy, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. и произрастание древесных видов неморального комплекса: *Acer platanoides* L., *Ulmus glabra* Huds., которые являются характерными видами для лесов данного высотного пояса. По коэффициентам сходства эти фитоценозы объединяются в отдельный кластер на уровне сходства 0.41±0.042.

В верхних частях круtyх склонов располагаются ельники альпийско-горковые. Их отличительная черта - обилие *Polygonum alpinum* All., который отсутствует в нижних частях склонов и единичен в средних, т.е. *Polygonum alpinum* All. является одновременно диагностическим видом и доминантом.

В пределах одного высотного пояса достоверные различия между группами типов лесорастительных условий по флористическим критериям не выявляются даже при детальных количественных исследованиях, т.е. под влиянием эдификаторных свойств *Picea obovata* Ledeb. и *Abies sibirica* Ledeb. в лесах, длительно развивающихся без резких влияний антропогенных и стихийных факторов, процессы динамики растительности идут сходными путями, даже при заметно различающихся условиях местопроизрастания.

Под пологом производных фитоценозов структура и характер динамики травяно-кустарничкового покрова находятся в зависимости от многих факторов: возраста, состава и полноты древостоя, давности, сезона и способов рубки, и т.д. При разделении производных фитоценозов на основе коэффициентов сходства, в один кластер могут объединяться фитоценозы, произрастающие в разных высотных поясах, с разными эдификаторами и с разными направлениями и стадиями восстановительно-взрастной динамики. Домinantный подход дает сходные результаты.

Метод Браун-Бланке позволяет разделить производные фитоценозы разных высотных поясов. Характерные виды лесов среднего высотного пояса (клен и ильм) присутствуют не только в коренных, но и в производных лесах и являются надежными разделителями. Анализируя синтаксономическую принадлежность производных лесов, по-видимому, следует относить послерубочные ельники, коротко-производные березняки и осинники к ельникам чернично-зеленомошным, т. к., несмотря на изменения в структуре травяно-кустарничкового покрова, их диагностические виды постоянно присутствуют в этих лесах, хотя и резко снижают свое обилие.

Травяно-кустарничковый покров под пологом длительно-, устойчиво-производных березняков и осинников наиболее значимо отличается от травяно-кустарничкового покрова коренных ельников. Блок диагностических видов ельников чернично-зеленомошных почти полностью выпадает из структуры этих лесов. Возникает вопрос о положении данных мелколиственных лесов в иерархической системе Браун-Бланке.

В дальнейшем планируется детальное рассмотрение дивергенции растительного покрова в процессе восстановительно-взрастных смен после рубок темнохвойных лесов в наиболее распространенных условиях нижнего высотного пояса.

Выводы

1. Наиболее значимым фактором, определяющим структуру лесных сообществ, является наличие или отсутствие переувлажнения почв.
2. На дренированных местоположениях при классификации наименее трансформированных рубками, близких к коренным, темнохвойных лесов, применение разных подходов к классификации растительности дает сходные результаты: выделяются крупные синтаксономические единицы, соответствующие высотным поясам (флористическим комплексам).
3. В пределах одного высотного пояса достоверные различия между группами типов лесорастительных условий по флористическим критериям не выявляются.
4. При классификации производных лесов использование только флористических критериев часто приводит к объединению в один синтаксон фитоценозов, произрастающих в разных высотных поясах, с разными эдификаторами и с разными направлениями и стадиями восстановительно-взрастной динамики.

5. Применение генетической типологии лесов позволяет классифицировать лесные фитоценозы с разной степенью детальности и с достаточным отражением динамических тенденций.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В.Д.* Классификация растительности: Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Василевич В.И.* Некоторые проблемы классификации фитоценотических объектов // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 5. С. 617-626.
- Колесников Б.П.* Кедровые леса Дальнего Востока. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 261с.
- Колесников Б.П.* Леса Челябинской области // Леса СССР. М.: Наука, 1969. Т.4. С.125-156.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.
- Фильзозе Е.М.* Схема генетической классификации типов леса Южного Урала // Эколого-географические и генетические принципы изучения лесов. Свердловск, 1983. С. 53-59.
- Westhoff V., Maarel E. van der.* The Braun-Blanquet approach // Classification of plant communities / Ed. R.H. Whittaker. The Hague, 1978. P. 287-399

ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ ПРИ АТМОСФЕРНЫХ ЗАГРЯЗНЕНИЯХ

Ю.Г. Суетина

Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола

Целью работы является изучение эпифитной лихенофлоры антропогенного ландшафта и оценка степени загрязнения воздушного бассейна города Йошкар-Олы. Город является административным и промышленным центром Республики Марий Эл, его площадь около 10 тыс.га., население более 240 тыс.чел.

Изучение биоразнообразия эпифитных лишайников и лихеноценологические описания группировок проводили в 1993 – 1997 гг. в некрупных парках, в Ботаническом саду, лесопарке "Сосновая роща", на кладбище и на улицах города Йошкар-Олы. Нами обследованы: *Tilia cordata* Mill. – доминирующая среди зеленых насаждений города, на которой велись лихеноценологические описания; *Acer platanoides* L., *A.negundo* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Betula pendula* Roeth., *Qercus robur* L., *Malus baccata* (L.) Borkh., *M.domestica* Borkh., *M.pallasiana* Juz., *Padus avium* Mill.,

Populus balsamifera L., *P.tremula* L., *P.trichocarpa* Hook., *Prunus cerasus* L., *Salix alba* L., *S.fragilis* L., *S.caprea* L., *Sorbus aucuparia* L., *Ulmus glabra* Huds., *U.laevis* Pall.

Согласно методике лихеноиндикационных исследований (Международная школа..., 1984), карта города (1:5000) была разбита на квадраты-пункты размером 1x1 км. В каждом из пунктов описание видового состава и оценку проективного покрытия лишайников проводили на 20 деревьях липы сердцелистной. Покрытие каждого вида лишайника фиксировали на высоте 1,5 м с 4 экспозиций на площадке 100 см², используя сеточку 10x10 см. Для оценки общего многолетнего состояния атмосферного воздуха использовали индекс атмосферной чистоты (I.A.P.) Де Слувера-Леблана (LeBlanc, DeSloover, 1970). I.A.P – сумма произведений встречаемости-покрытия и экологического индекса, отражающего чувствительность каждого вида группировки к загрязнению воздуха:

$$I.A.P. = \sum_n^1 \frac{Q_i \cdot f_i}{10}, \quad \text{где}$$

n – количество видов;

f_i – пятибалльный комбинированный показатель покрытия-встречаемости;

Q_i – экологический индекс определенного вида.

Чем выше показатель I.A.P., тем чище воздух местообитания. Эпифитная лихенофлора города Йошкар-Олы представлена 62 видами. Флора лишайников-эпифитов насчитывает 18 семейств и 29 родов (Табл.1). Преобладающим по числу родов и видов семейством является *Physceaceae* (6 родов и 16 видов). Высокое положение имеют семейства *Lecanoraceae* (1 род и 16 видов) и *Parmeliaceae* (4 рода и 8 видов).

По классификации жизненных форм лишайников, разработанной Н.С.Голубковой (1983), за исключением одного вида (*Arthonia radiata* (Pers.) Ach., все относятся к отделу эпигенных, среди которых преобладают плауниотропные жизненные формы - 57 видов. Плауни-ортотропные насчитывают 1 вид, ортотропные 4 вида. Наибольшее число плауниотропных форм принадлежит к классу накипных - 33 вида, листоватые представлены 23 видами. Из класса накипных преобладают виды однорядно-накипной жизненной формы - 32 вида. В классе листоватых форм господствующее положение занимают рассеченно-лопастные ризоидальные формы - 21 вид. В классе бородавчато- или чешуйчато-кустистых отмечен один вид. В классе кустистых лишайников отмечены 4 вида.

Максимальное число лишайников отмечено на липе сердцелистной - 59 видов. Среди других деревьев богатую лихенофлору имеют тополь бальзамический - 23 вида, ивы - 25 видов, береза бородавчатая - 20, рябина обыкновенная - 19, яблони - 17, вишня обыкновенная - 14 видов.

Таблица1. Соотношение семейств флоры эпифитных лишайников по числу родов и видов

Семейство	Число родов	Число видов	Процент от общего списка видов
Arthoniaceae	1	1	1,6
Candelariaceae	1	3	4,8
Chrysotrichaceae	1	1	1,6
Cladoniaceae	1	1	1,6
Graphidaceae	1	1	1,6
Hypogymniaceae	1	1	1,6
Lecanoraceae	1	13	20,9
Lecideaceae	2	2	3,2
Micareaceae	1	1	1,6
Parmeliaceae	4	8	12,9
Peltigeraceae	1	1	1,6
Pertusariaceae	1	2	3,2
Phytidaceae	1	1	1,6
Physceaceae	6	16	25,8
Ramalinaceae	1	1	1,6
Teloschistaceae	2	6	9,7
Usneaceae	2	2	3,2
Lichenes Imperficti	1	1	1,6
Всего	29	62	100

По величине индекса I.A.P. и с учетом индикаторных нитрофильных и ацидофильных видов, которые приводятся ниже, для города выделено 3 зоны загрязнения: зона I - сильного загрязнения, зона II - умеренного загрязнения, зона III - слабого загрязнения (рис.1).

Зона I включает районы, где сосредоточены промышленные предприятия. Здесь на высоте 1,5 м встречается 10 наиболее толерантных видов, вне площадок описания отмечен еще один вид. Проективное покрытие лишайников в этой зоне 14-17%, коэффициент вариации данного показателя 85-100%. В зоне II, охватывающей центральную часть города, встречается 27 видов. Вне площадок описания обнаружено 3 вида. Проективное покрытие - 12-51%, коэффициент вариации - 59-87%. В зоне III, которая объединяет окраины города и массивы лесопарковых лесов, найдено 45 видов на площадках описания, вне их - 15. Проективное покрытие - 35-72%, коэффициент вариации 21-49%.

Учитывая распространение нитрофильных и ацидофильных видов, загрязнение города можно характеризовать как сложное (щелочное + кислотное), характер которого меняется в разных районах города. На значительной территории города нами отмечено преобладание щелочного

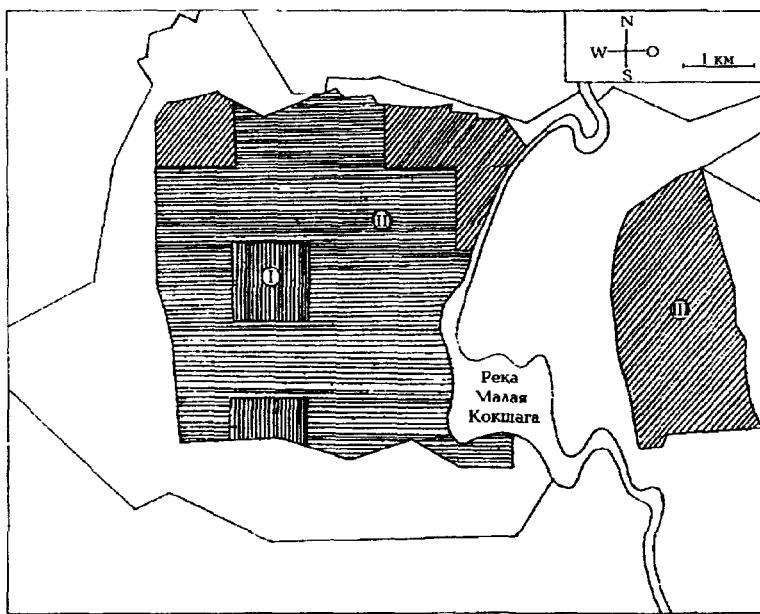


Рис. 1 Зонирование территории г. Йошкар-Олы по интервалам I.A.P.
I – 0 - 7; II – 7,1 - 20; III – 20,1 - 35

загрязнения. Это зоны I, II, частично зона III - в западной части города. Здесь распространены и в ряде случаев доминируют в лишайниковых группировках виды эвтрофицированной корки: *Lecanora hagenii* (Ach.) Ach., *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg., *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr., и, особенно, *Caloplaca holocarpa* (Hoffm. ex Ach.) Wade, которая в природных условиях встречается на известняках, тополях. Для зоны III, отмеченной в восточной части города, по распространению и в некоторых случаях доминированию в лишайниковых группировках индикатора кислой корки - *Scoliciosporum chlorogosccum* (Hoffm. ex Ach.) Wade, а также встречаемости других ацидофильных видов: *Hypocenomyce scalaris* (Ach.) Choisy, *Lecanora pulicaris* (Pers.) Ach., *Lepraria incana* (L.) Ach., *Vulpicida pinastri* (Scop.) Mattson & Lai. установлено преобладание кислотного загрязнения на фоне щелочного. Эти ацидофильные виды точно указывают на источники выбросов - кирпичный завод и завод керамзитового гравия. Здесь можно отметить любопытное явление, сходное с ранее констатируемым для г. Кохтла-Ярве (Мартин, Нильсон, 1982). В лишайниковых группировках происходит увеличение количества видов, и они характеризуются большим числом по сравнению с природными.

Заключение

Таким образом, эпифитная лихенофлора г. Йошкар-Олы включает 62 вида, относящихся к 18 семействам и 29 родам, 19 из которых приводятся нами впервые. Наиболее устойчивые к загрязнению - лишайники из класса накипных, однообразно-накипной жизненной формы и класса листоватых, рассеченно-лопастной ризоидальной формы, занимающие господствующее положение в лихенофлоре города. Распространение индикаторных нитрофильных и ацидофильных видов, их доминирование в лишайниковых группировках, при сопоставлении с результатами зонирования на основе индекса I.A.P., дают комплексную картину многолетнего влияния загрязнения воздуха и позволяют выделять его преобладающие компоненты.

Выражаю искреннюю признательность за ценные советы и консультации своим научным руководителям проф. Л.А.Жуковой и А.В.Пчелкину.

ЛИТЕРАТУРА

- Голубкова Н.С., Бяэрв Л.Г. Жизненные формы лишайников и лихеносинузий // Бот. журн., 1989. Т.74. N 6. С.794-803.
- Мартин Л.Н., Нильсон Э.М. Устойчивость эпифитных лишайников в различных условиях загрязнения // Биогеохимические аспекты криптоиндикации. Таллин, 1982. С.39-40.
- Международная школа по лихеноиндикации. Таллин, 1984. 109 с.
- Le Blanc F., De Sloover J. Relation between industrialization and the distribution and growth of epiphytic lichens and mosses in Montreal.// Can. J. Bot. 1970. V.48. №8. P.1485-1496.

СОДЕРЖАНИЕ

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ГЕТЕРОБЛСТИЯ В РОДЕ <i>SALSOLA</i> КАК АДАПТАЦИЯ К АРИДНЫМ УСЛОВИЯМ <i>Е Г Артюшева</i>	3
РАЗВИТИЕ ПИХТЫ НА РАННИХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА В ТЕХНОГЕННО НАРУШЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ И ОБРАЗОВАНИЕ МИКОРИЗ <i>Д В Веселкин</i>	12
ОСТАТКИ БОЛЬШОГО ПЕЩЕРНОГО МЕДВЕДЯ ИЗ ПЕЩЕР СРЕДНЕГО УРАЛА <i>А А Воробьев</i>	19
ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОЙ НАГРУЗКИ <i>А В Гилев</i>	28
ГОЛОЦЕНОВЫЕ ГРЫЗУНЫ ИЗ ГРОТА ЗВЕРОБОЙ НА ПОЛЯРНОМ УРАЛЕ <i>И Б Головачев</i>	36
АДАПТАЦИИ МХОВ К ОБИТАНИЮ В СКАЛЬНЫХ ЭКОТОПАХ ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ И СТРАТЕГИИ <i>И Л Гольдберг</i>	45
ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) ГОРНЫХ ТУНДР МАССИВА ДЕНЕЖКИН КАМЕНЬ <i>А И Ермаков</i>	53
НАСЕКОМЫЕ НА СНЕЖНИКЕ <i>А И Ермаков</i>	58
МЕТАЛЛОУСТОЙЧИВОСТЬ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА ОДУВАНЧИКА (<i>TARAXACUM OFFICINALE</i> S L), ПРОИЗРА- СТАЮЩЕГО В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОЙ НАГРУЗКИ <i>Т В Жуйкова</i>	63
ГЕНЕЗИС ИХТИОФАУНЫ ЗАРЕГУЛИРОВАННЫХ РЕК СРЕДНЕГО УРАЛА <i>Я А Кижеватов</i>	74
КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФОТОТРОФНЫХ ТКАНЕЙ ТРАВЯНИСТЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ ВОСТОЧНОГО ПАМИРА <i>А В Кондрячук, О А Дзюбенко</i>	80
АНАЛИЗ АНТИБИОТИКОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ РОДОКОККОВ КАК ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ КРИТЕРИЙ <i>М С Куокина</i>	89
ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ЦИКЛЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ НА ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА <i>И А Кинясов</i>	98

РЕАЛИЗАЦИЯ ВИДОВОГО ПОЛИМОРФИЗМА В ПОПУЛЯЦИЯХ: НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ <i>Ю.Е. Михайлов</i>	107
СОРЕДИЕОБРАЗОВАНИЕ У ЛИШАЙНИКОВ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО СТРЕССА <i>А.Г. Пауков</i>	116
СИСТЕМА ЛОКАЛЬНОГО МОНИТОРИНГА ПЕТРОФИТНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ СЫСЕРТЬ <i>А.Ю. Теплина</i>	125
ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ПРОИСХОЖДЕНИЕ СИНАНТРОПНОЙ ФЛОРЫ <i>А.С. Третьякова</i>	129
НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ФАУНИСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ПИЛИЛЬ- ЩИКОВ (HYMENOPTERA, SYMPHYTA, TENTHREDINIDAE) НА УРАЛЕ <i>Е.М. Андреева</i>	138
РЕАКЦИЯ СООБЩЕСТВ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ НА ТЕХНОГЕННУЮ НАГРУЗКУ <i>Е.В. Брындина</i>	142
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФОРМИРОВАНИЯ ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬ- НОСТИ НА ЗОЛООТВАЛАХ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СТЕПЕНИ АНТРОПО- ГЕННОГО ВМЕШАТЕЛЬСТВА <i>А.А. Внуков</i>	146
ОЦЕНКА РЕКРЕАЦИОННОЙ ФУНКЦИИ ЛЕСА НА ПРИМЕРЕ ЕКАТЕРИНБУРГСКОГО ГОРЛЕСХОЗА <i>О.Е. Добротворская, Н.И. Ларькина</i>	152
НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА FRAGARIA VESCA L. В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ <i>С.А. Дубровная</i>	155
К ИЗМЕНЧИВОСТИ ЭЛЕМЕНТОВ КРЫЛОВОГО РИСУНКА БАРХАТНИЦ (LEPIDOPTERA, SATYRIDAE) ИЗ ПОПУЛЯЦИЙ ЮЖНОГО И СРЕДНЕГО УРАЛА <i>Е.Ю. Захарова</i>	158
СОДЕРЖАНИЕ ОСНОВНЫХ ФОРМ УГЛЕВОДОВ В ЛИСТЬЯХ ДИКОРАСТУ- ЩИХ РАСТЕНИЙ СРЕДНЕГО УРАЛА В СВЯЗИ С ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПРИУРОЧЕННОСТЬЮ ВИДОВ <i>Л.А. Иванов</i>	162
РАЗНООБРАЗИЕ СТРУКТУРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ФОТОСИНТЕТИ- ЧЕСКОГО АППАРАТА 10 ДИКОРАСТУЩИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ <i>Л.А. Иванова</i>	165
НЕКОТОРЫЕ ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСО- БЕННОСТИ СЕГОЛЕТОК R. ARVALIS В УСЛОВИЯХ УРБАНИЗАЦИИ <i>И.И. Камкина</i>	169
ЭПИДЕРМАЛЬНЫЙ КОМПЛЕКС BETULA VERRUCOSA В УСЛОВИЯХ ТОКСИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ <i>Клепикова Е.А.</i>	174

ОСТАТКИ КОРМОВЫХ ОБЪЕКТОВ В ГНЕЗДАХ ПТИЦ В ГРАДИЕНТЕ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ <i>М Е Гребенников, О В Кожевников</i>	176
ЕСТЕСТВЕННОЕ ЗАРАСТАНИЕ ОТВАЛОВ ПРЕДПРИЯТИЙ ЖЕЛЕЗОДОБЫ- ВАЮЩЕЙ ПРОМЫШЛЕННОСТИ В СЕВЕРНОМ КАЗАХСТАНЕ <i>Д Т Конысбаева</i>	180
ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВЛИЯНИЯ ВНУТРИВИДОВЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ НА РОСТ ОСОБЕЙ, ИСХОДЯ ИЗ ОЦЕНКИ СТЕПЕНИ ПЕРЕКРЫВАНИЯ ИХ ИНДИВИ- ДУАЛЬНЫХ УЧАСТКОВ ОБИТАНИЯ, НА ПРИМЕРЕ РЫЖЕЙ ПОЛЁВКИ (<i>CLETHRIONOMYS GLAREOLUS</i>) <i>К В Маклаков</i>	184
В ДЕТОКСИКАЦИИ ТЕЛЛУРИТА КАЛИЯ У БАКТЕРИЙ УЧАСТВУЕТ ГЛУТАТИОН <i>Н Г Музыка, А П Соломенный</i>	189
ПОЛЛЮТАНТЫ В РАЦИОНАХ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ, ОБИТАЮ- ЩИХ В ГРАДИЕНТЕ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ <i>С В Суморокова (Мухачёва)</i>	193
МОДЕЛЬ НАГРУЗОЧНОГО ЛУЧЕВОГО ТЕСТА НА АДАПТАЦИЮ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ К РАДИАЦИОННОЙ СРЕДЕ <i>А А Нифонтова, Н М Сидоренко, С Б Владимирская</i>	199
ДОМАШНИЕ ЖИВОТНЫЕ ВЕРХОТУРЬЯ <i>И Н Подопригора</i>	202
ЧАСТОТА ХРОМОСОМНЫХ НАРУШЕНИЙ У ЧЕТЫРЕХ ВИДОВ ГРЫЗУ- НОВ ИЗ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ СРЕДНЕГО И ЮЖНОГО УРАЛА <i>О В Полявина, Л Э Ялковская</i>	204
НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О ГРЫЗУНАХ СЕВЕРНОГО УРАЛА В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ <i>А А Тетерина</i>	208
ОСОБЕННОСТИ СУТОЧНОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ ТРАВОСТОЯ <i>О Е Чайцина</i>	212
ЖИРНО-КИСЛОТНЫЙ СОСТАВ КЛЕТОК РОДОКОККОВ <i>О Б Чумаков</i>	216
ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДА ЭЛЕКТРОННОГО ПАРАМАГНИТНОГО РЕЗОНАН- СА (ЭПР) ДЛЯ РЕКОНСТРУКЦИИ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ НАКОПЛЕННЫХ ДОЗ ДЛЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ, ОБИТАЮЩИХ НА РАДИАЦИ- ОННО-ЗАГРЯЗНЕННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ <i>Е А Шишикина, Д А Иванов</i>	219
К ВОПРОСУ О РЕПРОДУКТИВНОЙ СТРУКТУРЕ ПОПУЛЯЦИИ <i>EVODINUS INTERROGATIONIS L</i> (COLEOPTERA CERAMBYCIDAE) <i>В М Юдин</i>	223
СТРУКТУРА ДОНОРНО АКЦЕПТОРНЫХ СВЯЗЕЙ И ТРАНСПОРТ АССИМИЛИЯТОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ ДИКОРАТУЩИХ ВИДОВ СРЕДНЕГО УРАЛА <i>М Ю Яшков, Е А Решетова, А А Гангардт</i>	227

АНАЛИЗ ТИПОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЛЕСНЫХ ЗЕМЕЛЬ ЮЖНО-УРАЛЬСКОЙ ПРОВИНЦИИ ЮЖНОТАЕЖНЫХ И СМЕШАННЫХ ЛЕСОВ <i>Г В Андреев</i>	231
МАТЕРИАЛЫ К АНАЛИЗУ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ РЕАКТИВНОСТИ ЛИНЕЙНЫХ И АУТБРЕДНЫХ МЫШЕЙ <i>И А Пашина, А В Сидорова, С Б Владимирская</i>	233
РЕАКЦИЯ СИМБИОТРОФНЫХ ГРИБОВ НА АЭРОТЕХНОГЕННОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ <i>Е В Вурдова</i>	234
ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ В ЕСТЕСТВЕННЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ БИОТОПАХ УРАЛА <i>М Е Гребенников</i>	235
ОСОБЕННОСТИ ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (<i>CLETHRIONOMYS GLAREOLUS SCHREBER, 1780</i>) В ФАЗЕ НАРАСТАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ <i>Ю А Давыдова</i>	236
СТРОЕНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА, ХИМИЧЕСКИЙ И УГЛЕВОДНЫЙ СОСТАВ ЛИСТЬЕВ 27 ВИДОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ СРЕДНЕГО УРАЛА <i>Н В Диксар, Л А Иванова, Л А Иванов</i>	237
ТЕПЛОВОЙ ШОК И ЭТАНОЛ ИЗМЕНЯЮТ ВНУТРИКЛЕТОЧНЫЕ УРОВНИ ГЛУТАТИОНА И КАЛИЯ В КЛЕТКАХ БАКТЕРИИ <i>ESCHERICHIA COLI</i> <i>О Н Закирова</i>	239
ИССЛЕДОВАНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ РЕГЕНЕРАЦИИ ПРИРОДНОГО ИОНООБМЕННОГО МАТЕРИАЛА (КЛИНОПТИЛОЛИТА) <i>О Р Ильясов, А М Асонов</i>	240
МОНИТОРИНГ ПИТЬЕВОЙ ВОДЫ. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ ТОКСИЧНОСТИ ХЛОРИРОВАННОЙ И ОЗОНИРОВАННОЙ ВОДЫ С ПОМОЩЬЮ МИКРОБИОТЕСТА <i>С А Куксина, О Г Лялина</i>	241
ИНТЕРВАЛЬНАЯ ОЦЕНКА КОМПОНЕНТ ДИСПЕРСИИ ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПОПУЛЯЦИИ (НА ПРИМЕРЕ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ) <i>И А Кинясов</i>	243
ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ СЕМЯДОЛЕЙ НЕКОТОРЫХ С ₄ ВИДОВ СЕМЬИ <i>CHENOPODIACEAE</i> С РАЗНЫМ ТИПОМ СТРОЕНИЯ МЕЗОФИЛЛА <i>М В Наумова, Е Л Ровнушкина, Е Г Артюшева</i>	245
ИЗУЧЕНИЕ КОЛОНИЙ РУКОКРЫЛЫХ В ПЕЩЕРАХ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ <i>О Л Орлов</i>	246
ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЕНОМЕНА ГИПЕРТРОФИИ СЕЛЕЗЕНКИ С УЧЕТОМ ТИПОВ ОНТОГЕНЕЗА ЦИКЛОМОРФНЫХ ГРЫЗУНОВ <i>Н М Пасичник</i>	248
ПОЗДНЕГОЛОЦЕНОВАЯ ФАУНА КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПОЛЯРНОГО УРАЛА <i>Д В Пономарев</i>	249

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТРУКТУРЫ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА 50 ВИДОВ РАСТЕНИЙ СУБАРКТИЧЕСКОЙ ЗОНЫ <i>С.А. Попова, Л.А. Иванова</i>	251
ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р.СЫСЕРТЬ (СВЕРДЛОВСКАЯ ОБЛАСТЬ) <i>Л.Ю. Прудникова</i>	252
ВЗАИМОСВЯЗЬ ПОСТФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ УГЛЕРОДА И НАКОПЛЕНИЯ КРАХМАЛА В ЛИСТЬЯХ ДИКОРАСТУЩИХ ВИДОВ СРЕДНЕГО УРАЛА <i>Е.А. Решетова, М.Ю. Яшков, А.А. Гангардт</i>	253
ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О БРИОФЛОРЕ ИЛЬМЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА <i>Н.А. Савельева</i>	254
ВЫБОР МЕТОДИКИ УЧЕТОВ МЕЛКИХ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ДИНАМИКИ РАЗНООБРАЗИЯ И СТРУКТУРЫ ИХ НАСЕЛЕНИЯ <i>Н.М. Самойлова</i>	256
СЕЗОННАЯ ДИНАМICA НАСЕЛЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) ПАРКОВОЙ ЗОНЫ ПРОМЫШЛЕННОГО ГОРОДА <i>О.В. Семенова</i>	257
ИЗМЕНЕНИЕ АНТИБИОТИКОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ КЛЕТОК STAPHYLOCOCCUS EPIDERmidis В УСЛОВИЯХ ДЕЙСТВИЯ ПЕПТИДНОГО АНТИБАКТЕРИАЛЬНОГО ФАКТОРА <i>А.В. Титова</i>	258
ТРУТОВЫЕ ГРИБЫ УРАЛЬСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ (АНАЛИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР) <i>Н.В. Ушакова</i>	259
ИСКОПАЕМЫЕ ОСТАТКИ СЛОНОВ В КОЛЛЕКЦИЯХ МУЗЕЕВ ПЕРМСКОЙ ОБЛАСТИ <i>Т.В. Фадеева</i>	261
ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИЕ ГРИБЫ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ <i>О.А. Храмова</i>	262
НЕКОТОРЫЕ ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННУЮ ОРГАНИЗАЦИЮ ПОСЕЛЕНИЙ БАРСУКА В ИЛЬМЕНСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ <i>П.В. Чацян</i>	263
ГАБИТУАЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЯИЦ МАССОВЫХ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ ВИДОВ КОКЦИНЕЛЛИД <i>Б.М. Чичков</i>	265
ПОИСК ПУТЕЙ СТАБИЛИЗАЦИИ И ЛУЧШЕЙ ЭКСПРЕССИИ ОПЕРОНА LUM СЕНСОРА <i>ESCHERICHIA COLI LUM+</i> <i>И.Л. Шмырина</i>	266
СРАВНЕНИЕ ПОДХОДОВ К КЛАССИФИКАЦИИ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗАПАДНЫХ НИЗКОГОРИЙ ЮЖНОГО УРАЛА <i>Н.С. Иванова</i>	268
ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ ПРИ АТМОСФЕРНЫХ ЗАГРЯЗНЕНИЯХ <i>Ю.Г. Суетина</i>	271