РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Институт экологии растений и животных

ЭКОЛОГИЯ: ТРАДИЦИИ И ИННОВАЦИИ

МАТЕРИАЛЫ ВСЕРОССИЙСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ



9 — 13 апреля 2012 г. ЕКАТЕРИНБУРГ



Материалы конференции изданы при финансовой поддержке Президиума Уральского отделения РАН и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-04-06804).

Экология: традиции и инновации. Материалы конф. молодых ученых, 9–13 апреля 2012 г. / ИЭРиЖ УрО РАН — Екатеринбург: Гощицкий, 2012. — 168 с.

В сборнике опубликованы материалы Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: традиции и инновации». Мероприятие проходило в Институте экологии растений и животных УрО РАН с 9 по 13 апреля 2012 г. Работы посвящены проблемам изучения биологического разнообразия на популяционном, видовом и экосистемном уровнях, анализу экологических закономерностей эволюции, поиску механизмов адаптации биологических систем к экстремальным условиям, а также популяционным аспектам экотоксикологии, радиобиологии и радиоэкологии.

ISBN 978-5-98829-036-0

[©] Авторы, 2012

[©] ИЭРиЖ УрО РАН, 2012

[©] Оформление. Издательство «Гощицкий», 2012

РЕАКЦИЯ TRIFOLIUM PRATENSE L. НА ХИМИЧЕСКОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ ПОЧВЫ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ

Н.В. Абакшина, С.В. Гаренских, Т.В. Жуйкова

Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия

Ключевые слова: эпидерма листа, тяжелые металлы, водный обмен.

В период 2010—2011 гг. на основании содержания тяжелых металлов в органах растений, комплекса стоматографических признаков и изменений водного обмена исследовали реакцию клевера лугового (Trifolium pratense L.) на химическое загрязнение среды тяжелыми металлами. Растительный материал отобран на пяти участках, почвы которых в разной степени подвержены загрязнению тяжелыми металлами (Свердловская область, г. Нижний Тагил). Суммарная токсическая нагрузка в исследуемых биотопах, оцененная по содержанию Zn, Cu, Pb, Fe, Cd, Co, Ni, Cr, Mn в почве, изменялась от 1.0 до 30.0 отн. ед. (Жуйкова, 2009). Анатомические исследования выполнены методом реплик (Таршис, Таршис, 1995), содержание воды в тканях листа определяли согласно методическим рекомендациям Н.Н. Савицкой (2001), содержание кислоторастворимых форм тяжелых металлов в растении — методом плазменной атомно-абсорбционной спектрометрии (Хавезов, Цалев, 1983).

Статистический анализ результатов выполнен с использованием стандартных методов описательной статистики с вычислением среднего арифметического (M) и его ошибки (m). Связь между признаками оценивали с помощью корреляционного анализа. Множественные сравнения проведены S-методом Шеффе (F-критерий). Анализ данных выполнен в программном статистическом пакете Statistica 6.0 (StatSoft Inc., 1984–2001).

Известно, что в качестве механизмов защиты от избытка токсикантов выступает корневой барьер (например, связывание Cd²⁺ слизью, выделяемой кончиками корней, наличие в эндодерме клеток с поясками Каспари, избирательно проницаемые мембраны протопласта в эндодерме и т.д.), препятствующий передвижению ионов тяжелых металлов в надземные органы. При высоких концентрациях тяжелых металлов в почве, а следовательно и в подземных органах, данный барьер нарушается, что сопровождается активным транспортом химических элементов в надземные органы. Анализ взаимосвязи между содержанием тяжелых металлов в растительных органах у *Т. pratense* позволил установить пороговые концентрации тяжелых металлов в корнях, при которых происходит нарушение барьерной функции. По меди эти концентрации составляют 2664 мкг/г, по цинку — $140~{\rm mkr/r}$.

Полиметаллическое загрязнение почвы тяжелыми металлами у T. pratense приводит к уменьшению числа устьиц на единицу площади поверхности как на адаксиальной (АД) (от 92.9 до 30.4 шт./мм²), так и на абаксиальной (АБ) (242.1-60.7 шт./мм²) сторонах листа (АД: F=6.8; df=4; 2245; p<0.01; АБ: F=22.4; df=4; 2245; p<0.01). При этом увеличивается число основных эпидермальных клеток (от 911.2 до 1214.7 шт./мм² на АД и от 911.2 до 1123.8 шт./мм² на АБ сторонах) (АД: F=9.6; df=4; 2245; p<0.01; АБ: F=14.5; df=4; 2245; p<0.01), а их размеры закономерно уменьшаются: АД фон -25.6-54.4 мкм, АБ фон -32.0-57.6 мкм, АД буфер -25.6-41.6 мкм, АБ буфер -19.6-41.6 мкм; АД импакт -32.0-48.0 мкм, АБ импакт -32.0-41.6 мкм (АД: F=15.1; df=4; 2245; p<0.01; АБ: F=30.9; df=4; 2245; p<0.01). Аналогично изменяется при химическом загрязнении и ширина клеток.

Следствием изменения анатомических структур эпидермы листа является повышение содержания воды в листьях (от 69 г у растений с фоновой территории до 76 г — с импактной). Последнее может быть обусловлено сокращением транспирации за счет уменьшения числа устьиц на площади поверхности листа у растений из загрязненных местообитаний.

Таким образом, для исследуемого вида характерна защитнострессовая онтогенетическая стратегия: с увеличением химического загрязнения почвы степень морфологической интеграции между анализируемыми анатомическими признаками возрастает до средних уровней загрязнения, дальнейшее усиления стресса приводит к дезинтеграции анатомической структуры растения, что говорит о проявлении у вида признаков патиентности и виолентности.

Работа выполнена при финансовой поддержке Минобрнауки РФ (гос. задание № 1.1.08., госконтракт № 5.5329.2011).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Жуйкова Т.В. Реакция ценопопуляций и травянистых сообществ на химическое загрязнение среды: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2009. 40 с.

Таршис Г.И., Таршис Л.Г. Разнообразие и диагностическое значение структурных признаков лекарственных растений // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их практического использования: Мат. I Междунар. симп., Пущино, 1995. С. 471.

Савицкая Н.Н. Практикум по экологической физиологии растений. СПб.: Ленинградский обл. ин-т развития образования, 2001. 131 с.

Хавезов И., Цалев Д. Атомно-абсорбционный анализ. Л.: Химия, 1983. 144 с.

ЗАВИСИМОСТЬ РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНЫХ ПАРАМЕТРОВ ПОКРОВОБРАЗУЮЩИХ ЛИШАЙНИКОВ ОТ УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЯ

С.Ю. Абдульманова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: Cladonia, годичный прирост, высота лишайников, относительный возраст, лесотундра.

Лишайники в сообществах бореальных и арктических экосистем являются важным элементом круговорота основных биогенных элементов и формируют значительный запас биомассы. Оценка роли лишайников в продукционном процессе экосистем осложнена необходимостью получения данных не только об их имеющихся запасах, но и первичной продукции или, другими словами, годичном приросте (Салазкин, 1937).

Как известно, скорость роста кустистых лишайников зависит от множества факторов и сильно варьирует в зависимости от условий среды. Показано, что для роста лишайников рода *Cladina* оптимальны температуры в диапазоне 15-25°C при высокой влажности воздуха и дернины (Lechowicz, Adams, 1974). Ужесточение гидротермического режима приводит к снижению скорости роста (Городков, 1936). Рост лишайников возможен только в увлажненном состоянии, высохшее слоевище не способно к растяжению (Андреев, 1954). Уровень освещенности влияет на биохимические процессы, химический состав лишайниковых кислот, на различия в морфологии и анатомии подециев (Tegler, Kershaw, 1980). Различия в скорости роста определяются и структурой сообществ. Отмечено вытягивание лишайниковых подециев в моховой подушке, так как мхи растут быстрее (Толпышева и др., 2003), поддерживают более длительный период времени влажность смешанных синузий, выравнивают температурный режим. Чистый лишайниковый покров слабее выравнивает микроклимат, быстрее нагревается и теряет влагу. Существуют различия в скорости роста у лишайников и на видовом уровне. Так. прирост C. rangiferina выше, чем C. arbuscula ssp. mitis (Толпышева и др., 2003; Vasander, 1981), поскольку оптимум фотосинтетической активности *C. rangiferina* даже при низких температурах выше.

Цель нашей работы — оценить вклад факторов, обусловливающих изменение прироста лишайников, в различных природных градиентах. Для ее достижения необходимо было выявить особенности

прироста лишайников: 1) в ландшафтном градиенте; 2) в разных типах растительных сообществ; 3) в зависимости от горизонтальной и вертикальной структуры сообществ; 4) в зависимости от приуроченности к структурам нанорельефа; 5) на видовом уровне.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Относительный прирост лишайников определяли по методу В.Н. Андреева (1954) в сообществах равнинных и горных тундр на севере Западной Сибири в зоне лесотундры и на Полярном Урале. Экспериментальные площадки (50х50 см) были заложены в двух основных фитоценозах: кустарниковой тундре (ерник лишайниковый — EJ) и кустарничково-лишайниковой тундре (K- π T), при этом были выбраны их равнинный и горный варианты (табл. 1). Сравнение структуры сообществ для горного и равнинного участков показало, что выбранные сообщества идентичны, различия достоверны только в структуре мохово-лишайникового яруса: покрытие мхов в обоих типах выше в горах, на равнине высока доля C. rangiferina в кустарничково-лишайниковых тундрах и лишайников в целом — в ерниковых (см. табл. 1).

На каждой модельной площадке фиксировали особенности нанорельефа. Для выбранных сообществ характерен бугорковатый (бугорки: h=10-20 см, d=30-50 см, ложбинки: d=0.5-1 м) или слегка бугорковатый нанорельеф, чередующийся с выровненными участками (20-50 м). Для анализа отбирали образцы с выровненных участков, вершин и склонов моховых бугорков и в ложбинках между бугорками. В исследуемых сообществах промерено более 1500 подециев лишайников модельных видов *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot и *C. rangiferina* (L.) F.H. Wigg.

Значимость вклада факторов, выраженных в номинальной шкале (горная и равнинная территория, типы сообщества (*K-л T, ЕЛ*), вид лишайника), в варьирование значений прироста оценивали методами факторного дисперсионного анализа. Для факторов, имеющих непрерывное распределение признака, методом ранговой корреляции определяли взаимосвязь с показателем прироста. В дальнейшем анализе использовались только параметры со средней и сильной степенью зависимости. Методом множественной регрессии выявляли факторы, вносящие наибольший вклад в различия относительного прироста вдоль характеризуемых градиентов (Вуколов, 2008).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследуемых типах сообществ прирост лишайников варьирует от 1.27 до 5.52 мм/год (табл. 2).

Таблица 1. Xарактеристика условий местообитания и значения основных исследуемых параметров в градиентах условий

		Го	ры			Равн	ина	
Параметры	K	л Т	E.	Л	К	п Т	E.	Л
	$\overline{X} \pm SD$	min- max	$\overline{X}\pm SD$	min- max	$\overline{X}\pm SD$	min- max	$\overline{X}\pm SD$	min- max
	X	арактер	истика м	естооби	тания			
Экспозиция	3, Ю	3-3	3, C-3,	Ю3-3	-	-	-	-
Уклон, град.	10-	-12	10-	-20	-	-	-	-
Высота над ур.м., м	329-	-352	246-	-253	103-	-119	97-	111
Нанорельеф	Пологи	Гологий склон Бугорковатый, слегка бугорковатый		Бугорко бугри		Бугри	істый	
	Структура сообществ		за					
Сомкнутость кустарников, %	3.5±2.5	0-7	37±6	27-45	6.9±9.7	0-42	29±17	0-61
Высота кустарников, см	12±4	7-18	39±18	21-65	11±6	3-24	33±15	7-60
Покрытие кустарничков, %	9±7	0-20	14±9	3-28	7±5	0.5-23	10±4	2-18
Высота кустарничков, см	5±3	2.5-9.5	11±6	4.3-20	4.6±1.2	2-6.5	7±3	2-15
Покрытие трав, %	2.5±2	0-6	1.7±2.6	0-7	2.1±2	0-7	2±2.08	0-8
Высота трав, см	12±0.6	11-12	12±3	10-15	12±3.9	6-21	13±2	10-17
Мощность дернины, см	7±2	3-10	6±0.7	5-7	10±3	7-15	13±2	10-15
Покрытие мхов, %	7±2	4-10	19±18	2-50	5±3.5	1-15	8±5	1-22
Покрытие лишайников, %	84±9	70-90	69±13	46-80	86±8	67-95	80±8	60-96
Покрытие <i>C. arbuscula</i> , %	25±10	10-35	39±12	20-55	57±14	37-80	53±22	1-87
Покрытие C. rangiferina, %	28±9	15-40	22±6	15-30	20±13	0-38	23±17	0-46

 Π римечание. К-л T — кустарничково-лишайниковая тундра; $E\!\!\!/\!\!\!/ = \!\!\!\!/$ ерник лишайниковый.

Таблица 2. Значения основных исследуемых параметров в градиентах среды

		Го	Горы			Равнина	ина	
	K-	К-л Т	E	EJ	K	К-л Т	T	ЕЛ
Вид	\overline{X} $\pm SD$	min-max	\overline{X} $\pm SD$	min-max	\overline{X} $\pm SD$	min-max	\overline{X} $\pm SD$	min-max
			0	Относительный прирост, мм/год	прирост, мм/	год		
C. arbuscula	2.39 ± 0.48	1.27-3.74	3.61 ± 0.57	2.18-5.40	2.82 ± 0.39	2.29-3.70	3.39 ± 0.49	2.49-4.19
C. rangi ferina	2.95 ± 0.53	1.82-4.27	3.94 ± 0.66	2.41 - 5.52	3.23 ± 0.42	2.54 - 4.02	3.94 ± 0.40	3.19-4.93
			Высот	Высота живой части, мм	MM			
C. arbuscula	23.91 ± 3.46	21.24-30.68	39.47±5.77	33.53-46.55	27.30 ± 5.14	23.91±3.46 21.24-30.68 39.47±5.77 33.53-46.55 27.30±5.14 18.57-37.54 35.85±7.46 24.64-52.57	35.85 ± 7.46	24.64-52.57
C. rangiferina	28.51±2.73	28.51±2.73 24.12–31.66	34.61 ± 2.96	30.65-39.12	28.43 ± 4.30	28.43±4.30 20.53–38.90	33.90 ± 4.22	29.97-45.93
			Возрас	Возраст живой части, лет	, лет			
C. arbuscula	10±1	9–11	11±1	10 - 12	10±1	7-12	11±1	9-14
C. rangiferina	10 ± 0.3	9-10	9 ± 0.5	8.8–9.3	9 ± 1	8-10	9 ± 1	8-10

Наименьший прирост выявлен у *C. arbuscula* в горных кустарничково-лишайниковых тундрах, а наибольший — у *C. rangiferina* в горных кустарниковых. Достоверных различий между скоростью роста лишайников в горных и равнинных кустарниковых тундрах не обнаружено (рис. 1), тогда как прирост лишайников обоих видов в кустарничково-лишайниковых сообществах значимо различается между равнинным и горным участками. Видовые различия в скорости роста достоверны во всех исследуемых условиях (между территориями и сообществами). Варьирование прироста в разных типах растительных сообществ можно объяснить дифференциацией их структур.

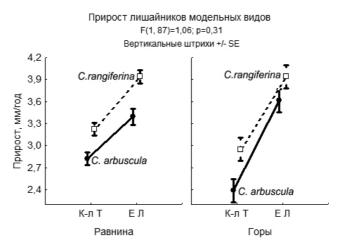


Рис. 1. Прирост лишайников модельных видов в кустарничково-лишайниковых и кустарниковых тундрах.

Основные тенденции зависимости прироста лишайников от особенностей структуры сообществ

В тундровых сообществах при увеличении сомкнутости кустарников от 0 до 0.3 и даже до 0.5 значительно возрастает скорость роста — с 3.0 до 3.65 мм/год, максимальный прирост характерен при сомкнутости 0.2–0.3. При смыкании яруса кустов более 0.5 прирост в среднем снижается на 0.1–0.2 мм. Однако на скорость роста лишайников влияет не только сомкнутость яруса, но и его высота. Так, при высоте кустарников менее 20 см прирост составляет 3.05 мм/год, затем возрастает до 3.8 мм/год (различия достоверны — F=11.31; p<0.001), так как высокие кусты сильнее ослабляют силу ветра и задерживают снег, в результате дольше сохраняется влага в дернине и почве. Однако сопряженное влияние этих параметров не выражено.

Изменение соотношения мхов и лишайников в структуре синузий хорошо соотносится с различиями прироста талломов. При увеличении покрытия мхов с 20 до 50% прирост лишайников имеет тенденцию к увеличению с 3.5 до 3.8 мм/год (F=3.40; p=0.07), а при изменении покрытия лишайников от 50 до 80% их прирост значимо снижается с 3.8 до 3.1 мм/год (F=4.10; p=0.02).

Увеличение однородности лишайниковых синузий, т.е. переход к монодоминированию, сопровождается ускорением роста лишайников. Для каждого вида выявлены свои особенности роста, связанные с разными требованиями к условиям среды. Так, C. rangiferina в условиях лесотундры в сообществах более обильна — ее покрытие варьирует от 20 до 80%, а прирост — от 2.34 до 3.80 мм/год (различия достоверны — F=9.30; p=0.001), тогда как доля в структуре сообществ C. arbuscula не превышает 50%. При увеличении покрытия C. arbuscula от 0 до 40% прирост лишайников значимо снижается с 3.87 до 3.05 мм/год (F=5.9; F=0.001). С дальнейшим увеличением покрытия скорость роста возрастает незначительно.

С увеличением мощности мохово-лишайниковой дернины с 8 до 15 см прирост лишайников увеличивается с 2.60 до 5.48 мм/год (F=8.39; p=0.01).

Особенности нанорельефа и его вклад в изменение скорости роста лишайников

В целом для тундровых сообществ значимых различий по приросту лишайников на уровне нанорельефа не выявлено (F=1.03; p=0.4). В качестве тенденции отметим, что при переходе от выровненных участков или вершин бугорков по склонам бугорков в ложбинки скорость роста сначала возрастает с 3.20–3.25 до 3.42 мм/год, а затем снижается в ложбинках (3.29–3.31 мм/год), где в наиболее влажных условиях повышается конкуренция со стороны мхов, вытесняющих лишайники.

Связь исследуемых факторов с показателями прироста выявляли методом ранговой корреляции (табл. 3). В дальнейшем анализе использовали только параметры с $r_{\rm s} \ge 0.3$. Так, в целом для тундровых сообществ в регрессионный анализ включены высота и сомкнутость кустарникового яруса. Значимый вклад в варьирование значений прироста вносит только высота яруса (β =0.02; $R^2_{\rm adj}$ =0.24). В сообществах кустарничково-лишайниковых тундр значимое влияние на величину прироста оказывает покрытие C. rangiferina (β =0.01; $R^2_{\rm adj}$ =0.20), в кустарниковых тундрах регрессионные модели не позволяют выявить основные факторы. Варьирование скорости роста C. arbuscula обусловлено изменением высоты и сомкнутости кустарникового яруса и покрытием C. rangiferina (коэффициент β равен 0.01 для всех факторов, $R^2_{\rm adj}$ =0.45). Для C. rangiferina значимых факторов не выявлено.

тельного прир	тельного прироста в туноровых соооществах									
Параметр		овые цества	К-	л Т	E.	Ī.	C. arb	uscula	C. ran	giferina
Tr. T	$r_{\rm s}$	p	$r_{\rm s}$	p	$r_{\rm s}$	p	$r_{\rm s}$	p	$r_{_{\mathrm{S}}}$	p
Сомкнутость,	0.49	0.01	0.12	0.38	-0.02	0.91	0.56	0.01	0.50	0.01
Высота кустарников, см	0.51	0.01	-0.05	0.76	0.15	0.34	0.48	0.02	0.58	0.01
Покрытие, %:					•	,	•			
лишайников	-0.25	0.01	0.10	0.47	-0.01	0.93	-0.08	0.58	-0.43	0.02
C. rangiferina	0.29	0.01	0.43	0.01	0.33	0.03	0.35	0.02	0.21	0.15
C. arbuscula	-0.28	0.01	-0.26	0.06	-0.38	0.01	-0.23	0.14	-0.25	0.08
Высота	-0.22	0.03	-0.43	0.001	0.07	0.65	-0.30	0.05	-0.22	0.12

Таблица 3. Факторы, определяющие варьирование показателей относительного прироста в тундровых сообществах

Примечание. Полужирным шрифтом выделены значимые корреляции; r_s — коэффициент корреляции Спирмена; p — уровень значимости.

над ур.м., м

Изменчивость скорости роста лишайников в сообществах равнинных и горных тундрах

Варьирование прироста лишайников модельных видов в сообществах равнинных или горных территорий сходно с общими тенденциями, описанными выше. К особенностям прироста в горных тундрах относятся: а) выраженная зависимость скорости роста лишайников от особенностей нанорельефа: на склонах моховых бугорков наибольший прирост, а самый низкий — на выровненных участках (F=3.5; p=0.05); б) снижение скорости роста лишайников отмечается при более низких значениях сомкнутости кустарникового яруса (в среднем при 0.4). В сообществах равнинных тундр: а) скорость роста лишайников значительно снижается при сомкнутости яруса кустарников более 55%; б) доля мхов в структуре мохово-лишайникового яруса незначительна (до 25%) и не оказывает влияния на варьирование прироста.

Однако из всего комплекса факторов, определяющих варьирование прироста в равнинных тундрах (табл. 4), значимы только высота кустарникового яруса (β =0.02; R^2_{adj} =0.31), а в горах — высота над уровнем моря (β = -0.01; R^2_{adj} =0.65).

В сообществах равнинных кустарничково-лишайниковых тундр варьирование значений прироста зависит от покрытия C. arbuscula и высоты над уровнем моря (β равно 0.5 и -1.27 соответственно (R^2_{adj} =0.50)). В кустарниковых тундрах на прирост влияют только покрытие C. arbuscula и C. rangiferina (β равен 0.36 и 0.63 соответствен-

Таблица 4. Факторы, определяющие варьирование показателей относительного прироста в сообществах равнинных и горных тундр

Параметр		овые цества	К-л	ı T	E.	Л	C. arb	uscula	C. rang	giferina
	$r_{\rm s}$	p	rs	p	rs	p	$r_{\rm s}$	p	rs	p
		Pa	авнин	ная л	есоту	ндра				
Дернина, см	0.52*	0.01	0.04	0.90	0.31	0.21	0.45	0.13	0.59	0.01
Сомкнутость, %	0.37	0.01	0.04	0.82	0.00	1.00	0.39	0.02	0.41	0.01
Высота кустарников, см	0.47	0.01	0.02	0.92	0.34	0.07	0.38	0.04	0.56	0.01
Покрытие, %:										
лишайников	-0.18	0.14	0.08	0.63	-0.02	0.93	0.12	0.52	-0.45	0.01
C. rangiferina	0.26	0.03	0.30	0.06	0.47	0.01	0.31	0.08	0.12	0.48
C. arbuscula	-0.31	0.01	-0.32	0.04	-0.53	0.01	-0.29	0.10	-0.26	0.11
Высота над ур.м., м	-0.25	0.04	-0.33	0.04	-0.03	0.86	-0.37	0.04	-0.23	0.17
			Горг	ные т	ундры	I				
Дернина, см	-0.29	0.17	-0.11	0.74	-0.61	0.04	-0.25	0.44	-0.09	0.77
Сомкнутость, %	0.73	0.01	0.27	0.40	-0.47	0.12	0.79	0.01	0.71	0.01
Высота кустарников, см	0.60	0.01	-0.10	0.82	-0.56	0.06	0.61	0.06	0.56	0.09
Покрытие, %:										
лишайников	-0.43	0.04	0.24	0.45	0.05	0.89	-0.32	0.31	-0.45	0.14
C. rangiferina	0.54	0.01	0.39	0.21	-0.04	0.89	0.48	0.12	0.66	0.02
Высота над ур.м., м	-0.78	0.01	-0.32	0.31	0.25	0.43	-0.82	0.01	-0.80	0.01

^{*}Полужирным шрифтом выделены значимые корреляции.

но (R^2_{adj} =0.68)). Значимых коэффициентов регрессии по конкретным видам в сообществах равнинных тундр не выявлено.

В горных районах основным фактором, определяющим особенности прироста, является высота над уровнем моря (β равен -0.01 ($R^2_{\rm adj}$ =0.77) и -0.01 ($R^2_{\rm adj}$ =0.79) соответственно для кустарничковолишайниковых и кустарниковых тундр).

Сопряженное воздействие факторов, оказывающих значимое влияние на скорость роста лишайников в тундровых сообществах, выявлено только для сомкнутости кустарникового яруса и покрытия лишайников.

Особенности высоты и возраста живой части подециев

К росту способна только живая часть подециев, и чем она больше, тем выше скорость роста лишайникового слоевища (Андреев, 1954). Длина живой части закономерно увеличивается в сообществах

кустарниковых тундр относительно кустарничково-лишайниковых, как на горных, так и на равнинных территориях (рис. 2). Различия по высоте живой части модельных видов в равнинной лесотундре не выявлены. Максимальные различия между типами сообществ характерны для *C. arbuscula* в сообществах горных территорий. Для *C. rangiferina* разница в длине живой части в условиях каждого типа сообществ не выявлена между горными и равнинными районами.

При переходе от кустарниковых тундр к кустарничково-лишайниковым сообществам относительный возраст живой части подециев *C. rangiferina* снижается на фоне увеличения относительного прироста, что свидетельствует о значительной роли интеркалярного роста отдельных колен подеция и определяет одну из основных задач дальнейших исследований — выявление годичного интеркалярного прироста слоевищ и пределов его варьирования в процессе роста лишайников.

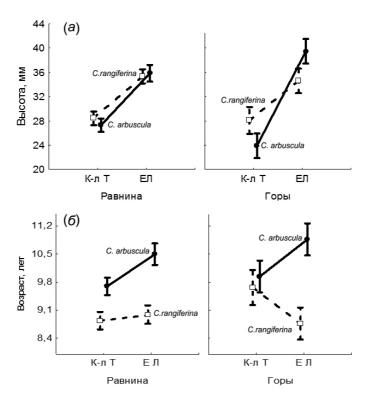


Рис. 2. Высота (а) и возраст (б) живой части слоевищ модельных видов лишайников в сообществах равнинных и горных тундр. а—высота живой части (F(1,86)=2.37; p=0.13); б—возраст живой части (F(1,86)=1.56; p=0.22); вертикальные штрихи $\pm SE$.

выводы

- 1. Выявлены основные факторы, определяющие варьирование скорости роста модельных видов лишайников:
- территориальная приуроченность: при переходе от зональных сообществ лесотундры к интразональной горной растительности наблюдается общая тенденция снижения величины относительного прироста;
- особенности структуры сообществ нарушают эту тенденцию, поэтому в первую очередь необходимо учитывать высоту кустарникового яруса и покрытие видов покровообразующих лишайников;
- в сообществах горных кустарничково-лишайниковых тундр значительный вклад в изменчивость прироста вносит высота над уровнем моря;
- требования видов к экологическим условиям обусловливают не только их различия в локальном и региональном распространении, но и особенности роста лишайников в конкретных условиях среды.
- 2. Вклад особенностей нанорельефа (в т.ч. мощность дернины, доля мхов, приуроченность к бугоркам или ложбинкам и т.п.) в изменчивость относительного прироста лишайников модельных видов незначителен. Это отличает тундровые и лесотундровые сообщества от сообществ северной тайги, где микроусловия среды обитания сильнее влияют на прирост лишайников, чем тип растительного сообщества (Толпышева и др., 2003).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 12-04-31751), Программы РАН (проект 12-П-4-1043) и Президиума УрО РАН по поддержке молодых ученых и аспирантов (11-4-НП-445).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- *Андреев В.Н.* Прирост кормовых лишайников и приемы его регулирования // Тр. БИН. АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1954. Вып. 9. С. 11–74.
- $\it Iopo \partial \kappa o B$ Б.Н. Итоги изучения прироста лишайников // Сов. оленеводство. 1936. Вып. 8. С. 87–113.
- Вуколов Э.А. Основы статистического анализа. М.: Изд-во «Форум», 2008. 464 с. Салазкин А.С. Быстрота роста кормовых лишайников // Сов. оленеводство. 1937. Вып. 11. С. 43–53.
- Толпышева Т.Ю., Тимофеева А.К., Еськова А.К. Рост лишайников рода Cladonia и мха Pleurozium schreberi в сосновых лесах на побережье Белого моря // Бот. журн. 2003. № 88 (7). С. 27–41.
- Lechowicz M.J., Adams M.S. Écology of Cladonia lichens. II. Comparative physiological ecology of C. mitis, C. rangiferina, and C. uncialis // Can. J. Bot. 1974. № 52. P. 411–422.
- Tegler B., Kershaw K.A. Studies on lichen-dominated systems. XXIII. The control of seasonal rates of net photosynthesis by moisture, light, and temperature in Cladonia rangiferina // Can. J. Bot. 1980. V. 58. P. 1851–1858.
- Vasander H. The length growth rate, biomass and production of *Cladina arbuscula* and *Cladina rangiferina* in a rized bog in southern Finland // Ann. Bot. Fennici. 1981. № 18. P. 237–243.

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ DACTYLORHIZA INCARNATA (L.) SOO В РЕСПУБЛИКЕ БАШКОРТОСТАН

А.А. Барлыбаева

Башкирский госуниверситет, г. Уфа

Ключевые слова: ценопопуляция, возрастной спектр, Dactylorhiza incarnata.

Dactylorhiza incarnata является неохраняемым видом флоры Республики Башкортостан (РБ). Нами были проведены исследования по выявлению местообитаний *D. incarnata* в двух районах РБ и выполнен сравнительный анализ характеристик ценопопуляций. Решались следующие задачи: 1) выявление демографических свойств ценопопуляций (численность, плотность, возрастной спектр); 2) описание изменчивости морфометрических признаков растений различных ценопопуляций.

Исследования проводили в Баймакском и Уфимском районах РБ. Были изучены четыре ценопопуляции (ЦП), приуроченные к пойменным лугам, заболоченным березнякам и сырым опушкам лесов с ключевым увлажнением. На пробных площадках размером 1×1 м учитывали численность, плотность и возрастную структуру популяции.

Численность особей в двух ЦП, расположенных на территории Баймакского района, составила более 1000 особей, в ЦП Уфимского района — менее 150 особей. Во всех ЦП антропогенная нагрузка проявляется в виде ежегодного сенокошения, которое производится во второй половине лета (середина августа). К этому времени растения *D. incarnata* успевают обсемениться. Возрастные спектры изученных ЦП левосторонние, одновершинные, с высокой долей ювенильных растений (от 36 до 61.9%). Присутствие небольшого числа генеративных растений (0–19.2% свидетельствует о том, что ЦП молодые и относительно устойчивы к антропогенным нагрузкам.

Высокая изменчивость характерна для таких признаков, как высота побега (CV=11.2–21.4%), ширина 2-го листа (CV=22.0–41.3%), число цветков в соцветии (CV=24.0–31.0%). Уровни варьирования остальных признаков меняются в пределах средних значений (от 11.3 до 18.9%).

ДИНАМИКА ИНФИЦИРОВАННОСТИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *DROSOPHILA MELANOGASTER* ДВУМЯ ГЕНОТИПАМИ ЭНДОСИМБИОНТА *WOLBACHIA*

Р.А. Быков, Ю.Ю. Илинский

Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск

Ключевые слова: Drosophila melanogaster, Wolbachia, популяция, симбионт, симбиоз.

Внутриклеточная альфапротеобактерия Wolbachia является широко распространенным симбионтом членистоногих и некоторых видов нематод. По приблизительным оценкам, Wolbachia может быть обнаружена более чем у половины всех известных видов насекомых (Hilgenboecker et al., 2008). Особенность Wolbachia — ее способность индуцировать у вида-хозяина такие репродуктивные аномалии, как партеногенез, андроцид, феминизация самцов и цитоплазматическая несовместимость (ЦН). Поскольку Wolbachia передается строго по материнской линии, эти аномалии обеспечивают распространение бактерии в популяции вида-хозяина.

Природные популяции Drosophila melanogaster повсеместно инфицированы бактерией Wolbachia со средней частотой около 60% (Илинский, Захаров, 2007а, б; Илинский, 2008; Hoffmann et al., 1994, 1997). Из пяти описанных для природных популяций D. melanogaster генотипов Wolbachia наиболее широко в мире распространены генотипы wMel (более 95%) и wMelCS (около 1%). Имеются свидетельства глобального вытеснения генотипа wMelCS генотипом wMel (Riegler et al., 2005). При этом показано, что для D. melanogaster характерно отсутствие или очень слабое проявление индуцированной Wolbachia ЦН, которая могла бы объяснить распространение бактерии (Hoffmann et al., 1990). Ранее выдвигалось предположение о возможном мутуалистическом характере симбиоза Wolbachia и D. melanogaster (Hoffmann et al., 1997). Имеющиеся в настоящее время факты мутуалистического влияния Wolbachia на D. melanogaster не могут объяснить широкое распространение бактерии (Ilinsky et al., 2010). Не раскрыты причины и механизм замещения генотипов, а также высокой инфицированности Wolbachia природных популяций D. melanogaster.

Нами изучалась динамика инфицированности искусственных популяций *D. melanogaster* двумя генотипами *Wolbachia* — *wMel* и *wMelCS*. С помощью математической модели анализировали факторы, влияющие на распространение бактерии в экспериментальных популяциях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Были использованы линии *D. melanogaster Bi90w* и *w153*, инфицированные *Wolbachia* генотипов *wMel* и *wMelCS* соответственно, а также неинфицированные линии *Bi90T* и *w153T*, полученные из инфицированных путем содержания мух на корме с тетрациклином. Гибриды от реципрокных скрещиваний *Bi90w* и *w153* и *Bi90T* и *w153T*, отличающиеся только по статусу инфицированности и генотипу *Wolbachia*, использовали для создания трех экспериментальных популяций. В первом ящике половина особей была инфицирована *Wolbachia* генотипа *wMel*, а вторая половина — *wMelCS*. Во втором и третьем ящиках половина особей была неинфицирована, а другая половина инфицирована *Wolbachia* генотипов *wMel* или *wMelCS* соответственно. Количество особей в поколениях варьировало от 400 до 2 000, продолжительность эксперимента составила 11 поколений, которые между собой не перекрывались, поскольку родителей удаляли из ящика до вылета потомков.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В первой популяции наблюдается увеличение числа особей, инфицированных *Wolbachia* генотипа *wMel*, до 80% и соответственно уменьшение числа особей, инфицированных бактерией генотипа *wMelCS*. Это согласуется с наблюдаемым в природе преобладанием генотипа *wMel*. Во второй и третьей популяциях доля инфицированных особей увеличивается до 80 и 75% соответственно. Эти значения также согласуются с данными, полученными для природных популяций.

Чтобы определить факторы, влияющие на динамику инфицированности экспериментальных популяций, была использована ранее предложенная в литературе (Hoffmann et al., 1990) модель:

$$p_{t+1} = \frac{p_t(1-\mu) F}{1 - (1-F) p_t - S_h p_t(1-p_t) - \mu F S_h p_t^2}$$

Она позволяет определить частоту инфицированности популяции в текущем поколении, если известна частота инфицированности в предыдущем поколении. Модель зависит от трех основных факторов: уровня неполной материнской передачи (μ) , уровня ЦН (S_h) и от значения относительной плодовитости самок (F).

В ходе анализа инфицированности экспериментальных популяций не было обнаружено случаев неполной материнской передачи $(\mu=0)$.

Для первой популяции формула имеет вид:

$$p_{t-1} = \frac{F p_t}{1 - (1 - F) p_t},$$

поскольку в литературе нет указаний на существование несовместимости между исследуемыми генотипами Wolbachia (S_h =0). Для

второй и третьей популяций формула приобретает вид:

$$p_{t-1} = \frac{p_t}{1 - S_h p_t (1 - p_t)},$$

так как в литературе нет указаний на то, что бактерия напрямую дает инфицированным особям значимое репродуктивное преимущество

Проведенные расчеты показали, что в первой популяции изменения частот генотипов обусловлены большей (в 1.16 раз) плодовитостью особей, инфицированных Wolbachia генотипа wMel. Во второй и третьей популяциях влияние на частоту инфицированности оказывает индуцированная Wolbachia ЦН. Полученное значение $S_{\nu} \ge 0.1$ согласуется с ранее полученным в другом эксперименте значением S_{L} =0.1 (Илинский, 2008; Илинский, Захаров, 2009) и означает, что в несовместимом скрещивании гибнет около 10% потомков.

выволы

Изменения соотношений частот генотипов Wolbachia в экспериментальных популяциях D. melanogaster соответствуют наблюдаемым соотношениям частот в природных популяциях.

В двух популяциях увеличение доли инфицированных особей обусловлено влиянием цитоплазматической несовместимости. В популяции с двумя генотипами Wolbachia изменения обусловлены разницей в плодовитости особей, однако не исключена возможность существования несовместимости между исследуемыми генотипами Wolbachia.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Илинский Ю.Ю. Эндосимбионт Wolbachia в природных популяциях Drosophila melanogaster Северной Евразии // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. ИЦиГ СО РАН. Новосибирск, 2008. 16 с.

Илинский Ю.Ю., Захаров И.К. Цитоплазматическая несовместимость у Drosophila melanogaster, обусловленная различными генотипами Wolbachia // Экологическая генетика. 2009. Т. 7. № 2. С. 11–18.

Илинский Ю.Ю., Захаров И.К. Характеристика инфицированности цитоплазматическим эндосимбионтом Wolbachia популяции Drosophila melanogaster Умани // Докл. РАН. 2007а. Т. 413. № 4. С. 561–563.

Илинский Ю.Ю., Захаров И.К. Эндосимбионт Wolbachia в евразийских популяцих *Drosophila melanogaster* // Генетика. 2007б. Т. 43. № 7. С. 905–915.

Hilgenboecker K., Hammerstein P., Schlattmann P. et al. How many species are infected with Wolbachia? A statistical analysis of current data // FEMS Microbiol. Lett. 2008. V. 281. P. 215-220.

Hoffmann A.A., Clancy D.J., Merton E. Cytoplasmic incompatibility in Australian

populations of *Drosophila melanogaster* // Genetics. 1994. V. 136. P. 993–999. *Hoffmann A.A.*, *Turelli M.*, *Harshman L.G.* Factors affecting the distribution of cytoplasmic incompatibility in *Drosophila simulans* // Genetics. 1990. V. 126. P. 933-948.

Hoffmann A.A., Hercus M., Dagher H. Population dynamics of the Wolbachia infection causing cytoplasmic incompatibility in Drosophila melanogaster // Genetics. 1997. V. 148. P. 221–231.

Ilinsky Yu. Yu., Bykov R.A., Zakharov I.K. The symbiotic association of Wolbachia-Drosophila melanogaster, biology and genetics // Crimean Meeting: Third International Conference, Dedicated N.V. Timofeeff-Ressovsky «Modern Problems of Genetics, Radiobiology, Radioecology and Evolution»; Third Readings after V.I. Korogodin and V.A. Shevchenko; NATO Advanced Research Workshop «Radiobiological Issues Pertaining to Environmental Security and Ecoterrorism»: Abstracts, Papers by Young Scientists. Alushta, 9–14 October 2010. Dubna: JINR, 2010. P. 142.

Riegler M., Sidhu M., Miller W.J., O'Neill S.L. Evidence for a global Wolbachia replacement in Drosophila melanogaster // Curr. Biol. 2005. V. 15. P. 1428–1433.

МАЛАЯ ЛЕСНАЯ МЫШЬ НА ВУРСе: АККУМУЛЯЦИЯ ⁹⁰SR И ГЕМОПОЭЗ

М.С. ВЕРХОТУРЦЕВ

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: ВУРС, грызуны, ⁹⁰Sr, гемопоэз, миграции.

В связи с возросшими радиационными нагрузками на человека и биоту актуальными задачами современной экологии остаются изучение аккумуляции радионуклидов в организме животных и вызываемых ими отдаленных эффектов. Исследование этих вопросов способствует расшифровке механизмов действия малых доз и разработке критериев радиационной безопасности человека и биоты. Полигоном для наших исследований является зона Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа) (Челябинская обл.). Основной дозообразующий радионуклид на территории ВУРСа — 90 Sr, который депонируется в скелете позвоночных животных и является источником внутреннего облучения тканей-мишеней, в частности, костного мозга. Кроме того, 90 Sr служит маркером пребывания особи на радиоактивно загрязненной территории. Система кроветворения — одна из наиболее радиочувствительных систем организма, чутко реагирующих на действие радиации.

Цель настоящей работы — сопряженный анализ количественных показателей крови (лейкоциты, эритроциты) и кроветворных органов (костный мозг, селезенка) с удельной β -активностью, обусловленной 90 Sr в костной ткани мышевидных грызунов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования — малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis* Pall.), вагильный вид, доминирующий на территории ВУРСа. Животные отловлены в апреле на импактном участке, находящемся в центральной части ВУРСа. По данным В.Н. Позолотиной с соавторами (2008) плотность загрязнения почвы ⁹⁰Sr здесь составляет 5.5—15 МБк/м² (148–404 Ки/км²). Отлов животных проводили также на фоновой территории, расположенной в 10 км за пределами радиационного заповелника.

Работа выполнена на основе функционально-онтогенетического подхода (Оленев, 2002), суть которого состоит в том, что при выделении внутрипопуляционных структурных единиц основным критерием является функциональное единство особей в группировках, соответствующих двум типам онтогенеза. В работе использованы зимовавшие животные (вторая фаза, II тип онтогенеза) — всего 25 особей: 15 — из зоны ВУРСа и 10 — с фонового участка. Количественные показатели крови (число лейкоцитов, эритроцитов), костного мозга и селезенки оценены по общепринятым лабораторным методикам. Радиометрические исследования (измерение удельной активности 90 Sr) выполнены в ЦЗЛ ФГУП ПО «Маяк».

Статистическая обработка проведена в программах Microsoft Excel 2007 и Statistica 6.0 (StatSoft Inc., 2001). Выбор метода статистического анализа данных осуществлен после проверки характера распределения изучаемых признаков. Для описания данных использованы среднее значение, дисперсия, коэффициент вариации (CV, %), медиана. Значимость различий между выборками оценена с помощью t-критерия Стьюдента и критерия Манна-Уитни. Различия считали достоверными при доверительной вероятности не менее 95%. Для выяснения зависимости между признаками применен корреляционный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖЛЕНИЕ

Удельная активность 90 Sr в костной ткани контрольных животных не превышала 0.5 Бк/г сырой кости, что соответствуют фоновому уровню содержания 90 Sr у мелких млекопитающих. Отметим, что в контрольной выборке обнаружены мигранты (их доля составила 20%), у которых удельная β -активность в костной ткани соответствует параметрам накопления радионуклидов, регистрируемым у грызунов из зоны ВУРСа. Показатели гемопоэза мигрантов также отличаются от фоновых и исключены из межгрупповых сравнений. О высокой доле мигрантов среди лесных мышей на фоновых участках можно также судить по результатам работы Ю.В. Городиловой (2011), согласно которым удельная активность 90 Sr в контроле достигает 100 Бк/г.

Установлено, что показатели системы гемопоэза у мышей из импактной выборки были значимо ниже, чем в контроле (рис. 1). Эти

данные согласуются с результатами работы Н.А. Ореховой (2011), выполненной на неполовозрелых сеголетках *S. uralensis* из зоны ВУРСа. Показано, что снижение числа эритроцитов крови компенсируется их гиперфункцией.

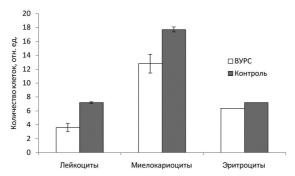


Рис. 1. Количественные показатели крови и кроветворных органов.

Отмечена также высокая вариабельность показателей системы кроветворения у особей из зоны радиоактивного загрязнения: CV для лейкоцитов — 31%, для миелокариоцитов — 21%, для эритроцитов — 16.5%, для спленоцитов — 45.5%; в контроле 2.9, 4.2, 11.2 и 18.6% соответственно. Оценка связи наблюдаемых эффектов с удельной активностью 90 Sr в костной ткани с помощью коэффициента корреляции Пирсона показала высоко достоверную отрицательную зависимость (рис. 2): для лейкоцитов R=-0.78 (p<0.05), для миелокариоцитов — R=-0.77 (p<0.05), для эритроцитов коэффициент корреляции Спирмена также высоко достоверен и составляет R=-0.85 (p<0.05). Отметим также, что у мышей из зоны ВУРСа обнаружена положительная корреляция частоты клеток с хромосомными аберрациями и удельной активностью 90 Sr в костной ткани (Ялковская и др., 2010).

Индивидуальные радиометрические данные у мышей импактной выборки варьировали от 19.8 до 263 Бк/г, что свидетельствуют как о пространственной неоднородности радионуклидного загрязнения полигона, так и о высокой миграционной активности лесных мышей, особенно весной в начале сезона размножения. Кроме того, важной особенностью зоны ВУРСа является ее малый поперечный размер, который сопоставим с длиной суточного пробега зверьков.

Таким образом, полученные материалы дают основание говорить о том, что население мышевидных грызунов в зоне ВУРСа не является изолированным, его состав изменяется за счет мигрантов. Миграции грызунов в гетерогенных по уровню загрязнения природных экосистемах существенно повышают вариабельность признаков, которая и без того возрастает в радиоактивно-загрязненной среде.

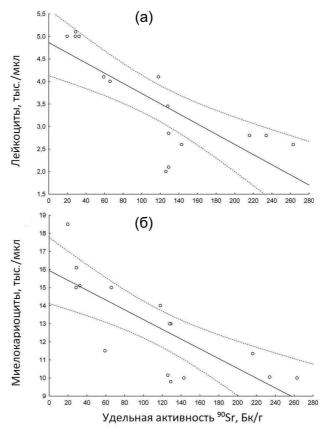


Рис. 2. Зависимость количества лейкоцитов крови (а) и миелокариоцитов костного мозга (б) от удельной активности ⁹⁰Sr в костной ткани S. uralensis из зоны BYPCa.

выводы

- 1. Количественные показатели крови и кроветворных органов у мышей из зоны ВУРСа существенно ниже, чем у животных с фоновой территории.
- 2. Установлена высоко достоверная отрицательная зависимость параметров системы гемопоэза от удельной активности ⁹⁰Sr в костной ткани грызунов. Только при работе с группировкой грызунов, однородной по функциональному статусу, и закономерным исключением мигрантов удалось выявить данную зависимость.
- 3. Выявлена более высокая вариабельность показателей кроветворения у мышей из зоны радиоактивного загрязнения по сравнению с контролем.

4. В контрольной выборке зимовавших животных обнаружены мигранты (20%).

Работа выполнена при финансовой поддержке программы ориентированных фундаментальных исследований между Институтами УрО РАН и госкорпорациями РФ (проект №12-4-002-ЯЦ).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- *Породилова Ю.В.* Эколого-морфологический анализ изменчивости малой лесной мыши и симпатрических видов грызунов на Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 2011. 20 с.
- Оленев Г.В. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. 2002. № 5. С. 341–350.
- *Орехова Н.А.* Морфофункциональные изменения системы крови *Apodemus* (*S.*) *uralensis* в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа) // Вестник ЧГПУ. 2011. С. 319–328.
- Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н. и др. Современное состояние наземных экосистем Восточно-Уральского радиоактивного следа: уровни загрязнения, биологические эффекты. Екатеринбург: «Гощицкий», 2008. 204 с.
- Ялковская Л.Э., Григоркина Е.Б., Тарасов О.В. Цитогенетические последствия хронического радиационного воздействия на популяции грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиац. биология. Радиоэкология. 2010. Т. 50, № 4. С. 466–471.

СООБЩЕСТВА ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ (MOLLUSCA: GASTROPODA: PULMONATA) ВОДОТОКОВ УРАЛА И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

М.В. Винарский

Музей водных моллюсков Сибири при Омском государственном педагогическом университете

Ключевые слова: реофильные сообщества, пресноводные легочные моллюски, разнообразие, Западная Сибирь.

Большинство видов пресноводных легочных моллюсков (пульмонат) населяют как постоянные, так и временные непроточные водоемы, где приурочены в основном к зоне мелководья (Березкина, Старобогатов, 1988). Настоящих реофилов в этой группе гидробионтов мало. В составе малакофауны умеренной зоны Евразии к таковым относятся в первую очередь представители рода *Ancylus* O.F. Müller, 1774 (семей-

ство Planorbidae), один из которых, *A. fluviatilis* О.F. Müller, 1774 (речная чашечка), населяет водотоки Урала и сопредельных территорий. Однако текучие воды не совсем лишены легочных моллюсков. Несмотря на ряд трудностей при адаптации к таким условиям, бо́лышая часть естественных водотоков заселена теми или иными видами этой группы.

Цель настоящей работы — изучение видового состава и некоторых особенностей сообществ пульмонат водотоков Урала и Западной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В 1996—2011 гг. были взяты качественные и количественные пробы малакофауны в 191 проточном водоеме разного типа (река, ручей, протока, мелиоративный канал), расположенных в различных местностях Урала и Западной Сибири и сопредельных регионов (Центральный Казахстан, север Горного Алтая). Из них 168 находятся на юге региона, 23— на севере. Под «севером» в данном исследовании понимается территория, лежащая к северу от 60° с.ш. В 38 водотоках из числа обследованных (20.0%) Pulmonata отсутствовали. В работе также использованы материалы из малакологической коллекции музея Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург).

Видовую принадлежность моллюсков определяли с использованием ряда пособий (Старобогатов и др., 2004; Круглов, 2005; Хохуткин и др., 2009; Андреева и др., 2010) по признакам раковины и половой системы. Для каждого сообщества рассчитывали ряд количественных показателей: видовое богатство (ВБ), родовое богатство (РБ), семейственное богатство (СБ), индекс разнообразия Шеннона (IS), индекс выравненности Пиелу (IP), а также показатель филогенетического разнообразия (таксономической обособленности) сообщества (STD). Значения индексов Шеннона и Пиелу рассчитаны с помощью программы PAST 2.11, а значения STD — с помощью программы TaxoBiodiv2 (Poulin, Mouillot, 2003). Приуроченность отдельных видов к обитанию в водотоках определяли статистически по методике Дж. Экланда (\emptyset kland, 1990).

Зависимость параметров сообщества от географической широты установлена с помощью рангового коэффициента корреляции Спирмена (r).

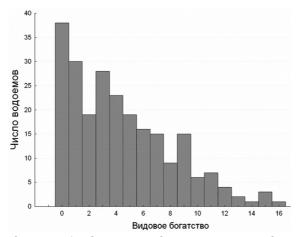
РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в водотоках Урала и Западной Сибири отмечено 59 видов Pulmonata: 55- в водоемах юга и 30- в водоемах севера. Сокращение числа видов характерно не только для группы в целом, но и практически для всех отдельных семейств (табл. 1).

Видовое богатство Pulmonata в водотоках оказалось довольно низким. В 134 водоемах (70.2% от числа обследованных) число видов в составе сообщества составило 5 и менее (рис. 1). Среднее ВБ в во-

исслеодемого региона		
Семейство	Число	видов
Семеиство	ЮГ	север
Acroloxidae	1	0
Bulinidae	1	1
Lymnaeidae	28	17
Physidae	3	1
Planorbidae	22	11
Всего:	55	30

Таблица 1. Число видов Pulmonata в водотоках северной и южной частей исследуемого региона



Puc. 1. Распределение обследованных водотоков по числу видов Pulmonata.

дотоках региона равно 4.4 (для сравнения: в непроточных водоемах (n=318) аналогичный показатель равен 5.7).

Таксономическое богатство сообществ напрямую связано с размером водоема. Наивысшие средние значения ВБ, РБ и СБ отмечены в реках и протоках, в то время как в ручьях они заметно меньше (табл. 2). По нашему мнению, это связано с двумя факторами: 1) ручьи имеют меньшие размеры по сравнению с реками и протоками и предоставляют меньше микробиотопов, пригодных к заселению моллюсками; 2) скорость течения в ручьях обычно выше, чем в реках и, особенно, протоках.

В самых крупных из обследованных нами рек (Обь, Иртыш, Томь, Алей, Чулым, Щучья, Яя) пульмонаты либо отсутствуют, либо могут быть найдены живыми во время половодий, поскольку выносятся с текучими водами из пойменных местообитаний. Устойчивых

Таблица 2. Среднее таксономическое	г богатство	(видовое,	родовое	u ce-
мейственное) в проточных водоемах р	<mark>эазличного</mark> т	una		

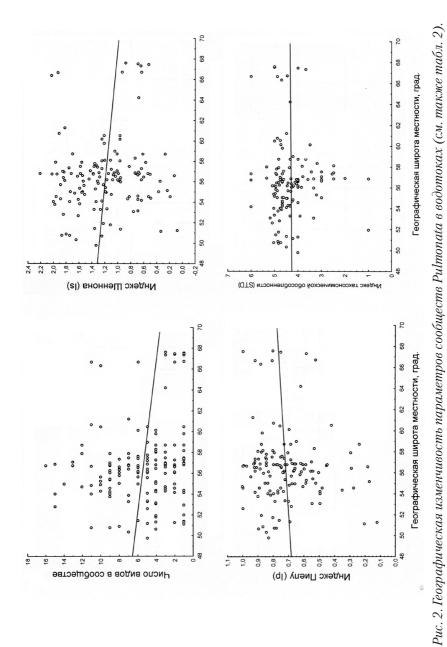
Показатель	7	Гип местообитани	Я
ПОКазатель	Протоки*	Реки	Ручьи**
Север региона			
Видовое богатство	5.7	5.0	1.4
Родовое богатство	4.5	4.2	2.0
Семейственное богатство	2.0	2.2	1.5
Юг региона			
Видовое богатство	5.2	5.7	4.0
Родовое богатство	3.8	4.0	3.33
Семейственное богатство	1.8	1.9	1.61

^{*}Протоками мы называем здесь придаточные водоемы речного русла, сохраняющие полную связь с рекой и за счет этого — постоянное обновление водных масс. ** В эту группу отнесены особо малые водотоки с площадыю водосборного бассейна менее 10 км² (Нежиховский, 1988).

популяций в крупных реках пульмонаты не образуют. Наиболее богатые сообщества Pulmonata отмечены в малых и средних реках на участках с замедленным течением, заросших макрофитами и в значительной степени приближающимся по своей экологической обстановке к мелководьям крупных озер. На участках с быстрым течением пульмонаты либо отсутствуют, либо в небольших количествах удерживаются на поверхности погруженных в воду камней. Фактор течения неблагоприятен для этих животных в первую очередь из-за их дыхания атмосферным воздухом, что предполагает периодический подъем к поверхности воды. Очевидно, что быстрое течение в этом случае сносит моллюсков, и на таких участках могут жить только виды с адаптивными жабрами, обеспечивающими способность водного дыхания. Среди Pulmonata адаптивными жабрами располагают преимущественно виды семейства Planorbidae (Старобогатов, 1967).

Интересно, что показатели таксономического богатства в реках и протоках севера региона не только не ниже, чем на юге, но даже несколько выше (см. табл. 2). Только в ручьях таксономическое богатство на севере резко сокращается. Поэтому неудивительно, что нам не удалось обнаружить достоверную корреляцию между параметрами сообществ Pulmonata и широтой местности в исследуемом регионе (табл. 3, рис. 2).

Определение приуроченности Pulmonata к отдельным типам местообитаний по методике Дж. Экланда позволило выявить 10 видов пульмонат, достоверно приуроченных к обитанию в текучих водах: Acroloxus lacustris (L., 1758), Ancylus fluviatilis, Anisus acronicus (Férussac, 1807), A. borealis (Lovén in Westerlund, 1875), A. stroemi



27

Т]	Показатель	*	
Тип местообитания	ВБ	РБ	IS	IP	Std
В целом по водотокам	-0.15	-0.17	-0.12	0.06	-0.12
Ручьи	-0.69	-0.72	-0.62	-0.09	-0.32
Малые реки	-0.06	-0.13	-0.08	-0.07	-0.17
Средние реки	0.02	-0.03	0.03	0.04	-0.15
Прочие	-0.11	-0.06	-0.09	0.11	-0.02

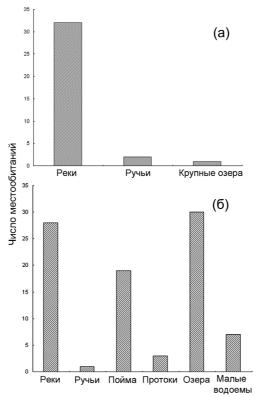
Таблица 3. Корреляция параметров сообществ с широтой местности

(Westerlund, 1881), Lymnaea lagotis (Schrank, 1803), L. palustris (O.F. Müller, 1774), L. sibirica (Westerlund, 1885), L. truncatula (O.F. Müller, 1774) и L. ulaganica (Kruglov et Starobogatov, 1983). Их можно рассматривать как компонент реофильного сообщества макрозообентоса. Однако большинство этих видов нельзя считать реофилами (или реобионтами) в полном смысле слова, поскольку они встречаются в водоемах разного типа. Истинный реобионт среди этих моллюсков — только A. fluviatilis, который практически не встречается вне текучих вод. Достаточно сравнить распределение этого вида по водоемам разного типа с распределением одного из эвритопных легочных моллюсков — L. palustris (рис. 3).

Итак, параметры сообществ легочных моллюсков в исследуемом регионе оказались весьма стабильными и не подверженными значимой географической изменчивости. Это несколько неожиданный результат, поскольку на общебиотическом уровне прослеживается четкий широтно ориентированный тренд изменения видового богатства и других показателей, характеризующих сообщества животных (Чернов, 2008).

Сравнительное постоянство параметров сообществ водных Pulmonata в нашем случае можно объяснить как минимум двумя возможными причинами. Как правило, широтная изменчивость видового богатства и других параметров сообществ объясняется воздействием пространственно-ориентированных факторов, интенсивность которых изменяется параллельно смене природных зон (Чернов, 1975, 2008). Однако водотоки как тип местообитаний азональны (Алимов, 2000). Тем самым действие широтно-ориентированных факторов может считаться минимальным. Кроме того, условия обитания в водотоках настолько специфичны, что лишь немногие реофильные виды Pulmonata могут образовывать в них устойчивые популяции. По своему таксономическому составу реофильное сообщество Pulmonata в Урало-Западносибирском регионе оказалось очень консервативным. Его основу составляет сравнительно небольшое число видов, охарактеризованных выше как реофильные (виды реофильного комплекса). Это также вносит вклад в устойчивость параметров сообществ в пространстве.

^{*}Достоверные значения коэффициента корреляции выделены полужирным.



Puc. 3. Распределение Ancylus fluviatilis (a) и Lymnaea palustris (б) по водоемам разного типа. Рассчитано на основе базы данных, составленной по результатам изучения 552 местообитаний на территории Урала и Западной Сибири.

Автор признателен сотрудникам музея Института экологии растений и животных УрО РАН Н.Г. Ерохину и М.Е. Гребенникову за многолетнее содействие в работе с малакологическими коллекциями.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 12-04-98056).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.

Андреева С.И., Андреев Н.И., Винарский М.В. Определитель пресноводных брюхоногих моллюсков (Mollusca: Gastropoda) Западной Сибири. Ч. 1. Gastropoda: Pulmonata. Вып. 1. Семейства Acroloxidae и Lymnaeidae. Омск, 2010. 200 с.

Березкина Г.В., Старобогатов Я.И. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков. Л., 1988. 306 с.

- *Круглов Н.Д.* Моллюски семейства прудовиков Европы и Северной Азии. Смоленск: Изд-во СГПУ, 2005. 508 с.
- *Нежиховский Р.А.* Наводнения на реках и озерах. Л.: Гидрометеоиздат, 1988. 182 с.
- *Старобогатов Я.И.* К построению системы пресноводных легочных моллюсков // Труды ЗИН АН СССР. 1967. Т. 42. С. 280–304.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины. СПб.: Наука, 2004. 528 с.
- Хохуткин И.М., Винарский М.В., Гребенников М.Е. Моллюски Урала и прилегающих территорий. Семейство Прудовиковые Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes). Ч. 1. Екатеринбург: «Гощицкий», 2009. 156 с.
- *Чернов Ю.И.* Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
- *Чернов Ю.И.* Экология и биогеография: избранные работы. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 580 с.
- Økland J. Lakes and snails. Environment and Gastropoda in 1,500 Norwegian lakes, ponds and rivers. Oegstgeest: Universal Book Services; Dr. W. Backhuys Publ., 1990. 516 p.
- *Poulin R., Mouillot D.* Parasite specialization from a phylogenetic perspective: a new index of host specificity // Parasitology. 2003. V. 126. P. 473–480.

ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ГАМАЗОВЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARI: PARASITIFORMES: GAMASINA), СВЯЗАННЫХ С МЕЛКИМИ МЛЕКОПИТАЮЩИМИ ЮГА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

Н.П. Винарская*, М.В. Винарский**

*Омский научно-исследовательский институт природноочаговых инфекций Роспотребнадзора; Филиал Российского заочного института текстильной и легкой промышленности в г. Омске

**Омский государственный педагогический университет

Ключевые слова: гамазовые клещи, мелкие млекопитающие, паразито-хозяинные связи, Западная Сибирь.

С экологической точки зрения гамазовые клещи (когорта Gamasina) представляют собой весьма разнородную группу, отдельные виды которой заметно различаются по особенностям жизненных циклов, питания и расселения. Значительная часть гамазин характеризуется наличием устойчивых биотических связей с мелкими млекопитающими (грызунами и насекомоядными), которые могут быть выражены в форме паразитирования на теле хозяина, нидиколии или форезии

(Высоцкая, 1967; Давыдова, Никольский, 1986; Тагильцев и др., 1990). Нередко совокупность таких видов именуют «паразитофауной», что не вполне верно, так как собственно паразитические формы составляют только часть от общего числа гамазин, добываемых в ходе обследования мелких млекопитающих и их убежищ. При исследовании жизненных схем гамазовых клещей часто очень трудно провести четкую грань между паразитизмом и такими смежными явлениями, как комменсализм и нидиколия (Земская, 1973; Балашов, 1982; 1999; Proctor, Owens, 2000), и даже факт пребывания клеща на теле хозяина (эпизойность) не всегда является доказательством его паразитического образа жизни. Поэтому мы будем называть эту экологическую группировку экологофаунистическим комплексом (ЭФК) гамазовых клещей, связанных с мелкими млекопитающими (терминологические вопросы, связанные с понятием «эколого-фаунистический комплекс» см. Левушкин, 1974).

ЭФК может быть охарактеризован с помощью таких общеупотребительных фаунистических показателей (Песенко, 1982), как число видов клещей в составе комплекса, их абсолютное и относительное обилие, коэффициенты фаунистического сходства, отражающие близость региональных и (или) зональных вариантов ЭФК между собой и т.д. Различия между видами в составе одного ЭФК по типу питания и характеру связи с мелкими млекопитающими, позволяют разделять их на разного рода экологические группировки, совокупность которых составляет структуру ЭФК.

В данной работе рассматриваются видовой состав и структура эколого-фаунистического комплекса гамазовых клещей, связанных с мелкими млекопитающими юга Западно-Сибирской равнины.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в период с 1963 по 2004 гг. на территории Омской области. По стандартным методикам было отловлено 9 698 экз. мелких млекопитающих (грызунов и насекомоядных) 24 видов. Количество снятых со зверьков и взятых из гнезд гамазовых клещей составило 68 300 экз.

Статистическая обработка материала, собранного со зверьков и из гнезд, проводилась отдельно. Данные по обилию клещей, их пищевой специализации и ландшафтно-зональному распространению обрабатывали методом кластерного анализа в программе STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc., 2001).

Для каждого вида клещей рассчитывали абсолютную численность вида в сборах и отдельно по каждой природной зоне, индекс обилия (Ио), индекс доминирования (Ид).

Было выделено 7 групп гамазовых клещей по типу питания: хищники (X), сапрофаги (C), разноядные (P), разноядные, связанные с перепончатокрылыми насекомыми (PH), факультативные гематофаги ($\Phi\Gamma$), облигатные неисключительные гематофаги ($\Theta\Pi$), облигатные исключительные гематофаги ($\Theta\Pi$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По нашим данным, ЭФК Gamasina, связанных с мелкими млекопитающими на юге Западной Сибири, включает 120 видов из 39 родов 15 семейств (≈ 70% от общего числа видов Gamasina, связанных с мелкими млекопитающими в Западной Сибири по оценке И.И. Богданова,1985). По числу видов преобладают хищники, сапрофаги и разноядные (рис. 1).

Видовое разнообразие гематофагов ниже, но по абсолютному и относительному обилию они намного превосходят группы, не использующие в пищу кровь млекопитающих (рис. 2, 3). Видовое

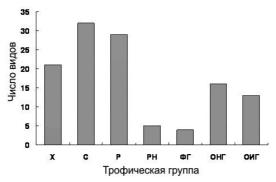


Рис. 1. Число видов Gamasina разных трофических групп (см. в тексте).

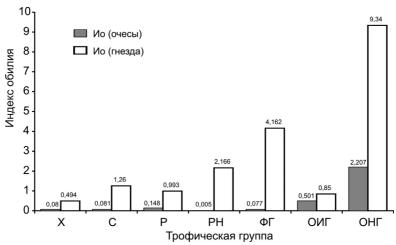
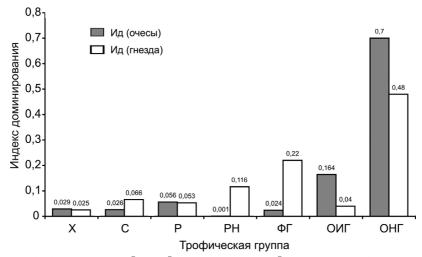


Рис. 2. Суммарные индексы обилия отдельных групп Gamasina, выделенных по типу питания.

разнообразие гамазин в гнездах оказалось несколько выше, чем на телах зверьков. Более половины видов встречаются и в сборах из гнезд, и в очесах (табл. 1). Около 70% от общих сборов со зверьков и чуть менее половины от общего объема сборов из гнёзд приходится на долю группировки облигатных неисключительных гематофагов (см. рис. 3).



Puc. 3. Суммарные индексы доминирования отдельных групп Gamasina, выделенных по типу питания.

Таблица 1. Число видов Gamasina в очесах с мелких млекопитающих и в сборах из их гнезд*

		Число видов	з, найденных		
только	в очесах	только в	з гнездах	и в очесах,	и в гнездах
n	%	n	%	n	%
22	18.5	29	24.4	68	57.1

^{*}*Bes yuema Hirstionyssus sciurinus*.

При обработке данных по обилию клещей и их распространению в отдельных природных зонах (подзонах) методом кластерного анализа получены следующие результаты. В составе эпизойного субкомплекса ЭФК выделяются группы доминирующих (кластер 1) и второстепенных видов (кластер 4) (рис. 4). Эти группы распадаются на небольшое число групп более низкого ранга (субкластеров), для которых может быть предложена экологическая интерпретация (табл. 2).

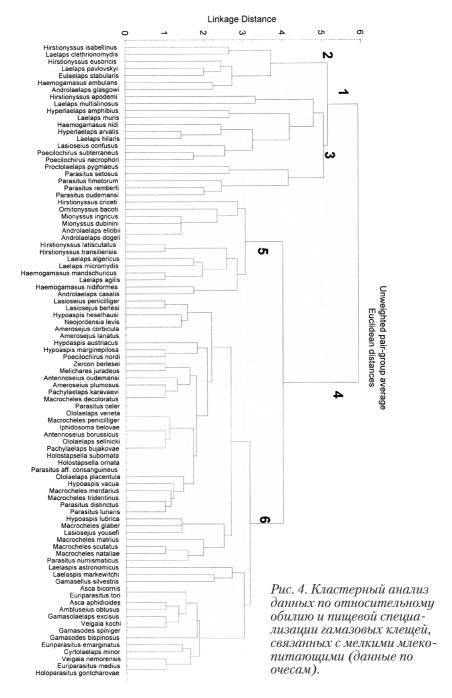


Таблица 2. Структура эпизойного субкомплекса гамазовых клещей, связанных с мелкими млекопитающими (по данным кластерного анализа)

Кластер	Субкластер	Группировка	Характеристика группировки
	2	Виды- доминанты	Широко распространенные полии олигогостальные виды, почти повсеместно достигающие высокого обилия. Облигатные (исключительные и неисключительные) и факультативные гематофаги, некоторые с элементами хищничества
1	3	Виды- субдоминанты	Поли- и олигогостальные гематофаги, широко распространенные, но не достигающие повсеместно высокого обилия как виды-доминанты Свободноживущие виды, сапрофаги, разноядные, реже хищники, связанные с хозяевами преимущественно форическими
	Виды- специалисты	Моногостальные гематофаги, географически широко распространенные, но достигающие высокого обилия только на свойственных им видах хозяев. Преимущественно в интразональных местообитаниях	
	5	Второстепенные гематофаги	Гематофаги, чаще олигогостальные, с элементами эпизойности в жизненном цикле, не имеющие широкого распространения и не достигающие высокого обилия
4	6	Редкие и случайные свободноживущие виды	Свободноживущие хищники, сапрофаги, разноядные либо связанные в жизненном цикле с мелкими млекопитающими, но не достигающие высокого обилия, либо случайно попавшие на тело зверька из гнездового материала или из внешней среды

В составе нидикольного субкомплекса ЭФК также выделяются два основных кластера, объединяющие доминирующие (кластер 1) и второстепенные (кластер 2) виды (рис. 5, табл. 3). Четыре вида — Androlaelaps glasgowi, Eulaelaps stabularis, Hirstionyssus isabellinus и

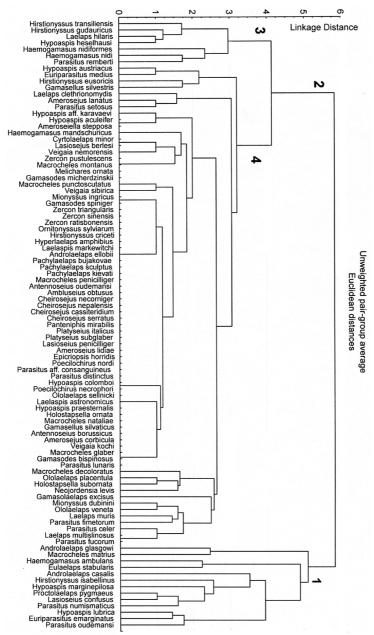


Рис. 5. Кластерный анализ данных по относительному обилию и пищевой специализации гамазовых клещей, связанных с мелкими млекопитающими (данные по сборам из гнезд).

Таблица 3. Структура нидикольного субкомплекса гамазовых клещей, связанных с мелкими млекопитающими (по данным кластерного анализа)

Кластер	Субкластер	Группировка	Характеристика группировки
1	-	Виды-доминанты	Гематофаги и свободноживущие клещи, в своих жизненных циклах тесно связанные с гнездами мелких млекопитающих. Широко распространены по югу Западной Сибири и повсеместно достигают высокого обилия. Составляют основу нидикольного комплекса гамазовых клещей исследуемого региона
	3	Второстепенные гематофаги	Гематофаги, либо эпизои, более тяготеющие к телу хозяина, либо представители гнездово-норового комплекса, по каким-либо причинам малообильные на территории Омской области
2	4	Редкие и случайные свободноживущие виды	Виды свободноживущих клещей, либо связанные в норме с гнездами мелких млекопитающих, но по какой-либо причине малообильные, либо – случайно попавшие в гнездо зверька из внешней среды

Наетодатазиз ambulans входят в группировки доминантов как эпизойного, так и нидикольного субкомплексов ЭФК на юге Западно-Сибирской равнины. Их объединяет отсутствие ярко выраженной гостальной приуроченности (т.е. полигостальность) и сочетание гематофагии с другими формами питания, в частности с хищничеством (кроме *Hi. isabellinus*, который является облигатным исключительным гематофагом).

Таким образом, на относительно небольшое число видов клещей, составляющих группировки доминантов и субдоминантов, приходится основная доля в проанализированных нами сборах. Число второстепенных видов гораздо больше, но их абсолютное и относительное обилие значительно ниже.

Вероятно, результаты исследования были бы еще более ясными, если бы существовала возможность однозначно исключать из анализа те виды клещей, которые не проявляют устойчивых связей со зверьками и их появление в очесах (гнездах) можно считать случайным. Однако сделать это очень трудно по двум причинам: 1) особенности экологии многих видов «свободноживущих» гамазин еще не известны; 2) редкость появления того или иного вида клеща в сборах может объясняться как его случайным попаданием в сборы (т.е. вид не должен включаться в состав ЭФК, так как он не имеет устойчи-

вых биоценотических отношений с мелкими млекопитающими), так и редкостью этого вида на данной территории.

В заключение отметим, что гамазовые клещи на данной территории образуют сразу несколько ЭФК, различающихся по «объекту адаптации». Например, можно говорить об ЭФК гамазовых клещей, связанных с птицами, перепончатокрылыми насекомыми и т.д. Каждый ЭФК включает как виды, узко специализированные к «своей» таксономической группе хозяев, так и виды-генералисты, способные паразитировать (форезировать, сожительствовать) с самыми разными хозяевами. По-видимому, можно говорить о том, что Gamasina как таксон занимает сразу несколько более или менее дискретных в экологическом пространстве адаптивных зон, каждой из которых соответствует свой ЭФК. Впрочем, экологическая классификация гамазовых клещей (по типам питания, биоморфам, биоценотическим связям) ещё далека от завершения и требует общирных исследований экологии этой многообразной и практически значимой группы членистоногих.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балашов Ю.С. Паразито-хозяинные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л.: Наука, 1982. 320 с.
- Балашов Ю.С. Эволюция гнездово-норового паразитизма у насекомых и клещей // Энтомологическое обозрение. 1999. Т. 79, вып. 4. С. 925–939. Богданов И.И. Эколого-фаунистические комплексы клещей (Parasitiformes)
- Богданов И.И. Эколого-фаунистические комплексы клещей (Parasitiformes) и блох (Siphonaptera), связанных с мелкими млекопитающими и их гнездами Западно-Сибирской низменности // Природноочаговые болезни человека. Омск, 1985. С. 87–93.
- Высоцкая С.О. Биоценотические отношения между эктопаразитами грызунов и обитателями их гнезд // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. Л., 1967. Т. 23. С. 19–60.
- Давыдова М.С., Никольский В.В. Гамазовые клещи Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. 123 с.
- Земская А.А. Паразитические гамазовые клещи и их медицинское значение. М.: Медицина, 1973. 167 с.
- *Левушкин С.И.* К постановке вопроса об экологическом фаунистическом комплексе // Журн. общ. биол. 1974. Т. 35, вып. 5. С. 692–709.
- *Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Тагильцев А.А., Тарасевич Л.Н., Богданов И.И., Якименко В.В. Изучение членистоногих убежищного комплекса в природных очагах трансмиссивных вирусных инфекций: Руководство по работе в полевых и лабораторных условиях. Томск: Изд-во ТГУ, 1990. 106 с.
- *Proctor H., Owens I.* Mites and birds: diversity, parasitism and coevolution // Trends in Ecology & Evolution. 2000. V. 15, № 9. P. 358–364.

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ *GYROPHAENA GENTILIS* И *G. JOYIOIDES* В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ СМОЛЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

Н.Н. Войтенкова

Смоленский госуниверситет

Ключевые слова: гирофена, мицетобионты, Смоленская область, стафилиниды.

Грибы являются важными деструкторами растительных и, частично, животных остатков во многих лесных экосистемах, поэтому мицетобионтные жесткокрылые, участвующие в утилизации грибов и их расселении, считаются важным компонентом этих экосистем. К наиболее многочисленным представителям мицетобионтной фауны среди жесткокрылых относятся жуки семейства Staphylinidae, однако эта группа семейства слабо изучена, что делает подобные исследования весьма актуальными.

Цель настоящей работы — изучить некоторые особенности экологии доминантных видов мицетобионтных стафилинид рода *Gyrophaena* в лесных экосистемах Смоленской области: выявить доминантные виды мицетобионтых стафилинид рода *Gyrophaena*; оценить особенности экологии *G. gentilis* и *G. joyioides* в различных лесных экосистемах; определить особенности приуроченности *G. gentilis* и *G. joyioides*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОЛЫ

В основу работы положены сборы и наблюдения автора, проведенные в период с 2003 по 2008 гг. на территории Смоленской области. Жуков собирали во второй декаде месяца с июня по октябрь, с 30 экз. грибов на территории в 1 га. Материал собран вручную непосредственно с плодовых тел грибов, жуков извлекали из плодовых тел в лабораторных условиях, что исключает попадание в сборы случайных особей и потерю материала. В результате автором собрано и обработано около 30 тыс. экз., из них 14 273 экз. относятся к двум изучаемым видам. Исследования проводили в 7 типах лесных экосистем: ельник-кисличник, ельник-черничник, ельник-долгомошник, сложный бор, черноольшанник, березняк и олиготрофно-сфагновое болото с сосной в древесном ярусе.

Смоленская область расположена в центральной части Русской равнины. Ее территория входит в подзону смешанных хвойно-широколиственных лесов. Среди древесной растительности господствуют еловые и сосновые леса.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Наиболее многочисленными представителями мицетобионтной фауны Staphylinidae Смоленской области являются представители рода *Gyrophaena*. Взрослые особи и личинки заселяют плодовые тела как древесных, так и наземных грибов, питаясь гимениальным слоем грибов и спорами. На наш взгляд, наибольший интерес представляют такие виды, как *Gyrophaena gentilis* Erichson, 1839 и *G. joyioides* Wusthoff, 1937. Первый вид имеет максимальную степень доминирования среди мицетобионтных стафилинид области — 26%, а у второго степень общего доминирования составляет 20.3%.

G. gentilis обнаружена на 26 видах грибов, при этом максимальное число экземпляров было собрано на Tricholoma portentosum и Melanoleuca grammopodia, а минимальное — на Fomitopsis pinicola. Такая полифагия, очевидно, связана с невысокой пищевой избирательностью вида. G. joyioides собрана на 23 видах грибов. Больше всего жуков также собрано на Melanoleuca grammopodia, а кроме того на Kuehneromyces mutabilis и Hypholoma fasciculare; минимальное число — на Hygrophorus agathosmus и Cortinarius rubellus.

Оба вида встречаются с июня по октябрь. Пик численности *G. gentilis* приходится на июль, а *G. joyioides* — на июнь, затем наблюдается устойчивое снижение численности обоих видов с минимумом в октябре. И *G. gentilis*, и *G. joyioides* обнаружены в 6 типах биоценозов, за исключением изученного болота. Максимальное число особей обоих видов было собрано в ельнике-кисличнике (3586 и 2843 экз. соответственно), а минимальное — в березняке (325 и 195 экз. соответственно).

Оба доминантных вида жуков наибольшее число видов грибов заселяют в ельнике-кисличнике (15 и 12 видов). В ельнике-черничнике G. gentilis заселяет 9 видов грибов, в ельнике-долгомошнике - 8, в сложном бору - 6 видов. G. joyioides в ельнике-черничнике и сложном бору заселяет по 9 видов, а в ельнике-долгомошнике - 6. Меньше всего грибов оба вида заселяют в березняке - 2 и 1. Следует отметить, что большинство заселяемых видов грибов имеют широкое распространение.

Только в ельнике-кисличнике *G. gentilis* встречался на протяжении всего изучаемого периода (июнь — октябрь), тогда как в ельникечерничнике, ельнике-долгомошнике и сложном бору только с июня по сентябрь, а в березняке на протяжении всего времени, кроме августа. В черноольшаннике жук встречался только в летние месяцы. Такая динамика может быть связана с тем, что жук ориентируется на более распространённые типы леса (ельники и сложный бор), а в другие типы леса расселяется в период пика своей численности и при снижении численности наиболее предпочитаемых видов грибов. Для *G. gentilis* базовой можно считать сезонную динамику в ельнике-кис-

личнике. Сезонная динамика вида во всех типах леса, кроме ельникачерничника, соответствует базовой.

G. joyioides также обнаружена на протяжении всего изучаемого периода в ельнике-кисличнике, и ее сезонную динамику здесь можно принять за базовую. В ельнике-черничнике и ельнике-долгомошнике сезонная динамика жука соответствует базовой, а в сложном бору он обнаружен на протяжении трех месяцев: июнь, июль и сентябрь (именно в это время жук, обладая достаточно высокой численностью, должен искать наиболее приближенный по условиям к ельникам биотоп). В березняке G. joyioides встречается только в июле, а в черноольшаннике — в первые два летних месяца, причем пик численности смешается на июль.

Исходя из полученных данных, можно предположить, что для обоих видов характерны свои особенности приуроченности. Так, *G. gentilis* не имеет выраженных предпочтений к определённым видам грибов и способна успешно развиваться на 26 видах. Тем не менее, 5 видов грибов: *Tricholoma portentosum, Tr. scalpturatum, Melanoleuca grammopodia, Amanita phalloides, Russula cyanoxantha,* можно отнести к наиболее предпочитаемым. Достаточно чётко выражена приуроченность *G. gentilis* к типу леса. Вид стремится в ельник-кисличник, и именно в этом типе леса его численность самая высокая — выше, чем в других биоценозах, как минимум в 3 раза. Распространение *G. gentilis* в ельнике-кисличнике определяет базовую сезонную динамику вида.

G. joyioides не обладает чёткой пищевой специализацией, к числу предпочитаемых можно отнести 7 видов грибов: Melanoleuca grammopodia, Kuehneromyces mutabilis, Hypholoma fasciculare, Tricholoma portentosum, Russula cyanoxantha, Tricholoma scalpturatum и Amanita phalloides. Как и у первого вида, у G. joyioides прослеживается достаточно чёткая приуроченность к типу леса, жук стремится в ельники, здесь он обладает самой высокой численностью (78.4%), и здесь наблюдается максимальное совпадение всех изучаемых показателей для вила с общими.

Сравнение этих видов показало, что в лесных экосистемах Смоленской области *G. gentilis* имеет максимальную степень доминирования в 5 из 7 типов биоценозов: ельник-кисличник — 28.7%, ельник-долгомошник — 22.2%, сложный бор — 24.0%, березняк — 26.0%, черноольшанник — 28.1%. Максимальная степень доминирования в ельнике-черничнике принадлежит *G. joyioides* — 27.5%. Микроклиматические, фитоценотические и микологические условия в ельнике-кисличнике и ельнике-черничнике очень близки между собой, а *G. joyioides* и *G. gentilis* имеют самые высокие относительные и абсолютные количественные показатели. Скорее всего, такое смещение *G. gentilis* по степени доминирования в ельнике-черничнике на второе место объясняется экологической дивергенцией видов. Кроме

того, подобная экологическая дивергенция наблюдается и в распределении этих видов по месяцам (пик численности *G. gentilis* приходится на июль, а пик численности *G. joyioides* — на июнь), причем на своем пике численности каждый из этих видов наиболее многочислен среди всех мицетобионтных стафилинид. Подобная стратегия позволяет двум самым распространённым и многочисленным видам благополучно сосуществовать вместе.

Таким образом, в лесных экосистемах Смоленской области выделены два доминантных вида мицетобионтных стафилинид из рода *Gyrophaena: G. gentilis* и *G. joyioides*). Оба вида приурочены, скорее, к типам лесных экосистем, чем к видам грибов. Между этими видами наблюдается некая экологическая дивергенция, которая снижает их межвидовую конкуренцию.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАДИОНУКЛИДОВ В ПОЧВЕННО-РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ ЛУГОВЫХ ЭКОСИСТЕМ В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ ПО «МАЯК»

Е.В. Глухова, О.В. Рукавишникова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: радионуклиды, экосистемы, коэффициент перехода.

Существенный вклад в формирование радиационной обстановки на Среднем и Южном Урале внесли Кыштымская авария 1957 г. на одном из предприятий ПО «Маяк», ветровой сдув донных отложений в 1967 г. с берегов оз. Карачай — водоема-накопителя жидких радиоактивных отходов, а также нерегламентированные сбросы высокорадиоактивных отходов в р. Течу на первых этапах работы предприятия.

Настоящая работа посвящена изучению распределения долгоживущих радионуклидов ⁹⁰Sr, ¹³⁷Cs и ^{239,240}Pu в почвенно-растительном покрове луговых экосистем, загрязненных аварийными выпадениями и жидкими сбросами ПО «Маяк».

МАТЕРИАЛ И МЕТОЛЫ

Сравнительное изучение особенностей распределения радионуклидов в почвенно-растительном покрове луговых экосистем проводили на контрастных по водному режиму гидроморфных и автоморфных элементах ландшафта. Для этого были выбраны участки прирусловой и центральной поймы среднего течения р. Течи, а так же на территории, загрязненной аварийными выпадениями, в регулярно затапливае-

мой береговой зоне и на водораздельном пространстве оз. Бердениш. Контрольные участки закладывали в Свердловской области за пределами влияния ΠO «Маяк». На каждом участке отбирали пробы почв и наземной массы разных видов травянистых растений. Содержание 137 Cs определяли на γ -спектрометре «Canberra» (США), 90 Sr — на γ - β -спектрометре «ПРОГРЕСС-2000», содержание изотопов плутония — радиохимическим методом с измерением мишеней на α -спектрометре типа Alpha Analyst фирмы «Canberra Packard» (США).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведенных исследований показали, что основным загрязнителем обследованного участка головной части ВУРСа является 90 Sr, а в пойме р. Течи — 137 Cs (см. таблицу). Максимальный уровень загрязнения 90 Sr и 239,240 Pu отмечен в районе оз. Бердениш, 137 Cs — в прирусловой пойме р. Течи.

Таблица. Плотность загрязнения радионуклидами почвенно-растительного покрова луговых экосистем

Тин ээрразиония	Плотность загрязнения, кБк/м²		
Тип загрязнения	⁹⁰ Sr	¹³⁷ Cs	^{239, 240} Pu
Жидкие сбросы	288	1732	<u>4.87</u>
	130.7	401.6	1.28
Аварийные выбросы	16471	<u>698.9</u>	63.8
	12815	428.5	33.23
Контроль	<u>0.8</u>	3.6	<u>0.04</u>
	1.7	5.9	0.1

Примечание. Над чертой — участки ландшафта с гидроморфными, под чертой — автоморфными почвами.

Изучение вертикального распределения радионуклидов в почвах показало, что максимальное их содержание отмечено на глубине 5–10 см (рис. 1). Наиболее подвижным оказался 90 Sr, далее в порядке убывания следуют 137 Cs и 239,240 Pu. Видно, что в прирусловой заболачивающейся пойме р. Течи вертикальная миграция радионуклидов ограничивается верхним 15-см слоем почвы, что соответствует уровню залегания грунтовых вод. В почве береговой зоны оз. Бердениш значимые количества радионуклидов обнаруживаются на глубине 20–25 см. Характер распределения в почвах автоморфных лугов обоих обследованных участков одинаков. По-видимому, вертикальное распределение определяется в первую очередь свойствами радиоактивных элементов и водным режимом луговых экосистем.

Влияние условий произрастания на накопительную способность растений изучали на примере крапивы двудомной (*Urtica dioca*). Так как обследованные участки различались по уровню содержания ра-

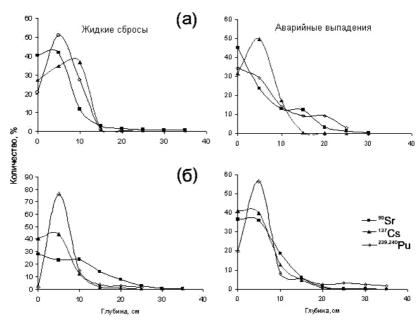


Рис. 1. Вертикальное распределение радионуклидов в гидроморфных (a) и автоморфных (б) почвах.

дионуклидов, аккумулирующую способность растений оценивали величиной коэффициента перехода (КП), который рассчитывали как отношение удельной активности радионуклида в наземной массе растений (Бк/кг воздушно-сухой массы) к плотности загрязнения опробованного слоя почвы (кБк/м²) (Корнеев, Сироткин, 1986).

Результаты проведенных исследований показали, что коэффициенты перехода для крапивы двудомной, произрастающей в гидроморфных и автоморфных луговых экосистемах, практически одинаковы. Достоверное снижение КП отмечено лишь для ¹³⁷Сѕ на участке прирусловой поймы р. Течи, по сравнению с центральной. По-видимому, это связано с большими запасами этого радионуклида в почве прирусловья (рис. 2). Следует отметить, что КП на контрольном участке, как правило, выше, чем на участке, загрязненном жидкими сбросами ПО «Маяк». Относительное снижение накопительной способности растений с ростом плотности загрязнения почв отмечалось и ранее (Караваева и др., 2010).

Накопление радионуклидов наземной массой варьирует в зависимости от видовой принадлежности растений. В качестве примера на рис. З приведены коэффициенты перехода, характерные для 90 Sr. Для 137 Cs и 239,240 Pu они на один-два порядка ниже. Как правило, растения, произрастающие на территориях, загрязненных в результате

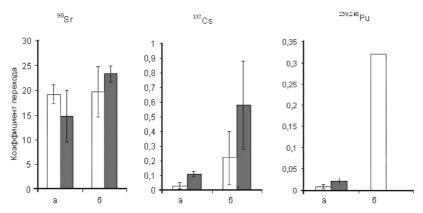


Рис. 2. Коэффициенты перехода радионуклидов для крапивы, произрастающей на гидроморфных (белые столбики) и автоморфных (черные столбики) почвах. a- пойма p. Течи, b- контроль.

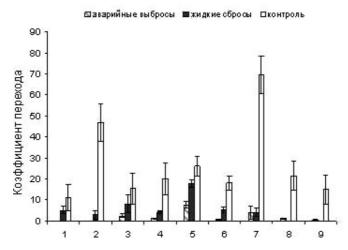


Рис. 3. Коэффициенты перехода 90 Sr в наземную массу растений луговых экосистем, произрастающих на территориях с различным типом загрязнения.

1— череда трехраздельная (Bidens tripartite); 2— сныть обыкновенная (Aegopodium podagraria); 3— таволга вязолистная (Filipendula ulmaria); 4— щавель конский (Rumex confertus); 5— крапива двудомная (Urtica dioica); 6— лопух паутинистый (Arctium tomentosum); 7— пижма обыкновенная (Tanacetum vulgare); 8— тысячелистник обыкновенный (Achillea millefolium); 9— кострец безостый (Bromopsis inermis).

деятельности ПО «Маяк», поглощают радионуклиды в меньшей степени, чем на контрольных (фоновых) участках. При этом минимальные коэффициенты перехода соответствуют максимальным запасам радионуклидов в почве.

ВЫВОДЫ

- 1. Характер вертикального распределения радионуклидов в почвах не зависит от типа их загрязнения, а определяется свойствами радионуклидов и водным режимом почв. Подвижность радионуклидов в почве убывает в ряду 90 Sr $^{-137}$ Cs $^{-239,240}$ Pu.
- 2. Накопление радионуклидов наземной массой варьирует в зависимости от видовой принадлежности растений и снижается с ростом уровня загрязнения почв. Подвижность радионуклидов в системе «почва−растение» убывает в ряду ⁹⁰Sr>¹³⁷Cs≥^{239,240}Pu.

 3. Вид радиоактивных выбросов ПО «Маяк» (жидкие, аэрозоль-
- 3. Вид радиоактивных выбросов ПО «Маяк» (жидкие, аэрозольные) спустя несколько десятилетий после загрязнения не влияет на поступление радионуклидов в растения.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы УрО РАН ориентированных фундаментальных исследований (проект №12-C-4-1001).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Караваева Е.Н., Михайловская Л.Н., Молчанова И.В., Позолотина В.Н. Накопление ⁹⁰Sг и ¹³⁷Cs растениями из почв, загрязненных в результате эксплуатации предприятий ядерно-энергетического комплекса // Проблемы биогеохимии и геохимической экологии. 2010. №1 (12). С. 85–90.

Корнеев Н.А., Сироткин А.Н. Итоги и проблемы радиоэкологического мониторинга в кормопроизводстве и животноводстве: (обзор) // С.-х. биология. 1986. № 7. С. 51–59.

ОЦЕНКА МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ТАКСОЦЕНА ГРЫЗУНОВ В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ ВУРСа ПО РАЗНЫМ СИСТЕМАМ ПРИЗНАКОВ

Ю.В. Городилова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: ВУРС, геометрическая морфометрия, грызуны, метод морфофизиологических индикаторов, таксоцен.

В последнее время в экологических исследованиях все больше уделяется внимание процессам, происходящим не только на популя-

ционно-видовом уровне, но и на уровне биотических сообществ, или таксоценов (Николаев, 1977; Chodorowski, 1959; Hutchinson, 1967). Под таксоценом понимается группа таксономически близких видов, членов одной экологической гильдии, которые выполняют в сообществе сходную роль по утилизации определенного спектра ресурсов (Нестеренко, 1999; Сергеев, 2003; Чернов, 2005; Васильев и др., 2010). В данной работе таксоцен грызунов используется при описании структурно-функциональной части сообщества как целостный объект для изучения морфологического разнообразия (morphological disparity) в рамках концепции морфопространства, под которым понимается фенетическое многомерное пространство (т.е. гиперпространство), оси которого соответствуют морфологическим признакам (Павлинов, 2008; МсGhee, 1999).

Цель настоящей работы — выявление особенностей распределения симпатрических видов грызунов в морфопространстве, построенном по различным системам признаков, на примере таксоцена грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на грызунах, отловленных на контрольных и импактных территориях в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (Челябинская обл.) с 2003 по 2008 гг. Всего изучено 6 видов грызунов двух семейств: Sylvaemus uralensis, Apodemus agrarius, Clethrionomys rutilus, Microtus agrestis, M. oeconomus, M. arvalis. В исследование включали однородных в возрастном отношении сеголеток, исключив ювенильных и зимовавших особей.

В качестве осей для построения морфопространства было использовано три системы признаков: габитуальные характеристики (длина тела, хвоста и ступни, масса тела и индекс упитанности животных); морфофизиологические индикаторы (индексы сердца, печени, почки, надпочечника, ‰) (Шварц и др., 1968) и характеристики формы нижней челюсти при использовании методов геометрической морфометрии (прокрустовы координаты) (Павлинов, 2000; Zelditch et al., 2004). Элементарная выборка представлена животными одного возраста определенного вида, пола, года и локалитета. По габитуальным признакам количество выборок с учетом пола — 98, а без учета — 53 (1194 экз.).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Многомерная ординация логарифмированных и стандартизованных на общее среднее элементарных выборочных средних габитуальных показателей для каждого вида грызунов позволила выявить области ординат видовых подпространств в общем морфопространстве таксоцена (рис. 1а). На первые три главные координаты прихо-

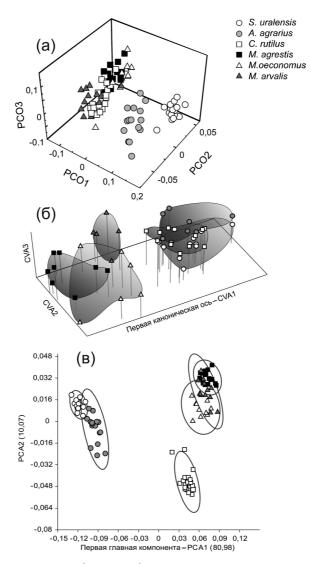


Рис. 1. Размещение 6 видовых подпространств в морфопространстве таксоцена грызунов в зоне влияния ВУРСа на Южном Урале без подразделения на контрольные и импактные субвыборки, построенное по: а — габитуальным признакам животных в пространстве первых трех главных координат (PCO1-PCO3); б — морфофизиологическим показателям в пространстве первых трех канонических осей (CVA1-CVA3); в — характеристикам формы нижней челюсти в пространстве первых двух главных компонент (PCA1-PCA2).

дится 97% общей дисперсии. Вдоль первой оси отчетливо выражено различие между полевками и мышами. Подпространство полевок имеет плотную упаковку, а морфологические подпространства двух видов мышей различаются вдоль второй и третьей осей, причем у полевой мыши разброс ординат выражен значительно больше, чем у малой лесной мыши и всех других видов.

Аналогично была проведена ординация популяционно-видовых подпространств по морфофизиологическим признакам (рис. 16), используя канонический анализ индексов внутренних органов, стандартизованных тем же способом, что и по габитуальным признакам. По гомологичным характеристикам формы нижней челюсти видовые подпространства в морфопространстве таксоцена грызунов построены по прокрустовым координатам с помощью геометрической морфометрии (рис. 1в).

В разных вариантах многомерной ординации (по общему габитусу, морфофизиологическим показателям и форме нижней челюсти) каждый вид занимает определенное подпространство. Виды серых полевок (зеленояды) и мышей (зернояды) стабильно занимают противоположные области морфопространства, а положение красной полевки по трем разным системам признаков различается. По габитуальным признакам наблюдается сближение эллипсоидов рассеивания у всех видов полевок, включая красную, и удаление их от облаков двух видов мышей. При сопоставлении морфофизиологических показателей красная полевка сближается с мышами, а по форме нижней челюсти занимает обособленное положение. Последнее косвенно указывает на специфичность трофической экологической ниши красной полевки (по Хатчинсону).

Установлено, что по габитуальным и морфофизиологическим признакам виды-субдоминанты (полевая мышь, полевка-экономка и обыкновенная полевка) проявляют большую морфологическую изменчивость и занимают больший объем в морфопространстве таксоцена, чем виды-доминанты. Это свидетельствует об их меньшей толерантности и более высоком уровне фенотипической пластичности в условиях изменения среды в разные годы. Напротив, у видов-доминантов, особенно у малой лесной мыши, объем морфопространства невелик, что отражает общую морфогенетическую устойчивость данного вида при развитии особей в меняющихся условиях среды.

В морфопространстве, построенном по габитуальным характеристикам 6 видов грызунов, определяющими признаками являются длина хвоста, длина и масса тела, т.е. «полевочий» или «мышиный» облик животных (рис. 2а). При рассмотрении морфофизиологических характеристик животных оказалось, что мышей от полевок отличает больший индекс сердца (рис. 26). Полевка-экономка выделяется среди полевок по большему индексу надпочечника.

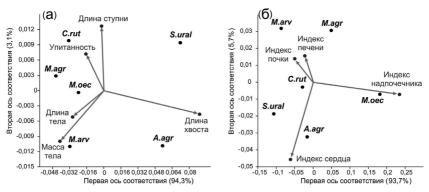


Рис. 2. Результаты анализа соответствия (correspondence) 6 видов грызунов и их габитуальных признаков (a), их морфофизиологических показателей (б).

выводы

Все 6 изученных видов, составляющих ядро таксоцена грызунов на территории ВУРСа, имеют дифференцированные друг от друга подпространства в общем морфологическом пространстве. Хорошо выделяются подпространства мышей, серых и лесных полевок.

Положение красной полевки различно в морфопространствах, построенных по трем разным системам признаков. По габитуальным признакам она тяготеет к серым полевкам, по морфофизиологическим показателям сближается с мышами, а по форме нижней челюсти занимает обособленное положение. Это косвенно указывает на специфичность трофической экологической ниши красной полевки.

Эколого-морфологический анализ изменчивости симпатрических видов грызунов, формирующих таксоцен в зоне влияния ВУРСа, показал, что виды-субдоминанты характеризуются большей внутри- и межгрупповой изменчивостью и морфоразнообразием, чем доминанты.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (№ 11-04-00720), гранта Президиума УрО РАН для молодых ученых и аспирантов (№ 11-4-НП-443), Программы поддержки ведущих научных школ (НШ-5325.2012.4) и Программы совместных исследований УрО и СО РАН (№ 09-С-4-1004). Автор выражает благодарность д.б.н., проф. А.Г. Васильеву, д.б.н. И.А. Васильевой и к.б.н. М.В. Чибиряку за неоценимую помощь на всех этапах исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибиряк М.В. Соотношение морфологического и таксономического разнообразия сообществ грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа на Южном Урале // Экология. 2010. № 2. С. 119–125.

- *Нестеренко В.А.* Насекомоядные юга Дальнего Востока и их сообщества. Владивосток: Дальнаука, 1999. 173 с.
- *Николаев И.И.* Таксоцен как экологическая категория // Экология. 1977. № 5. С. 50-55.
- Павлинов И.Я. Геометрическая морфометрия черепа мышевидных грызунов (Mammalia, Rodentia): связь формы черепа с пищевой специализацией // Журн. общ. биологии. 2000. Т. 61, № 6. С. 583–600.
- Павлинов И.Я. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики // Зоологические исследования. М., 2008. С. 343—388. (Сб. тр. Зоол. музея МГУ; т. 49).
- Сергеев В.Е. Эколого-эволюционные факторы организации сообществ бурозубок Северной Евразии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск, 2003. 33 с.
- *Чернов Ю.И.* Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 10. С. 1221–1238.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: УФАН СССР, 1968, 387 с.
- Chodorowski A. Ecological differentiation of turbellarians in Harsz-Lake // Polskie Archivum Hydrobiologil. 1959. V. 6, № 3. P. 33–73.
- Hutchinson G.E. A treatise on Limnology. New York: J. Wiley, 1967. V. 2. Introduction to lake biology and the limnoplankton. 1115 p.
- McGhee G.R. Theoretical Morphology: The concept and its applications. New York: Columbia Univ. Press, 1999. 316 p.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D. et al. Geometric morphometrics for biologists: a primer. New York: Elsevier Acad. Press, 2004. 443 p.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ТОНКОКОРНЕВИЩНЫХ ПАПОРОТНИКОВ

Е.В. Денченкова

Смоленский госуниверситет

Ключевые слова: тонкокорневищные папоротники, популяция, пространственная структура, онтогенетическая структура.

Среди многообразных жизненных форм папоротников выделяют тонкокорневищные безрозеточные виды, к которым относятся телиптерис болотный (*Thelypteris palustris* Schott), фегоптерис связывающий (*Phegopteris connectilis* Michx. Watt), ризоматоптерис горный (*Rhizomatopteris montana* (Lam.) Khokhr.). Эти виды слабо изучены, наибольший интерес представляет структура их популяций.

В структуре популяций папоротников выделяют возрастную зональность. По периферии располагается зона освоения. Здесь находятся дистальные участки корневищ, мало развернувшихся вай, но много улиток. Далее расположена зона насыщения, где отмечается максимальная плотность вай, а также большое число корневищ, несущих улитки. В самом центре — зона дряхления, в которой плотность вай уменьшается, на корневищах содержится небольшое количество улиток, преобладают процессы разрушения. Нам удалось выделить перечисленные зоны для *Ph. connectilis* и *Rh. montana*. При изучении популяций *Th. palustris* были выявлены отличия от описанных в литературе вариантов.

Были поставлены следующие задачи: проанализировать надземную и подземную структуру популяций и выделить функционально неравноценные участки; определить плотность популяции в разных зонах; выявить особенности морфологии корневищ в разных зонах; определить онтогенетический состав популяций; выявить распределение разновозрастных особей в разных зонах популяций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили с мая по август 2006—2009 гг. на территории НП «Смоленское Поозерье», расположенного на северо-западе Смоленской области, в окрестностях озер Чистик и Рытое, где произрастают *Th. palustris* и *Ph. connectilis*, и в августе 2006 г. на территории государственного национального заповедника «Пинежский», расположенного в Пинежском районе Архангельской области, где изучали популяции *Rh. montana*.

Для анализа надземной структуры популяций закладывали площадки размером 9 м², подсчитывали количество вай на этом участке, наносили их на карту-схему и определяли степень их покрытия сорусами. Выделяли функционально неравноценные зоны по плотности расположения вай на площадке, подсчитывали количество вай в данных зонах. При изучении подземной структуры в каждом из выявленных функциональных участков мы закладывали площадки размером 1 м². Извлекали корневища из земли, в лаборатории зарисовывали схемы расположения корневищ, производили промеры (длина междоузлий, длина годичного прироста, количество вай, образовавшихся за один вегетационный период), определяли частоту ветвления корневищ. Проводили комплексную оценку онтогенетического состояния особей, при которой учитывали совокупность морфологических признаков (размеры вай, междоузлий, степень покрытия вай сорусами, частоту ветвления и т.д.).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проанализировав надземную и подземную структуру популяций, выделили три неравноценные зоны (освоения, насыщения, дряхления). В зоне освоения расположены вайи, не покрытые сорусами или покрытые лишь частично, но их процент невысок. Зона насыщения содержит как полностью покрытые сорусами вайи (11% — у *Th. palustris*, 19% — у *Ph. connectilis* и 70% — у *Rh. montana* в среднем от общего количества), так и частично покрытые сорусами (40, 69 и 27% соответственно); они принадлежат спороносящим особям. Доля вай, не покрытых сорусами, невелика у *Rh. montana* (3%), *Ph. connectilis* (9%) и достаточно высока у *Th. palustris* (49%). В зоне дряхления большую часть составляют вайи, не покрытые сорусами. Максимальная плотность расположения вай соответствует зоне насыщения и составляет 25 шт./м² для *Th. palustris*, 26 шт./м² — для *Ph. connectilis* и 24 шт./м² — для *Rh. montana*. Минимальная плотность наблюдается в зоне дряхления популяций и составляет 4, 5.2 и 9 шт./м² соответственно.

Необходимо однако отметить, что в структуре популяций *Th. palustris* в зоне освоения можно выделить две подзоны. Первая с высокой плотностью вай располагается на периферии популяции, на расстоянии 1.5—2 м от берега озера. Здесь плотность расположения вай даже выше, чем в зоне насыщения (29 шт./м² против 25 шт./м²). Корневища в этой подзоне ветвятся 2 раза в год и ежегодно на них образуются 4—5 вай. Вторая подзона с низкой плотностью вай располагается ближе к берегу озера и граничит с зоной насыщения. Плотность расположения вай в ней составляет 6—7 шт./м², корневища ветвятся 1 раз в 3—4 года.

При рассмотрении взаимного расположения корневищ в почве мы выяснили, что они размещаются «этажами». Самые нижние «этажи» образованы старыми корневищами, здесь преобладают процессы разрушения, и максимальная длина выделяемых без повреждений участков не превышает 7–10 см. Эти слои у изученных видов обнаруживаются только в зоне дряхления, их условный возраст составляет несколько десятков лет, определить его более точно невозможно из-за преобладания деструктивных процессов. Средние «этажи» содержат более молодые корневища, фрагменты, извлекаемые без повреждений, достигают 20–35 см. Большое их количество находится в зоне насыщения. И, наконец, самые длинные участки мы извлекали из самых верхних этажей, наиболее приближенных к поверхности почвы. Для *Ph. connectilis* и *Rh. montana* их длина достигает 100 см (возраст в среднем 15 лет), для *Th. palustris* — 300 и более см у наплывающих на водную гладь участков (возраст в среднем 15–18 лет).

Онтогенез спорофитов папоротников включает препродуктивный, репродуктивный, или период спороношения, и пострепродуктивный периоды. В изученных нами природных популяциях удалось обнаружить не все стадии онтогенеза, а именно: не обнаружены особи ранних возрастных состояний, находящиеся на ранних этапах раз-

вития (p, j). Анализ морфологических признаков растений разных возрастных групп показал, что у всех трех видов наибольшая длина междоузлий характерна для виргинильных растений у Th. palustris— в среднем 7 см, у Ph. connectilis— 3.9 см и для спороносящих особей Rh. montana— 7.8 см. Такие данные для Rh. montana могут объясняться длительным ростом междоузлий.

Аналогичная закономерность характерна и для годичных приростов. Максимальное количество вай, разворачивающихся за один вегетационный период, характеризует спороносящие растения (от 2 у *Ph. connectilis* до 3–4 у *Th. palustris*), минимальное (1 вайя) — для сенильных растений; на субсенильных растениях иногда может разворачиваться по 2 вайи в год. В процессе старения увеличивается количество абортивных вай, и если у имматурных и виргинильных растений они редки, то у сенильных и субсенильных они образуются по одной в 1–2 года.

Наиболее интенсивное ветвление корневищ характерно для всех возрастных стадий Ph. connectilis (от ежегодного у имматурных и виргинильных до одного раза в 2 года у спороносящих и сенильных). При старении частота ветвления снижается у всех трех видов. Значительные изменения характеризуют длину вайи. Так, к старости она снижается почти в 6 раз у Th. palustris (спороносящие особи - 74.7 см, сенильные - 12.1) и Rh. montana (26.2 и 4.1 см соответственно) и в 3 раза - у Ph. connectilis (51 и 16.1 см). В популяциях Th. palustris и Rh. montana особенно хорошо отличимы сенильные особи: у них короткие междоузлия (0.2–0.8 см и 0.2–0.4 см соответственно) и небольшие размеры растений (около 12 см - у первого и 7 см - у второго вида).

Таким образом, в природных популяциях Th. palustris, Ph. connectilis и Rh. montana обнаружены имматурные, виргинильные, спороносящие, субсенильные и сенильные особи. Проростки и ювенильные растения не найдены. Такой онтогенетический состав популяций можно объяснить преобладанием у тонкокорневищных безрозеточных папоротников вегетативного размножения. В популяциях выделены неравноценные участки: зоны освоения, дряхления, насыщения. Зона освоения состоит из имматурных и виргинильных особей, зона насыщения — из спороносящих особей (для Ph. connectilis и Rh. montana отмечается некоторое количество виргинильных растений), зона дряхления представлена субсенильными и сенильными особями. Функциональное назначение зон соответствует их надземной и подземной структуре. Для Th. palustris в зоне освоения мы выделили подзону с высокой плотностью вай, находящуюся на периферии популяции, и подзону с низкой плотностью вай, что, возможно, связано с особенностями обитания в водной среде и необходимостью быстро закрепиться в фитоценозе.

МИКРОПОПУЛЯЦИОННЫЕ РАЗЛИЧИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ КРЫЛА САМОК НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА (*LYMANTRIA DISPAR* (L.)) ИЗ ЗАУРАЛЬСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ПРИ РАЗВИТИИ В УСЛОВИЯХ ДЕФОЛИАЦИИ РАЗНОЙ СТЕПЕНИ

П.Д. Жердева*, А.О. Шкурихин**

*Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург

Ключевые слова: геометрическая морфометрия, Lymantria dispar, микропопуляции, форма крыла.

Внутривидовая структура непарного шелкопряда изучена слабо. Наиболее обособленны восточноазиатские формы вредителя, которые в свою очередь также довольно разнородны (Кузнецов, Чистяков, 2000). Описано более десятка слабо отличимых морфологически и в разной мере дифференцированных биологически форм, систематическое положение и распространение которых нуждаются в уточнении. Надежная идентификация местных популяций и знание биологических и экологических особенностей локальных форм вредителя напрямую связаны с разработкой стратегий борьбы с ним. Важным пунктом в данном вопросе является проблема миграционной активности самок. Долгое время существовало мнение, что вид расселяется на стадии гусеницы либо на стадии имаго с помощью воздушных потоков (Ильинский, 1959). Однако накоплены также данные в пользу того, что к активному полету способны и самки (Кондаков, 1963; Коломиец, 1966).

В зауральской популяции непарного шелкопряда доля летающих самок значительно варьирует, летают обычно более крупные бабочки (Колтунов и др., 1991). Попытка приблизиться к решению вопроса о миграционной активности самок была сделана Ю.Н. Баранчиковым и Б.А. Кравцовым (1981) на основе применения морфометрического анализа крыльев имаго при изучении отдельных географических группировок на сплошном ареале вида. Мы рассматриваем изменчивость комплекса морфологических признаков крыла самок непарного шелкопряда из зауральской популяции, опираясь как на традиционные методы морфометрического анализа, так и на новые цифровые методы геометрической морфометрии (Павлинов, Микешина, 2002; Zelditch et al., 2004). Эти методы нацелены на изучение изменчивости собственно формы объектов и позволяют исключить влияние измен-

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

чивости размеров, что было крайне затруднено при использовании традиционных многомерных методов морфометрии.

Цель настоящей работы — изучить микропопуляционные различия комплекса морфологических признаков крыльев самок непарного шелкопряда из зауральской популяции. Были поставлены следующие задачи: 1) изучить изменчивость комплекса метрических признаков крыла самок из разных микропопуляций зауральской популяции непарного шелкопряда; 2) изучить изменчивость формы крыла самок из разных микропопуляций зауральской популяции непарного шелкопряда методами геометрической морфометрии; 3) оценить влияние степени дефолиации древостоя и лесорастительных условий на морфологические параметры крыла.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей работы послужили выборки имаго непарного шелкопряда из зауральской популяции, полученные в августе 2011 г. Е.Ю. Захаровой в березовых насаждениях Покровского лесничества Каменского района (см. таблицу). Имаго были собраны на четырех различных постоянных пробных площадках (ПП) с различной степенью дефолиации и лесорастительными условиями. Пробные площади были заложены ранее д.б.н. В.И. Пономаревым с сотрудниками (Андреева, Пономарев, 2001). Обработано 295 экз. имаго.

Крылья бабочек были предварительно отпрепарированы и оцифрованы с верхней стороны с использованием сканера Epson Perfection 2480 PHOTO при разрешении 2400 dpi. В данной работе мы использовали левые передние крылья. Полученные изображения обрабатывали в пакетах программ TPS (Rohlf, 2006; 2008), MorphoJ 1.04a (Klingenberg, 2011) и IMP (Zelditch et al., 2003). В программе tpsDig провели расстановку меток (landmarks), очерчивающих форму и структуру крыла. Мы использовали следующую систему промеров: длина крыла — между метками 1 и 8; ширина крыла — 8 и 15; длина медиальной ячейки — 1 и 3; промеры длин жилок: M_2 — между метками 4 и 11, A_2 — 1 и 15 (рис. 1). Ряд промеров (ширина крыла и длина жилки M_2) был использован нами аналогично системе, предложенной в работе Ю.Н. Баранчикова и Б.А. Кравцова (1981).

Статистический анализ данных проводили в программе Statistica 8.0, количественный анализ изменчивости формы крыла — с помощью методов геометрической морфометрии в программе MorphoJ, измерения крыла — в программе IMP.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Мы сравнили выборки, собранные с разных пробных площадей, отличающихся по лесорастительным условиям, степени увлажнения и величине дефолиации. Многомерный дисперсионный анализ показал статистически значимое влияние условий пробной площадки на

Таблица. Объем выборок самок непарного шелкопряда и характеристика лесорастительных условий пробных площадей (Шаталин, 2007; Пономарев, 2011)

Квартал	№ ПП	Тип леса	Лесо- растительные условия	Степень дефолиации в 2010 г., %	Объем выборки самок (<i>N</i>), экз.
45	1	Березняк костянично- коротконожковый	Устойчиво свежие	74±10	58
37	2	Сосняк бруснично- черничниковый	Свежие, периодически влажные	43±17	68
46	3	Березняк костянично- коротконожковый	Устойчиво свежие	63±12	110
46	4	Березняк костянично- коротконожковый	Устойчиво свежие	61±14	110
46	5	Березняк костянично- коротконожковый	Устойчиво свежие	79±8	59
46	6	Березняк костянично- коротконожковый	Устойчиво свежие	85±7	39

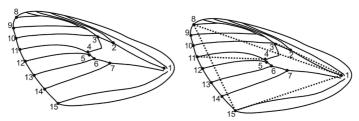


Рис. 1. Схема расстановки меток (landmarks) (слева) и промеров переднего крыла (справа).

комплекс метрических признаков крыла ($\lambda_{\text{уилкса}}$ =0.902, p=0.012). По результатам апостериорного теста Тьюки обнаружены достоверные различия по всем промерам между выборками из кв. 37 (ПП 2) и кв. 45 (ПП 1), а также из кв. 37 (ПП 2) и кв. 46 (ПП 5, 6). ПП 2 в кв. 37 наиболее удалена от других пробных площадок и характеризуется минимальной степенью дефолиации и отличными от других площадок лесорастительными условиями (см. таблицу). У самок непарного шелкопряда из ПП 2 наибольшие размеры крыла. Имаго, собранные

на участке с промежуточным уровнем дефолиации (ПП 3, 4), не отличаются по размерам крыла от бабочек с других пробных площадок. По-видимому, обнаруженные различия связаны с питанием гусениц. Вследствие неблагоприятных условий гусеницы не набрали большую массу тела, соответственно имаго вылетели более мелкие. Таким образом, дефолиация древостоя гусеницами 2010 г. оказала влияние на самок, вылупившихся и кормившихся в 2011 г.

Мы провели канонический анализ прокрустовых остатков, характеризующих изменчивость формы переднего крыла самок непарного шелкопряда, собранных на нескольких пробных площадках. Вдоль первой канонической оси, на которую приходится 52% межгрупповой дисперсии, проявились различия между выборками имаго из участков с низким и высоким уровнем дефолиации. Обнаруженные различия статистически значимы при сравнении ПП 1 и ПП 2 ($D_{\text{Махаланобиса}} = 1.61; p = 0.005$), а также при сравнении ПП 3, 4 и ПП 5, 6 (D = 1.61; p = 0.005). Различия между выборками самок, собранных на площадках с одинаковой степенью дефолиации, недостоверны. На площадках с высокой степенью дефолиации самки имеют узкое крыло с заостренным апексом и прямым маргинальным краем. Напротив, на площадках с низкой дефолиацией самки имеют более округлое крыло с притупленным апексом и дугообразно выгнутым маргинальным краем (рис. 2).

выводы

- 1. Анализ изменчивости комплекса метрических признаков крыла самок непарного шелкопряда показал наличие достоверных различий между выборками, собранными в разных микропопуляциях зауральской популяции. Обнаружены различия по размерам крыла между самками из относительно удаленных местообитаний, характеризующихся различными типами лесорастительных условий и степенью дефолиации.
- 2. Микропопуляционные различия формы крыла самок непарного шелкопряда обнаружены при сравнении выборок с пробных площадей кв. 37 и 45, а также между выборками с ПП 3, 4 и ПП 5, 6 кв. 46, что связано с различной степенью дефолиации древостоя на площадке. Так как ПП 3, 4 и ПП 5, 6 расположены на расстоянии около 400 м друг от друга, то обнаруженные различия свидетельствуют о низкой миграционной активности самок.
- 3. Степень дефолиации древостоя и лесорастительные условия оказывают значимое влияние на изменчивость морфологических признаков крыла самок непарного шелкопряда: чем больше степень поврежденности крон деревьев, тем меньше размеры крыльев самок, что напрямую связано с питанием гусениц.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант №11-04-0072) и Программы поддержки ведущих научных школ (НШ-5325.2012.4).

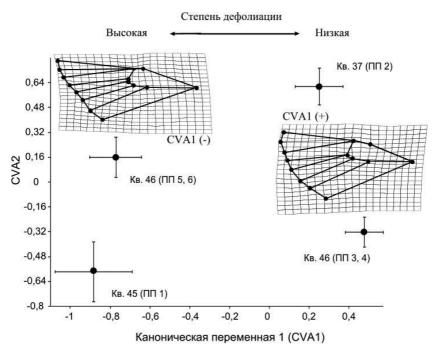


Рис. 2. Размещение центроидов выборок (с учетом стандартных ошибок) самок непарного шелкопряда с разных пробных площадок в Покровском лесничестве.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева Е.М., Пономарев В.И. Связь эффекта группы с состоянием популяции и составом корма на примере непарного шелкопряда (Lymantria dispar L.) // Леса Евразии в третьем тысячелетии: Мат-лы междунар. конф. М., 2001. Т. 2. С. 36–37.

Баранчиков Ю.Н., Кравцов Б.А. Опыт морфометрического анализа географических популяции непарного шелкопряда по совокупности признаков // Пространственно-временная структура лесных биогеоценозов. Новосибирск, 1981. С. 96–112.

Ильинский А.И. Непарный шелкопряд и меры борьбы с ним. М.: Гослесбумиздат, 1959. 63 с.

Коломиец Н.Г., Тресков И.А. Светоловушки и их использование в защите растений. Новосибирск, 1966. 124 с.

Колтунов Е.В., Пономарев В.И., Федоренко С.И. Популяционная экология непарного шелкопряда в лесных экосистемах Урала, нарушенных антропогенными факторами // Динамика лесных фитоценозов и экология насекомых вредителей в условиях антропогенного воздействия. Свердловск, 1991. С. 128–143.

- Кондаков Ю.П. Непарный шелкопряд (*Ocneria dispar* L.) в лесах Красноярского края // Защита лесов Сибири от насекомых-вредителей. М., 1963. С. 30–77.
- Кузнецов В.Н., Чистяков Ю.А. Непарный шелкопряд (Lymantria dispar L.) в Приморском крае: уроки кризиса и подходы к решению проблемы // Чтения памяти А.И. Куренцова. Владивосток, 2000. Вып. IX. С. 17–32.
- *Павлинов И.Я., Микешина Н.Г.* Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63, № 6. С. 473–493.
- Пономарев В.И. Влияние дефолиации березовых древостоев непарным шелкопрядом *Lymantria dispar* (L.) на проявление индуцированной резистентности. // Изв. Санкт-Петербургской гос. лесотехн. академии. 2011. № 196. С. 85–94.
- Klingenberg C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // Molecular Ecology Resources. 2011. V. 11. P. 353–357.
- Rohlf F.J. tpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.10 // Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2006.
- Rohlf F.J. tpsUtil, file utility program, version 1.40 // Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2008.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D. et al. Geometric morphometrics for biologist: a primer. New York: ELSEVIER Acad. Press., 2004. 443 pp.

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СИМБИОТИЧЕСКИХ ГЕНОВ РИЗОБИЙ БОБОВЫХ РАСТЕНИЙ ЮЖНОГО УРАЛА

Е.С. Иванова, Ан.Х. Баймиев

Институт биохимии и генетики Уфимского НЦ РАН, г. Уфа

Ключевые слова: бобовые растения, горизонтальный перенос генов, ризобии, симбиоз, симбиотические гены.

Бобовые растения за счет своей уникальной способности вступать в симбиоз с азотфиксирующими клубеньковыми бактериями (ризобиями) имеют возможность обеспечивать азотом не только себя, но и обогащать им почву, на которой они произрастают, и тем самым влиять на ее плодородие. Данное взаимодействие играет важную роль в жизни растений, обеспечивая повышение их адаптивного потенциала (Тихонович, Проворов, 2005).

Для становления эффективного азотфиксирующего симбиоза между бобовыми растениями и ризобиями в геноме бактерий должен присутствовать определенный набор генов, ответственных за данный процесс. В состав таких генов, называемых симбиотическими или *sym*-генами, входят ответственные за фиксацию азота *nif*-гены, и

nod-гены, кодирующие синтез Nod-факторов, которые ответственны за инициацию и специфичность образуемого симбиоза (Тихонович, Проворов, 2009). Sym-гены, за счет локализации либо в специфических симбиотических геномных компартментах в составе крупных плазмид, либо в пределах хромосомных островков, также называемых островками симбиоза, часто вовлечены в процессы горизонтального переноса генов (ГПГ) как между штаммами внутри одного вида, так и между штаммами разных видов, родов, семейств и даже более высших таксонов (Dobrindt et al., 2004; MacLean et al., 2007). Данный процесс может привести к появлению штаммов клубеньковых бактерий, различающихся по азотфиксирующей эффективности и хозяйской специфичности (Gonzalez et al., 2003; Rogel et al., 2001).

Цель нашей работы — филогенетический анализ симбиотических генов клубеньковых бактерий дикорастущих бобовых для оценки влияния горизонтального переноса sym -генов на формирование симбиотической микрофлоры растений. Были поставлены следующие задачи: 1) установить филогенетическое положение исследуемых образцов по последовательностям симбиотических генов (nifH и nifD); 2) провести сравнение филогении генов рибосомных РНК и симбиотических генов для выявления возможного влияния горизонтального переноса генов на видовое разнообразие микросимбионтов исследованных растений.

Для достижения поставленной цели нами были проанализированы штаммы клубеньковых бактерий 18 видов дикорастущих бобовых Южного Урала, относящихся к 4 трибам: Loteae, Genisteae, Galegeae, Hedysareae, собранных с клубеньков растений в естественных ареалах их произрастания. В качестве генов-кандидатов для филогенетических исследований были взяты ген 16S pPHK, как наиболее используемый «ген домашнего хозяйства» при определении филогенетического положения бактерий, а также активно участвующие в процессе симбиотической азотфиксации гены nifH и nifD, которые кодируют γ -белок редуктазы динитрогеназы и α -белок динитрогеназы соответственно. Наличие данных генов у штаммов определяли методом ПЦР. В целях выявления наличия ГПГ нами были секвенированы нуклеотидные последовательности фрагментов sym-генов и проведен их сравнительный анализ с уже известными аналогичными последовательностями, депонированными в GenBank.

В результате исследований выявлено, что филогенетическое положение исследуемых образцов по последовательностям генов *nifH*, *nifD* и 16S pPHK в основном совпадает. Однако у минорного штамма 11B, полученного из клубенька копеечника Разумовского (*Hedysarum razoumowianum* Helm. & Fisch. ex DC), наблюдалось несоответствие по филогении данных генов. Дело в том, что данный штамм по последовательности гена 16S pPHK близок к *Bradyrhizobium*, но содержит гены *nifH* и *nifD*, имеющие большую гомологию с аналогичными

генами, описанными у *Mesorhizobium*. Если учесть тот факт, что основными симбионтами у *H. razoumowianum*, по имеющимся литературным данным, являются бактерии рода *Mesorhizobium*, то можно предположить, что штамм 11В, возможно, приобрел симбиотические гены данных бактерий посредством горизонтального переноса, что придало ему способность вступать в симбиоз с нехарактерным для данного штамма видом растения. Поскольку данный штамм все же является минорным и в других клубеньках данного растения обнаружен не был, можно предположить, что подобная генетическая комбинация менее конкурентоспособна или сформировалась недавно.

ВЫВОДЫ

Выявлено, что филогенетическое положение исследованных штаммов клубеньковых бактерий дикорастущих бобовых Южного Урала по последовательностям генов *nifH*, *nifD* и *16S pPHK* в основном совпадает. Исключение составил штамм *11B*, полученный из клубенька копеечника Разумовского.

Установлено, что штамм 11В по последовательности гена 16S pPHK близок к бактериям рода Bradyrhizobium, а по последовательностям симбиотических генов — к Mesorhizobium.

Показана возможность влияния горизонтального переноса симбиотических генов клубеньковых бактерий на специфичность их взаимодействия с бобовыми растениями в естественных условиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Тихонович И.А., Проворов Н.А. Принципы селекции растений на взаимодействие с симбиотическими микроорганизмами // Вестник ВОГиС. 2005. № 3. С. 295–305.
- Тихонович И.А., Проворов Н.А. Симбиозы растений и микроорганизмов: молекулярная генетика агросистем будущего. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2009. 210 с.
- Dobrindt U., Hochhut B., Hentschel U., Hacker J. Genomic islands in pathogenic and environmental microorganisms // Nat. Rev. Microbiol. 2004. V. 2. P. 414–424.
- Gonzalez V., Bustos P., Ramírez-Romero M.A. et al. The mosaic structure of the symbiotic plasmid of Rhizobium etli CFN42 and its relation to other symbiotic genome compartments // Genome Biology. 2003. V. 4. P. 375–379.
- MacLean A.M., Finan T.M., Sadowsky M.J. Genomes of the symbiotic nitrogen-fixing bacteria of legumes. // Plant Physiology. 2007. V. 144. P. 615–622.
- Rogel M.A., Hernández-Lucas I., Kuykendall L.D. et al. Nitrogen-fixing nodules with Ensifer adhaerens harboring Rhizobium tropici symbiotic plasmids // Appl. Environ. Microbiol. 2001. V. 67. P. 3264–3268.

МАТЕРИАЛЫ К ФАУНЕ ВОДНЫХ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ (HETEROPTERA) УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКИ

И.А. КАРГАПОЛЬЦЕВА*, Н.В. ХОЛМОГОРОВА*, М.А. ГРАНДОВА**

*Удмуртский госуниверситет, г. Ижевск **Украинский научный центр экологии моря, г. Одесса

Ключевые слова: клопы, полужесткокрылые, Удмуртская Республика, Heteroptera.

Результаты данных исследований представляют интерес с точки зрения инвентаризации биоты водных экосистем и сохранения их биологического разнообразия. Настоящая работа является первой, посвященной специальному изучению видового состава водных полужесткокрылых водоемов и водотоков Удмуртии.

Цель работы— инвентаризация видового состава водных полужесткокрылых Удмуртской Республики.

Пробы водных беспозвоночных были собраны с 1998 по 2010 гг. Н.В. Холмогоровой, И.А. Каргапольцевой, Э.Р. Камаловой, Е.С. Бахтияровой, А.С. Абашевой, В.В. Чибышевой, Е.С. Артемьевой, О.В. Серебренниковой. Использованы также литературные данные. Сбор водных клопов производился гидробиологическим сачком. Исследованиями были охвачены 21 водоток и 11 водоемов Республики.

Таблица. *Таксономический список водных полужесткокрылых Удмуртской Республики*

Инфраотряд Nepomorpha	Инфраотряд Gerromorpha	
Семейство Nepidae	Семейство Mesoveliidae	
Nepa cinerea Linnaeus, 1758	Mesovelia furcata Mulsant et Rey, 1852	
Ranatra linearis (Linnaeus, 1758)	Семейство Hebridae	
Семейство Corixidae	Hebrus ruficeps Thomson, 1871	
Cymatia coleoptrata (Fabricius, 1777)	Семейство Hydrometridae	
Cymatia bonsdorffii (Sahlberg, 1819)	Hydrometra gracilenta Horvath, 1899	
Callicorixa praeusta (Fieber, 1848)	Семейство Veliidae	
Corixa dentipes Thomson, 1869	Microvelia buenoi Drake, 1920	
Hesperocorixa sahlbergi (Fieber, 1848)	Семейство Gerridae	
Hesperocorixa linnaei (Fieber, 1848)	Limnoporus rufoscutellatus (Latreille, 1807)	
Paracorixa concinna (Fieber, 1848)	Aquarius paludum (Fabricius, 1794)	

Продолжение таблицы. Таксономический список водных полужесткокрылых Удмуртской Республики

Инфраотряд Nepomorpha	Инфраотряд Gerromorpha
Sigara hellensi (Sahlberg, 1819)	Gerris lacustris (Linnaeus, 1758)
Sigara nigrolineata (Fieber, 1848)	Gerris odontogaster (Zetterstedt, 1828)
Sigara semistriata (Fieber, 1848)	Gerris argentatus Schummel, 1832
Sigara limitata (Fieber, 1848)	Gerris lateralis Schumm
Sigara striata (Linnaeus, 1758)	
Sigara fossarum (Leach, 1817)	
Sigara distincta (Fieber, 1848)	
Sigara falleni (Fieber, 1848)	
Sigara fallenoidea (Hungerford, 1926)	
Sigara lateralis (Leach, 1817)	
Micronecta minutissima (Linnaeus, 1758)	
Семейство Naucoridae	
Ilyocoris cimicoides (Linnaeus, 1758)	
Семейство Aphelocheiridae	
Aphelocheirus aestivalis (Fabricius, 1794)	
Семейство Notonectidae	
Notonecta glauca Linnaeus, 1758	
Notonecta reuteri Hungerford, 1928	
Семейство Pleidae	
Plea minutissima Leach, 1817	

В результате инвентаризации водных полужесткокрылых Удмуртской Республики было зарегистрировано 35 видов из 21 рода, 11 семейств, 2 инфраотрядов: Nepomorpha и Gerromorpha (см. таблицу).

По числу видов доминируют семейства Corixidae (18) и Gerridae (6). На них приходится 71.4% видового богатства водных полужесткокрылых Удмуртской Республики. Исследования по данной теме будут продолжены.

ФАУНА КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПОЗДНЕЛЕДНИКОВЬЯ ИЗ ПЕЩЕРЫ ВЕРХНЕГУБАХИНСКАЯ

А.В. Кисагулов

Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург

Ключевые слова: млекопитающие, Пермское Предуралье, поздний плейстопен.

В настоящее время история развития фауны мелких млекопитающих Пермского Предуралья подробно описана. Фауна крупных млекопитающих описана из отдельных местонахождений, большая часть из которых не имеет радиоуглеродных датировок. Материалы из Верхнегубахинской пещеры имеют несколько радиоуглеродных дат и характеризуют период позднеледниковья. Этот период слабо изучен для данной территории, поэтому материалы из этой пещеры представляют интерес для исследования.

Цель настоящей работы — охарактеризовать фауну крупных млекопитающих позднеледниковья из Верхнегубахинской пещеры.

Пещера Верхнегубахинская расположена на северо-восточной окраине г. Губахи Пермской области (58°34′ с.ш., 57°34′ в.д.). В отложениях выделены три слоя. В данной работе рассмотрены материалы из нижних слоев, которые датируются позднеледниковым периодом позднего плейстоцена: 14 310±150 (Ki-15498), 13 560±70 (ОхА-10909), 11 450±90 (Ki-14962). В работе использованы определения, выполненные автором (более 4000 костных остатков) и другими исследователями (около 4000 экз.).

Видовой состав фауны крупных млекопитающих (см. таблицу) соответствует типичной мамонтовой фауне Северной Евразии. Преобладают виды, приуроченные к открытым пространствам (90%). Костные остатки видов, приуроченных к полуоткрытым пространствам, составили 7%, а предпочитающих лесные местообитания — всего 3%. В фауне копытных доминирует северный олень (60%). На втором месте по количеству остатков стоит лошадь (25%) Значительно меньшие доли составляют остатки шерстистого носорога и бизона (9 и 5% соответственно), а доли лося, сайги и овцебыка не превышают 1%.

Таким образом, из слоев пещеры Верхнегубахинская, датированных позднеледниковьем, определены представители 17 видов, входящих в 11 семейств из 5 отрядов. В фауне преобладают виды, предпочитающие открытые пространства. Доминирует северный олень. Значительную долю в фауне составляет лошадь.

Таблица. Видовой состав и количество костных остатков крупных млекопитающих из пещеры Верхнегубахинская

Вид	Количество остатков	
Ochotona pusilla – степная пищуха	2	
Lepus timidus L.— заяц-беляк	235	
Canis lupus L. – волк	17	
Alopex lagopus L. – песец	44	
Vulpes vulpes L. – лисица	5	
Ursus arctos L. – медведь бурый	92	
Martes sp. – соболь или куница	7	
Mustela eversmanni Lesson – хорь светлый	2	
Panthera spelaea Goldfuss – лев пещерный	10	
<i>Equus</i> sp. – лошадь	788	
Coelodonta antiquitatis Blumenbach – носорог шерстистый	284	
Alces alces L. – лось	5	
Rangifer tarandus L. – олень северный	1905	
Bison priscus Bojanus – бизон	164	
Saiga tatarica L. – сайга	5	
Ovibos moschatus Zimmerman – овцебык	42	
Mammuthus primigenius Blumenbach – мамонт	43	
Mammalia indet.	4274	

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 12-04-00165).

ОЦЕНКА СКОРОСТИ РОСТА ЗУБОВ ПОЛЕВКИ-ЭКОНОМКИ (ARVICOLINAE, RODENTIA)

Ю.Э. КРОПАЧЕВА

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: полевка-экономка, рост зубов, тетрациклин.

Щёчные зубы полевки-экономки относятся к типу гипселодонтных зубов, которые характеризуются отсутствием корней и, как следствие, обладают постоянным ростом и стиранием. Во входящих углах на определенной высоте зуба откладывается цемент. Изучение скорости роста коренных зубов необходимо при исследовании онтогенетических преобразований формы и размеров моляров. То, что у полевки-экономки в постювенильном онтогенезе происходят изменения формы жевательной поверхности первого нижнего моляра (m1), было впервые установлено нами ранее (Кропачева, 2011).

Цель настоящей работы — оценить скорость роста первых нижних моляров и нижних резцов полевки-экономки из лабораторной колонии и сопоставить полученные результаты с литературными данными по другим видам грызунов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Рост коронки зуба в высоту оценивали путем введения тетрациклиновой метки. Антибиотики тетрациклинового ряда — витальные маркеры растущих участков костей и зубов. Тетрациклин вводили подкожно из расчета 20–25 мг/кг семи животным из лабораторной колонии в возрасте 2 и 3 месяца (Клевезаль, 1988). Через три дня после введения второй метки животных умерщвляли. Для изучения меток в резце готовили поперечный шлиф. В коренном зубе метка видна без пришлифовки. Метка откладывается в зубах в соответствии с расположением формирующихся тканей (Клевезаль, 1981). При исследовании зуба в ультрафиолетовом свете участки, которые росли в период циркуляции тетрациклина в организме, имеют желтую флуоресценцию. Часть зуба, образовавшаяся за месяц, расположена между базальными концами меток.

Скорость роста коронки в длину оценивали путем измерения длин прижизненных отпечатков жевательной поверхности m1 по методике Г.В. Оленева (1980). Исследовали животных из лабораторной колонии в возрастном интервале от 2 до 3 мес. Чтобы оценить возможное влияние тетрациклина на скорость роста зубов, сравнили две группы полевок: в качестве опытных использованы животные, которым вводили тетрациклиновую метку (7 особей); для контроля выбраны животные из тех же выводков, что и меченые животные (8 особей).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Скорость роста m1 составляет в среднем 0.088 мм (от 0.075 до 0.1 мм) в сутки, полное обновление зуба происходит в среднем за 1.8 мес. (от 46 до 65 дней). Эти результаты сопоставимы с литературными данными по росту зубов других видов грызунов, полученными с помощью тетрациклиновой метки (табл. 1), среди которых полевка-экономка попадает в группу некорнезубых полевок, у которых во входящих углах моляров откладывается цемент.

Скорость роста резцов составляет в среднем 0.64 мм (от 0.5 до 0.8) в сутки, а полное обновление зуба происходит за 35 дней (от 30 до 48). Среди других видов, для которых известны скорости прироста нижних резцов, полевка-экономка попадает в группу видов, роющих резцами (табл. 2).

Таблица 1. Прирост коронки первого нижнего коренного зуба в высоту у разных видов грызунов (по: Голенищев, Кенигсвальд, 1978)

Группа по наличию цемента	Вид	Скорость роста m1, мм/сут.	
	Корнезубые формы		
	Рыжая полевка	0.007	
	Некорнезубые формы		
Цемент во входящих углах есть	Большая полевка	0.078	
yinax ccib	Муйская полевка	0.078	
	Полевка-экономка	0.088	
	Китайская полевка	0.093	
	Копытный лемминг	0.121	
Цемента во входящих углах нет	Серебристая полевка	0.15	
Jivian noi	Степная пеструшка	0.17	

Таблица 2. Прирост нижнего резца у разных видов грызунов (по: Зубцова, 1983; Клевезаль, 1981)

Способ рытья	Вид	Скорость роста нижнего резца, мм/сут.
	Североамериканский дикобраз	0.25
Не роющие резцами	Морская свинка	0.31
	Закавказский хомяк	0.36
	Обыкновенная полевка	0.49
	Горный слепыш	0.56
	Прометеева полевка	0.61
Роющие резцами	Полевка-экономка	0.64
	Гофер Ботта	0.88
	Пластинчатозубая крыса	0.92
	Гигантский слепыш	1.14

Скорость роста коронки m1 в длину в опытной группе составила $0.0026~{\rm мm/cyr.}$, или $0.078~{\rm мm/mec.}$ (N=7,~SD=0.027). Различия в скорости прироста коронки в длину у животных из опытной и контрольной групп статистически незначимы, следовательно, введение тетрациклина не влияет на ростовые процессы зубов.

ВЫВОДЫ

1. Скорость роста первого нижнего коренного зуба составляет в среднем 0.088 мм/сут. Эти результаты сопоставимы с литературными данными по росту коренных зубов некорнезубых полевок, у которых во входящих углах моляров откладывается цемент.

- 2. Скорость роста резцов составляет в среднем 0.64 мм/сут., что сопоставимо с литературными данными по росту нижних резцов грызунов, роющих резцами.
- 3. Скорость роста коронки m1 в длину составляет в среднем 0.0026 мм/сут.

Автор благодарит за помощь в выполнении работы Н.Г. Смирнова, Е.А. Маркову, П.В. Рудоискателя, Е.Б. Григоркину, Г.В. Оленева, В.И. Стариченко и М.В. Модорова. Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 11-04-00426), Программы поддержки ведущих научных школ (НШ-5325.2012.4) и Программы УрО РАН (№ 12-С-4-1030).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- *Голенищев Ф.Н., Кенигсвальд В.* Скорость роста бескорневых зубов у Microtinae (Mammalia, Rodentia) // Функциональная морфология и систематика млекопитающих. Труды ЗИН. Л., 1978. Т. 79. С. 102−104.
- Зубцова Г.Е. Скорость роста резцов некоторых грызунов // Грызуны: Матлы VI Всесоюзного совещ. Л.: Наука, 1983. С. 152–154.
- *Клевезаль Г.А.* Формирование суточных слоев в дентине резцов у грызунов // Онтогенез, 1981. Т. 12, № 5. С. 443–452.
- *Клевезаль Г.А.* Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука, 1988. 288 с.
- Кропачева Ю.Э. Онтогенетические изменения размеров и формы жевательной поверхности моляров полевки-экономки Microtus oeconomus Pall. (Arvicolinae, Rodentia) // Экология: сквозь время и расстояние: Матлы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий», 2011. С. 104–107.
- Оленев Г.В. Прижизненное определение видовой принадлежности мышевидных грызунов по отпечаткам зубов // Зоол. журн., 1980. Т. 59, вып. 2. С. 294.

ПАЛИНОСТРАТИГРАФИЯ ВЕРХНЕПЛЕЙСТОЦЕН-ГОЛОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ

Р.Г. Курманов, Л.И. Алимбекова

Институт геологии Уфимского НЦ РАН, г. Уфа

Ключевые слова: палиностратиграфия, верхний неоплейстоцен, голоцен.

Цель работы — реконструкция основных этапов развития голоценовой и позднеплейстоценовой растительности в Южном Зауралье. Задачи: 1) анализ опубликованных и фондовых палинологических данных о флоре и растительности Южного Зауралья в голоцене и позднем плейстоцене; 2) сбор, мацерация и определение спорово-

пыльцевого состава образцов рыхлых отложений, отобранных из разрезов местонахождений «Ильчино» (р. Куруды), «Калкан-Тау» (р. Урал), «Равилево» (р. Бол. Кизил); 3) палиностратиграфическое расчленение изученных отложений и реконструкция основных этапов развития растительности Южного Зауралья в голоцене и позднем плейстоцене.

Ранее флора и растительность голоцена и плейстоцена восточного склона Южного Урала была фрагментарно описана Н.Н. Яхимович (1965) по разрезам в долинах рек Уй, Кумач, Урал, Большой Кизил, Зингейка. Более полные палинологические данные были получены Л.И. Алимбековой при изучении трех разрезов в долине р. Таналык (д. Хворостянское) (Danukalova et al., 2010).

Сотрудниками лаборатории геологии кайнозоя ИГ УНЦ РАН в разные годы проведен отбор образцов из пяти разрезов: 67 образцов из трех разрезов на правом берегу р. Куруды (пос. Ильчино) в 1995 г.; 24 образца из разреза на правом берегу р. Бол. Кизил (дер. Равилево) в 2001 г.; 15 проб из разреза на левом берегу р. Урал (пос. Калкан-Тау) в 2002 г. Лабораторная обработка проб проводилась по стандартной методике (Гричук, Заклинская, 1948). Спорово-пыльцевой анализ образцов из пос. Ильчино и Калкан-Тау был выполнен Л.И. Алембековой, из дер. Равилево — Р.Г. Курмановым. В результате анализа проб из пос. Ильчино получено 12 репрезентативных спорово-пыльцевых спектров; из дер. Равилево — 24, из пос. Калкан-Тау — 9.

По полученным данным, в позднем плейстоцене в степной зоне Южного Зауралья были распространены полынно-марево-разнотравные луга с березовыми колками. На стыке горно-лесной и лесостепной зон в данный временной промежуток произрастали сосново-еловые леса, а открытые пространства занимали полынно-марево-разнотравные луга. В голоцене на границе горно-лесной и лесостепной зон в лесах отмечено распространение широколиственных пород деревьев. В степной зоне увеличивается доля открытых пространствах, которые занимали разнотравно-полынно-маревые лугово-степные ассоциации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гричук В.П., Заклинская Е.Д. Анализ ископаемых пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. М.: Географгиз, 1948. С. 127–129.

Яхимович Н.Н. Антропогеновые отложения восточного склона Южного Урала // Антропоген Южного Урала. М.: Наука, 1965. С. 114–139.

Danukalova G.A., Osipova E.M., Yakovlev A., Kosintsev P. Palaeoenvironment of the bronze age settlement Tanalyk located in the Trans-Urals region (Russia) // Quaternary stratigraphy and paleontology of the Southern Russia: connections between Europe, Africa and Asia: Abstracts of the International INQUA-SEQS Conference. Rostov-on-Don: Southern Scientific centre RAS Press, 2010. P. 39.

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ДРЕВОСТОЕВ КОРЕННЫХ СОСНЯКОВ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА

И.Н. Кутявин

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар

Ключевые слова: Север, тайга, сосна, возрастная структура древостоя.

Знание возрастной структуры древостоев коренных лесов таежной зоны необходимо для оценки закономерностей формирования фитоценозов, процессов смены поколений и динамики их таксационных признаков. Отмечено, что возраст древесного яруса коренных сосняков во многом определяется частотой и интенсивностью проходящих по территории лесных пожаров. К настоящему времени на Европейском Северо-Востоке России коренные сосновые насаждения сохранились в основном на заповедных территориях. Длительные стационарные наблюдения за динамикой формирования сосновых насаждений и изменениями экологических факторов среды в условиях, исключающих антропогенное воздействие (заповедный режим), практически не проводились.

Цель данной работы— оценка возрастной структуры древостоев коренных сосняков различных типов на территории бассейна верховьев Печоры.

Исследования были выполненны в коренных сосняках предгорной и равнинной частей Печоро-Илычского биосферного государственного заповедника и его буферной зоны, расположенных в бассейне верхнего течения р. Печоры и ее притока р. Уньи. В различных типах сосняков было заложено 11 постоянных пробных площадей (ППП) размером 0.25–0.5 га. Сбор данных проводился согласно методическим указаниям (ОСТ 56–69–83). Возраст деревьев на ППП определяли при помощи кернов: 30–110 — у сосны, 10–15 — у сопутствующих древесных растений, и по 3–5 модельным деревьям. Анализ математической статистики проводили согласно И.И. Гусева (2002). Возрастную структуру оценивали по Г.Е. Комину и И.В. Семечкину (1970).

Исследуемые сосняки были представлены как чистыми, так и смешанными по составу древостоями. В древесном ярусе при доминировании сосны присутствуют ель, кедр, береза, редко — осина. Древостои III—Va классов бонитета, полнотой 0.5—0.9, с запасом ство-

ловой древесины от 92 до 367 м 3 /га. Максимальный возраст сосны в рассматриваемом регионе достигает 400 лет.

Статистические ряды распределения деревьев по классам возраста показывают, что средний возраст древостоев в сосняках бассейна верхней Печоры составляет от 124 до 277 лет. Среднее квадратичное отклонение изменяется от 19 до 107 лет. Так, в условно-разновозрастных сосняках CV возраста изменяется в пределах 10.5–13.1%, асимметрия (А) близка к нулю (-0.28 ... 0.25), эксцесс колеблется от -1.06 до 0.43. Для таких насаждений характерно равномерное, близкое к нормальному распределение деревьев по возрасту. При накоплении в древостоях старых или молодых деревьев \overline{CV} возраста увеличивается. В результате распределения деревьев по возрасту становятся асимметричными с положительной или отрицательной косостью. В относительно и абсолютно разновозрастных древостоях СУ возраста деревьев колеблется в пределах 25.1-39.4%, а в ступенчаторазновозрастных типах он варьирует — от 45.7 до 60.9%. Высокий коэффициент изменчивости возраста деревьев для данных типов возрастной структуры отмечен С.С. Зябченко (1984).

Отмечена довольно высокая связь между диаметром и возрастом деревьев в ступенчато-разновозрастных древостоях сосняков, в которых корреляционное отношение изменяется в пределах 0.75-0.93. В остальных типах эта связь изменяется от слабой до значительной (r=0.05-0.69).

Таким образом, древостои сосняков Приуралья имеют сложную возрастную структуру. В процессе развития древесный ярус может переходить из одного типа возрастной структуры в другой. Основным фактором, определяющим развитие сосняков, являются пожары. С увеличением разновозрастности и числа поколений в древостоях коэффициент варьирования (*CV*) возраста увеличивается от 10.5 до 60.9% В древостоях старовозрастных сосновых насаждений нами выявлено 4 типа возрастной структуры: относительно разновозрастные демутационных фаз динамики, условно-разновозрастные, абсолютно-разновозрастные и ступенчато-разновозрастные.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 10-04-00067).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гусев И.И. Моделирование экосистем. Архангельск: АГТУ, 2002. 112 с. *Зябченко С.С.* Сосновые леса Европейского Севера. Л.: Наука, 1984. 244 с. *Комин Г.Е., Семечкин И.В.* Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации // Лесоведение. 1970. № 2. С. 24–33.

ОСТ 56-69-83. Площади пробные лесоустроительные. Метод закладки. М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 1983. 60 с.

ГУМУС РАЗНЫХ ТИПОВ ПОЧВ КРАСНОУФИМСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

И.О. Матвеева

Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург

Ключевые слова: гумус, гуминовые кислоты, лесостепные почвы.

В западных предгорьях Среднего Урала близ г. Красноуфимска в подзону южной тайги бореально-лесной зоны вкраплен небольшой остров лесостепной растительности, получивший наименование Красноуфимской лесостепи (Горчаковский, 1967). Сложное геологическое строение территории, рельеф, климат объясняют разнообразие почвенного покрова и растительности. В качестве объектов исследования были выбраны разные типы почв из окрестностей г. Красноуфимска, формирующиеся в лесостепной зоне (серая лесная, дерновая и дерново-карбонатная), преобладающие на нераспаханных территориях лесостепи Свердловской области.

Цель настоящей работы — дать сравнительную характеристику гумуса почв разных типов, формирующихся на территории Красноуфимской лесостепи, изучить физико-химические показатели почв, оценить показатели гумусного состояния почв.

Значения pH водной вытяжки определяли pH-метром «АНИОН 4100», общий углерод — по Тюрину, групповой и фракционный состав гумуса — по методу Пономаревой-Плотниковой (1975). Магнитную восприимчивость определяли на каппометре Kappabrig KLY-2.

Дерново-карбонатная почва на известняках под степной растительностью и дерновая почва на некарбонатных породах под березовым сообществом имеют слабощелочную-щелочную реакцию среды, серая лесная почва, формирующаяся на некарбонатных породах под смешанным лесом, — варьирующую от слабокислой (в горизонте A,A,) до слабощелочной.

¹Значения магнитной восприимчивости дерново-карбонатной почвы, вскрытой разрезом и двумя прикопками, уменьшаются с глубиной, что связано с распределением органического вещества по почвенному профилю. Различия уровней магнитной восприимчивости в разрезах и прикопках дерновой и серой лесной почвы указывают на возможные локальные различия физико-химических условий их формирования на изучаемых участках.

Содержание общего органического углерода в дерново-карбонатной почве почти в 3 раза выше, чем в дерновой и серой лесной и составляет $12.57\pm1.38\%$ в дерновом горизонте. Почва степных ус-

ловий формирования характеризуется очень высоким содержанием гумуса, средней степенью гумификации и высоким содержанием гуминовых кислот, связанных с кальцием, фульватно-гуматным типом гумуса. Лесным почвам присуще низкое содержание гумуса, различная степень гумификации и среднее содержание черных гуминовых кислот, фульватно-гуматный тип гумуса.

Таким образом, для сравниваемых типов почв Красноуфимской лесостепи характерно формирование фульватно-гуматного типа гумуса и преобладание гуматов кальция среди гуминовых кислот.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горчаковский П.Л. Красноуфимская лесостепь — ботанический феномен Предуралья // Ботан. журн. 1967. Т. 52, № 11. С. 1574—1591.

Пономарева В.В., Плотникова Т.А. Гумус и почвообразование (методы и результаты изучения). Л.: Наука, 1980. 222 с.

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ БУКВИЦЫ ЛЕКАРСТВЕННОЙ (BETONICA OFFICINALIS L.) НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

В.В. Морилов

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: буквица лекарственная, внутривидовая изменчивость, морфологические и биохимические признаки, ценопопуляция, экоморфа.

Традиционным направлением биологических исследований является изучение внутривидовой изменчивости. Буквица лекарственная (Betonica officinalis L.), произрастая в естественных условиях практически по всему европейскому континенту и имея множество фармакологических свойств, обусловленных наличием в ней дубильных веществ, эфирных масел, витамина С и ряда других групп активных биоорганических соединений, издавна использовалась в медицине многих стран. Во Франции, Италии, Белоруссии она входит в национальные фармакопеи, а в России рассматривается как вид, перспективный для введения в государственную фармакопею (ГОСТ..., 1987). В восточной части ареала ее изменчивость практически не изучена.

Цель работы— провести сравнительный анализ биохимических, морфологических и биоэкологических особенностей вида *Betonica* officinalis в восточной части своего ареала в природе и в услови-

ях интродукции. Были поставлены следующие задачи: 1) изучить комплекс экотопических и ценотических условий произрастания *B. officinalis* на территории Среднего Урала; 2) изучить внутри- и межпопуляционную изменчивость морфологических и биохимических признаков *B. officinalis* в естественных условиях произрастания и при интродукционном эксперименте; 3) выявить у *B. officinalis* маркерные признаки для прогноза содержания дубильных веществ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Нами было изучено 16 ценопопуляций из лесной и лесостепной зон Среднего Урала на территории Свердловской области общей численностью около 500 особей. Для каждой ценопопуляции по стандартной методике указан тип почвы и составлены геоботанические описания. Часть особей природных популяций использована для создания в 2010—2011 гг. на территории Ботанического сада УрО РАН модельных популяций.

С помощью шкалы Д.Н. Цыганова (1983) на основе методики С.В. Фёдоровой (2007, 2008) для каждой ценопопуляции определены фитоценотический индекс влажности почвы (RHS), фитоценотический индекс богатства почвы доступным азотом (NtRS) и фитоценотический индекс кислотности почвы (RcS). В качестве примера ниже приведена формула расчета одного из индексов:

$$RHS = \frac{\sum a - \sum b}{\sum (a+b+c)},$$

где RHS — фитоценотический индекс влажности почвы; a — покрытие (в баллах от 1 до 9) гигрофитов и субгигрофитных видов; b — покрытие ксерофитных и субксерофитных видов; c — покрытие видов с широкой экологической амплитудой в режиме влажности почвы по шкале Д.Н. Цыганова (1983).

Все девять ценопопуляций лесной зоны имеют более высокий фитоценотический индекс влажности почвы ($-0.074 \dots 0.440$), чем популяции лесостепной зоны ($-0.712 \dots -0.098$).

Нами также проведены измерения ряда морфологических признаков особей ценотических и модельных популяций вида (различные морфологические параметры листовой пластинки и соцветий, а также их метамерных элементов, опушение листьев, выраженность антоциана у стебля и листьев и т.д.). При анализе изменчивости признаков метамерных элементов была использована программа Radical (Неуймин, 1991; Неуймин и др., 2007).

Дубильные вещества у данного вида по концентрации и практической ценности являются одной из основных групп биологически активных веществ. Их содержание в листьях растения определяли по методу Левенталя-Курсанова.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В таблице приведены результаты измерений основных морфологических и биохимических признаков ценопопуляций. По ряду признаков получена дифференциация особей по зональной приуроченности. Установлено, что особи лесных ценопопуляций имели большую длину соцветий и большие значения соотношения длины соцветия к ширине, более низкие значения отношения длины к ширине и более низкие значения формфактора верхних стеблевых листьев, имели более низкое содержание дубильных веществ.

Таблица. Некоторые морфологические и биохимические признаки буквицы лекарственной из ценопопуляций Среднего Урала

П	Зоны Сред	днего Урала	Отношение Фишера	
Признак	Лесная	Лесостепная		
Длина соцветий, см	5.40±0.12*	4.66±0.11	F(1, 338)=20.2; p=0.00001	
Соотношение длины и ширины соцветий	4.10±0.08	3.80±0.07	F(1, 305)=7.1; p=0.00817	
Соотношение длины и ширины пластинки верхних стеблевых листьев	2.85±0.04	3.18±0.04	F(1, 334)=31.8; p<<0.05	
Содержание в листьях дубильных веществ, %	5.34±0.12	6.14±0.18	F(1, 223)=13.3; p=0.00033	
Пигментация листьев и стеблей	Часто присутствует, нередко сильно выражена	Присутствует редко, если выражена, то всегда слабо	_	
Форма края листовой пластинки верхних стеблевых листьев	Городчатая, чаще с тупыми на концах зубчиками	Городчатая, чаще с более острыми зубчиками	_	

^{*}Приводятся средние значения $\pm SE$.

У особей природных и модельных популяций также исследована изменчивость морфологических и биохимических признаков в течение двух лет (2010—2011 гг.). Наибольшая межгодичная изменчивость отмечена по накоплению дубильных веществ. В листьях особей природных и модельных популяций наблюдается снижение накопления дубильных веществ от 2010 к 2011 г., что вероятно связано с различием погодных условий периода вегетации (средняя температура периода вегетации в 2011 г. была ниже примерно на 2°С, а количество осадков выше примерно в 1.6—1.7 раза).

Лесные популяции отличались от лесостепных более длинными побегами и большей средней длиной основания зубчика верхних

стеблевых листьев. Установлено, что дубильных веществ больше содержат листья особей, у которых меньше длина побега (R=-0.46; p<<0.05) и средняя длина основания зубчика (R=-0.45; p<<0.05).

При анализе изменчивости признаков метамерных элементов также получена дифференциация особей по зональной приуроченности. В частности, выявлены различия комбинаторики признаков метамерных элементов соцветий. Самым дифференцирующим параметром метамеров оказалась площадь ортогональной проекции сросшихся чашелистиков, что, в частности, визуально выражается в том, что соцветия особей лесостепной зоны в большей степени сужены от основания к верхушечной части. Кластерный анализ комбинаций параметров и признаков метамеров соцветий особей ценопопуляций лесной и лесостепной зон показал наличие соответствующих каждой из зон двух самостоятельных кластеров с межгрупповой дистанцией по квадрату Евклидова расстояния в 0.162 (метод кластеризации — дальнего соседа).

Таким образом, в результате изучения внутривидовой изменчивости *В. officinalis* на Среднем Урале были выделены две экоморфы — лесная и лесостепная. Особи лесных ценопопуляций имели более длинные побеги, более длинные и узкие, практически не суженные в верхней части соцветия и более широкие верхние стеблевые листья с большей средней длиной основания зубчика. Установлено, что листья особей лесных ценопопуляций накапливают меньше дубильных веществ. Обнаружена тенденция увеличения содержания дубильных веществ в листьях особей с уменьшением средней длины основания зубчика и длины побега.

Работа выполнена при поддержке программ межрегиональных и межведомственных фундаментальных исследований с СО РАН (проект № 12-C-4-1028).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

ГОСТ 24027.280 — Государственная фармакопея. Вып. 1. М., 1987. С. 286—287. Неуймин С.И. Система изменчивости эфиопской пшеницы (*Triticum aethiopicum* Jakubz.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1991. 20 с.

Неуймин С.И., Шавнин С.А., Монтиле А.И. Модель сжатия совокупности эпигенетических признаков растений в виде интегрального показателя // Математическая биология и биоинформатика. 2007. Т. 2, № 1, С.154–159.

- Фёдорова С.В. Морфоструктура ценопопуляций Fragaria vesca L. (Rosaceae) в разных эколого-фитоценотических условиях // Современные проблемы ботаники: Мат-лы конф., посвящ. памяти В.В. Благовещенского. Ульяновск: УлГПУ, 2007. С. 311–319.
- Фёдорова С.В. Структура и организация популяций ряда наземно-ползучих растений в разных эколого-фитоценотических условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2008. 23 с.
- *Цыганов Д.Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойношироколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 197 с.

КОЭВОЛЮЦИЯ ВИРУСА И ЕГО ПЕРЕНОСЧИКА В ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ (НА ПРИМЕРЕ КЛЕЩЕВОГО ЭНЦЕФАЛИТА)

Т.А. Мухачева

Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург

Ключевые слова: Ixodes persulcatus, вирус клещевого энцефалита, гаплотипы, филогенетические сети, коэволюция.

Устойчивость природных очагов клещевых инфекций обеспечивается сложной системой взаимодействий между переносчиком, возбудителем и позвоночными животными — резервуаром инфекции. Прокормители клещей — самое вариабельное звено этой триады (более 200 видов млекопитающих и птиц), вследствие этого ключевым элементом, определяющим свойства вирусной популяции, является клещ. Известно, что переносчиком каждого из вирусов комплекса клещевого энцефалита может быть только один вид клещей рода *Ixodes*.

На основе молекулярно-генетических данных вирус клещевого энцефалита (ВКЭ) подразделяется на 3 субтипа: европейский, сибирский и дальневосточный (Ecker et al., 1999), первый из которых переносится клещами *Ixodes ricinus* (L., 1758), два других — *I. persulcatus* (Schulze, 1930). Вопрос о причинах формирования сибирского и дальневосточного субтипов при условии циркуляции в популяциях одного вида переносчика до сих пор не решен. На наш взгляд, наиболее вероятной гипотезой является наличие внутривидовой изменчивости *I. persulcatus*, приводящей к необходимости адаптации вируса к разным популяциям переносчика.

Цель настоящего исследования — выявить молекулярно-генетическими методами возможные коэволюционные связи между вирусом клещевого энцефалита и его переносчиком — клещом *I. persulcatus*. Были поставлены следующие задачи: 1) изучить генетическую структуру популяций клещей *I. persulcatus* на территории России на основе изменчивости гена цитохромоксидазы (*COI*); 2) изучить генетическую структуру популяций ВКЭ на всем ареале (по экспериментальным и литературным данным); 3) проанализировать полученные для вируса и клеща данные, установить наличие или отсутствие связи между ними.

МАТЕРИАЛ И МЕТОЛЫ

Для анализа генетической структуры ВКЭ использовали аминокислотные последовательности фрагмента гена E, полученные

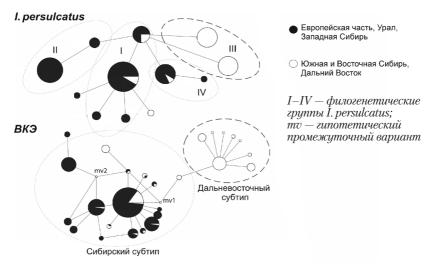
в лаборатории молекулярной генетики УрФУ с 2007 г., а также доступные в международной базе данных GenBank (всего около 900 последовательностей). Изучение генетической структуры *I. persulcatus* основано на нуклеотидных последовательностях фрагмента митохондриального гена цитохромоксидазы (*COI*) 119 особей, собранных с 2008 по 2011 г. на территории Северо-Запада России, Урала, Западной, Южной (Алтай) и Восточной Сибири, а также Дальнего Востока. В работе использовались стандартные молекулярно-генетические методы: выделение ДНК, постановка ПЦР, секвенирование (генетический анализатор АВІ Prism 310). Для визуализации генетической структуры на основе полученных последовательностей были построены сети гаплотипов с помощью программы Network 4.6.1.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Вариабельность популяций клещей *I. persulcatus* по фрагменту гена *COI* (1175 п.н.) составила 2.64% и позволила выделить 4 филогенетические группы гаплотипов: I (45.28%) — встречается на всей изучаемой территории от Сахалина до Санкт-Петербурга; II (19.81%) — ограничивается территорией Урала и Западной Сибири; третья III (19.81%) — характерна для Сахалина, Южной и Восточной Сибири; IV (11.32%) — встречалась преимущественно на территории Урала, за исключением последовательностей из Сахалина и Кировской области. Сеть гаплотипов *COI I. persulcatus* наглядно показывает неравномерность их географического распределения (рис. 1). Так, географически и генетически обособлена III группа гаплотипов, не встречающаяся западнее Алтая.

Исследование генетической структуры ВКЭ на основе аминокислотных последовательностей показало, что все изоляты четко подразделяются на 3 группы, соответствующие субтипам в общепринятой классификации (европейский, сибирский, дальневосточный). При этом если изменчивость внутри субтипа на уровне последовательности белка ограничивается отдельными аминокислотными заменами, то для формирования нового субтипа, как правило, необходим каскад из нескольких аминокислотных замен без сохранения промежуточных вариантов (см. рис. 1 — европейский субтип не показан). Вероятно, это связано с адаптацией к новому виду (либо к внутривидовому варианту) переносчика.

Принимая во внимание специализацию возбудителя к определенному переносчику, можно предположить два сценария при случайном попадании вируса в нетипичного переносчика: неэффективное размножение (либо его отсутствие) вируса с последующей элиминацией из популяции, либо (что является крайне редким событием) приспособление путем быстрого накопления точечных мутаций, ключевых для адаптации к новой окружающей среде. Явление приобретения возбудителем способности распространяться в популяции нового хозяина/переносчика называется «host jump» или «host



Puc. 1. Сети гаплотипов для I. persulcatus и ВКЭ. Площадь кругов пропорциональна числу изолятов, прямые линии соответствуют нуклеотидным/аминокислотным заменам.

switch» (Woolhouse et al., 2005) и может приводить к появлению новых инфекций вследствие смены генетических свойств возбудителя.

В случае трансмиссивных инфекций именно смена переносчика может служить ключевым фактором в эволюции вирусов. Так, есть все основания полагать, что в эволюции ВКЭ имели место два эволюционных скачка — при адаптации к разным популяциям *I. persulcatus*, обитающих в Восточной (III группа гаплотипов) и Западной Сибири (остальные группы), что привело к формированию дальневосточного и сибирского субтипов соответственно, а затем — к клещам *I. ricinus*, в результате чего образовался европейский субтип (рис. 2).

Выявить коэволюционные связи на основе сравнения полученных данных сложно из-за недостаточной выборки, однако мы можем наблюдать внутривидовую вариабельность *I. persulcatus*, косвенно свидетельствующую о возможности дивергентной эволюции вируса.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 12-04-31263).

ВЫВОДЫ

Популяции клещей I. persulcatus генетически неоднородны и могут быть подразделены на 4 группы.

Наблюдаются закономерности в географическом распределении генетических вариантов вируса и групп гаплотипов клещей.

Наиболее вероятная схема эволюции ВКЭ -2 эволюционных скачка, сопровождающихся формированием 3 субтипов.

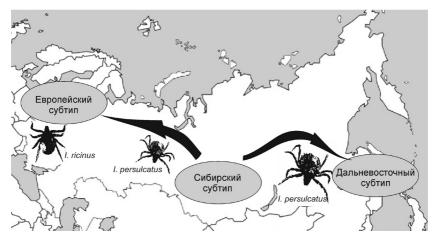


Рис. 2. Предполагаемая схема формирования субтипов вируса клещевого энцефалита при адаптации к новому переносчику.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ecker M., Allison S.T., Meixner T., Heinz F.X. Sequence analysis and genetic classification of tick-borne encephalitis viruses from Europe and Asia // J. Gen. Virol. 1999. V. 80 (Pt 1). P. 179–185.

Woolhouse M.E., Haydon D.T., Antia R. Emerging pathogens: the epidemiology and evolution of species jumps // Trends Ecol. Evol. 2005. V. 20. № 5. P. 238–244.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АНАЛИЗА КОНЕЧНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В КОМПЛЕКСЕ С МЕТОДОМ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ ДЛЯ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОГО АНАЛИЗА ОСОБЕННОСТЕЙ ЧЕРЕПА ПЕСЦОВ (VULPES LAGOPUS L., 1758) КОМАНДОРСКИХ ОСТРОВОВ

О.Г. Нанова*, М. Проа**, А.А. Евтеев*

* Московский госуниверситет им. М.В. Ломоносова ** Hull York Medical School, York, UK

Ключевые слова: анализ конечных элементов, островные популяции.

Песцы Командорских островов (подвиды *Vulpes lagopus seme-novi* Ognev, 1931 на острове Медный и *V. l. beringensis* Merriam, 1902 на острове Беринга) изолированы от материковых популяций (*V. l.*

lagopus L., 1758) незамерзающей акваторией Берингова моря на краю ареала в необычных для песцов условиях в течение эволюционно значимого времени (Goltsman et al., 2005; Dzhikiya et al., 2007). Показано, что песцы Командорских островов генетически значительно отличаются (как по ядерной, так и по митохондриальной ДНК) от материковых песцов (Geffen et al., 2007). Оценочное время изоляции составляет около 10 тыс. лет (Dzhikiya et al., 2007). Материковые песцы, по-видимому, представляют собой единую популяцию со слабо выраженной генетической (Dalén et al., 2005) и морфологической (Нанова, 2010) структурами на всем циркумполярном ареале благодаря склонности этих животных к дальним миграциям.

На Командорских островах песцы изолированы в необычных для них условиях, в частности здесь сильно отличается кормовая база: в материковой тундре в летнее время основным кормовым ресурсом являются грызуны (лемминги родов Lemmus и Dicrostonyx и полевки родов Microtus и Clethrionomys) (Гептнер, Наумов, 1967), а на островах — морские птицы, в основном глупыш Fulmarus glacialis, составляющий около 90% в рационе песца (Загребельный, 2000; Гольцман и др., 2010). На о. Медный грызуны отсутствуют, на о. Беринга в конце XIX в. была завезена красная полевка Clethrionomys rutilus Pal., 1779 (Ильина, 1950; Загребельный, 2000), но она здесь является для песца только дополнительным кормом, тогда как основным пищевым объектом остается глупыш. На о. Медный в историческое время (до 70-х годов прошлого века) значительную роль в рационе песца играли северные морские котики Callorhinus ursinus L., 1758; песцы добывали их новорожденных детенышей, собирали падаль и плаценты на лежбище (Челноков, 1970). На о. Беринга и в настоящее время иногда можно наблюдать такое фуражировочное поведение песцов на лежбищах северных морских котиков.

В зимнее время материковые песцы также питаются грызунами, добывая их из-под снега. Некоторые особи могут следовать за бельми медведями *Ursus maritimus* Phipps, 1774, питаясь остатками их добычи. Зимним кормом островным песцам служат в основном погибшие и умирающие на берегу каланы *Enhydra lutris* L., 1758, чья смертность в зимний период велика. Следует отметить, что на Командорских островах отсутствуют крупные хищники, которые могли бы разделывать туши крупных морских млекопитающих (ластоногих, выброшенных на берег китообразных), как это происходит в материковой части ареала песца.

Многочисленные исследования показали, что песцы Командорских островов сильно отличаются морфологически от материковых (Цалкин, 1944; Пузаченко, Загребельный, 2008; Нанова, 2008, 2010): они крупнее материковых и отличаются от них формой черепа. Череп островных песцов относительно шире в ростральной части, особенно

в области хищнических зубов. Скуловые дуги черепа островных песцов шире расставлены и имеют более высокое основание.

Функциональные аспекты морфологических особенностей черепа песцов Командорских островов не исследовались. Целью нашей работы было сравнение биомеханических особенностей черепов разных популяций песцов.

Мы попытались ответить на следующий вопрос: являются ли наблюдаемые отличия формы черепа песцов Командорских островов от материковых песцов функционально значимыми либо произошедшие изменения в форме черепа случайны (т.е. возникли вследствие дрейфа генов и эффекта основателя) и не несут никакой биомеханической выгоды?

Наша нулевая гипотеза заключается в том, что морфологическая эволюция островных песцов носила адаптивный характер к сильно отличающейся кормовой базе острова, а именно к необходимости питаться в среднем более крупными объектами (глупыш) и разделывать более жесткие объекты (шкура морских млекопитающих). Если мы покажем, что черепа песцов Командорских островов имеют биомеханические преимущества по сравнению с черепами материковых, мы можем обсуждать сценарий, предлагаемый нулевой гипотезой. Альтернативная гипотеза заключается в том, что изменения размеров и формы черепа на островах носили чисто случайный ненаправленный характер. Это утверждение будет верно, если будет показано, что черепа командорских песцов не отличаются по своим биомеханическим свойствам от черепов материковых, либо имеют менее выгодные биомеханические свойства.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Мы решали поставленную задачу с использованием комбинации метода компьютерного моделирования (анализа конечных элементов) и методов геометрической морфометрии (Cox et al., 2011; O'Higgins et al., 2011).

Анализ конечных элементов (finite element analysis, FEA) — это метод биомеханики, который позволяет оценивать нагрузки и деформации на компьютерной модели объекта, возникающие в результате воздействия на него внешних сил. Этот метод состоит в разбиении объекта на большое число конечных элементов (finite elements), образующих сеть (mesh); смещение узлов (nodes) этих элементов и их растяжение, возникающие в результате воздействия заданных в модели сил, оценивается в анализе.

Анализ конечных элементов — это инженерный метод, кроме того, он широко используется в ортопедии. В последние годы делаются попытки применять его в зоологии и антропологии (Panagiotopoulou, 2009), например, для реконструкции диеты ископаемых гоминид

(O'Higgins et al., 2011) или сопоставления эффективности жевательного аппарата у грызунов (Сох et al., 2011), имеющих разные типы жевательной мускулатуры. При использовании этого метода делается предположение, что чем меньшие деформации испытывает анализируемая модель, тем более приспособленной к заданным в модели условиям является исследуемая конструкция.

Поскольку этот метод все еще остается очень времяемким, работая с ним, приходится иметь дело с единичными объектами, а не с выборками, поэтому сначала мы выбрали по наиболее среднему экземпляру одного пола и возраста из каждой популяции, основываясь на линейных промерах черепа (были взяты взрослые самцы). Изображения были получены с помощью рентгеновской компьютерной томографии. Толщина среза составляет 0.67 мм, общее число срезов на томограмму — от 431 до 463. Затем мы произвели сегментацию этих трехмерных изображений, т.е. выделение нужных нам тканей на изображении, отделение их от «шума» (например, подставки, на которой находится объект) и перевод их в векторный формат. Программа Атіга позволяет полуавтоматически, используя цветовые характеристики, выделять нужные ткани.

Все следующие за сегментацией операции с моделями были произведены с использованием программного обеспечения VoxFE.

Мы выполнили меширование, т.е. разбиение наших компьютерных моделей черепа на воксели — объемные пиксели кубической формы. Длина стороны вокселя в нашем случае составляет 0.4 мм, каждая модель включала от 520 859 до 620 627 вокселей.

Затем мы задали свойства тканей, взятые из литературы (http://www.biomesh.org/materials). В нашей работе использованы монолитные модели, т.е. для всего черепа в целом, включая зубы, задавались одинаковые свойства тканей — свойства плоской кости. Это было сделано с учетом методической работы, проведенной в лаборатории сравнительной анатомии профессора О'Хиггинса (Йорк, Великобритания), в которой было показано, что при любой дробности модели направление и сила различий между ними сохраняются. Тем не менее при таком подходе мы можем анализировать распределение нагрузок на костях черепа, но не зубах. Мы задали следующие свойства ткани: Модуль Янга (Young's modulus) — эластичность (устойчивость эластичного материала к деформациям) — 17 GPa; соотношение Пуассона (Poisson's ratio) — изменение ширины материала при заданном изменении длины — 0.3.

Далее в программе VoxFE мы моделировали действие двух главных аддукторов нижней челюсти — жевательной *m. temporalis* и височной *m. masseter* мышц, не рассматривая их деление на доли, а учитывая общую результирующую действия для каждой мышцы. Места крепления этих мышц были взяты из литературы, а также оценены по точкам крепления, заметным на костях черепа и нижней

челюсти. Максимальная сила сокращения каждой мышцы была оценена через произведение максимальной площади поперечного сечения мышцы (cross-sectional area) и внутренней силы (intrinsic force) волокон мышцы (Christiansen, Adolfssen, 2005). Оценка максимальной поперечной площади сечения мышцы производилась на костном материале (Christiansen, Adolfssen, 2005).

Мы анализировали два режима: захват добычи — билатеральный укус премолярами и резцами и разделка добычи — унилатеральный укус одной (левой) стороной, хищническим зубом. Соответственно мы указали точки укуса и рассчитали силу укуса в заданных точках. В результате были получены карты распределения деформаций на черепе для каждой модели. Все карты были шкалированы на 400 N (средняя оценочная сила укуса песца) для того, чтобы модели черепов, различающиеся по размеру, были сопоставимы друг с другом. Карты распределения деформаций анализировали визуально.

Для количественной оценки степени деформаций черепа и мест локализации этих деформаций мы использовали методы геометрической морфометрии (O'Higgins et al., 2011). Точки (landmarks) расставляли на моделях в исходном состоянии (всего использовали 50 точек, из них 6 несимметричных), затем запускали модель, которая в результате укуса деформировалась, и экспортировали в отдельный файл новые координаты уже деформированной модели. Таким образом мы получали координаты исходного и деформированного черепа и, используя методы геометрической морфометрии, могли анализировать изменчивость форм.

Деформации черепа, которые происходят при жевании, как правило, намного меньше различий между популяциями, поэтому это сложно отразить на графике. Чтобы получить распределения со всеми формами, мы рассчитали среднюю форму для недеформированных черепов (mean unloaded shape), а затем разницу для каждой популяции между недеформированной (unloaded shape) и деформированной формами (loaded shape) и прибавили эту разницу (residuals) к значению, соответствующему средней форме. Затем для трех таким образом скорректированных значений и усредненной формы провели прокрустов анализ и анализ главных компонент. Эти операции были выполнены в программе Morphologika.

Мы рассчитали в программе VoxFE силу укуса для каждой анализируемой модели, суммируя значения всех нагрузок в фиксированной точке (точке укуса).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Направление и сила деформации черепов песцов с о. Медный и о. Беринга более сходны между собой, чем с материка (рисунок).

На рисунке представлены результаты анализа в режиме разделки добычи (унилатеральный укус), для билатерального укуса

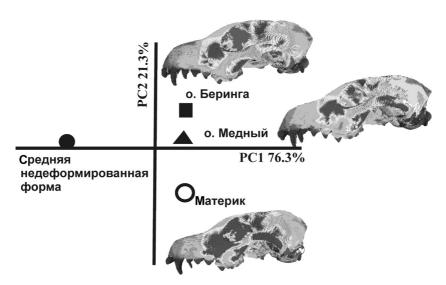


Рисунок. Распределение деформированных форм и усредненной недеформированной формы в пространстве первых двух главных компонент (PC) и соответствующие этим формам карты распределения нагрузок (VonMiseStrain) на черепах песцов разных популяций: более темным цветом обозначены более сильные нагрузки, более светлым цветом — более слабые (максимальное значение нагрузок 0.0007 microstrain, минимальное — 0.0).

результаты аналогичны. Как видно из карт распределения деформаций, модель для черепа материкового песца испытывает большие деформации по сравнению с островными популяциями. Основные различия между материковой и островными популяциями в распределении нагрузок на череп приходятся на скуловую дугу, ростральную часть и орбитальную область.

Максимальная сила укуса у командорских популяций больше (460 N-для о. Беринга, 442 N-для о. Медный), чем у материковой (372 N). Анализ чувствительности ($sensitivity \ analysis$) показал, что сила укуса линейно изменяется в зависимости от вводимых в модель значений сил мышц, поэтому в этом случае разница в силе укуса нечувствительна к изменениям данного параметра.

Нами показано, что при работе в равных условиях (одинаковая ориентации мускулатуры, т.е. угол отвода нижней челюсти задан одним и тем же для всех моделей; пропорциональные мышечные нагрузки) модели черепов песцов Командорских островов испытывают меньшие деформации и способны развивать большую силу укуса по сравнению с моделью черепа материкового песца. На основании

этих результатов мы можем сделать вывод о том, что произошедшие в черепе песцов Командорских островов за время изоляции изменения делают их черепа биомеханически более прогрессивными по сравнению с черепами материковых песцов. Это проявляется как в увеличении размеров черепа, так и в изменении его пропорций. Мы предполагаем, что возникновение биомеханических преимуществ можно считать адаптацией островных популяций песцов к питанию более крупными по сравнению с грызунами жертвами, а также животными с прочными кожными покровами, в частности поедать трупы морских млекопитающих. Таким образом, наши предварительные результаты свидетельствуют в пользу предложенной нулевой гипотезы, предсказывающей, что морфологические изменения песцов на Командорских островах были адаптивны, а не носили лишь случайный характер.

Однако для подтверждения этих результатов, полученных с использованием методов компьютерного моделирования, необходимы дальнейшие исследования. С одной стороны, требуется усложнение моделей, что включает сегментацию разных типов тканей, включение других жевательных мышц в анализ, а также анализ моделей при разной ориентации мышц, т.е. при разных углах отвода нижней челюсти, с другой — для анализа внутривыборочной изменчивости и сопоставления ее с межвыборочной необходимо создание выборок простых моделей черепов разных популяций песцов.

ВЫВОДЫ

- 1. Форма черепов песцов Командорских островов позволяет при захвате добычи и при ее разделке испытывать меньшие нагрузки и развивать большую силу укуса по сравнению с черепами песцов материковых популяций. Особенно это заметно в местах, которые наиболее отличают череп островных песцов от материковых: скуловые дуги, верхняя челюсть в области хищнических зубов.
- 2. Мы предполагаем, что наблюдаемые различия между популяциями в размерах и форме черепа могли сформироваться в результате адаптивной эволюции командорских песцов к необычной кормовой базе островов.

Авторы выражают благодарность проф. П. О'Хиггинсу и док. Л. Фиттон (HYMS, York, UK). Работа выполнена при поддержке грантов Президента РФ (МК-1681.2012.4), Королевского общества (The Royal Society UK) Великобритании (JP 100455) и РФФИ (№ 12-04-31013).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гептнер В.Г., Наумов Н.П. Млекопитающие СССР. М.: Высшая школа, 1967. Т. 2., ч. 1. 1003 с.

Гольцман М.Е. Нанова О.Г., Сергеев С.Н., Шиенок А.Н. Использование кормовых ресурсов репродуктивными семьями песцов (*Alopex lagopus semenovi*

- Ognev 1931; MAMMALIA: Canidae) на о-ве Медный (Командорские о-ва) // Зоол. журн. 2010. Т. 89, № 10. С. 1246–1263.
- *Загребельный С.В.* Экология питания двух подвидов песцов Командорских островов: о. Беринга (*Alopex lagopus beringensis* Merriam 1902) и о. Медного (*A.l. semenovi* Ognev 1931; *Carnivora, Canidae*) // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 5. С. 595–697.
- Ильина Е.Д. Островное звероводство. М.: Международная книга, 1950. 302 с. Нанова О.Г. Анализ изменчивости щечных зубов трех видов псовых (МАМ-MALIA: Canidae) методами стандартной и геометрической морфометрии // Сборник трудов Зоологического музея МГУ, 2008. Т. 49. С. 413–427.
- *Нанова О.Г.* Возрастная изменчивость морфометрических признаков черепа материкового песца (*Alopex lagopus lagopus*) и песца командорских островов (*A. l. beringensis, A. l. semenovi*; MAMMALIA: Canidae) // Зоол. журн. 2010. Т. 89, № 7. С. 871–881.
- *Пузаченко А.Ю., Загребельный С.В.* Изменчивость черепа песцов (*Alopex lagopus*, CARNIVORA, Canidae) Евразии // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 9. С. 1106–1123.
- *Цалкин В.И.* Географическая изменчивость в строении черепа песцов Евразии // Зоол. журн. 1944. Т. 23, № 4. С. 156–169.
- Челноков Ф.Г. О взаимоотношениях песцов и детенышей котиков // Вопросы географии Камчатки. 1970. №6. С. 151–158.
- Cox P.G., Fagan M.J., Rayfield E.J., Jeffery N. Finite element modelling of squirrel, guinea pig and rat skulls: using geometric morphometrics to assess sensitivity // J. Anatomy. 2011. V. 219. P. 696–709.
- Christiansen P., Adolfssen J.S. Bite forces, canine strength and skull allometry in carnivores (Mammalia, Carnivora) // J. Zool. Lond. 2005. V. 266. P. 133–151.
- Dalén L., Fuglei E., Hersteinsson P. et al. Population history and genetic structure of a circumpolar species: the arctic fox // Bio. J. Linnean Soc. 2005. V. 84. P. 79–89.
- Dzhikiya E.L., Kolesnikov A.A., Chudakova D.A. et al. Genetic Polymorphism of Commander Islands Polar Foxes Alopex lagopus semenovi Ognev, 1931 and Alopex lagopus beringiensis Merriam, 1902 // Rus. J. of Genetics. 2007. V. 43, № 9. P. 1032–1037.
- Geffen E., Waidyaratne S., Dalén L. et al. Sea ice occurrence predicts genetic isolation in the Arctic fox // Molecular Ecology. 2007. V. 16. P. 4241–4255.
- Goltsman M.E., Kruchenkova E.P., Sergeev S.N. et al. «Island syndrom» in a population of Arctic fox (*Alopex lagopus*) from Mednyi Island // J. Zool. Lond. 2005. V. 267. P. 405–418.
- http://www.biomesh.org/materials FEA in Biology, Materials page.
- O'Higgins P., Cobb S.N., Fitton L.C. et al. Combining geometric morphometrics and functional simulation: an emerging toolkit for virtual functional analyses // J. Anatomy. 2011. V. 218. P. 3–15.
- Panagiotopoulou O. Finite element analysis (FEA): Applying an engineering method to functional morphology in anthropology and human biology // Ann. of Human Biology. 2009. V. 36, № 5. P. 609–623.

ЛОКАЛЬНАЯ ПОЗДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВАЯ ФАУНА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ИЗ ПЕЩЕРЫ СЫРТИНСКАЯ, ЮЖНОЕ ЗАУРАЛЬЕ

И.П. Новоселова*, Е.А. Кузьмина**

*Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург

Ключевые слова: Зауралье, мелкие млекопитающие, поздний плейстоцен.

Настоящая работа продолжает цикл многолетних исследований фаун мелких млекопитающих (ММ) Южного Зауралья конца позднего плейстоцена из модельного объекта пещеры Сыртинская (Киzmina, 2009). Район исследований в позднем плейстоцене располагался далеко от покровных оледенений и характеризовался аридными условиями. Из элементарного образца (Смирнов, 2006) — квадрат Б, слой III, горизонт 15 (глубина залегания 110–120 см от поверхности отложений) определено 1234 ископаемых остатка. Участие каждого таксона (кроме Sorex sp., Microtus sp.) в структуре животного населения рассчитывали по максимальному числу одноменных зубов (Q_{max}), сумму которых брали за 100%. Доли степной и желтой пеструшек рассчитывали по числу первых нижних моляров (Струкова, 2002).

Определено 13 таксонов ММ, принадлежащих к 3 отрядам: Insectivora, Lagomorpha, Rodentia (Павлинов и др., 2002) (см. таблицу). Видами-доминантами в фауне являются полевка-экономка и степная пеструшка, содоминанты — желтая пеструшка и узкочерепная полевка, обычные виды — серый хомячок и степная пищуха, редкие виды — суслик большой, сурок, тушканчик большой, тарбаганчик, хомячок Эверсманна.

Полученные данные позволяют разграничить 2 разновозрастных периода внутри конца позднеплейстоценового времени. Слой III характеризует этап значительного увеличения доли мезофильных элементов в фаунах ММ Южного Зауралья за счет околоводного вида — полевки-экономки (27%). В более древнем слое IV доля полевки-экономки не превышала 3–4%. В то же время исследуемая фауна относится к ранее описанному позднеплейстоценовому степному типу фаун ММ (Струкова, 2002; Кигтіпа, 2009) с доминированием степной группы видов — 49.3%, и значительной долей полупустынных видов — 24.2%.

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

Таблица. Характеристика материала в локальной фауне 15 горизонта (квадрат Б, слой III) пещеры Сыртинская

Верхни коренные з			1	ижни		Всего	Q _{max}	Доля,	
	M1	M2	МЗ	m1	m2	m3		~max	%
	Insectivora								
Sorex sp.	_	_	_	2 промежу- точных; 3 моляра		5	_	-	
		L	agomo	orpha					
Ochotona pusilla – пищуха степная		верхн 24 – М		9 них (р4 –		3	23	3	1.37
			Rođei	ntia					
Spermophilus cf. major – суслик большой	_	_	_	1 в	нижни	й	1	1	0.46
<i>Marmota</i> sp. – сурок	_	1	_	_	_	_	1	1	0.46
Allactaga major – тушканчик большой	_	_	_	_	1	_	1	1	0.46
Pygeretmus pumilio – тарбаганчик	_	1	_	_	_	_	1	1	0.46
Cricetulus migratorius – хомячок серый	1	1	1	6	4	2	15	6	2.74
Allocricetulus eversmanni – хомячок Эверсманна	1	_	-	1	1	1	4	1	0.46
Lagurus lagurus — пеструшка степная	39	51	44	57	73	66	330	57	26.03
Eolagurus luteus – пеструшка желтая	57	55	52	52	44	31	291	52	23.74
Microtus oeconomus – полевка-экономка	-	_	-	58	_	-	58	58	26.48
Microtus gregalis — полевка узкочерепная	_	_	_	38	1	_	39	38	17.35
Microtus sp. – полевки серые	76	73	75	_	63	50	337	_	_
Обломки						омки	129	_	_
	Bcero 1234 219 10							100.0	

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 11-04-00426) и программы Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем» (проект № 12- Π -4-1050).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Павлинов И.Я., Крускоп С.В., Варшавский А.А., Борисенко А.В. Наземные звери России. Справочник-определитель. М.: КМК, 2002. Вып. 2. 289 с.
- Смирнов Н.Г. Динамика видов и их комплексов как предмет исследований исторической экологии // Экология. 2006. № 6. С. 452–456.
- Струкова Т.В. Степная пеструшка (Lagurus lagurus Pall.) и узкочерепная полевка (Microtus gregalis Pall.) в четвертичных фаунах Среднего и Южного Зауралья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2002. 23 с.
- Kuzmina E.A. Late Pleistocene and Holocene small mammal faunas from the South Trans-Urals // Quaternary International. 2009. V. 201. P. 25–30.

ИЗУЧЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ *CLETHRIONOMYS GLAREOLUS* НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ И ЕЁ ВЛИЯНИЕ НА РОСТ ОСОБЕЙ

И.В. Овечкин

Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург

Ключевые слова: индивидуальный участок, популяционная экология, пространственное распределение особей.

Рассмотрение популяции грызунов как модельного объекта при изучении энергетических процессов позволяет выявить фундаментальные особенности функционирования популяций. Изучение энергетических процессов популяций, в свою очередь, является комплексной задачей, требующей решения ряда промежуточных задач по изучению наиболее важных характеристик объекта.

Пространственная структура — одна из наиболее важных характеристик популяций животных. Ее изучение позволяет выявить особенности взаимодействий особей между собой и со средой.

Сегодня существует множество методов оценки пространственной структуры популяций животных и последующей интерпретации полученных результатов: метод минимального расстояния (Mohr, 1947), метод Калхуна (Calhoun, 1958), метод ядра (Worton, 1987), метод ареального момента (Dixon, Chapman, 1980) и др. Широкое применение нашли различные математические модели, которые используются для предсказания характера и темпов изменения живых систем. В основе таких моделей лежат представления о функционировании реальных объектов.

После проведения сравнительного анализа существующих методов определения индивидуальных участков и изучения литературных данных, был выбран метод ареального момента как сравнительно адекватный и оптимальный в использовании. На основе данного метода в среде Microsoft Excel был разработан алгоритм математической обработки данных (Овечкин, 2011), который позволяет получать графическое и числовое представление о пространственной структуре населения грызунов на площадке отлова.

Цель данной работы — выявление особенностей пространственного распределения особей вида *Clethrionomys glareolus* с помощью разработанного алгоритма, при этом важным условием является их количественное выражение, которое будет предпосылкой создания математической модели взаимодействия особей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Анализировались данные, полученные в 2010—2011 гг. на опытном участке (0.64 га) елово-березового леса. Исследования проводили в бесснежный период на территории Среднего Урала в окрестностях дер. Шигаево Шалинского района. Участок облавливали сетью ловушек, которые размещали квадратно-гнездовым методом с расстоянием между ловушками 8 м. Основные объекты наблюдений — рыжая лесная полевка (Clethrionomys glareolus) и красная полевка (Clethrionomys rutilus). У пойманных особей регистрировали пол, репродуктивный статус, метку, вес. Серии отловов длились 5—6 сут. с перерывами в 25—27 сут. Во время отловов ловушки проверяли каждые 12 ч (8:00 и 20:00), тем самым наблюдая ночную и дневную активность. Помечено 346 особей рыжей и красной полевок.

На подготовительном этапе были выдвинуты основные предположения о распределении особей в пространстве (рис. 1, верхний ряд), которые затем сравнивали с полученным с помощью разработанного алгоритма распределением индивидуальных участков (рис. 1, нижний ряд).

Были рассчитаны конфигурация и площадь участков для каждой из наблюдаемых особей. Степень взаимодействия особей из групп разного пола и репродуктивного статуса за отдельные отловы рассчитывали путем вычисления степени перекрытия между участками особей. При вычислении степени взаимодействия особей учитывали не только площадь взаимного перекрытия их участков, но и плотность заселения территории внутри этих перекрытий:

$$O_i = \frac{\sum c_j}{S_i} ,$$

где O_i — показатель взаимодействия i-й особи с другими особями; $\sum c_j$ — сумма площадей перекрывания участка i-й особи с участками

j-х особей с учётом коэффициентов взаимодействия (рис 2.); S_i — площадь участка i-й особи.

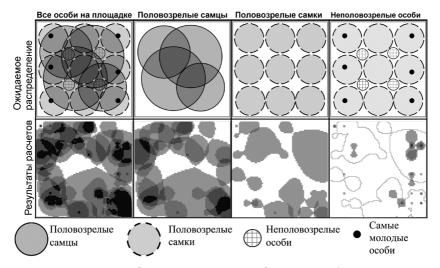


Рис. 1. Основные предположения о распределении особей в пространстве и результаты вычислений за июль 2010 г.

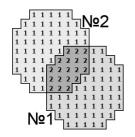


Рис. 2. Коэффициенты взаимодействия особей. Числа обозначают количество особей, использующих территорию в пределах квадрата со стороной 1 м.

Таблица. Вычисленные медианные показатели взаимодействия (O_i)

Г			2010	2011 г.				
Группа	Май	Июнь	Июль	Сентябрь	Октябрь	Июнь	Июль	Август
FR	0	0.303	0.124	0.285	0	1.439	0.343	1.012
MR	2	3.056	2.057	0.517	0.042	1.876	3.098	1.4
FN	_	0.19	1.065	1.016	0.861	_	0.771	2.757
MN	_	1.05	0	3.64	1.022	_	0.021	0.98

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Вся совокупность помеченных особей была разделена на группы: половозрелые самки (FR); половозрелые самцы (MR); неполовозрелые самки (FN); неполовозрелые самцы (MN). Результаты обработки данных получены в числовом и графическом виде. В таблице приведены медианные значения коэффициентов взаимодействия особей.

В результате исследований выявлены следующие особенности пространственного распределения особей рыжих полевок:

- 1. Индивидуальные участки размножающихся самок слабо перекрываются друг с другом, что говорит об их выраженном территориальном поведении.
- 2. Размножающиеся самцы менее территориальны и обладают более протяженными индивидуальными участками, их пространственное распределение накладывается на распределение самок. Как правило, при одинаковой степени перекрытия участков «самки–самки» и «самцы—самцы» плотность заселения территории внутри перекрытий между индивидуальными участками самцов выше, что может объясняться отсутствием привязанности к потомству или определенной области пространства.
- 3. Неполовозрелые особи расселяются с индивидуальных участков родителей, затем в течение сезона размножения вытесняются с участков половозрелых, а в конце сезона заселяют освобождающееся с отходом (вымиранием) взрослых особей пространство.
- 4. Созревание сеголеток зависит от степени перекрывания их индивидуальных участков с участками других особей и блокируется при нехватке свободной территории, связанной с перенаселенностью.

Полученные данные хорошо согласуются с современными представлениями о пространственной структуре населения рыжих полевок, поэтому апробацию выбранной методики обработки данных можно считать успешной. Результаты работы могут служить предпосылкой для дальнейшего использования разработанной среды в комплексных исследованиях, требующих обработки большого объема данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Овечкин И.В. Вычисление индивидуальных участков животных методом гармонической средней в среде Microsoft Excel // Экология: сквозь время и расстояние: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург: «Гощицкий», 2011. С. 142–143.

Calhoun J. Calculation of home range an density of small mammals // Health Moonogr. 1958. V. 55. P. 1–24.

Dixon K.R., Chapman J.A. Harmonic mean measure of animal activity areas // Ecology. 1980. V. 61, №5. P. 1040–1044.

Mohr C. Table of equivalent populations of north american small mammals // The American Midland Naturalist. 1947. V. 37. P. 223–249.

 $Worton\ B$. A review of models of home range for animal movement // Ecol. Modell. 1987. V. 38. P. 277–298.

ПРЕСНОВОДНЫЕ БРЮХОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ ГОРОДА ИЖЕВСКА

Ю.М. Орлова

Удмуртский госуниверситет, г. Ижевск

Ключевые слова: брюхоногие моллюски, видовой состав, моллюски.

Пресные водные объекты играют большую роль как источник хозяйственно-бытового водоснабжения и в городах испытывают сильную антропогенную нагрузку. Моллюски чутко отражают все изменения водной среды, по комплексу критериев их можно отнести к перспективным объектам оценки состояния водных экосистем.

Цель работы — изучить экологические факторы, влияющие на распределение и количественные показатели брюхоногих моллюсков в различных биотопах. Были поставлены следующие задачи: 1) определить видовой состав пресноводных брюхоногих моллюсков г. Ижевска; 2) проанализировать экологические характеристики местообитаний найденных моллюсков; 3) оценить количественные и качественные показатели брюхоногих моллюсков в разные сезоны.

За время исследования были изучены следующие биотопы: пруды, реки, родники и временные водоемы г. Ижевска. В каждой точке отбора пробы измеряли температуру воды, глубину, скорость течения, определяли тип грунта, оценивали степень антропогенной нагрузки. Всего за период исследования было взято 48 проб в стоячих водоемах, 49— в реках, и 19— в родниках. Отбор производился с помощью гидробиологического скребка три раза в каждой точке.

За период исследования в г. Ижевске и его окрестностях обнаружены 32 вида пресноводных брюхоногих моллюсков из 7 семейств. Наибольшее число видов выявлено в двух семействах: Planorbidae (9) и Lymnaeidae (8).

СПИСОК ВИДОВ

Anisus acronicus Ferussac, 1807 Anisus albus Mueller, 1774 Anisus stroemi Westerlund, 1881 Anisus spirorbis L., 1758 Anisus contortus L., 1758 Anisus vortex L., 1758 Hippeutis fontana Lightfoot, 1786 Planorbarius corneus L., 1758 Planorbis planorbis L., 1758 Lymnaea ampullacea Rossmaessler, 1835 Lymnaea auriclaria L., 1758

Lymnaea balthica L., 1758

Lymnaea fragilis L., 1758

Lymnaea intermedia Lamarck, 1822

Lymnaea ovata Draparnaud, 1805

Lymnaea palustris Mueller, 1774

Lymnaea stagnalis L., 1758

Bithynia decipiens Millet, 1843

Bithynia producta Moqun-Tandon, 1855

Bithynia tentaculata L., 1758

Digyrcidum bourguignati Paladilhe, 1869

Opisthorchophorus baudonianus Gassiez, 1859

O. trosheli Paasch, 1842

Aplexa amurensis Starobogatov et Prozorova, 1989

Physa adversa Costa, 1778

Physa fontinalis L., 1758

Cincinna ambigua Westerlund, 1878

Cincinna dilatata Eichwald, 1830

Cincinna frigida Westerlaund, 1885

Cincinna sibirica Middendorff, 1851

Acroloxus lacustris L, 1758

Contectiana listeri Forbes et Hantley, 1835

В стоячих водоемах максимальная численность брюхоногих моллюсков на 1 м² обнаружена на илисто-детритном, а максимальная биомасса — на илистом грунте. Минимальные значения этих показателей наблюдаются на песчаном грунте.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БЕЛЯНОК (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) В УСЛОВИЯХ ЛЕСОСТЕПНОГО АГРОЛАНДШАФТА

Т.С. Ослина, А.О. Шкурихин

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: Pieridae, экологическая классификация, биотопическая приуроченность, агроландшафт, Южный Урал.

Оценка биологического разнообразия и выявление структурных особенностей сообществ — одно из фундаментальных направлений

современных биогеографических исследований. Трудоемкость таких работ общеизвестна, поэтому, по крайней мере, на первых этапах, целесообразно проводить исследования отдельных таксономических групп организмов (Равкин, Лукьянова, 1976). Чешуекрылые семейства Pieridae — широко распространенная голарктическая группа, чувствительная к изменениям окружающей среды, представляется удобной для такого рода исследований.

Для каждого вида характерна определенная степень толерантности к факторам окружающей среды, а также специфический набор потенциальных ответных реакций на их действие. Эти свойства видов определяют их распространение, биотопическое распределение и возможности совместного существования с другими видами. Сведения об этих свойствах могут быть использованы для прогнозирования последствий климатических и антропогенных изменений, как для отдельных видов, так и для таксономических групп (Shreeve et al., 2001).

Цель данного исследования — выявить экологические группы белянок в условиях лесостепного агроландшафта Южного Урала. Были поставлены следующие задачи: 1) на основе собственных и литературных данных об экологических признаках провести классификацию модельной группы видов белянок; 2) проанализировать биотопическую приуроченность разных видов белянок в условиях лесостепного агроландшафта.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей статьи послужили сборы дневных чешуекрылых семейства Pieridae, сделанные с помощью стандартного энтомологического сачка в течение полевого сезона 2011 г. в условиях полевого стационара, расположенного в Челябинской обл. (Каслинский р-н., пос. Метлино, 55°46' с.ш. 60°43' в.д.). Согласно схеме ботанико-географического районирования Челябинской области Б.П. Колесникова (1961), данная территория расположена в лесостепной зоне Зауралья и Западно-Сибирской равнины, подзоне северной лесостепи.

С целью оценки биотопических предпочтений имаго модельных видов в окрестностях поселка Метлино проводили маршрутные учеты (Yamamoto, 1975). Протяженность учетного маршрута составила около 4 км, ширина маршрутной полосы — 20 м. Около половины маршрута пролегало по территории поселка, и столько же — по его окраине по опушке березняка и проселочной дороге вдоль поля (рис. 1). Для стандартизации учетов по времени был выделен 21 участок, обозначенные на карте-схеме соответствующими латинскими буквами, на каждом участке отлов и учет проводился в течение 15—20 минут. Маршрутные учеты проводили ежедневно в первой половине дня и в полуденные часы при отсутствии дождя, сильного ветра или понижения температуры (когда снижалась лётная активность бабочек).



Рис. 1. Карта-схема учетного маршрута на территории пос. Метлино и в его окрестностях. Пояснения буквенных обозначений приведены в тексте.

На протяжении всего маршрутного участка было обнаружено 10 различных типов растительных сообществ (табл. 1). При анализе биотопической приуроченности массовых видов белянок рассчитывали долю вида на одном участке каждого из 10 типов растительных сообществ. Названия и описания обнаруженных на маршруте типов растительных сообществ были сделаны с.н.с. лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты ИЭРиЖ УрО РАН, к.б.н. Н.В. Золотаревой 29 июня 2011 г.

Всего было поймано 2218 экземпляров белянок. Общий объем выборок представлен в табл. 2.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе маршрутных учетов было выявлено 14 видов сем. Pieridae: горошковая беляночка Морзе Leptidea morsei (Fenton, 1881), беляночка реала L. reali Reissinger, 1989, горошковая беляночка L. sinapis (Linnaeus, 1758), зорька Anthocharis cardamines (Linnaeus, 1758), белая зорька Euchloe ausonia (Hübner, [1804]), боярышница Aporia crataegi, капустница Pieris brassicae (Linnaeus, 1758), брюквенница P. napi (Linnaeus, 1758), репница P. rapae (Linnaeus, 1758), рапсовая белянка Pontia edusa Fabricius, 1777, хлоридика P. chloridice (Hubner, [1813]), луговая желтушка Colias hyale (Linnaeus, 1758), желтушка торфяниковая C. palaeno (Linnaeus, 1758), лимонница Gonepteryx rhamni (Linnaeus, 1758). Наиболее часто встречались Aporia crataegi,

Таблица 1. Типы растительных сообществ на учетном маршруте белянок в пос. Метлино и его окрестностях

№	Условное обозначение	Участок маршрута	Тип фитоценоза
1	AD	AB, BC, CD	Ползучеклеверно-тминово- узколистномятликовый луг
2	DE	DE	Кострово-пырейно-спорышевое рудеральное сообщество
3	EH	EF, FG, GH	Разнотравно-узколистномятликовый луг
4	нјк	ні, јк	Клоповниково-однолетнемятликово- спорышевое рудеральное сообщество
5	IKL	IJ, KL	Пустырниково-икотниково-крапивное рудеральное сообщество
6	LP	LM, MN, OP	Узколистномятликово- серповиднолюцерновый луг
7	PQ	PQ	Злаково-клубничный редкостойный березовый лес
8	QR	QR	Узколистномятликово- красноовсянницевый луг
9	RS	RS	Злаково-клубничный редкостойный березовый лес и разнотравно-пырейный луг
10	SU	ST, TU	Разнотравно-пырейный луг

Таблица 2. Объем собранного материала

Вид	Самцы	Самки
Aporia crataegi	184	104
Pieris napi	389	330
P. rapae	277	90
P. brassicae	5	3
Pontia edusa	132	100
P. chloridice	2	1
Colias hyale	218	96
C. palaeno	1	_
Gonepteryx rhamni	30	39
Leptidea sinapis	74	51
L. morsei	47	32
L. reali	_	1
Anthocharis cardamines	2	3
Euchloe ausonia	5	2

 $P.\ napi,\ P.\ rapae,\ Pontia\ edusa\ и\ Colias\ hyale.\ К\ немногочисленным,\ но регулярно встречающимся видам относятся Leptidea morsei, L. sinapis, Pieris\ brassicae,\ Gonepteryx\ rhamni.\ Редкими для изучаемой территории видами являются Anthocharis cardamines, Euchloe ausonia, Pontia chloridice. Единичные находки — <math>C.\ palaeno,\ Leptidea\ reali.$

На рис. 2 представлено распределение массовых видов белянок по 10 растительным сообществам. На протяжении всего маршрута наблюдалось высокое относительное обилие имаго *P. парі* и *A. ста- taegi*. Наибольшее обилие *P. парі* отмечено на злаково-разнотравных лугах и на участках редкостойного березового леса. Доля имаго *A. crataegi* на протяжении всего маршрута практически не изменяется. Наибольшее обилие имаго *P. гарае* характерно для рудеральных сообществ, на других модельных участках учетного маршрута бабочки данного вида были крайне малочисленны либо полностью отсутствовали. Имаго *P. edusa* были многочисленны на злаково-разнотравных лугах, а также участках с рудеральной растительностью. Наибольшее обилие бабочек *C. hyale* мы наблюдали на злаково-разнотравных лугах и участках редкостойного березового леса, в других растительных сообществах имаго данного вида были крайне малочисленны.

В окрестностях пос. Метлино виды $P.\ napi$ и $A.\ crataegi$ являются видами-доминантами, поддерживающими высокую численность (Шкурихин и др., 2011). Три других модельных вида — $C.\ hyale$,

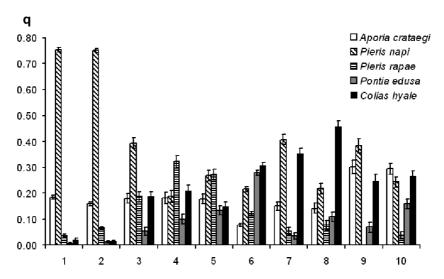


Рис. 2. Распределение массовых видов белянок по растительным сообществам в пос. Метлино и его окрестностях. Нумерация растительных сообществ (1–10) соответствует нумерации сообществ в табл. 1.

P. rapae и *P. edusa* — являются видами-субдоминантами и обычно характеризуются более низкой численностью. Как видно из рис. 2, мы отлавливали имаго видов-доминантов на всех типах растительных сообществ, в то время как виды-субдоминанты обладают определенной биотопической приуроченностью. В отдельных типах растительных сообществ виды-субдоминанты могут численно преобладать, однако в целом в окрестностях поселка Метлино их встречаемость существенно ниже, чем у видов-доминантов.

Для анализа структуры населения белянок на основе обширных литературных данных (Ольшванг, 1992; Коршунов, Горбунов, 1995; Татаринов, Долгин, 1999; Коршунов, 2002; Ольшванг и др., 2004; Львовский, Моргун, 2007; Агроэкологический атлас..., 2008; Gorbunov, Kosterin, 2008) и собственных наблюдений была проведена классификация видов, постоянно обитающих на изучаемой территории, на основе экологических признаков. Для оценки масштабов различий между видами внутри семейства Pieridae в анализ были включены 3 вида семейства бархатниц (Lepidoptera: Satyridae), для которых характерно высокое обилие на изучаемой территории: Coenonympha pamphilus (Linnaeus, 1758), C. glycerion (Borkhausen, 1788) и Aphanthopus hyperanthus (Linnaeus, 1758). По 39 бинарным переменным, характеризующим биологические признаки изучаемых видов (табл. 3), была получена матрица коэффициентов сходства (4 точечная μ -корреляция PHI), на основе которых был проведен кластерный анализ. Объединение кластеров проводилось методом невзвешенного попарного центроидного усреднения (WPGMC) (Sneath, Sokal, 1973). Для оценки устойчивости классификации провели непараметрический бутстрэп анализ (1000 итераций). Полученная дендрограмма представлена на рис. 3.

Проведенная классификация чешуекрылых позволила выделить четыре группы видов. К первой группе относятся два вида бархатниц (Aphanthopus hyperanthus, Coenonympha glycerion) и два вида белянок (Aporia crataegi, Gonepteryx rhamni). Для всех четырех видов характерна приуроченность к лесным и прилегающим к ним местообитаниям, моновольтинность, узкий спектр кормовых растений. У лимонницы и боярышницы все стадии жизненного цикла проходят в древесном и кустарниковом ярусе. Кроме того, для этих белянок характерна полиандрия. У глицериона и цветочного глазка напротив, все преимагинальные фазы проходят в травянистом ярусе и верхнем почвенном слое, для имаго этих видов характерна моноандрия.

Ко второй группе видов относятся четыре вида белянок (Leptidea sinapis, L. morsei, Pontia chloridice, Colias hyale) и один вид бархатниц — Coenonympha pamphilus. Это бабочки открытых и полуоткрытых, хорошо прогреваемых местообитаний, преимагинальные фазы их проходят в травянистом ярусе, для гусениц характерна специализация в отношении кормовых растений, для имаго характерна протандрия.

Таблица 3. Перечень биологических признаков изучаемых видов дневных чешуекрылых

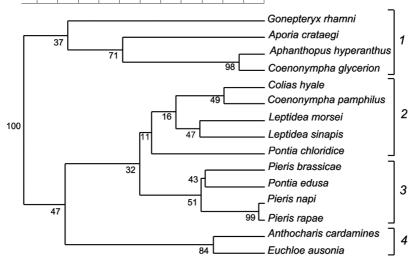
Стадия жизненного цикла	Признак	Состояние признака
Общая характеристика		Куколка
	Зимующая стадия	Гусеница
		Имаго
жизненного цикла		1
	Количество генераций за сезон	2
	за ссзон	Несколько
		1 яйцо
	T	Небольшими порциями
	Тип кладки	Большие кладки
		«Бомбинг»
Яйцо		На почве
		На листве
	Расположение кладки	На стебле
		На цветах
		На плодах
		Brassicaceae
		Resedaceae
		Capparaceae
		Fabaceae
	Кормовое растение (семейство)	Rosaceae
		Ericaceae
		Tropaeolaceae
		Rhamnaceae
Гусеница		Poaceae
		Cyperaceae
	Пищевая	Специалисты
	специализация	Генералисты
		Листья
	Поедаемая часть растения	Плоды
	pactonini	Цветы
	Сооружение	Да
	паутинистых гнезд	Нет
		Древесный ярус
Varies was	Расположение	Кустарниковый ярус
Куколка	куколки	Травянистый ярус
		На почве

Продолжение				биологических	признаков	изучаемых
видов дневных	чешуекры	ль	lΧ			

Стадия жизненного цикла	Признак	Состояние признака
Имаго	_	Открытые
	Предпочитаемые биотопы	Экотон
	ОИОТОПЫ	Лесные
	Динамика	Протандрия
	соотношения полов	Протогиния
	Репродуктивная	Полиандрия
	стратегия самки	Моногамия

коэффициент сходства

-0,1 0 0,1 0,2 0,3 0,4 0,5 0,6 0,7 0,8 0,9 1



Puc. 3. Классификация модельной группы видов семейства Pieridae по экологическим признакам.

К третьей группе относятся поливольтинные полиандричные виды белянок открытых и полуоткрытых местообитаний — *Pieris brassicae, P. napi, P. rapae и Pontia edusa.* Гусеницы этих видов питаются в основном на крестоцветных (Brassicaceae) и резедовых (Resedaceae) растениях. Зимуют на стадии куколки.

К четвертой группе относятся зорьки Anthocharis cardamines и Euchloe ausonia — моновольтинные моноандричные белянки открытых и полуоткрытых, хорошо прогреваемых местообитаний. Для

имаго характерна протандрия. Преимагинальные фазы проходят в травянистом ярусе, для гусениц характерно питание на цветах кормовых растений.

Таким образом, можно отметить, что экологическое сходство в пределах семейства белянок не всегда основано на филогенетическом родстве. Например, *A. crataegi* и *G. rhamni*, относящиеся к первой экологической группе, или *P. chloridice* и виды рода *Leptidea* (вторая экологическая группа), являются достаточно удаленными друг от друга в филогенетическом отношении видами. Тем не менее, по результатам классификации данные виды экологически очень сходны. Кроме того, ряд экологических свойств некоторых видов белянок сближают их с представителями другого семейства дневных чешуекрылых.

выводы

На основе анализа экологических особенностей модельных видов выявлено четыре группы белянок. Экологически однородные группы могут состоять из филогенетически относительно удаленных видов.

Для видов-субдоминантов характерна узкая специализация в выборе местообитания: на участках с определенным типом растительного сообщества данные виды численно доминируют, на остальных могут полностью отсутствовать. Виды-доминанты, напротив, характеризуются широким спектром предпочитаемых местообитаний, они поддерживают высокую численность на участках с различными типами растительных сообществ.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 11-04-00720), Программы фундаментальных исследований, выполняемых совместно организациями УрО, СО и ДВО РАН (проект № 12-С-4-1031), Программы поддержки ведущих научных школ (НШ-5325.2012.4) и гранта для аспирантов и молодых ученых Президиума УрО РАН (№ 11-4-НП-460).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения: [Электронный ресурс]. Афонин А.Н., и др. (ред.). 2008. URL: http://www.agroatlas.ru.
- Колесников Б.П. Очерк растительности Челябинской области в связи с ее геоботаническим районированием // Флора и растительность Ильменского государственного заповедника им. В.И. Ленина. Свердловск: УФАН СССР, 1961. Вып. 8. С. 105–129.
- Коршунов Ю.П., Горбунов П.Ю. Дневные бабочки азиатской части России: справ. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1995. 202 с.
- Коршунов Ю.П. Булавоусые чешуекрылые Северной Азии. М.: КМК, 2002. 424 с.
- *Львовский А.Л., Моргун Д.В.* Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы. М.: КМК, 2007. 443 с.

- Ольшванг В.Н. Структура и динамика населения насекомых Южного Ямала. Екатеринбург. Наука, 1992. 104 с.
- Равкин Ю.С., Лукьянова И.В. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. 183 с.
- *Татаринов А.Г., Долгин М.М.* Булавоусые чешуекрылые. СПб.: Наука, 1999. 183 с. (Фауна европейского Северо-Востока России. Т.VII, ч.1. Булавоусые чешуекрылые)
- Чешуекрылые Ильменского заповедника / Ольшванг В.Н. и др. Екатеринбург: ИГЗ УрО РАН, 2004. 288 с.
- Шкурихин А.О., Ослина Т.С., Захарова Е.Ю. Протандрия моно- и поливольтинных видов белянок и бархатниц (Lepidoptera, Pieridae, Satyridae) в условиях южноуральской лесостепи // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2011. № 4 (16) С. 80–91.
- Gorbunov P., Kosterin O. The butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in nature. M.: Rodina & Fodio; Cheliabinsk: Gallery Fund, 2003. V. 2. 392 p.
- Shreeve T.G., Dennis R.L.H., Roy D.B., Moss D. An ecological classification of British butterflies: Ecological attributes and biotope occupancy // J. of Insect Conservation. 2001. №5. P. 145–161.
- Sneath P.H.A., Sokal R.R. Numerical Taxonomy. The principles and practice of numerical classification. W.H. Freeman and Co, San Francisco, 1973. 573 pp.
- Yamamoto M. Notes on the methods of belt transect census of butterflies // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. VI, Zool. 1975. V. 20, № 1. P. 93–116.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЦЕННОСТЬ ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ «УРОЧИЩЕ ПИСЕЕВСКОЕ» АЛНАШСКОГО РАЙОНА

А.А. Подъячева, В.А. Шадрин

Удмуртский госуниверситет, г. Ижевск

Ключевые слова: антропогенная трансформация, растительный покров, экологическая ценность.

Исследование урочища «Писеевское» актуально с позиции присвоения данной территории нового статуса ООПТ — памятник природы (ПП).

Цель работы — установление экологической ценности ПП «Урочище Писеевское». Задачи: 1) описать историю создания памятника природы и ранее проводимые в нем исследования; 2) выявить физико-географические, ландшафтные и почвенные особенности, а также уникальность территории; 3) изучить видовое богатство и биоразнообразие растительного покрова и проанализировать основные параметры формирования флоры в ландшафте (таксономические,

флоро-географические, эколого-ценотические, биоморфологические); 4) выявить растительные сообщества и особенности их формирования в ландшафте; 5) составить карту растительных сообществ и экотопов; 6) выявить степень антропогенной трансформации; 7) определить экологическую ценность памятника природы.

Объект изучения находится на юге Удмуртии. Сбор материала проводился в течение 2010–2011 гг. с применением общепринятых методов исследований растительного покрова: метод геоботанических площадок, методы сравнительной флористики. Протяженность $\Pi\Pi$ с севера на юг — 0.9 км, с запада на восток — 0.7 км. На ключевых участках заложено 75 пробных площадок.

На данный момент выявлено произрастание 305 видов сосудистых растений, относящихся к 188 родам и 53 семействам. Что свидетельствует о высоком флористическом богатстве на достаточно небольшой территории. Выделено 11 экотопов, формирующие два биотопа: естественный, или природный, и антропогенный (с преобладанием процессов синантропизации).

Систематическая структура флоры отражает как природные, так и антропогенные процессы развития среды, особенно доля видов 10 ведущих семейств, которая для территории ПП составляет 57%, а в целом — 62%, что соответствует стадии синантропизированной естественной флоры. Спектр семейств для всей территории следующий: Asteraceae (42), Fabaceae (24), Rosaceae (22), Lamiaceae (22), Poaceae (20), Caryophyllaceae (14), Brassicaceae (13), Ranunculaceae (12), Umbelliferea (11), Violaceae (9). Состав растительного покрова отражает бореально-неморальный характер развития среды. В эколого-ценотическом спектре преобладают виды лесного ценотического комплекса — 45%, среди которых большинство — виды неморальных ценозов. Высока доля степных видов (17%), отражающая естественные процессы остепнения.

Анализ основных биоморф (малолетние — 18%, многолетние — 82%) отражает тенденции естественного развития. В то же время по некоторым параметрам трансформации можно судить об изменении растительного покрова ПП. Так, виды 10 ведущих семейств в целом составляют 62%, доля синантропных видов — 44%, индекс синантропизации (*J*s) равен 0.78, что указывает на наличие ощутимого антропогенного прессинга. Однако сильным сдерживающим фактором являются сохранившиеся лесные экотопы широколиственных и широколиственно-лесостепных, лугово-степных сообществ, отражающие реликтовый характер сложения растительного покрова ПП.

HALOFERAX PRAHOVENSE RS80 — РОЗОВЫЙ ГАЛОАРХЕЙ ИЗ ШЛАМОХРАНИЛИЩА КАЛИЙНОГО РУДНИКА

Е.М. РЕУТСКИХ

Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, г. Пермь

Ключевые слова: высокоминерализованные воды, ген *16S* рРНК, *Haloferax prahovense*, филогения.

В лаборатории водной микробиологии ИЭГМ УрО РАН (г. Пермь) изучается видовое разнообразие микроорганизмов в производственных рассолах, солеотвалах и шламохранилищах на территории Верхнекамского месторождения калийных солей, в частности экстремально галофильные аэробные археи порядка Halobacteriales (галоархеи, галобактерии). Из соленых техногенных вод шламохранилища СКРУ-3 ОАО «Сильвинит» (г. Соликамск) нами изолирована пигментированная ампициллин-резистентная галобактерия (штамм RS80). Согласно первичному BLAST-анализу данных секвенирования гена 16S рРНК, штамм RS80 оказался наиболее близок к ряду галонейтрофильных видов рода Haloferax.

Настоящая работа посвящена изучению и определению таксономической принадлежности изолята RS80.

Клетки исследуемого изолята RS80 грамотрицательные, неподвижные, плеоморфные, дисковидные и овоидные, имеют размер $0.8-1.0\times1.5-3.0$ мкм. На электронных микрофотографиях ультратонких срезов отдельных клеток выявлены типичные для архей клеточная стенка и фибриллярный нуклеоид высокой плотности. Штамм RS80 растет на средах с содержанием NaCl от 12 до 30% (оптимум 18-20%), в пределах 12-20%0 (оптимум 18-20%1), в пресной воде клетки лизируются. По данным высокоэффективной жидкостной хроматографии и спектрам поглощения, пурпурные мембраны содержат каротиноиды бактериорубериновой серии (с преобладанием 120%1). По методу тонкослойной хроматографии в составе полярных липидов мембран у RS80 преобладают фосфатидилглицерин, фосфатидилглицерометилфосфат, сульфатированный дигликозилдиэфир и дигликозилдиэфир.

Штамм RS80 — хемоорганотроф, облигатный аэроб, образует каталазу и оксидазу. К анаэробному росту и брожению не способен, нитраты до нитритов не восстанавливает. В качестве субстрата использует ряд углеводов (глюкоза, ксилоза, сахароза, фруктоза), карбоновых кислот (ацетат, малат, пируват, пропионат, цитрат) и глицерин, в меньшей степени — дрожжевой экстракт, триптон, гидро-

лизат казеина. Продуцирует кислоты из фруктозы, ксилозы, лактозы, глицерина. Гидролизует крахмал и твин 80. Казеин и желатин не гидролизует.

Содержание Г+Ц в ДНК у изолята RS80 составляет 64.5 мол.%. Согласно результатам ДНК-ДНК гибридизации, уровень гомологии ДНК штамма RS80 с Halobacterium salinarum BKM B-1769^т составляет лишь 10%, с Haloferax denitrificans BKM B-1754^т — 26%, с Haloferax chudinovii sp. nov. RS75 — 35%. Филогенетически, на основании анализа данных секвенирования гена 16S рРНК, штамм RS80 наиболее близок к видам рода Haloferax (97.1–100%): с H. prahovense уровень сходства достигает 100%, с H. viridis — 99.7%, с H. chudinovii sp. nov. RS75 — 99.1%, с H. larsenii — 97.5% и с H. elongans — 97.1%. На межродовом уровне сходство с ближайшим соседом Halogeometricum borinquense не превышает 92.6%. По совокупности фенотипических и генотипических признаков изученный организм RS80, вероятнее всего, является одним из штаммов вида Haloferax prahovense^т.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН № 22 «Молекулярная и клеточная биология» (проект № 01200963684). Идентификация изолята на основе гена 16S рДНК выполнена Б.Б. Кузнецовым (при финансовой поддержке Минобрнауки РФ в ФГБУН Центре «Биоинженерия» РАН, Москва).

МЕЖГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАЧЕСТВА СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА *CIRSIUM SETOSUM* (WILLD.) BESS. В УСЛОВИЯХ РАДИОНУКЛИДНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Д.Ю. Росяева*, Е.В. Антонова**

*3AO «Берёзовский фармацевтический завод», г. Берёзовский **Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: радионуклидное загрязнение, бодяк щетинистый, жизнеспособность, межгодовая изменчивость, радиочувствительность, мутабильность.

Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС) сформировался в результате аварии на ПО «Маяк» в 1957 г. Реперным радионуклидом был ⁹⁰Sr (Никипелов и др., 1989). Вторичное загрязнение данной территории произошло спустя 10 лет в результате сдува радиоактивного ила и песка с берегов обмелевшего промышленного водоема В-9 (оз. Карачай). Реперным радионуклидом был ¹³⁷Cs (Оценка...,

1996). После аварии часть деревень была отселена, а в головной части следа был создан Восточно-Уральский государственный заповедник (ВУГЗ) (Лагунов, Смагин, 2007). Таким образом, данная территория представляет собой уникальный природный полигон, на котором живые организмы уже 55 лет подвергаются хроническому действию радиации.

Отдаленные последствия хронического облучения у растений из зоны ВУРСа были показаны в многочисленных работах сотрудников ИОГен РАН (Шевченко и др., 1992, 1998; Кальченко и др., 1995; Лысенко и др., 1999; Абрамов и др., 2010) и ИЭРиЖ УрО РАН (Позолотина, 2001; Антонова, Позолотина, 2007; Позолотина и др., 2008; 2010). Ранее (Росяева, Антонова, 2010) была изучена выполненность семян бодяка щетинистого из импактных и фоновых ценопопуляций и показаны диапазоны изменчивости данного признака у вида, успешно размножающего как семенным, так и вегетативным путем. Было показано, что доля выполненных семян в разные годы варьирует в зависимости от погодных условий. Поэтому представляло интерес изучить межгодовую изменчивость целого комплекса показателей у семенного потомства бодяка, сформировавшегося в зоне ВУРСа и за его пределами при разных климатических условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Бодяк щетинистый (*Cirsium setosum* (Willd.) Bess.) — многолетнее сорное растение семейства Asteraceae (Определитель..., 1994), вид полиплоидный (2n=34) (Флора..., 1997). Семена бодяка собирали в 2005, 2007 и 2008 гг. в головной части ВУРСа. Четыре импактных участка были заложены на центральной оси следа: импактный-1 — северный берег оз. Урускуль (18 км от эпицентра аварии), импактный-2 — южный берег оз. Урускуль (15 км), импактный-3 — юго-западный берег оз. Бердениш (12 км), импактный-4 — район лежневой дороги (5 км). Два буферных — на периферии следа: буферный-1 — район р. Караболки (25 км), буферный-2 — западная граница ВУГЗа (17 км). Фоновые площадки располагались вне зоны загрязнения: фоновая-1 — н.п. Рассоха (112 км), фоновая-2 — н.п. Шеелит (125 км), фоновая-3 — Биостанция УрФУ (100 км), фоновая-4 — н.п. Антоново (230 км). Растительность в головной части ВУРСа представлена комплексом синантропных и полуестественных сообществ на различных стадиях деградации и восстановительных сукцессий (Позолотина и др., 2009). Во всех исследованных нами фитоценозах бодяк является доминантом или субдоминантом (Харитонова, 2011).

В лабораторных экспериментах при постоянных температуре (+24°C) и освещенности (12-часовой день) исследовали жизнеспособность (всхожесть семян, выживаемость проростков, скорость формирования настоящих листьев и корней) и мутабильность семенного потомства. В эксперименте использовали только выполнен-

ные семена. Для оценки радиоустойчивости семян применяли метод предпосевного гамма-облучения. Облучение проводили на установке типа «Исследователь» с источником ⁶⁰Со (мощность дозы 41.1 Гр/с) непосредственно перед посевом. Облученные семена проращивали, учитывая комплекс перечисленных выше критериев.

Для оценки погодных условий в разные годы рассчитывали индекс аридности Г.Т. Селянинова (The Encyclopedia..., 2005). В работе использованы данные двух близких к участкам исследования метеостанций: «Екатеринбург» (фоновые) и «Верхний Уфалей» (импактные участки). Для проверки статистических гипотез использовали одно- и двухфакторный дисперсионный анализы; а также критерии множественных сравнений Фишера (F).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Современная радиоэкологическая характеристика ВУРСа подробно описана в опубликованных работах (Позолотина и др., 2008; Molchanova et al., 2009; Pozolotina et al., 2010; 2012). Показано, что в наземных экосистемах головной части следа интегральные запасы 90 Sr составляют 428 ТБк, 137 Cs -15 ТБк. Мощность поглощенной дозы растениями буферных участков превышает фоновые уровни в 2 раза, а импактных — на 1-2 порядка.

Жизнеспособность семенного потомства бодяка. В 2005 г. было впервые исследовано качество семенного потомства бодяка щетинистого из ценопопуляций зоны ВУРСа. Установлено, что выживаемость проростков из импактных ценопопуляций значимо ниже, чем фоновых ($F_{5,17}$ =4.3, p=0.011). Аналогичные данные были получены по числу проростков с настоящими листьями и длине корней. В 2007 г. жизнеспособность семенного потомства из фоновых выборок существенно различалась между собой (p=1.4×10⁻⁹-3.0×10⁻²). Однако, как и в 2005 г., на ближайшем к эпицентру загрязнения участке сформировались семена самого низкого качества ($F_{5,15}$ =5.3, p=0.005). В 2008 г. отмечали невысокие значения жизнеспособности семенного потомства бодяка из всех ценопопуляций и отрицательную зависимость между мощностью экспозиционной дозы на площадках и качеством семенного потомства (R=-0.97; p=0.028). Всхожесть семян бодяка за все годы исследования варьировала у фоновых выборок в пределах 10–40%, буферных — 11.2–20.4% и импактных — 5.0–20.9%.

Мы проанализировали изменчивость качества семенного потомства бодяка в зависимости от климатических условий летних месяцев. Обнаружено, что для фоновых ценопопуляций бодяка межгодовая изменчивость температуры воздуха и осадков не влияет на формирование качественного семенного потомства (R^2 =0.008-0.39; p=0.054-0.94). В то же время для ценопопуляций из зоны ВУРСа (по выживаемости проростков) значимыми оказались следующие факторы: «средняя температура за июнь» (R=-0.67; p=0.024), «средняя

температура за август» (R=0.68; p=0.022), «эффективная температура за июнь» (R=-0.69; p=0.022), «эффективная температура за август» (R=0.65; p=0.031). Интегральный показатель — индекс Селянинова, учитывающий сумму эффективных температур и количество осадков, значимо влиял на выживаемость проростков в июле (R²=-0.62; p=0.04). Отсюда можно предположить, что для периода вегетации и цветения высокие температуры имеют меньшее значение, чем для созревания семян.

Радиочувствительность семенного потомства бодяка. Для семенного потомства бодяка (урожай 2005 г.) из ценопопуляции фоновая-1 характерна классическая S-образная зависимость «доза — эффект»: настоящие листья формировались даже после облучения в максимальной дозе (см. рисунок, а). Вторая фоновая выборка была чувствительнее к дополнительному облучению — работа верхушечных меристем была прекращена при облучении в дозе 300 Гр (рис., б). Импактные выборки демонстрировали различные ответы после облучения в дозе 100 Гр: стимулирующий (рис., е), подавляющий (рис., в, г) и индифферентный (рис., д). В целом выборки из зоны ВУРСа были чувствительнее фоновых растений. В 2007 г. выживаемость проростков бодяка не отличалась от собственного необлученного контроля. В 2008 г. в фоновой ценопопуляции было отмечено стимулирование выживаемости в 1.5 раза после облучения в дозе 150 Гр.

Мутабильность семенного потомства бодяка. У проростков С. setosum наиболее часто встречались следующие аномалии в развитии: некрозы корней и семядолей, изменение формы и цвета семядолей и гипокотиля, скрученность корней. Не обнаружено зависимости между уровнем радионуклидного загрязнения участков и мутабильностью семенного потомства бодяка. Однако после дополнительного облучения в хронически облучаемых выборках бодяка доля проростков с нарушением формы семядолей возрастала в 1.5—3.6 раза.

выводы

- 1. За три года исследований для всех ценопопуляций бодяка щетинистого были характерны невысокие значения всхожести семенного потомства. На наш взгляд, это связано с сопутствующим вегетативным способом размножения данного вида.
- 2. В градиенте радионуклидного загрязнения ВУРСа отмечено снижение качества семенного потомства бодяка щетинистого. После оплодотворения яйцеклетки на первых этапах идет отбор в сторону формирования полноценного зародыша семени. По нашим данным, доля выполненных семян в разных популяциях варьирует от 2.3 до 43.5% (Росяева, Антонова, 2010). На втором этапе большое значения имеют физико-химические процессы: не все семена всходят (признак варьирует от 5 до 40%). Третий этап отбора полностью отражает

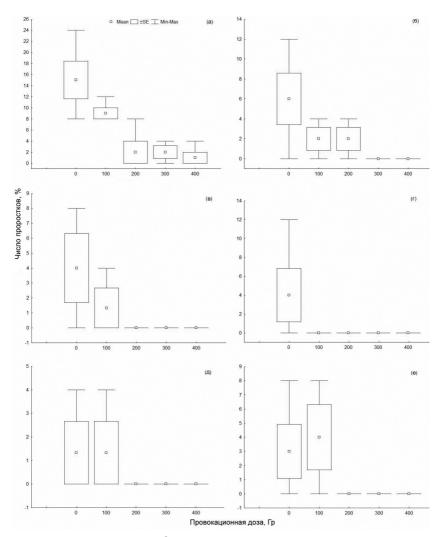


Рисунок. Зависимость «доза—эффект» по числу проростков с настоящими листьями из разных ценопопуляций бодяка щетинистого (урожай 2005 г.). а — фоновая-1; б — фоновая-2; в — буферная-2; г — импактная-1; д — импактная-3.

физиологические и биохимические особенности вида. На этой стадии развития проростков бодяка щетинистого отбор был минимален (разница между всхожестью и выживаемостью составила 0–8.2%).

- 3. Значимого влияния погодных условий на формирование качественного семенного потомства бодяка в фоновых выборках не выявлено. В условиях радионуклидного загрязнения действие эффективных температур августа становится определяющим для формирования жизнеспособных семян.
- 4. Для хронически облучаемых выборок бодяка характерен весь спектр реакций на провокационное облучение: стимулирующий, подавляющий и индифферентный. В целом ценопопуляции из зоны ВУРСа чувствительнее к дополнительному облучению, чем фоновые выборки.
- 5. Мутабильность бодяка выражается в некрозах корней и семядолей, изменении формы и цвета семядолей. В импактных выборках после провокационного облучения доля скрытых мутаций возрастает. Это свидетельствует о накопленном генетическом грузе в условиях хронического облучения в малых дозах.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы междисциплинарных исследований между Институтами УрО РАН (проект № 12-М-24-2016), Программы развития ведущих научных школ (НШ-5325.2012.4), Программы интеграционных исследований между Институтами УрО РАН и ДВО РАН (проект № 12-С-4-1001) и Программы ориентированных фундаментальных исследований между Институтами УрО РАН и госкорпорациями РФ (проект № 12-4-002-ЯЦ).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов В.И., Степанова А.А., Фамелис С.А. Радиобиологические эффекты у растений, обитающих на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиац. биология. Радиоэкология. 2010. Т. 50, № 3. С. 345—351.
- Антонова Е.В., Позолотина В.Н. Клональная структура ценопопуляций одуванчика в условиях радионуклидного загрязнения на Урале // Радиац. биология. Радиоэкология. 2007. Т. 47, № 3. С. 349–355.
- Кальченко В.А., Рубанович А.В., Шевченко В.А. Генетические процессы в хронически облучаемых популяциях *Centaurea scabiosa* L., произрастающих на Восточно-Уральском радиоактивном следе // Радиац. биология. Радиоэкология. 1995. Т. 35, Вып. 5. С. 708–720.
- *Лагунов А.В., Смагин А.И.* Восточно-Уральский государственный заповедник в системе особо охраняемых природных территорий Челябинской области // Вопр. радиац. безопасности. 2007. Спец. вып. С. 45–67.
- Лысенко Е.А., Кальченко В.А., Шевченко В.А. Изменчивость полиморфных систем Centaurea scabiosa L. под действием хронического облучения // Радиац. биология. Радиоэкология. 1999. Т. 39, № 6. С. 623–629.
- *Никипелов Б.В., Микерин Е.И., Романов Г.Н.* и др. Радиационная авария на Южном Урале в 1957 г. и ликвидация ее последствий // Recovery Operation in the Event of a Nuclear Accident or Radiological Emergency: Proc. Symposium. Vienna, 6−10 nov., 1989. Vienna: IAEA, 1989. P. 373−403.
- Определитель сосудистых растений Среднего Урала / П.Л. Горчаковский и др. М.: Наука, 1994. 525 с.

- Оценка радиационной обстановки на территории, загрязненной в результате ветрового переноса радиоактивных аэрозолей в районе предприятия в 1967 г. // Вопр. радиац. безопасности. 1996. № 4. С. 50–59.
- Позолотина В.Н. Исследование локальных ценопопуляций одуванчика (*Taraxacum officinale* s.l.) из радиоактивно загрязненных зон // Экология. 2001. № 2. С. 117–124.
- Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Каримуллина Э.М. Эколого-генетическая характеристика звездчатки злаковой в условиях радиоактивного загрязнения // Экология. 2010. № 6. С. 459–468.
- Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Харитонова О.В. и др. Последствия хронического действия радиации для флоры Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиац. биология. Радиоэкология. 2009. №1. С. 97–106.
- Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н. и др. Современное состояние наземных экосистем зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа. Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий», 2008. 204 с.
- Росяева Д.Ю., Антонова Е.В. Выполненность семян Cirsium setosum (Willd.) Bess. из зоны ВУРСа и за его пределами // Экология от южных гор до северных морей: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий», 2010. С. 142–144.
- Флора Сибири: В 14 т. / Под ред. И.М. Красноборова. Новосибирск: Наука, 1997. 472 с.
- Харитонова О.В. Оценка состояния растительных сообществ в условиях радиационного загрязнения (на примере Восточно-Уральского государственного заповедника) // Экология: сквозь время и расстояние: Матлы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий», 2011. С. 192–196.
- Шевченко В.А., Печкуренков В.Л., Абрамов В.И. Радиационная генетика природных популяций. Генетические последствия Кыштымской аварии. М.: Наука, 1992. 221 с.
- Шевченко В.В., Гриних Л.И., Абрамов В.И. Цитогенетические эффекты в природных популяциях *Crepis tectorum* L., произрастающих в районе Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиац. биология. Радиоэкология. 1998. Т. 38, № 3. С. 330—335.
- Molchanova I., Pozolotina V., Karavaeva E. et al. Radioactive inventories within the East-Ural radioactive state reserve on the Southern Urals // Radioprotection. 2009. V. 44. № 5. P. 747–757.
- $\label{eq:pozolotina V.N., Molchanova I.V., Karavaeva E.N. et al. Radionuclides in terrestrial ecosystems of the zone of Kyshtym accident in the Urals // J. of Environ. Radioact. 2010. V. 101. P. 438–442.$
- Pozolotina V.N., Molchanova I.V., Mikhaylovskaya L.N. et al. The Current State of Terrestrial Ecosystems in the Eastern Ural Radioactive Trace // Radionuclides: Sources, Properties and Hazards Proposed. Eds. D. Balenovic, E. Stimac. New York: Nova Sci. Publ., 2012. P. 113–140.
- The Encyclopedia of World Climatology (Encyclopedia of Earth Sciences Series) / Ed. by Oliver J.E. Springer. Dordrecht, 2005. 854 p.

МАТЕРИАЛЫ К СРАВНИТЕЛЬНОМУ АНАЛИЗУ СТЕПЕНИ ФОССИЛИЗАЦИИ ИСКОПАЕМЫХ КОСТНЫХ ОСТАТКОВ КРУПНЫХ И МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Н.О. Садыкова*, Д.В. Киселева**, Т.А. Веливецкая***

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург **Институт геологии и геохимии УрО РАН, г. Екатеринбург ***Дальневосточный геологический институт ДВО РАН, г. Владивосток

Ключевые слова: кости, поздний плейстоцен, термический анализ, фоссилизация, элементный состав.

В последние годы в палеоэкологии велик интерес к изучению диагенеза костных остатков (Tütken, Vennemann, 2011). Реконструкция прижизненных характеристик организмов по ископаемым остаткам возможна только с учетом влияния фоссилизации. Особенности фоссилизации представляют собой результирующую влияния всех средовых факторов, действовавших на остатки живых организмов после смерти, т.е. могут нести палеосредовой сигнал. Бурное развитие этого направления исследований связано с появлением новых высокоточных аналитических методов.

В рамках этого направления нами проводятся работы по изучению фоссилизации костных остатков млекопитающих позднеплейстоценового и голоценового возраста из рыхлых отложений карстовых полостей. На первом этапе были разработаны подходы к анализу некоторых параметров фоссилизации костных остатков мелких млекопитающих, в основном грызунов, по минимальным навескам костного материала. Были рассмотрены возможности применения выделенных параметров для оценки относительного возраста костных остатков и степени синхронности однотипных остатков, происходящих из одного местонахождения. На новом этапе предполагается усовершенствовать разработанные подходы к анализу степени фоссилизации костных остатков, в частности включить в работу данные по другим группам млекопитающих. В данном сообщении представлены предварительные результаты этой работы.

Известно, что скорость диагенеза зависит от размера кости (von Endt, Ortner, 1984), но сведения о прямых сравнениях скорости фоссилизации остатков крупных и мелких млекопитающих практически отсутствуют в литературе.

Цель исследования— провести сравнительный анализ фоссилизации совместно залегавших костей крупных и мелких млекопитающих позднеплейстоценового возраста с применением разработанного ранее подхода к оценке степени фоссилизации по содержанию в костных остатках органической компоненты и уровню накопления экзогенных микроэлементов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве параметров, характеризующих степень фоссилизации костной ткани, приняты содержание в ней органической компоненты и уровень накопления ряда высокозарядных элементов (ВЗЭ) экзогенного происхождения (Sc, Y, Zr, РЗЭ, Hf, Ta, Th, U). Использованные в работе методические подходы были апробированы на серии разновозрастных костных остатков мелких млекопитающих из ряда местонахождений Уральского региона (Смирнов и др., 2009). Содержание органической компоненты определено методом дифференциального термического анализа (ДТА), элементный состав костной ткани — методом масс-спектрометрии с индуктивно связанной плазмой (ИСП-МС).

Использованы фрагменты нижних челюстей крупных (бизон, северный олень, пещерный медведь, рысь) и мелких (грызуны, мелкие зайцеобразные) млекопитающих из местонахождений Дыроватый Камень на р. Чусовой и Бобылек (раскопки 1990 и 2003 гг.), датированных концом позднего плейстоцена. Материалы из этих местонахождений описаны как в палеонтологической, так и археологической литературе (см. таблицу). Изученные костные остатки были захоронены в бурых пещерных суглинках с большим или меньшим содержанием известнякового щебня.

Для крупных млекопитающих образцы для анализа представляли собой кусочки плотной кости, выпиленные из разных участков челюстной кости и отшлифованные со всех сторон для очистки от поверхностных загрязнений.

Для мелких млекопитающих образцы представляли собой фрагменты нижнечелюстных костей, очищенные от поверхностных загрязнений под бинокулярной лупой с помощью воды и кисточки. Для термического анализа использованы фрагменты из области диастемы, состоящие в основном из плотной костной ткани, для элементного анализа — остальные части челюсти.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Костные остатки крупных и мелких млекопитающих позднеплейстоценового возраста, совместно захороненные в пещерных суглинках, значительно различаются и по содержанию органической компоненты, и по уровню накопления ВЗЭ в плотной костной ткани (рисунок).

Во всех рассмотренных случаях содержание органической компоненты в костях мелких млекопитающих было значительно меньше,

а содержание ВЗЭ значительно больше, чем в костях крупных млекопитающих.

Различия между остатками из разных местонахождений прослеживаются только для костей мелких млекопитающих. Для них

Таблица. Краткая характеристика использованных образцов

		T			
ждение	V				I-ВО ЗЦОВ
Местонахождение	Характеристика слоя	Возраст	Таксон	ДТА	ИСП-МС
	Верхняя часть	Датировки для этого	Bison priscus	3	2
990 г.	слоя коричневого («рыже-бурого») суглинка – слой 17	слоя: 14 200±400 лет	Ursus spelaeus	2	_
		(ИЭРЖ-164) по кости носорога из уч. 4, гор. 10; 16 720±365 лет	Dicrostonyx torquatus	2	1
П 1	(в археологическом	(ЙЭРЖ-142)	Citellus sp.	1	1
Бобылек, раскоп 1990 г.	отчете 1990 г.) и слой 2а (Смирнов, 1993)	по кости мамонта из слоя 2a; 14 630±80 лет (ОхА-11296) для челюсти носорога из уч. 4, гор. 8. Таким образом, предположительный возраст образцов — около 14–17 тыс. лет	Microtinae (до вида не определены)	4	_
Бобылек, раскоп 2003 г.	Нижняя часть слоя коричневого	Радиоуглеродных датировок по остаткам	Bison priscus	3	1
	суглинка, переходящего в этой части отложений в бурую глину — слой 17В (в археологическом отчете 1990 г.) и слои 2а, 26, 2в (Смирнов, 1993) (Смирнов, 1993) (Смирнов, 1993) (См. выше), и для остатков из слоя, лежащего ниже изучаемых горизонтов: 23 470±150 лет (ОхА-11297); 23 700±140 лет (ОхА-11298). Таким образом, предположительный возраст образцов составляет	но есть даты по костям из отложений, непосредственно перекрывающих слой с находками (см. выше),	Lynx lynx	1	_
			Microtus gregalis	2	1
			Lagurus lagurus	1	_
		лежащего ниже изучаемых горизонтов: 23 470±150 лет (ОхА-11297); 23 700±140 лет (ОхА-11298). Таким образом, предположительный возраст образцов	Microtinae (до вида не определены)	1	_

Продолжение таблицы. Краткая характеристика использованных образцов

_	_		1		
дение					I-во зцов
Местонахождение	Характеристика слоя	Возраст	Таксон	ДТА	ИСП-МС
	Слой бурого пещерного	В 1994 г. на радиоуглеродной установке ИЭМЭЖ РАН по навеске костных остатков грызунов получена дата 13757±250 лет (ИЭМЭЖ-1140) (Смирнов, 1995). В Ливерморской лаборатории США получена серия	Rangifer tarandus	2	1
	суглинка в глубине пешеры		Ochotona sp.	3	_
овой, 1992 г			Dicrostonyx torquatus	4	3
			Lagurus lagurus	3	_
p. 4yc			Microtus gregalis	3	_
Дыроватый Камень на р. Чусовой, 1992 г.		АМS-датировок для единичных челюстей грызунов из этой коллекции (Stafford et al., 1999): 12 820±60 лет (CAMS 35894); 13 620±60 лет (CAMS 35895); 12 610±60 лет (CAMS 35896); 12 620±60 лет (CAMS 35897); 12 810±60 лет (CAMS 35898); 12 960±60 лет (CAMS 35898);	Cricetulus migratorius	2	_

наблюдается тенденция постепенного уменьшения содержания органической компоненты и возрастания содержания ВЗЭ с увеличением возраста отложений. Эти данные согласуются с результатами, полученными ранее для разновозрастных остатков мелких млекопитающих из пещерных отложений и подтверждают возможность выделения вариантов фоссилизации костных остатков по соотношению показателей количества органической фракции кости и содержания ВЗЭ (Смирнов и др., 2009; Садыкова и др., 2010; Votyakov et al., 2010).

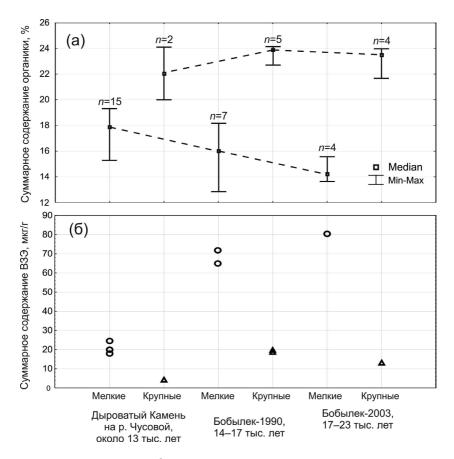


Рисунок. Суммарное содержание органической компоненты (a) и ВЗЭ (б) в нижнечелюстных костях мелких и крупных млекопитающих.

В исследованных образцах костной ткани крупных млекопитающих из двух местонахождений содержание органической компоненты сходно и составляет от 20 до 24% (в среднем около 23%), что лишь немногим меньше чем в нефоссилизованной костной ткани. Данные о содержании ВЗЭ в костях крупных млекопитающих получены лишь для четырех образцов и не позволяют судить о разнице между местонахождениями по этому параметру.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 12-04-31366) и Программы совместных исследований УрО РАН и ДВО РАН (проект № 12-C-4-1030).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Садыкова Н.О., Смирнов Н.Г., Вотяков С.Л., Киселева Д.В. Термические свойства и элементный состав костных остатков млекопитающих как показатели степени фоссилизации // Динамика экосистем в голоцене: Мат-лы Второй Росс. науч. конф. Екатеринбург; Челябинск: Рифей, 2010. С. 182–186.
- Смирнов Н.Г. Материалы к изучению исторической динамики разнообразия грызунов таежных районов Среднего Урала // Материалы по истории современной биоты Среднего Урала: Сб. науч. тр. Екатеринбург: «Екатеринбург», 1995. С. 4–57.
- Смирнов Н.Г. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Наука, 1993. 62 с.
- Смирнов Н.Г., Вотяков С.Л., Садыкова Н.О. и др. Физико-химические характеристики ископаемых костных остатков млекопитающих и проблема оценки их относительного возраста. Ч. 1. Термический и массспектрометрический элементный анализ. Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий», 2009. 118 с.
- von Endt D.W., Ortner D.J. Experimental effects of bone size and temperature on bone diagenesis // J. of Archaeol. Science. 1984. V. 11. P. 247–253.
- Stafford T.W., Semken H.A., Graham R.W. et al. First accelerator mass spectrometry C¹⁴ dates documenting contemporaneity of nonanalog species in late Pleistocene mammal communities // Geology. 1999. V. 27 (10). P. 903–906.
- Tütken T., Vennemann T.W. Fossil bones and teeth: Preservation or alteration of biogenic compositions? // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 2011. V. 310 (1–2). P. 1–8.
- Votyakov S., Kiseleva D., Shchapova Yu. et al. Thermal properties of fossilized mammal bone remnants of the Urals // J. of Thermal Analysis and Calorimetry. 2010. V. 101 (1). P. 63–70.

ЭКОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ НА УРАЛЕ

П.А. Сибиряков

Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург

Ключевые слова: изменчивость, экогеографические градиенты, Microtus arvalis.

В настоящее время обсуждаются возможности использования закономерностей географической изменчивости млекопитающих, обусловленных действием климатических факторов, для повышения

качества интерпретации ископаемой летописи и проблема поиска маркеров, отражающих изменения климата через временную изменчивость (McGuire, 2010).

Для объяснения градиентной изменчивости морфологических признаков рассматривается ряд гипотез: 1) изменение онтогенеза под действием факторов окружающей среды (Большаков, 1972); 2) изменчивость популяционных признаков как следствие изменения влияния факторов окружающей среды (Tkadlec, Stenseth, 2001); 3) влияние конкуренции на изменчивость морфологических признаков (Spaeth, 2009); 4) влияние истории происхождения и развития популяции на степень ее морфологической дивергенции (Renvoise et al., 2011).

В целях проверки гипотезы о существовании географического тренда в изменчивости обыкновенной полевки (Microtus arvalis Pall., 1778) в Уральском регионе обобщены имеющиеся и представлены оригинальные данные по ее распространению и морфологической изменчивости. При выполнении работы решали следующие задачи: выяснение характера видового состава грызунов из окружения обыкновенной полевки и его динамика в зонально-географическом градиенте; структурирование географических и климатических переменных в пределах области распространения вида в регионе; проверка гипотез о связи изменчивости морфологических признаков с экогеографическими переменными.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Обработаны данные о 720 животных из 24 локалитетов в пределах Уральского региона, из них 9 локалитетов (193 животных) — из сборов, произведенных с участием автора.

В ходе работы рассматривали: 1) морфологические признаки: экстерьерные — линейные размеры тела и выступающих частей, дентальные — длина, ширина и морфотипические характеристики жевательной поверхности первого верхнего (m1\) и третьего нижнего (m3) моляров, краниальные — кондилобазальная длина черепа; 2) географические переменные: характеристика точки отлова по широте, долготе и высоте над уровнем моря; 3) признаки, характеризующие окружающую среду: биотические — пресс со стороны конкурирующих видов мышевидных грызунов (роды *Microtus*, *Clethrionomys* и представители подсемейства Muridae), климатические — средние температуры января и июля, среднегодовая температура, годовое количество осадков, а также степень антропогенной трансформации местообитаний (по: Goudie, 2006).

При анализе материала применены два подхода: популяционный с использованием показателей популяционной изменчивости (Животовский, 1982) и индивидуальный. В анализ включали только животных, утративших ювенильные признаки в строении зубной системы. Статистический анализ материала осуществляли с помощью

пакета программ STATISTICA 6.0, в частности корреляционный, факторный и дисперсионный методы анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Климатогеографические градиенты. Для выявления связи между экогеографическими переменными был применен метод факторного анализа (табл. 1) и выделены четыре главные компоненты: ГК1 — климато-географический градиент север—юг, с которым связана доля Muridae в окружении обыкновенной полевки; ГК2 — климато-географический градиент запад—восток, в направлении которого снижаются количество осадков и температуры января; ГК3 — биоценотическая компонента (связь с антропогенным прессом можно объяснить расширением видового состава грызунов в антропогенно трансформированных биотопах); ГК4 — компонента, сформированная высотой над уровнем моря. В дальнейшем эти компоненты рассматривали как новые виртуальные суперпризнаки.

Таблица 1. Результаты факторного анализа объясняющих переменных

Переменная	ГК1	ГК2	ГК3	ГК4
Широта	0.84	-0.44	-0.11	0.10
Долгота	0.32	0.80	0.34	-0.09
Высота над уровнем моря	0.05	0.34	-0.04	-0.73
Средняя температура января	-0.57	-0.53	0.26	-0.43
Средняя температура июля	-0.95	-0.07	0.05	-0.02
Среднегодовая температура	-0.92	-0.03	0.17	0.04
Годовое количество осадков	0.53	-0.77	-0.15	-0.17
Антропогенный пресс	0.23	-0.46	0.59	0.27
Пресс Muridae	-0.68	-0.31	0.10	0.26
Пресс Microtus	0.31	0.29	0.72	0.21
Пресс Clethrionomys	0.24	-0.34	0.54	-0.44
Собственные числа	3.83	2.34	1.41	1.16
Доля дисперсии	0.35	0.21	<u>0.13</u>	<u>0.11</u>

Популяционный подход к анализу морфологической изменчивости. Проведен корреляционный анализ (табл. 2) между индексами популяционного разнообразия Животовского (µ) и частотами морфотипов m1\ и \m3 с одной стороны, и: 1) всеми рассматриваемыми предикторами; 2) главными компонентами, выявленными при анализе климато-географических градиентов, с другой стороны. Показано наличие значимых корреляций (в таблице выделены полужирным) популяционных признаков зубной системы как с предикторами, так

Таблица 2. Корреляции между показателями популяционной изменчивости по одонтологическим признакам, предикторами и главными компонентами

miopara a ciaonora nomione initaria	min										
						Частоть	Частоты морфотипов	гипов			
Переменная	m1/	р √m3	m1\I	m1\II	m1\ III	m1\IV	/m3 sim	/m3 typ	\m3 typl	dnb	\m3 var
Широта	0.18	0.57	-0.30	0.08	0.39	0.10	0.36	0.52	-0.02	-0.44	-0.01
Долгота	-0.09	0.02	0.08	0.02	-0.19	0.07	-0.27	-0.01	-0.20	0.14	0.20
Высота над уровнем моря	0.14	0.15	-0.10	90.0	0.05	0.12	0.00	0.21	0.08	-0.18	-0.21
Средняя температура января	0.20	-0.20	-0.04	0.21	-0.23	0.18	-0.05	0.08	0.27	-0.22	-0.07
Средняя температура июля	-0.29	-0.54	0.39	-0.27	-0.29	-0.24	-0.15	-0.43	0.16	0.28	-0.13
Среднегодовая температура	-0.33	-0.60	0.37	90.0-	-0.42	-0.27	-0.11	-0.46	0.35	0.16	-0.11
Годовое количество осадков	0.30	0.53	-0.33	0.18	0.24	0.27	0.35	0.57	0.14	-0.59	0.00
Антропогенный пресс	-0.02	0.39	90.0-	0.26	-0.13	0.01	0.17	0.28	0.19	-0.42	0.23
Пресс Muridae	-0.22	-0.34	0.22	0.04	-0.24	08.0-	-0.16	-0.71	0.16	0.44	0.22
Пресс Microtus	-0.34	-0.14	0.30	-0.11	-0.33	-0.15	-0.24	0.21	-0.00	-0.15	0.10
Hpecc Clethrionomys	0.63	0.33	-0.58	0.53	0.15	0.64	-0.10	0.13	-0.33	0.10	0.21
ΓK1	0.25	0.61	-0.35	0.12	0.34	0.23	0.20	0.55	-0.20	-0.37	0.07
ГK2	-0.20	-0.27	0.21	-0.20	-0.09	-0.13	-0.30	-0.29	-0.35	0.51	0.00
ГКЗ	-0.17	-0.11	0.17	0.22	-0.52	0.04	-0.29	0.06	0.10	-0.12	0.27
ΓK4	-0.51	-0.15	0.36	-0.23	-0.12	-0.45	0.01	-0.28	0.02	0.19	0.21

и с главными компонентами. Это свидетельствует о наличии связей между изменением сложности строения жевательной поверхности \m3 и климато-географическими градиентами как с севера на юг, так и с запада на восток, а также между характером строения m1\ и биотическими факторами среды.

Индивидуальный подход к анализу морфологической изменчивости. Климато-географический градиент в характере усложнения строения жевательной поверхности \m3, выявленный при популяционном подходе, подтверждают также результаты факторного анализа, проведенного по индивидуальным признакам животных.

Для выявления связи морфологических признаков с географическими переменными при учете относительного возраста животных был использован метод дисперсионного анализа. Удалось выявить следующие закономерности:

- 1. Увеличение кондилобазальной длины черепа, а также меньшие значения индекса черепа (отношения кондилобазальной длины черепа к длине тела) у относительно более взрослых (имеющих большую зрелость черепа) особей из популяций, расположенных в степной зоне, по сравнению с особями сходного возраста из других зон. При этом меньшие значения индекса черепа у мышевидных грызунов могут объясняться увеличением скорости онтогенеза (Большаков, 1972).
- 2. Для животных из степной зоны характерны большие значения длины тела и ширины m1\, что позволяет предполагать, что ширина этого зуба может использоваться в качестве показателя, отражающего размеры животного.
- 3. Усложнение жевательной поверхности \m3 в градиенте северог подтверждается результатами дисперсионного анализа по индивидуальным признакам животных. Однако более сложное строение характерно для относительно молодых (имеющих зрелость черепа до 70%) особей из степной и лесостепной зон, у более зрелых животных из всех зон сложность строения жевательной поверхности \m3 приблизительно равна и находится на уровне, характерном для животных из южной и северной тайги на всем протяжении их жизни.

Таким образом, полученные новые данные позволили подтвердить ранее выявленную связь (Markova et al., 2010) между сложностью строения жевательной поверхности \m3 обыкновенной полевки и климато-географическими градиентами север—юг и запад—восток в Уральском регионе. Эти различия с точки зрения среднепопуляционных показателей позволяют сделать вывод об усложнении строения жевательной поверхности \m3 с севера на юг. Однако индивидуальный подход показывает, что различия между северными и южными

популяциями проявляются в первую очередь среди относительно молодых животных. В то же время в популяциях степной зоны для животных характерны большие размеры (длина тела, кондилобазальная длина черепа) и по косвенным показателям (характер изменения индекса черепа) можно предполагать большую скорость онтогенеза. Выдвинуто предположение о возможной связи увеличения сложности строения жевательной поверхности \m3 в направлении север—юг с различиями в скорости онтогенеза (что достигается за счет более продолжительного существования в онтогенезе зуба ювенильных признаков, обеспечивающих усложнение формы жевательной поверхности).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 12-04-01377). Автор выражает благодарность Е.А. Марковой за руководство и предоставленные оригинальные данные, Л.Э. Ялковской и сотрудникам Группы популяционной цитогенетики — за доступ к коллекциям. В.В. Кукарских — за предоставленные данные о климатических показателях, сотрудникам лаборатории филогенетики и биохронологии — за помощь и поддержку, оказанные в ходе подготовки и выполнения работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- *Большаков В.Н.* Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.
- Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38–44.
- Goudie A. The human impact on the natural environment: past, present, and future 6th edition. Malden, Mass.; Oxford; Carlton: Blackwell Pub., 2006. 357 p.
- Markova E., Malygin V., Montuire S. et al. Dental variation in sibling species Microtus arvalis and M. rossiaemeridionalis (Arvicolinae, Rodentia): between-species comparisons and geography of morphotype dental patterns // J. of Mamm. Evol. 2010. V. 17, № 2. P. 121–139.
- *McGuire J.* Geometric morphometrics of vole (*Microtus californicus*) dentition as a new paleoclimate proxy: shape changes along geographic and climatic clines // Quaternary International. 2010. V. 212, I. 2. P. 198–205.
- Renvoise E., Montuire S., Richard Y. et al. Microevolutionary relationships between phylogeographical history, climate change and morphological variability in the common vole (Microtus arvalis) across France // J. of Biogeography. 2012. V. 39, I. 4. P. 698–712.
- Spaeth P. Morphological convergence and coexistence in three sympatric North American species of *Microtus* (Rodentia: Arvicolinae) // J. of Biogeography. 2009. V. 36, I. 2. P. 350–361.
- Tkadlec E., Stenseth N. A new geographical gradient in vole population dynamics // Proc. R. Soc. Lond. B. 2001. V. 268. P. 1547–1552.

ИЗУЧЕНИЕ ПЛОТНОСТИ ПРЕСНОВОДНЫХ МАЛОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ (OLIGOCHAETA) В МАЛЫХ ВОДОТОКАХ ПРИ РАЗМЕРНОСТИ ОРУДИЯ СБОРА ПРОБЫ, СООТВЕТСТВУЮЩЕЙ ПЛОЩАДИ МИНИМАЛЬНОЙ ВИДИМОЙ АГРЕГАЦИИ ЧЕРВЕЙ

К.Д. Смирнов*, В.Ю. Захаров*

Удмуртский госуниверситет, г. Ижевск

Ключевые слова: олигохеты, агрегированные скопления, плотность олигохет.

Олигохеты (Oligochaeta) — важный компонент бентоса, они образуют агрегации, что обуславливает неоднородность их распределения. Это явление очень широко распространено в природе (Самохвалов, 2008). Представляет интерес изучение плотности агрегированных скоплений, которые образуют олигохеты с применением орудия пробоотбора с размерностью, соответствующей площади минимальной видимой агрегации (примерно 32 см²).

Цель настоящей работы — изучение плотности пресноводных малощетинковых червей (Oligochaeta) в малых водотоках Удмуртии. Были поставлены следующие задачи: 1) отобрать пробы на 11 малых реках и определить число иловых бактерий; 2) изучить сезонную динамику олигохет в четырех модельных точках; 3) провести этологические исследования агрегаций малощетинковых червей.

Исследования проводили с июня по август на 11 малых реках Удмуртии. Пробы отбирали с длиной шага 15 м, площадь пробы — 32 см². Четыре модельные точки закладывали на р. Карлутка (г. Ижевск). Для изучения сезонной динамики численности олигохет пробы отбирали с июня по ноябрь с интервалом в 10 дней. Число олигохет в пробе определяли путём подсчета особей после промывки ила, количество бактерий — методом подсчёта калиброванной капли (Рекомендации по проведению..., 2004). В 2009 и 2010 гг. обработано 12 и 30 проб соответственно. В 2011 г. на первом этапе исследования проанализировано 1044 пробы, а на втором — 60. По результатам 2011 г. 801 проба оказалась нулевой, в остальных пробах количество червей варьировало от 1 до 3660 экз.

Точечные пробы на 11 малых реках. Анализ частотного распределения плотности заселения олигохет показал, что в сборах 2010 и 2009 гг. существуют дискретные интервалы. Середины интервалов с большой частотой (встречаемостью) напоминают числа последовательности Фибоначчи, причём на нижнюю и верхнюю границы

интервалов приходится около 10% от каждого члена последовательности. Значения плотности (экз./пробе) группируются возле неких отстоящих друг от друга величин и распределяются в неравноинтервальный вариационный ряд (Лакин, 1990) вида 0, 1, 2, 3, 4, 7, 10, 12, 15, 19, 26, 33, 40, 54, 68, 91, 110, 151, 182, 245, 275, 361, 488, 620, 1021, 1578, 2380, 3360 (полужирным шрифтом отмечены числа, напоминающие последовательности Фибоначчи).

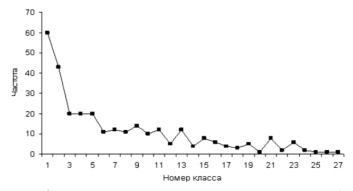


Рис. 1. Распределение частотных классов олигохет (экз./пробе) без частот нулевого класса. По оси X обозначены классы с числами Фибоначчи и без них. Средняя величина каждого интервала напоминает числа последовательности Фибоначчи. Варианты с меньшей частотой находятся между этими интервалами.

Сезонная динамика. Динамика численности олигохет предстает как дискретный переход из одного интервала в другой в сторону уменьшения или увеличения плотности червей (рис. 2).

Этологические исследования. Мы провели опыты по влиянию химических, тактильных, световых раздражителей на агрегации олигохет Tubifex sp., Limnodrilus sp. для исследования процесса объединения червей в оформленные скопления. При воздействии вся агрегация червей реагирует как единый организм, обладая набором простых поведенческих признаков. Предполагается, что каждый дискретный интервал с числом Фибоначчи — есть некоторое «устойчивое» состояние агрегации, при котором черви совершают ритмичные волнообразные колебания задним концом тела. В случае наличия питательного ресурса — иловых бактерий (места скопления олигохет от 10 экз./пробе) — ил отличаются более тёмным цветом. В эти «устойчивые» состояния попадают ненулевые плотности в интервалах с числами Фибоначчи в центре. Тогда как «неустойчивое» состояние характеризуется беспорядочным ползанием червей, отсутствием

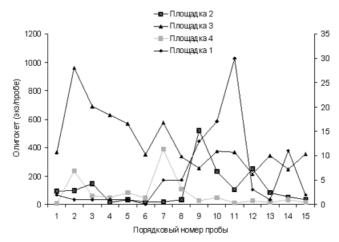


Рис. 2. Динамика численности олигохет на четырех модельных участ-ках р. Карлутка.

движений задним концом тела, нарушенной целостностью скоплений. В эти «неустойчивые» состояния попадают значения плотности в промежутках между интервалами с числами Фибоначчи.

Степенным законам и экспоненциальному росту, а также числам Фибоначчи посвящена целая глава в монографии М. Шредера (2001), где указывается на распространенность этих явлений в живой природе. По мнению И.М. Хохуткина (устное сообщение), «самоорганизация живых систем вроде агрегированных скоплений — очень распространённое явление и относится ко многим живым организмам, например, к стаям птиц и косякам рыб». А.И. Азовский (устное сообщение) полагает, что «последовательность Фибоначчи примерно соответствует степенному ряду, т.е. числа $\Phi(n)$ распределены по интервалам $\log n$. Вероятно, плотности распределены по логарифмическим интервалам, что для численностей организмов вполне естественное явление».

выводы

- 1. Середины дискретных интервалов плотностей олигохет (экз./ пробе) с большей частотой совпадают с последовательностью Фибоначчи; это соответствует экспоненциальному росту численности олигохет при «устойчивом» состоянии в агрегациях различной структуры. График распределения частот отличен от нормального вида.
- 2. Динамика численности представляет собой дискретный переход из одного интервала в другой в сторону уменьшения или увеличения плотности червей. Иными словами, переход из одного «устойчивого» состояния (интервал с числом Фибоначчи в центре и

10%-ной зоной диссипации вокруг него) в другое «устойчивое» состояние происходит скачкообразно, через «неустойчивое» состояние (значения плотности между дискретными интервалами с числом Фибоначчи). Этот процесс сопровождается структурной перестройкой в виде упрощения структуры агрегации (уменьшение плотности червей) или ее усложнением (увеличение плотности червей).

3. Установлено, что агрегации червей при разных воздействиях способны вести себя как единый организм. Предполагается, что каждый дискретный интервал с числом Фибоначчи — некоторое «устойчивое» состояние агрегации, а промежуточные интервалы плотности — «неустойчивое»; эти состояния резко отличны друг от друга по ряду критериев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- $\it Лакин Г.\Phi.$ Биометрия: Учеб. пос. для биол. спец. вузов. 4-е изд. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Самохвалов В.Л. Связь показателей численности с площадью орудия учета // Современное состояние и пути развития популяционной биологии. Матлы X Всерос. популяц. семинара. Ижевск, 2008. С. 55–57.
- Шредер М. Фракталы, хаос, степенные законы. Миниатюры из бесконечного рая. Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2001. 528 с.
- Рекомендации по проведению гидробиологического контроля на сооружениях биологической очистки с аэротенками: Методическое пособие. Пермь, 2004. 53 с.

МЕТОДИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ РАЗДЕЛЕНИЯ ПОТОКОВ УГЛЕКИСЛОГО ГАЗА ИЗ ПОЧВЫ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ: ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВКЛАДА ДЫХАНИЯ КОРНЕЙ

И.А. Сморкалов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: дыхание почвы, микробное дыхание, дыхание корней, измерение *in situ*, эмиссия ${\rm CO_2}$.

Почвенное дыхание — процесс выделения углекислого газа из почвы, определяемый, по большей части, дыханием корней и микробиальным разложением растительных остатков, лесной подстилки (ветоши) и органического вещества почвы (Luo, Zhuo, 2006). Данный параметр широко используют как для оценки величины ежегодной продукции экосистем, так и для характеристики активности почвен-

ной биоты, в первую очередь микрофлоры (индикатор качества почвы и ее плодородия) (Ryan, Law, 2005).

В силу своей комплексной природы, величина общей эмиссии CO_2 из почвы не всегда является информативным показателем. Поэтому, что бы понять причины вариабельности почвенного дыхания в пространстве и во времени, и механизмы его изменения под действием каких-либо факторов, необходимо разделение общего потока на автотрофную и гетеротрофную составляющие. На практике, соотношение основных составляющих дыхания почвы часто принимают равным 1:1 (по 50%), либо долю корневого дыхания считают равной 45% в лесах и 60% в нелесных экосистемах (Hansson et al., 2000). Такая приблизительная оценка вкладов является очень сильным огрублением имеющихся данных: известно, что в разных ситуациях вклад корневого дыхания может варьировать — от 16% (Helal, Sauerbeck, 1991) до 94% (Swinnen, 1994).

На сегодняшний день методы измерения общего потока углекислого газа с поверхности почвы можно считать устоявшимися и общепризнанными. Выбор того или иного метода зависит от возможностей и потребностей каждого конкретного исследователя. Разделение же корневого и микробного (ризомикробного) дыхания, наиболее интересное при изучении баланса углерода, сопряжено с большими методическими сложностями. На настоящий момент, из имеющихся почти двух десятков методов, нельзя выделить не только общепринятых, но и сколько-нибудь эффективных методик разделения корневого и микробного дыхания. У всех этих методов, как полевых, так и лабораторных, есть существенные недостатки, главный из которых — нарушение естественного состояния почвы. Кроме того, они все чрезвычайно трудоемки, а их результаты носят больше оценочный характер.

Таким образом, остро стоит проблема поиска либо точного референсного, либо нетрудоемкого оценочного метода разделения почвенного дыхания на компоненты.

Основная идея нашего подхода базируется на том, что температурную чувствительность интенсивности почвенного дыхания определяют корни растений. Так, Бун с сотрудниками (Boone et al., 1998) показали, что при температуре почвы ниже 8° С нет достоверных различий в дыхании нативной почвы и почвы, лишенной корней, т.е. при низких температурах дыхание почвы определяется в основном дыханием микроорганизмов. Этот факт объясняется наличием в почве разных физиологических групп микроорганизмов (термофилов, мезофиллов, психрофилов), активизирующихся при разных (но только положительных) температурах. Таким образом, имея ряд значений интенсивности эмиссии углекислого газа на одном участке при разной температуре почвы (15–20° и меньше 8°С) можно, путем определения разницы, оценить вклад авто и гетеротрофной составляющей в общее дыхание почвы на данном участке.

Цель работы — оценить вклад дыхания корней в общий поток углекислого газа из почвы в полевых условиях, по разности скорости дыхания при разных температурах почвы.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работы проведены в вегетационные сезоны 2010—2011 гг. в сосновых насаждениях г. Екатеринбурга (дендрарий Ботанического сада УрО РАН, лесопарк Юго-Западный) и за его чертой (окрестности озер Глухое и Чусовское). Рассматриваемые участки существенно различаются по проективному покрытию травяно-кустарничкового яруса (ТКЯ) (Золотарева и др., 2012) (следовательно, и по содержанию корней), что должно было быть проверкой верности нашего подхода. На каждом участке было заложено по 3 постоянные пробные площадки 25х25 м. В каждый тур проводили по 10 измерений дыхания почвы на каждой площадке. Всего было проведено 7 туров измерений (три в 2010 г.: июнь, август, конец сентября; четыре в 2011 г.: середина мая, июль, середина октября, конец октября). Всего было произведено 840 измерений.

Измерение почвенного дыхания проводили по стандартному варианту закрытого динамического камерного метода (Closed dynamic chamber method) (Luo, Zhou, 2006) с использованием полевого респирометра SR1LP (Qubit systems, Canada). Температуру почвы измеряли почвенным термометром, входящим в комплект респирометра.

Для оценки вклада корней в общее дыхание, из полученных данных выбрали туры измерений, соответствующие середине вегетационного сезона (конец июня — начало августа) с температурами почвы выше +15° С и туры, во время которых температура почвы была +8° — +2° С. Вклад корней рассчитывали по формуле:

$$R_r = \left(1 - \frac{R_g}{R_{15}}\right) * 100\%$$

где R_{r} — вклад дыхания корней,%;

 R_8^- среднее дыхание на участок при температуре почвы $+8^{\circ}-+2^{\circ}$ С, мг $CO_2/{\rm M}^{2*}$ час;

 $R_{15}-$ среднее дыхание на участок при температуре почвы выше +15° C, мг $\rm CO_2/M^{2*}$ час.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Дыхание почвы в середине вегетационного периода в загородных участках с большим проективным покрытием было почти в два раза больше, чем в городских лесопарках (таблица). В холодные периоды эта разница нивелировалась, что подтверждало наши первоначальные предположения.

Таблица. Дыхание почвы на исследуемых участках при температурах почвы больше 15°С (R_{15}) и менее 8°С (R_{8}) , мг CO_{2} /м²*час

	Дендрарий БС	Юго-Западный л/п	Оз. Глухое	Оз. Чусовское
R ₁₅	517.57 (13.80)	561.62 (83.45)	1075.38 (12.79)	1082.41 (62.37)
R_8	320.46 (21.14)	332.57 (38.24)	459.65 (43.73)	367.4 (26.85)

Примечание. Приведено среднее значение, в скобках – стандартная ошибка среднего, учетная единица – пробная площадь (n=3).

Рассчитанные вклады корней в дыхание почвы, в целом, соответствовали показателям проективного покрытия ТКЯ (рисунок). Большая доля дыхания корней была зафиксирована в загородных зонах.

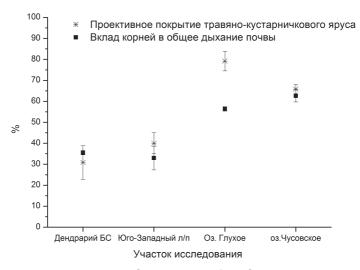


Рисунок. Соотнесение вклада корней в общее дыхание почвы и проективного покрытия ТКЯ (приведено: среднее и стандартная ошибка среднего; учетная единица — пробная площадь, (n=3)).

ВЫВОДЫ

Полученные данные позволяют говорить о возможности использования предложенного подхода для оценки вкладов дыхания корней растений и микроорганизмов в дыхание почвы. Однако для повышения точности такой оценки необходимо вводить в формулу расчета вкладов поправочные коэффициенты, отражающие зависимость дыхания от температуры и влажности — основных факторов, влияющих на временную динамику эмиссии углекислого газа из почвы. Для вы-

вода таких коэффициентов необходимо проведение дополнительных исследований.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 12-04-31517) и Президиума УрО РАН (проекты № 11-4-ИП-345 и № 12-И-4-2057).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н., Воробейчик Е.Л., Шавнин С.А. Изменение структуры напочвенного покрова сосновых лесов в условиях крупного промышленного города // Аграрный вестник Урала. 2012 (в печати).
- Boone R.D., Nadelhoffer K.J., Canary J.D., Kaye J.P. Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration // Nature. 1998. № 396. P. 570–572.
- Hanson P.J., Edwards N.T., Garten C.T. et al. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations // Biogeochemistry, 2000. V. 48. № 1. P. 115–146.
- Helal H.M., Sauerbeck D. Short term determination of the actual respiration rate of intact plant roots. In: McMichal B.L., Person H. (Eds.), Plant Roots and Their Environment, Amsterdam: Elsevier, 1991. P. 88–92.
- Luo Y., Zhou X. Soil respiration and the environment. Burlington: Academ. Press, 2006. 316 p.
- Ryan M.G., Law B.E. Interpreting, measuring, and modeling soil respiration // Biogeochemistry, 2005. V. 73. № 1. P. 3–27.
- Swinnen J. Evaluation of the use of a model rhizodeposition technique to separate root and microbial respiration in soil // Plant and Soil. 1994. V. 165. № 1. P. 89–101.

УЧАСТИЕ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ В ТОЛЕРАНТНОСТИ РАСТЕНИЙ *ELODEA NUTTALLII* (PLANCH) ST. JOHN К ДЕЙСТВИЮ АЦЕТАТА КАДМИЯ

А.В. Сорокань*, В.В. Бороденко**, К. Косио***, И.В. Максимов*

*Институт биохимии и генетики Уфимского НЦ РАН, г. Уфа **Башкирский госуниверситет, г. Уфа ***Университет Женевы, Швейцария

Ключевые слова: оксидоредуктазы, изоферменты, ИУК, АБК, кадмий.

Elodea nuttallii (Planch) St. John является водным макрофитом родом из Северной Америки, но легко акклиматизируется в условиях средней полосы и распространенена по всему миру. Элодея способна накапливать большое количество металлов, в том числе ртути и

кадмия, и поэтому считается хорошим объектом для экотоксикологических исследований и, возможно, для фиторемедиации вод, содержащих тяжелые металлы (Thiébaut et al., 2010).

Металлы, воздействуя на растения, индуцируют в них окислительный стресс, поэтому можно предположить, что в устойчивости растений к тяжелым металлам важную роль играет антиоксидантная система, включающая различные ферментные системы, в том числе пероксидазы. Цель настоящей работы — понять происхождение толерантности *Elodea nuttallii* к тяжелым металлам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Растения *Е. nuttallii* выращивали в течение двух недель в стаканах, до ¼ заполненных смесью песка и речного ила (1:1), и еще на ½ — водопроводной водой (Best et al., 1996). Затем в воду добавляли ацетат кадмия до концентрации 10 и 20 мкМ. Растительный экстракт получали путем растирания в 0.25 М фосфатном буфере (ФБ) — рН 6.2, в соотношении 1:5. После экстракции в течение 30 мин при +4°C раствор центрифугировали, в супернатанте микрометодом определяли активность пероксидазы (Хайруллин и др., 2001), каталазы (Уайт и др., 1981) и содержание перекиси водорода (Bindschedler et al., 2001).

Свободно-растворимые белки подвергали изоэлектрофокусированию (ИЭФ) с использованием 7% полиакриламидного геля (ПААГ) и 2.5% амфолитов (BioRad) с диапазоном рI белков от 3.0 до 10.0. ПААГ проявляли на пероксидазную активность в 0.01%-ном растворе 3.3-диаминобензидина и 0.016%-ном ${\rm H_2O_2}$ в 0.1 М ФБ. Содержание индолилуксусной кислоты (ИУК) и абсцизовой кислоты (АБК) определяли в одной навеске методом иммуноферментного анализа (Шакирова и др., 1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Под воздействием ацетата кадмия, особенно при концентрации 20 мкМ, рост растений заметно снижался (табл. 1). Содержание свободной ИУК при этом также было снижено на 20% по сравнению с контрольными растениями, чем может объясняться снижение роста (табл. 2).

На рис 1. представлены данные о влиянии ацетата кадмия на содержание перекиси водорода, активность каталазы и пероксидазы в растениях элодеи. Как видно, содержание перекиси водорода в опытных растениях в первые часы после добавления ацетата кадмия, снижалось в сравнении с контролем, но в более поздние сроки наблюдалось стабильно высокое содержание ${\rm H_2O_2}$, что говорит о развитии окислительного стресса в растениях. Неожиданным оказалось отсутствие ингибирования активности каталазы (рис. 1, б) на поздних эта-

Таблица 1. Прирост побегов Е. nuttallii на 10-е сутки после обработки $Cd(CH_3COO)_2$

Вариант	Прирост, см
Контроль	3.4±0.25
10 мкМ Cd (CH ₃ COO) ₂	2.7±0.17
20 мкМ Cd (CH ₃ COO) ₂	2.4±0.12

Таблица 2. Содержание ИУК и АБК (в %) в растениях E. nuttallii под действием 20-ти мкМ раствора $Cd(CH_3COO)_2$ в зависимости от продолжительности обработки

			Время обра	ботки, ч		
Фитогормон	2		4		6	
	Контроль	Cd	Контроль	Cd	Контроль	Cd
ИУК	100	79	100	85	100	85
АБК	100	93	100	140	100	91

пах опыта в присутствии ацетата кадмия, несмотря на многократно отмечаемую в литературе способность кадмия негативно влиять на активность оксидоредуктаз.

Из литературы известно, что важную роль в защитных реакциях растений играют пероксидазы. Изоэлектрофокусирование пероксидаз элодеи (рис. 2) показало, что через 3 ч после обработки ацетатом кадмия в изоферментном спектре появлялась анионная изопероксидаза с рI=3.5 (на рисунке отмечена стрелкой).

Интересно, что максимальное содержание АБК совпадало по времени с появлением в изоферментном спектре анионной изопероксидазы (см. табл. 2), что свидетельствует об участии этого фитогормона в регуляции активности изофермента.

Таким образом, толерантность данного вида элодеи к тяжелым металлам, вероятно, связана с активным включением антиоксидантной системы в процессы защитного ответа.

ВЫВОДЫ

- 1. Ингибирование роста побегов элодеи ацетатом кадмия обусловлено, вероятно, снижением содержания свободной ИУК и накоплением АБК.
- 2. Снижение содержания ${
 m H_2O_2}$ в растениях под воздействием кадмия в первые часы после его добавления коррелировало с активацией в них каталазы.

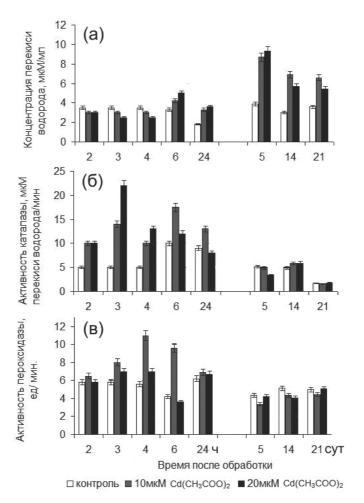


Рис. 1. Влияние $Cd(CH_3COO)_2$ на содержание перекиси водорода (а), активность каталазы (б) и пероксидазы (в) в растениях элодеи.

- 3. Стабилизация содержания перекиси водорода при длительном воздействии кадмия связано с устойчивостью каталазы к его токсическому действию.
- 4. Активация изопероксидаз с рI ~ 9.3 и рI ~ 3.5 позволяет предположить их участие в специфической защитной реакции в ответ на кадмиевый стресс.

Работа выполнена при поддержке Госконтракта Минобрнауки РФ (проект №П-339).

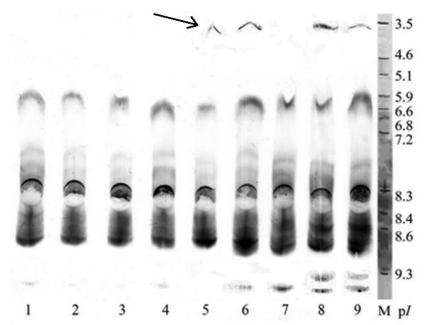


Рис. 2. Влияние $Cd(CH_3COO)_2$ на изоферментный спектр пероксидаз в растениях элодеи. 1, 2, 3 — 2 ч после обработки; 4, 5, 6 — 3 ч; 7, 8, 9 — 4 ч. 1, 4, 7 — контроль; 2, 5, 8 — 10 мкМ $Cd(CH_3COO)_2$; 3, 6, 9 — 20 мкМ $Cd(CH_3COO)_2$; M — маркер; pI — изоэлектрическая точка.

СПИСОК ЛИТРАТУРЫ

Уайт А., Хендлер Ф., Смит Э. и др. Основы биохимии. Пер. с англ. М.: Мир, 1981. Т. 1–3.

Хайруллин Р.М., Юсупова З.Р., Максимов И.В. Взаимодействие анионных пероксидаз пшеницы с хитином, хитозаном и телиоспорами *Tilletia caries* (DC.) Tul. // Физиология растений. 2000. Т. 47. С. 108–113.

Шакирова Ф.М., Безрукова М.В., Шаяхметов И.Ф. Влияние теплового стресса на динамику накопления АБК и лектина в клетках каллуса пшеницы // Физиология растений. 1995. Т. 42, № 5. С. 700–702.

Best E.P.H., Woltman H., Jacobs F.H.H. Sediment-related growth limitation of Elodea nuttallii as indicated by a fertilization experiment // Freshwater Biology. 1996. V. 36, № 1. P. 33–44.

Bindschedler L.V., Minibayeva F., Gardner S.L. et al. Early signaling events in the apoplastic oxidative burst in suspension cultured french bean cells involve cAMP and Ca²⁺ // New Phytologist. 2001. V. 151. P. 185–194.

Thiébaut G., Gross Y., Gierlinski P., Boiché A. Accumulation of metals in Elodea canadensis and Elodea nuttallii: implications for plant-macroinvertebrate interactions // Sci Total Environ. 2010. V. 408, № 22. P. 5499–5505.

ПАУКИ-КРЕСТОВИКИ (ARANEI: ARANEIDAE) НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «НЕЧКИНСКИЙ»: ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

А.Н. Созонтов

Удмуртский госуниверситет, г. Ижевск

Ключевые слова: пауки, национальный парк Нечкинский, фауна, экология пауков.

Пауки могут служить удобной модельной группой, позволяющей оценить биологическое разнообразие и проводить мониторинговые исследования. Национальный парк «Нечкинский» (далее НПН) — крупнейшая ООПТ в Удмуртии, занимающая вместе с буферной зоной 35 тыс. га. Парк расположен в среднем течении р. Камы, в непосредственной близости от Воткинского водохранилища. Изучение пауков в НПН до нас не проводилось. Единственным источником по фауне пауков всей Удмуртской Республики является работа Т.Л. Зубко и В.И. Рощиненко (1981), в которой приводится 81 вид из 13 семейств, из них 5 видов относятся к семейству пауков-крестовиков (Araneidae). С 2008 г. нами ведутся планомерные исследования пауков на территории данного национального парка (Созонтов, 2010; Sozontov, Esyunin, 2012), при этом фауна семейства Araneidae выявлена достаточно полно, что позволяет провести анализ и сделать некоторые обобщения.

Нами была поставлена цель изучить фауну пауков-крестовиков НПН. Исходя из этой цели были сформулированы следующие задачи: 1) выявить видовой состав пауков семейства Araneidae; 2) дать зоогеографическую и зональную характеристику фауны; 3) проанализировать экологическую структуру фауны (изучить биотопическое распределение видов).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В ходе работы применялись такие традиционные методы сбора, как окашивание энтомологическим сачком травостоя, крон кустарников и деревьев, ручной сбор. За три полевых сезона (2008–2011 гг.) нами было обследовано 11 различных типов биотопов: смешанные леса, сосновые леса, пойменные дубравы, пойменные луга, берега стариц, остепненные луга, сухотравные пустоши, сфагновые болота, бечевники, обрывистые берега водохранилища, селитебные местообитания. Коллекционный материал составляет в общей сложности 275 экз. пауков, относящихся к обозначенному семейству. Иденти-

фикация видов производилась автором по комплексу классических и современных определителей (Тыщенко, 1971; Heimer, Nentwig, 1991; Nentwig et al., 2011). Весь материал был просмотрен и подтвержден д.б.н., профессором С.Л. Есюниным (ПГНИУ, г. Пермь). Зоогеографический и зональный анализы проводили на основе ряда общих и региональных фаунистических работ (Краснобаев, 2004; Esyunin, Efimik, 1996; Helsdingen, 2012) с учетом широтной и долготной составляющих ареала по классификации К.Б. Городкова (1984).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В НПН нами было зарегистрировано 20 видов пауков из семейства Araneidae, относящихся к 10 родам, из них 15 видов впервые отмечены для фауны Удмуртии (отмечены звездочкой). Ниже приводится список видов пауков-крестовиков НПН:

- *Agalenatea redii (Scopoli, 1763)
- *Araneus alsine (Walck., 1802)

Araneus angulatus Cl., 1757

Araneus diadematus Cl., 1757

Araneus marmoreus Cl., 1757

- *Araneus quadratus Cl., 1757
- *Araneus sturmi (Hahn, 1831)
- *Araniella proxima (Kulcz., 1885)
- *Cercidia prominens (Westr., 1851)
- *Cyclosa conica (Pallas, 1772)
- *Cyclosa oculata (Walck., 1802)
- *Hypsosinga heri (Hahn, 1831)
- *Hypsosinga pygmaea (Sund., 1831)
- *Larinioides cornutus (Cl., 1757)

Larinioides ixobolus (Thor., 1873)

*Larinioides patagiatus (Cl., 1757)

Mangora acalypha (Walck., 1802)

- *Singa hamata (Cl., 1757)
- *Singa nitidula C.L.Koch, 1844
- *Stroemiellus stroemi (Thor., 1870)

На основе анализа общего распространения пауков из использованных нами монографических работ и фаунистических публикаций можно предположить, что потенциальное видовое богатство крестовиков для исследуемой территории должно составлять около 25 видов. Таким образом, степень изученности фауны составляет 80%.

Анализ зоогеографической структуры локальной фауны показал (см. рисунок, а), что основу фауны составляют виды, имеющие голарктические (40%) и транспалеарктические (30%) ареалы, в меньшей степени — западнопалеарктические и центрально-западнопалеарктические формы (по 15%). Сходное соотношение наблюдается и в других регионах средней полосы Восточноевропейской равнины. Четыре суб-

бореальных вида, имеющие западнопалеарктические и центрально-западнопалеарктические ареалы (*Larinioides ixobolus*, *Mangora acalypha*, *Cyclosa oculata* и *Hypsosinga heri*), видимо, находятся на исследуемой территории вблизи северных границ своего распространения.

Основу фауны кругопрядов составляют виды с температными ареалами (55%), однако значительна доля суббореальных (неморальных в широком смысле) видов (30%). При этом из бореальных видов обнаружен всего один (*Araniella proxima*). В совокупности с высокой долей суббореальных видов, это говорит о том, что фауна крестовиков НПН не совсем типична для лесной зоны и носит более южные черты. Это, по-видимому, объясняется физико-географическими, в первую очередь — мезоклиматическими условиями на территории НПН, обусловленными наличием крупной водной артерии, которая смягчает суточные и сезонные перепады температур.

Биотопическое распределение видов является одним из аспектов экологической структуры фауны. Только в одном типе биотопов были отмечены 9 из 20 обнаруженных видов, 7 видов были встречены в 2 или 3 биотопах, и 4 вида — в нескольких типах биотопов (от 5 до 8). Виды, отмеченные для большого числа разных типов биотопов, как правило, были представлены также большим количеством экземпляров. Напротив, практически все стенотопные виды являются редкими и малочисленными на территории НПН. При этом они населяют биотопы с наиболее специфичными экологическими услови-

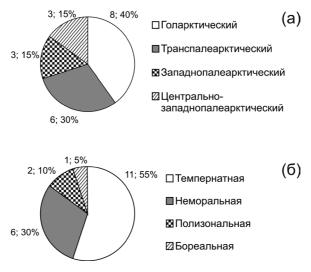


Рисунок. Зоогеографические комплексы (а) и широтные группы (б) крестовиков НПН (число видов; доля,%).

ями, например сухотравные пустоши и бечевники (узкую прибойную полосу между кромкой воды и высоким коренным берегом).

выводы

- 1. На территории НПН зарегистрировано 20 видов пауков семейства Araneidae (10 родов), что составляет не менее 80% от предполагаемого числа. Из них 15 видов впервые отмечены для Удмуртии.
- 2. В зоогеографическом отношении основу фауны составляют голарктические (40%) и транспалеарктические (30%) широко распространенные виды с существенной долей западнопалеарктических и западно-центральнопалеарктических (по 15%), что, видимо, характерно для лесной зоны Восточноевропейской равнины.
- 3. Основу аранеофауны НПН составляют виды с температными ареалами (55%), значительна доля суббореальных видов (30%). В этом отношении фауна семейства Araneidae НПН не совсем типична для лесной зоны и имеет лесостепные черты.
- 4. Большинство (16) обнаруженных видов предъявляют специфические требования к местообитанию и заселяют 1 (9 видов) или 2–3 (7 видов) типа биотопов. Наибольшее видовое разнообразие отмечено в пойменных дубравах, на пойменных лугах, сфагновых болотах и в сосняках.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- *Городков К.Б.* Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР // Ареалы насекомых европейской части СССР. Карты 179−221. Л., 1984. С. 3−20.
- Зубко Т.Л., Рощиненко В.И. К Фауне пауков некоторых районов Удмуртской АССР // Фауна и экология животных УАССР и прилежащих регионов: Межвузовский сб. Ижевск, 1981. Вып. 2. С. 48–57.
- *Краснобаев Ю.П.* Каталог пауков (Aranei) Среднего Поволжья. Самара, 2004. 213 с.
- Созонтов А.Н. Пауки национального парка «Нечкинский»: видовой состав, зоогеографический анализ и экологическая структура фауны // Итоговая студенческая научная конференция (апрель, 2010), Ижевск: Удмурт. гос. ун-т., 2010. С. 81–82.
- *Тыщенко В.П.* Определитель пауков европейской части СССР. Л., 1971. 281 с. *Esyunin S.L., Efimik V.E.* Catalogue of the spiders (Arachnida, Aranei) of the Urals. Moscow, 1996. 229 p.
- Heimer S., Nentwig W. Spinnen Mitteleuropas: Ein Bestimmungsbuch. Berlin, 1991. 543 p.
- Nentwig W., Blick Th., Gloor D. et al. Araneae. Spiders of Europe (Version 6.2011) (http://www.araneae.unibe.ch)
- Sozontov A.N., Esyunin S.L. To the spider fauna (Arachnida, Aranei) of the Udmurt Republic // Arthropoda Selecta. 2012. V. 21, №1. P. 85–95.
- van Helsdingen P.J. Araneae // Fauna Europaea Database (Version 1.2012). (http://www.european-arachnology.org)

МОНИТОРИНГ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МИКОЗОВ В ЛОКАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ КОЛОРАДСКОГО ЖУКА НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН ЗА 2008–2011 гг.

Е.В. Сурина, Г.В. Беньковская

Институт биохимии и генетики Уфимского НЦ РАН, г. Уфа

Ключевые слова: колорадский жук, микозы, популяции, резистентность.

Появившись в конце 70-х годов прошлого века, колорадский жук в настоящее время постоянно присутствует во всех районах Республики Башкортостан (РБ). В соответствии с современной классификацией зон натурализации вида на территории России и стран СНГ (Вилкова и др., 2005) территория республики относится ко второй зоне, для которой характерны натурализация вида и начало процессов его интеграции в местные агроэкосистемы.

В настоящее время на территории республики отмечен этап формирования множественной резистентности к спектру широко применяемых препаратов из различных классов, являющихся нейротоксинами. При этом характерно мозаичное проявление резистентности в локальных популяциях.

Однако оценка влияния биотических факторов на численность колорадского жука на территории РБ не проводилась. Поэтому цель нашей работы — проведение ежегодного, в течение 4 лет, мониторинга зараженности колорадского жука энтомопатогенными грибами и сравнение с уровнем резистентности ко всем применяемым препаратам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Чувствительность к инсектицидам и долю устойчивых особей оценивали по принятой методике (Сухорученко и др., 2006). Для опытов были использованы следующие препараты: децис (пиретроиды), актеллик (ФОС), актара (неоникотиноиды), регент (фенилпиразолы) и банкол (нереистоксины).

Уровень заражения природными микопатогенами проводили в 2008—2011 гг. в 76 выборках из 33 районов РБ. Жуков с проявлением микоза отбирали *post mortem* во время токсикологических экспериментов и после их завершения в соответствии с определенной симптоматикой, описанной для других видов насекомых (Штейнхауз, 1952; Гештовт, 2002): а) имаго, полностью покрытое гифами грибов; б) имаго, зафиксированное перед гибелью с широко расставленными лапками; в) имаго с осветленными покровами переднеспинки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам проведенного мониторинга все обследованные районы мы можем разделить на два больших комплекса: 1) районы, в которых наблюдалась высокая доля особей с симптомами заражения (0.29–0.8), а также заметный уровень множественной резистентности ко всем классам химических инсектицидов; 2) вторая группа характеризуется минимальной долей зараженных особей (0.016–0.04) и относительно высокой чувствительностью ко всем используемым инсектицидам. При наложении точек сбора перезимовавших имаго на почвенную карту республики получаем, что в основном очаги приурочены к черноземным почвам или находятся в речных поймах, что создает благоприятные условия для развития микозов. Выборки с минимальным уровнем зараженности приурочены к агроценозам со светло- и темно-серыми почвами.

При сравнении доли зараженных особей в выборках жуков, обработанных различными инсектицидами, наибольшее количество наблюдалось при обработке банколом (от 45 до 100% в зависимости от года), актелликом (22–75%) и децисом (40–65%), а наименьшее — при обработке регентом (7.5–35%) (Сурина, Беньковская, 2012).

Между долей устойчивых к децису особей и долей особей без признаков микоза наблюдается тесная отрицательная корреляция: коэффициент корреляции r по Пирсону составил -0.61, а с исключением доли незараженных в контроле -0.85. В варианте с банколом коэффициент корреляции по Пирсону: -0.64 (p=0.018). Коэффициент корреляции с исключением доли незараженных в контроле: -0.73 (p=0.008).

Таким образом, в первой группе локальных популяций особи, оказавшиеся чувствительными к инсектицидам, не менее чувствительны и к природным микопатогенам. В то же время во второй группе, где доля устойчивых особей к химическим инсектицидам невелика, не зарегистрирован высокий уровень восприимчивости к возбудителям микоза.

выводы

- 1. Направленность отбора, обусловленного действием инсектицидов и природного биотического фактора (микопатогена), различна.
- 2. Отрицательная корреляция уровня резистентности к химическим инсектицидам и восприимчивости к микопатогенам свидетельствует о том, что в локальных популяциях с высоким уровнем множественной резистентности процессы адаптации патогена к новому виду-хозяину находятся на этапе, соответствующему интеграции колорадского жука в агроценозы. В выборках, где сохраняется высокий уровень чувствительности к инсектицидам, наблюдающийся процесс адаптации находится на начальном этапе.

Полученные результаты подчеркивают необходимость постоянного, систематического мониторинга состояния локальной популяции вида, включающего как токсикологический анализ, так и оценку влияния биотических факторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вилкова Н.А., Сухорученко Г.И., Фасулати С.Р. Стратегия защиты сельскохозяйственных растений от адвентивных видов насекомых-фитофагов на примере колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) // Вестник защиты раст. СПб., 2005. № 1. С. 3–15.

Гештовт Н.Ю. Энтомопатогенные грибы (биотехнологические аспекты). Алматы: Изд-во НИИ Защиты растений. 2002. 288 с.

Сурина Е.В., Беньковская Г.В. Состояние резистентности и зараженность микопатогенами в природных популяциях колорадского жука на Южном Урале // Инфекционная патология членистоногих: Мат-лы междун. конф. Санкт-Петербург, Пушкин, 2012. С. 65–67.

Сухорученко Г.И., Долженко В.И., Гончаров Н.Р. и др. Технология и методы оценки побочных эффектов от пестицидов. СПб., 2006. 52 с.

Штейнхауз Э. Патология насекомых. М.: ИЛ, 1952. 840 с.

AFLP АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *RHODODENDRON* ЮГА СИБИРИ И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Н.А. Тихонова*, М.А. Полежаева**

* Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск ** Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: AFLP анализ, генетическая дифференциация, рододендроны.

Род Rhododendron отличается наибольшим видовым разнообразием в семействе Ericaceaea. Некоторые виды, такие как рододендрон ледебура (Rhododendron ledebourii Pojark.), рододендрон даурский (Rhododendron dauricum L.), рододендрон сихотинский (Rhododendron sichotense Pojark.) и рододендрон остроконечный (Rhododendron mucronulatum Turcz.) широко распространены в горах Южной Сибири и на Дальнем Востоке. Несмотря на большую роль, которую эти виды играют в различных фитоценозах, их систематика до сих пор остается спорной. Некоторые авторы не считают рододендроны ледебура и сихотинский самостоятельными видами (Ворошилов, 1982; Красноборов, 1976). В то же время А.И. Пояркова (1952), Н.Б. Семе-

нюк (1976) и М.С. Александрова (1975) разделяют эти виды. Однако у последних авторов нет полного совпадения во взглядах на географическую приуроченность ареалов данных видов.

В последние годы для разрешения спорных вопросов систематики используются методы генетического анализа нуклеотидных последовательностей молекул ДНК, позволяющие более достоверно судить о таксономической принадлежности видов.

Поэтому, целью нашего исследования было проведение AFLP анализа генетической изменчивости предполагаемых видов *Rh. dauricum, Rh. ledebourii, Rh. sichotense* и *Rh. mucronulatum* в Южной Сибири и на Дальнем Востоке с целью определения систематической принадлежностью данных видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Были исследованы 10 природных популяций четырех видов рододендронов с Прибайкалья, Восточного и Западного Саян, Алтая и Приморья. Объем выборок составил по 10 растений в каждой популяции.

Исследования проводили с помощью метода AFLP (полиморфизм длин амплифицированных фрагментов) высокоизменчивых ядерных доминантных маркеров. Выделение тотальной ДНК производили из высушенных в силикагеле листьев. Анализ AFLP проводился с использованием процедуры Vos et al. (1995). Применялись флуоресцентно меченые *Eco*RI праймеры. Всего было протестировано 12 комбинаций праймеров. Три комбинации селективных AFLP праймеров (*Eco*RI AGC /*Mse*I CCGC, *Eco*RI ACT /*Mse*I CCGC, *Eco*RI ACG /*Mse*I CCGC), давшие четкий профиль амплификации, были использованы в последующем анализе.

В целом 87 особей четырех видов рододендронов были генотипированы по 213 локусам (изменчивым фрагментам AFLP).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В среднем в исследованных выборках по популяциям процент полиморфных локусов варьирует от 30.99% (*Rh. dauricum* и *Rh. ledebourii*) до 46.71% (*Rh. sichotense*), популяции *Rh. mucronulatum* занимают промежуточное положение: величина полиморфности (*P*) равна 33.33%. Значение несмещенной ожидаемой гетерозиготности изменяется от UHe = 0.097 (у *Rh. dauricum*) до UHe = 0.103 (у *Rh. ledebourii*) и UHe = 0.123 (у *Rh. sichotense*).

Из 213 локусов только 7 не показали межвидовых различий, 54 локуса были общими для всех трех видов рододендронов и встречались с частотой от 5 до 100%. Уникальных локусов, характерных только для одного из видов, насчитывалось 77, в том числе 17 у рододендрона даурского, 28 - y Р. ледебура и 24 - y Р. сихотинского. Число общих локусов, характерных только для пары видов Rh. dauricum

Таблица. Географические координаты изученных выборок и генетическое разнообразие по 213 AFLP локусам у видов рододендронов Rhododendron dauricum, Rh. ledebourii, Rh. sichotense и Rh. mucronulatum

№	Популяция	Коорд., с.ш./в.д.	В.н.ур. моря	N	P, %	UHe			
Rhododendron dauricum									
1	Шелехов, Восточный Саян	52°7′/104°6′	840 м	8	26.76	0.085 (0.011)			
2	Байкальский хр., Прибайкалье	55°38′/109°19′	515 м	9	33.33	0.108 (0.012)			
3	Тункинский хр., Восточный Саян Всего:	51°54′/102°25′	920 м	10 27	32.86	0.097 (0.011)			
	Среднее по виду:			9	30.99 (2.12)	0.097 (0.007)			
	Rhodode	endron ledebourii							
4	хр. Академика Обручева, Западный Саян	52°03′/94°07′	840 м	10	35.21	0.112 (0.012)			
5	д. Яйлю, Алтай	51°46′/87°38′	450 м	8	25.82	0.091 (0.012)			
6	Оз. Цирковое, Западный Саян	52°8′/93°12′	1420 м	9	29.11	0.098 (0.012)			
7	п. Большой Он, Западный Саян Всего:	52°5′/89°42′	680 м	9 36	33.80	0.109 (0.012)			
	Среднее по виду:			9	30.99 (2.16)	0.103 (0.006)			
Rhododendron sichotense									
8	п.Терней, бух. р. Серебрянка, Приморье	45°20′/136°15′	50 м	10	50.23	0.131 (0.012)			
9	Сихоте-Алинский заповедник, Кордон Усть-Шандуй, Приморье Bcero:	45°31′/136°02′	300 м	10 20	43.19	0.115 (0.011)			
	Среднее по виду:			10	46.71 (3.52)	0.123 (0.008)			

Примечание: N — размер выборки, P — процент полиморфных локусов, UHe — ожидаемая несмещенная гетерозиготность, в скобках указана ошибка среднего.

- Rh. sichotense - 9; для Rh. ledebourii c Rh. dauricum и Rh. ledebourii c Rh. sichotense - по 7.

Оценка межвидовых различий с помощью критерия χ^2 по частоте встречаемости локусов показала, что между всеми сравниваемыми видами различия достоверны: *Rh. dauricum — Rh. ledebourii* (χ^2 = 101.23; df = 54; p < 0.001), *Rh. dauricum — Rh. sichotense* (χ^2 = 70.98; df = 53; p < 0.05), *Rh. ledebourii — Rh. sichotense* (χ^2 = 85.99; df = 55; p < 0.01).

Анализ главных координат на основе генетических дистанций Нея также подтверждает четкое разделение выборки популяций на три группы: 1) популяции *Rh. ledebourii*, 2) популяции *Rh. dauricum*, 3) популяции *Rh. sichotense*. Из рисунка видно, что первая главная компонента, объясняющая 31.4% общей дисперсии признаков, отделяет Р. ледебура от других видов. Вторая главная компонента, вес которой составляет 21.8%, лучше всего отделяет Р. даурский от Р. сихотинского.

Степень дифференциации видов хорошо согласуется с их географическим положением и удаленностью друг от друга: *Rh. lede-bourii* произрастает в горах Западного Саяна и на Алтае, *Rh. dauricum* — в горах Восточного Саяна, Северного Прибайкалья и Забайкалья, *Rh. sichotense* — на склонах Сихотэ-Алиня и прилегающей части морского побережья. Таким образом, проведенные исследования уточняют не только таксономическое положение, но и географическую приуроченность видов.

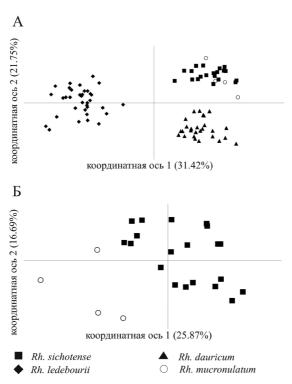


Рисунок. Ординация изученных популяций с помощью анализа главных координат, построенная на основе генетических дистанций: A- для всех четырех видов, B- для дальневосточных видов Rh. sichotense u Rh. mucronulatum.

выводы

Таким образом, результаты AFLP анализа подтвердили видовую самостоятельность *Rh. ledebourii, Rh. dauricum* и *Rh. sichotense*, позволили уточнить границы ареалов исследованных видов. Для уточнения видового статуса *Rh. mucronulatum* требуется дополнительный анализ на большей выборке популяций. В целом изученные рододендроны характеризуются достаточно высоким межпопуляционным генетическим разнообразием и представляют собой систему близких замещающихся видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова М.С. Рододендроны природной флоры СССР. М.: Наука, 1975. 112 с. Ворошилов В.Н. Определитель растений Советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. С. 459–461.

Красноборов И.М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск: Наука, 1976. 378 с.

Пояркова А.И. Род Рододендрон // Флора СССР. М.-Л:. Изд-во АН СССР, 1952. С. 31–60.

Семенюк Н.Б. Об ареале и видовых отличиях *Rhododendron ledebourii* Pojark. М.: Наука, Бюллетень Главного Бот. сада. 1976. Вып. 101. С. 51–55.

Vos P., Hogers R., Bleeker M. et al. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting // Nucl. Acids Res. 1995. V. 23. P. 4407–4414.

УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ПОЙМЕННОЙ ПОЧВЫ РЕКИ СЫСЕРТЬ В РАЗНЫЕ ВРЕМЕННЫЕ ОТРЕЗКИ

А.П. Учаев

Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург

Ключевые слова: органическое вещество, пойменная почва, погребенный гумусовый горизонт.

Почвы и отдельные почвенные компоненты отражают в своем составе и свойствах особенности условий своего формирования и хранят об этом информацию в течение длительного времени. Почва, являясь памятью ландшафта, записывает информацию о смене условий в течение всего периода формирования в своем профиле и свойствах отдельных компонентов, часть, из которой сохраняется во времени. Знание специфики разных характеристик гумуса в погребенных почвах позволяет воссоздавать климатические (биоклиматические) и ландшафтные обстановки прошлого (Дергачева, 1997).

Объектом исследования послужила дерново-аллювиальная почва с погребенными гумусовыми горизонтами.

Цель настоящей работы — выявить условия формирования дерново-аллювиальной почвы реки Сысерть в разные временные отрезки. Задачи: провести морфологическое описание почвенного профиля; исследовать характеристики вещественного состава почвы, гумуса и гуминовых кислот; выявить условия периодов гумусообразования.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для изучения была выбрана почва центральной части поймы реки Сысерть в 4 км от места ее слияния с рекой Исетью. Значения pH водной вытяжки определялись pH-метром «АНИОН 4100», общий углерод — по Тюрину, групповой и фракционный состав гумуса — по методу Пономаревой-Плотниковой (1975).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Пойменная почва имеет полигенетичное строение, проявляющееся в наличии трех погребенных гумусовых горизонтов выделяемых по более интенсивной серой окраске, мощности которых соответственно равны 11 см, 8 см и 45 см. Погребенные гумусовые горизонты функционировали в различные временные отрезки голоцена, возможно, с иным сочетанием факторов почвообразования, но в целом в более теплых условиях по сравнению с предшествующими им осадконакоплениям. Значения pH водной вытяжки в сравниваемых горизонтах лежат в пределах нейтральной реакции среды. Характер распределения общего органического углерода в почве маркирует интенсивное гумусообразование в современном гумусовом горизонте (3.74%) и в самом древнем погребенном горизонте [А] №3 (1.47%). Среди гуминовых кислот во всех почвенных образцах преобладают гуматы кальция. Во всех погребенных гумусовых горизонтах происходит увеличение содержания суммы гуминовых кислот по сравнению с вышележащим горизонтом, максимум (43%) приходится на горизонт [А] №1. Наибольшая сумма фульвокислот (24.5%) соответствует горизонту [А] №2. Интегральный показатель отношения $C_{r\kappa}/C_{\sigma\kappa}$ во всем почвенном профиле носит гуматный характер.

ВЫВОДЫ

Таким образом, пойменная почва прошла несколько стадий формирования, которые фиксируются зонами разных уровней накопления различных групп гумуса, и отражаются в морфологическом строении почвенного профиля, самой теплой среди которых был период формирования горизонта [A] №1, а самым влажным — период активного функционирования горизонта [A] №2.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы развития ведущих научных школ (НШ-5325.2012.4).

ВИДОВОЙ СОСТАВ ПРЕСНОВОДНЫХ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКИ

Н.В. Холмогорова, И.А. Каргапольцева

Удмуртский госуниверситет, г. Ижевск

Ключевые слова: брюхоногие моллюски, Gastropoda, Удмуртская Республика.

Брюхоногие моллюски являются постоянным компонентом пресноводных сообществ, часто достигая значительной численности и биомассы. Они играют важную роль в биоценозах, являясь промежуточными хозяевами многих гельминтов человека, сельскохозяйственных и промысловых животных (Бутенко, 1967). Видовой состав моллюсков до некоторой степени позволяет судить о загрязнении населяемого ими водоема. Кроме того, они имеют важное значение в пищевых рационах ценных промысловых видов рыб и водоплавающей птицы (Лешко, 1968).

Несмотря на то, что изучение моллюсков в нашей стране ведется уже давно, территория Удмуртии до сих пор мало изучена. Цель настоящей работы — провести инвентаризацию видового состава водных брюхоногих моллюсков Удмуртской Республики (УР) на основании коллекций УдГУ и собственных сборов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы отбирали гидробиологическим скребком или вручную с камней, макрофитов и погруженных в воду предметов. Материал фиксировали в полевых условиях 96%-ным этиловым спиртом. Видовая диагностика гастропод производилась по определителям, приведенным в списке литературы. Моллюсков собирали в водоемах и водотоках различного типа — всего обследовано 34 водотока и более чем 15 водоемов различного размера.

В настоящей работе проанализирован состав моллюсков, собранных на территории республики в 2001–2010 гг. А.С. Абашевой, Е.С. Артемьевой, Е.С. Бахтияровой, Э.Р. Камаловой, И.А. Каргапольцевой, Ю.М. Орловой, О.В. Пьянковой, О.В. Серебренниковой, Н.В. Холмогоровой, В.С. Чибышевой, Е.В. Чупиной и Е.В. Шиляевой.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖЛЕНИЕ

Водоемы и водотоки УР принадлежат к бассейну р. Камы. По схеме зоогеографического районирования территория республики относится к Средневолжской малакогеографической провинции Северо-Европейской надпровинции (Старобогатов, 1986).

По нашим данным, фауна Gastropoda водоемов и водотоков УР на данный момент насчитывает 54 вида, из них 18 относятся к подклассу Pectinibranchia, а $36 - \kappa$ подклассу Pulmonata.

Доля отдельных семейств пресноводных брюхоногих моллюсков в составе фауны неодинакова (см. рисунок).

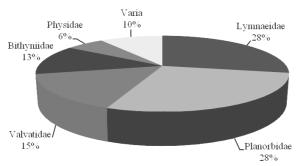


Рисунок. Доля отдельных семейств Gastropoda в составе фауны водоемов и водотоков Удмуртской Республики.

Основу видового богатства брюхоногих составляют семейства Lymnaeidae и Planorbidae, меньшим числом видов представлены семейства Valvatidae и Bithyniidae, всего тремя видами представлено сем. Physidae, и двумя — Acroloxidae и Viviparidae. Из семейства Bulinidae на данный момент отмечен только один вид.

Максимальное число видов (27) отмечено в Березовском заливе Воткинского пруда, что, вероятно, связано с обильным зарастанием залива макрофитами. Проективное покрытие макрофитов к концу августа здесь достигает 100%. В заливе многочисленны Lymnaea balthica, Physa adversa, Anisus vortex, Armiger crista, Planorbis planorbis, P. carinatus, Cincinna dilatata, C. sibirica. В прудах обычны L. fragilis, L. stagnalis, L. auricularia, Planorbarius corneus. Типичными представителями малакофауны проточных водоемов являются: L. fontinalis, Anisus acronicus и Bithynia tentaculata.

В фауне брюхоногих моллюсков УР доминируют виды европейского происхождения. Отмечено только два сибирских вида: *Cincinna sibirica* и *Boreoelona sibirica*. Ниже приводится список пресноводных брюхоногих моллюсков Удмуртской Республики.

Подкласс Pulmonata Отряд Lymnaeiformes Семейство Lymnaeidae

- L. (P.) intermedia Lamarck, 1822
- L. (P.) balthica (L., 1758)
- L. (P.) ovata (Draparnaud, 1805)
- *L. (P.) lagotis* (Schrank, 1803)

- L. (P.) fontinalis (Studer, 1820)
- L. (P.) ampla (Hartmann, 1821)
- L. (P.) tumida (Held, 1836)

Семейство Acroloxidae

Acroloxus lacustris (L., 1758)

A. oblongus (Lightfoot, 1786)

Семейство Physidae

Aplexa hypnorum (Linnaeus, 1758) Physa fontinalis (L., 1758)

Ph. adversa (Da Costa, 1778)

Семейство Planorbidae

Ancylus fluviatilis O.F. Müller, 1774

- *A. albus* (O.F. Müller, 1774)
- A. acronicus (Ferussac, 1803)
- A. contortus (L., 1758)
- A. draparnaldi (Sheppard, 1823)
- *A. laevis* (Alder, 1838)
- A. leucostoma (Millet, 1813)
- A. vortex (L., 1758)
- A. stelmachoetius (Bourguignat, 1860)

Armiger crista (Linnaeus, 1755)

Segmentina sp. Fleming, 1817

Planorbis planorbis (L., 1758)

Pl. carinatus (Linnaeus, 1758)

Hippeutis fontana (Lightfoot, 1786)

Choanomphalus (L.) riparius (Westerlund, 1865) (?)

Planorbarius corneus (Linnaeus, 1758

Полкласс Pectinibranchia

Отряд Vivipariformes

Семейство Valvatidae

Cincinna (C.) ambigua (Westerlund, 1878)

- C. (C.) dilatata (Eichwald, 1830)
- C. (C.) piscinalis (O.F. Müller, 1774)
- C. (C.) skorikovi (Limndholm, 1911)
- C. (S.) frigida (Westerlund, 1885)
- C. (S.) sibirica (Middendorff, 1851)
- C. (A.) kliniensis (Milachevitch, 1881)
- C. (A.) pulchella (Studer, 1820)

Valvata (V.) cristata O.F. Müller, 1774

Семейство Viviparidae

Viviparus viviparus (L., 1758)

Contectiana (C.) listeri (Forbes et Hanley, 1853)

Отряд Rissoiformes

Семейство Bithyniidae

Bithynia (M.) decipiens (Millet, 1843)

B. (B.) producta (Moquin-Tandon, 1855)

B. (B.) tentaculata (L., 1758)

Digyrcidum bourguignati (Paladilhe, 1869)

Opisthorchophorus troschelii (Paasch, 1842)

O. baudonianus (Gassiez, 1859)

Boreoelona sibirica (Westerlund, 1886)

Авторы выражают благодарность М.Е. Гребенникову за интеграцию специалистов разных научных учреждений и создание коллекций брюхоногих моллюсков, а также М.В. Винарскому и Е.А. Лазуткиной — за помощь в идентификации видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева С.И., Андреев Н.И., Винарский М.В. Определитель пресноводных брюхоногих моллюсков (Mollusca: Gastropoda) Западной Сибири. Ч. 1. Gastropoda: Pulmonata. Вып. 1. Семейства Acroloxidae и Lymnaeidae. Омск, 2010. 200 с.
- Бутенко Ю.В. К фауне пресноводных моллюсков Южного и Юго-восточного Казахстана // Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фаун. Л.: Наука, 1967. С. 205–212.
- *Лешко Ю.В.* Фауна Европейского Северо-Востока России. Т. V. Ч. 1: Моллюски. СПб.: Наука, 1998. 168 с.
- *Стадниченко А.П.* Прудовиковые и чашечковые (Lymnaeidae, Acroloxidae) Украины. Киев: Центр учебной литературы, 2004. 327 с.
- Старобогатов Я.И. Фауна озер как источник сведений об их истории // Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер. Л.: Гидрометеоиздат, 1986. С. 33–50.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины. СПб.: Наука, 2004. С. 9–492.
- Хохуткин И.М., Винарский М.В., Гребенников М.Е. Моллюски Урала и прилегающих территорий. Семейство Прудовиковые Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes). Ч.1. Екатеринбург: «Гощицкий», 2009. 162 с.

ИЗУЧЕНИЕ ЭКОЛОГИИ САПСАНА (FALCO PEREGRINUS CALIDUS) НА ЮЖНОМ ЯМАЛЕ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ВИДЕОНАБЛЮДЕНИЯ: ОСОБЕННОСТИ РАБОТЫ И ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

А.В. Хлопотова*, **М.Ю. Ш**ершнев**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург **Свердловский областной краеведческий музей, г. Екатеринбург

Ключевые слова: Falco peregrinus, сапсан, видеонаблюдение, экология гнездования.

Вторжение человека в жизнь птиц в гнездовой период вызывает реакцию беспокойства. Это обстоятельство делает наблюдение за хищными птицами на гнездах в естественных условиях непростой задачей. Особенно сложна организация круглосуточных наблюдений в ландшафте кустарниковой тундры, где маскировка должна быть особенно тщательной. При изучении экологии гнездящихся сапсанов (Falco peregrinus calidus) в тундре Южного Ямала для минимизации беспокойства в 2011 г. нами был использован способ видеонаблюдения. Впервые организовывая работу с автономной системой, состоящей из источника питания, видеокамеры и записывающего устройства, мы задались целью оценить пригодность использования такого метода наблюдения. В качестве первоначальных задач, которые были бы решаемы с помощью данных видеонаблюдения, мы обозначили изучение питания взрослых птиц и птенцов и энерго-хронометрию (energy-time *approach*) в гнездовой биологии сапсана. Несомненной положительной особенностью видеоматериалов является возможность их многократного использования для проверки возникающих в процессе работы гипотез или рассмотрения других особенностей экологии объекта.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Видеонаблюдения вели в июле—августе 2011 г. на гнездах сапсана в бассейне р. Еркутаяха на юго-западе Ямала. Около 15 лет в этом районе ведется мониторинг гнезд этого вида (Штро и др., 2000; Соколов и др., 2002). Полевые работы 2011 г. были выполнены при участии А.А. Соколова (Экологический стационар ИЭРиЖ УрО РАН, г. Лабытнанги) и при поддержке В.А. Соколова (ИЭРиЖ УрО РАН) и Эндрю Диксона (International Wildlife Consultants Ltd., Великобритания). Неоценимую помощь при организации полевых работ оказали Дороти Эрих (University of Tromsø, Норвегия), Н.А. Соколова, другие сотрудники Экологического стационара ИЭРиЖ и лично директор В.Г. Штро.

Видеосъемка производилась с 5 июня по 6 августа 2011 г. на семи гнездах с использованием камеры с инфракрасной подсветкой, портативных видеорегистраторов (LawMate PV-1000, PV-806) и одного или двух аккумуляторов GP 12B емкостью около 9 Ач. Полученный объем видео составил от 36 до 42 ч за одно наблюдение, а общий объем видеозаписи — 633 ч. В данной работе приведены результаты анализа данных с трех гнезд, имеющих названия Takuchi, Nigel и Island, наиболее полно отражающих поставленные задачи.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Круглосуточное видеонаблюдение позволяет получить подробную картину суточной активности птицы на гнезде. По данным солнечного календаря на 2011 г., первый закат на широте Южного Ямала наблюдался 17 июля в 23:31. В этот момент возраст птенцов сапсана в среднем составил около 2 недель. Несмотря на полярный день, в ритме активности самки на гнезде есть периоды покоя, приуроченные, как правило, к началу и концу суток (рис. 1, 2).

На суточный ритм влияют также климатические факторы. Погода в тундре Южного Ямала переменчива, в том числе из-за близости побережья, и ясное небо может в считанные минуты обернуться туманом и продолжительным дождем. После достижения птенцами двухнедельного возраста самка перестает подолгу находиться в гнезде,

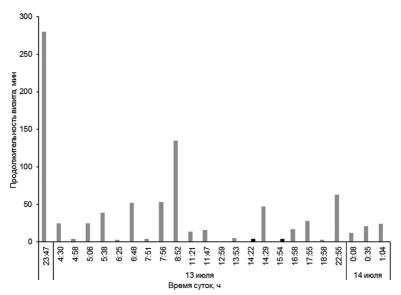


Рис. 1. Визиты взрослых птиц за сутки на гнездо Takuchi (серый цвет — самка, черный — самец).

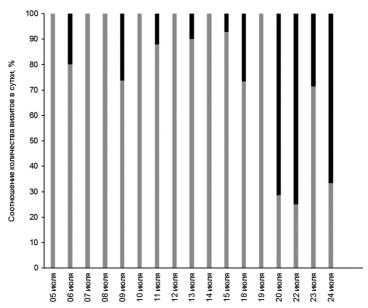


Рис. 2. Время пребывания родителей на гнезде Takuchi (серый цвет — самка, черный — самец).

ограничиваясь лишь защитой птенцов в непогоду. До этого момента она покидает гнездо только лишь на время передачи добычи самцом. Самец присутствует на гнезде очень недолго. Для Takuchi, Nigel и Island общее время пребывание самца на гнезде в течение суток составило 1, 3 и 3% соответственно, в то время как общее время пребывание самки на гнезде составило 60, 97 и 76% соответственно. Однако нами было отмечено, что с увеличением возраста птенцов визиты самца на гнездо становятся все более продолжительными и частыми (см. рис. 2).

Обогревает птенцов в основном самка. Видеонаблюдения позволили нам зафиксировать момент, когда птенцы перестают нуждаться в обогреве в силу увеличения интенсивности их метаболизма с возрастом. Это происходит примерно на третьей неделе жизни птенцов — в нашем случае с 22 июля (рис. 3).

Со снижением необходимости в постоянном присутствии на гнезде самка получает возможность самостоятельно охотиться и кормиться. На этом этапе увеличивается вклад самца в непосредственное кормление птенцов: он не только приносит добычу, но и кормит птенцов.

Суточные ритмы птенцов в первую неделю зависят от самки: птенцы крепко спят, когда самка сидит на них, дремлют в ее отсутствие и просыпаются, когда самка отсутствует длительное время. Со временем суточные ритмы самки и птенцов расходятся (рис. 4).

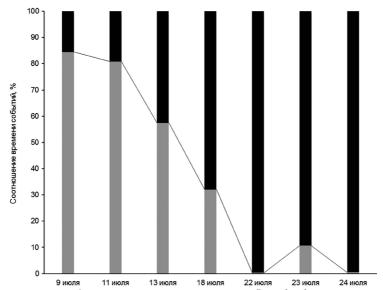


Рис. 3. Режим обогрева птенцов самкой на гнезде Takuchi (серый цвет — присутствие самки, черный — отсутствие).

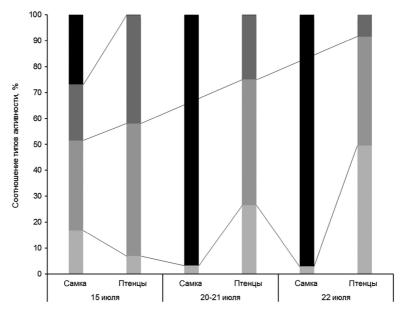


Рис. 4. Типы активности самки и птенцов гнезда Nigel (черный — отсутствие на гнезде, темно-серый — сон, серый — дремота, светлосерый — бодрствование).

Данные видеонаблюдений за питанием птенцов на гнезде позволили установить, что прием порций птенцами не хаотичен и поддается анализу. Рассмотрение 30 кормлений подряд в течение 4 суток наблюдений показало, что птенцы получают в сумме примерно равное количество порций, причем это происходит без контроля взрослой птицы: наевшиеся птенцы менее интенсивно выпрашивают корм и позволяют наесться остальным.

Видеонаблюдение оказалось эффективным способом определения вида добычи (определено 53% принесенных на гнездо жертв). Среди видов добычи сапсанов Южного Ямала присутствуют ржанкообразные (галстучник, фифи, турухтан, круглоносый плавунчик, песочники), воробьинообразные (краснозобый конек, чечетка, овсянки, подорожник) и гусеобразные (белолобый гусь, речные утки, морянка, гоголь).

Таким образом, способ ведения круглосуточного наблюдения за сапсанами с помощью видеокамеры полностью оправдал ожидания. Мы можем заключить, что этот подход пригоден для изучения гнездовой биологии, так как он позволяет отследить динамику суточной активности самки и птенцов и оценить энергетический вклад самки в обогрев птенцов. Данные о типах активности самки и птенцов на гнезде и о времени, затраченном на каждый из типов, станут основой для расчета бюджетов времени и энергии (energy-time approach) для сапсана на Южном Ямале. Видеонаблюдение ценно для получения материала по этологии сапсана и позволяет выявить особенности поведения, недоступные при наблюдении в бинокль. В частности, нами были отмечены такие особенности индивидуальной биологии, как агрессивное отношение самки к самцу на гнезде, отсутствие попыток у самки отыскать или покормить птенца, упавшего в расщелину у гнезда.

Кроме того, к видеоматериалам можно возвращаться многократно, ставя перед собой новые исследовательские задачи. При изучении питания самки и птенцов в гнездовой период данные видеонаблюдения могут быть дополняющим компонентом к традиционному анализу костных остатков жертв и погадок.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Соколов В.А., Корнев С.В., Соколов А.А., Огарков А.Э. Новые сведения о малочисленных, редких и охраняемых птицах на юго-западном Ямале // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург, 2002. С. 237–240.

Штро В.Г., Соколов А.А., Соколов В.А. Орнитофауна реки Еркутаяха // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург, 2000. С. 183–187.

ВИДЫ-ДВОЙНИКИ EISENIA NORDENSKIOLDI SUBSP. NORDENSKIOLDI (LUMBRICIDAE, ANNELIDA)

С.В. Шеховцов*, Е.В. Голованова**, С.Е. Пельтек*

*Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск **Омский государственный педагогический университет

Ключевые слова: виды-двойники, дождевые черви, Eisenia nordenskioldi.

В последнее десятилетие широкое распространение получили работы по изучению внутривидового генетического разнообразия животных и растений при помощи молекулярных маркеров. Новые методы позволяют выявлять географические закономерности распределения генетической изменчивости и на их основе реконструировать происхождение и распространение видов.

В отличие от Европы и Северной Америки, в Сибири меньше горных систем, играющих роль барьеров для распространения большинства видов. Для всех изученных видов животных на территории Сибири показан низкий уровень генетической изменчивости (Goropashnaya et al., 2004; Fedorov, 2008).

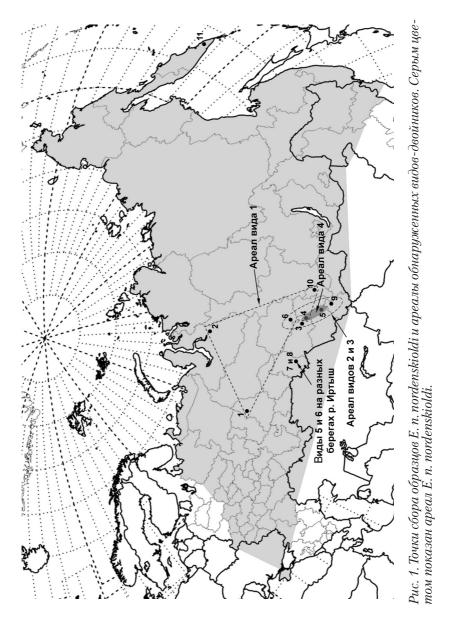
Для дождевых червей характерен высокий уровень генетической изменчивости, а также нередки случаи открытия видов-двойников (King et al., 2008; Novo et al., 2009). Это во многом обусловлено простотой их морфологического строения, в связи с чем их изменчивость может бы выявлена лишь на уровне ДНК.

Дождевой червь Eisenia nordenskioldi — один из самых широкораспространенных видов на территории России. Ранее Eisenia nordenskioldi subsp. nordenskioldi считался большим политипическим видом (Перель, 1979), однако впоследствии он был разделен на виды E. atlavynitae, E. acystis, а также подвиды E. n. nordenskioldi и E. n. pallida на основании ряда признаков (Всеволодова-Перель, 1997). Самым холодоустойчивым видом дождевых червей считается Eisenia n. nordenskioldi (Мещерякова, 2011). По этой причине он распространен в бореальной и тундровой зонах, где зачастую является единственным видом дождевых червей.

Мы предполагали, что внутривидовое генетическое разнообразие у дождевых червей на территории Сибири окажется выше, чем у позвоночных и насекомых. Целью данной работы было исследование генетического разнообразия $E.\ n.\ nordenskioldi$ из различных точек Сибири при помощи ядерных и митохондриальных молекулярно-генетических маркеров.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Образцы видов E. n. nordenskioldi, E. n. pallida, Octolasion lacteum, Dendrodrilus rubidus subrubicundus и Perelia diplotetratheca были собраны



в 2007–2011 гг. в 10 различных точках Западной Сибири и Урала (рис. 1). Кроме того, в работе использовалась лабораторная линия $E.\ fetida$. В качестве молекулярных маркеров были взяты фрагмент митохондриального гена цитохромоксидазы 1 (cox1), а также после-

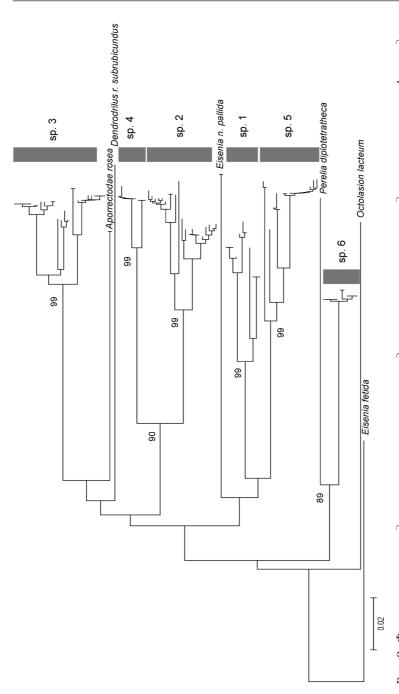


Рис. 2. Филогенетическое дерево, построенное по последовательностям митохондриального гена $\cos 1$ методом минимальной эволюции. Цифрами указаны значения бутстрепа; $\sin 1-6 = \sin 1$

довательность ядерного рибосомального кластера, включающая внутренние транскрибируемые спейсеры 1 и 2 и ген 5.8S рРНК. Всего было получено 95 последовательностей фрагмента cox1 и 40 последовательностей ядерного рибосомального кластера. Обработка результатов производилась при помощи программ MEGA 5.0 и Tcs 3.2.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Филогенетические деревья, построенные как по митохондриальным, так и по ядерным последовательностям, показали (рис. 2), что подвид *E. n. nordenskioldi* не является монофилетичным. Последовательности образцов *E. n. nordenskioldi* объединились в 6 кластеров, уровень различий между которыми соответствовал таковому между представителями различных видов Lumbricidae. Поэтому мы полагаем, что в данном случае можно говорить о существовании видовдвойников *E. n. nordenskioldi*. Уровень генетических различий был большим как между видами-двойниками, так и между их популяциями из различных географических точек.

В Свердловской, Тюменской, Томской и Иркутской областях и Хакассии был обнаружен *E. n. nordenskioldi* sp. 1 (см. рис. 1). Два вида-двойника *E. n. nordenskioldi* (sp. 2 и 3) были симпатрично распределены в Западной Сибири: Томской и Новосибирской областях, Алтайском крае и Республике Алтай. В двух точках на севере и юге Салаирского кряжа был обнаружен *E. n. nordenskioldi* sp. 4, а еще два вида (5 и 6) — в пределах г. Омска на разных берегах р. Иртыш.

Таким образом, на территории Сибири *E. n. nordenskioldi* представляет собой комплекс как минимум из шести видов-двойников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Всеволодова-Перель Т.С. Дождевые черви фауны России: кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 102 с.
- Мещерякова Е.Н. Устойчивость дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae) к отрицательным температурам: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2011. 18 с.
- *Перель Т.С.* Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука, 1979. 272 с.
- Goropashnaya A.V., Fedorov V.B., Seifert B. et al. Limited phylogeographical structure across Eurasia in two red wood ant species Formica pratensis and F. lugubris (Hymenoptera, Formicidae) // Mol. Ecol. 2004. V. 13. P. 1849–1858.
- Fedorov V.B., Goropashnaya A.V., Boeskorov G.G. et. al. Comparative phylogeography and demographic history of the wood lemming (*Myopus schisticolor*): implications for late Quaternary history of the taiga species in Eurasia // Mol. Ecol. 2008. V. 17. P. 598–610.
- King R.A., Tibble A.L., Symondson W.O.C. Opening a can of worms: unprecedented sympatric cryptic diversity within British lumbricid earthworms // Mol. Ecol. 2008. V. 17. P. 4684–4698.
- Novo M., Almodovar A., Diaz-Cosin D.J. High genetic divergence of hormogastrid earthworms (Annelida, Oligochaeta) in the central Iberian Peninsula: evolutionary and demographic implications // Zool. Scripta. 2009. V. 38. P. 537–552.

СОДЕРЖАНИЕ

РЕАКЦИЯ <i>TRIFOLIUM PRATENSE</i> L. НА ХИМИЧЕСКОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ ПОЧВЫ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ	
Н.В. Абакшина, С.В. Гаренских, Т.В. Жуйкова	3
ЗАВИСИМОСТЬ РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНЫХ ПАРАМЕТРОВ ПОКРОВОБРАЗУЮЩИХ ЛИШАЙНИКОВ ОТ УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЯ	
С.Ю. Абдульманова	5
ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ <i>DACTYLORHIZA INCARNATA</i> (L.) SOO В РЕСПУБЛИКЕ БАШКОРТОСТАН	
А.А. Барлыбаева	15
ДИНАМИКА ИНФИЦИРОВАННОСТИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ <i>DROSOPHILA MELANOGASTER</i> ДВУМЯ ГЕНОТИПАМИ ЭНДОСИМБИОНТА <i>WOLBACHIA</i>	
Р.А. Быков, Ю.Ю. Илинский	16
МАЛАЯ ЛЕСНАЯ МЫШЬ НА ВУРСе: АККУМУЛЯЦИЯ ⁹⁰ SR И ГЕМОПОЭЗ	
М.С. Верхотурцев	19
СООБЩЕСТВА ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ (MOLLUSCA: GASTROPODA: PULMONATA) ВОДОТОКОВ УРАЛА И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ	
М.В. Винарский	23
ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ГАМАЗОВЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARI: PARASITIFORMES: GAMASINA), СВЯЗАННЫХ С МЕЛКИМИ МЛЕКОПИТАЮЩИМИ ЮГА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ	
Н.П. Винарская, М.В. Винарский	30
ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ <i>GYROPHAENA GENTILIS</i> И <i>G. JOYIOIDES</i> В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ СМОЛЕНСКОЙ ОБЛАСТИ	
Н.Н. Войтенкова	39
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАДИОНУКЛИДОВ В ПОЧВЕННО-РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ ЛУГОВЫХ ЭКОСИСТЕМ В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ ПО «МАЯК»	
Е.В. Глухова, О.В. Рукавишникова	42

ОЦЕНКА МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ТАКСОЦЕНА ГРЫЗУНОВ В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ ВУРСа ПО РАЗНЫМ СИСТЕМАМ ПРИЗНАКОВ
Ю.В. Городилова
ПРОСТРАНСТВЕННАЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ТОНКОКОРНЕВИЩНЫХ ПАПОРОТНИКОВ
Е.В. Денченкова51
МИКРОПОПУЛЯЦИОННЫЕ РАЗЛИЧИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ КРЫЛА САМОК НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА (<i>LYMANTRIA DISPAR</i> (L.)) ИЗ ЗАУРАЛЬСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ПРИ РАЗВИТИИ В УСЛОВИЯХ ДЕФОЛИАЦИИ РАЗНОЙ СТЕПЕНИ
П.Д. Жердева, А.О. Шкурихин55
ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СИМБИОТИЧЕСКИХ ГЕНОВ РИЗОБИЙ БОБОВЫХ РАСТЕНИЙ ЮЖНОГО УРАЛА
Е.С. Иванова, Ан.Х. Баймиев60
МАТЕРИАЛЫ К ФАУНЕ ВОДНЫХ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ (HETEROPTERA) УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКИ
И.А. Каргапольцева, Н.В. Холмогорова, М.А. Грандова63
ФАУНА КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПОЗДНЕЛЕДНИКОВЬЯ ИЗ ПЕЩЕРЫ ВЕРХНЕГУБАХИНСКАЯ
А.В. Кисагулов
ОЦЕНКА СКОРОСТИ РОСТА ЗУБОВ ПОЛЕВКИ-ЭКОНОМКИ (ARVICOLINAE, RODENTIA)
Ю.Э. Кропачева66
ПАЛИНОСТРАТИГРАФИЯ ВЕРХНЕПЛЕЙСТОЦЕН-ГОЛОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ
Р.Г. Курманов, Л.И. Алимбекова69
ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ДРЕВОСТОЕВ КОРЕННЫХ СОСНЯКОВ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА
И.Н. Кутявин71

ГУМУС РАЗНЫХ ТИПОВ ПОЧВ КРАСНОУФИМСКОИ ЛЕСОСТЕПИ
И.О. Матвеева73
НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ БУКВИЦЫ ЛЕКАРСТВЕННОЙ (<i>BETONICA OFFICINALIS</i> L.) НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ
В.В. Морилов
КОЭВОЛЮЦИЯ ВИРУСА И ЕГО ПЕРЕНОСЧИКА В ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ (НА ПРИМЕРЕ КЛЕЩЕВОГО ЭНЦЕФАЛИТА)
Т.А. Мухачева
ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АНАЛИЗА КОНЕЧНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В КОМПЛЕКСЕ С МЕТОДОМ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ ДЛЯ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОГО АНАЛИЗА ОСОБЕННОСТЕЙ ЧЕРЕПА ПЕСЦОВ (VULPES LAGOPUS L., 1758) КОМАНДОРСКИХ ОСТРОВОВ
О.Г. Нанова, М. Проа, А.А. Евтеев81
ЛОКАЛЬНАЯ ПОЗДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВАЯ ФАУНА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ИЗ ПЕЩЕРЫ СЫРТИНСКАЯ, ЮЖНОЕ ЗАУРАЛЬЕ
И.П. Новоселова, Е.А. Кузьмина89
ИЗУЧЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ CLETHRIONOMYS GLAREOLUS НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ И ЕЁ ВЛИЯНИЯ НА РОСТ ОСОБЕЙ
И.В. Овечкин91
ПРЕСНОВОДНЫЕ БРЮХОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ ГОРОДА ИЖЕВСКА Ю.М. Орлова95
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БЕЛЯНОК (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) В УСЛОВИЯХ ЛЕСОСТЕПНОГО АГРОЛАНДШАФТА Т.С. Ослина, А.О. Шкурихин
1.С. Ослина, А.О. Шкурихин96
ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЦЕННОСТЬ ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ «УРОЧИЩЕ ПИСЕЕВСКОЕ» АЛНАШСКОГО РАЙОНА
А.А. Подъячева, В.А. Шадрин105

HALOFERAX PRAHOVENSE RS80— РОЗОВЫЙ ГАЛОАРХЕЙ ИЗ ШЛАМОХРАНИЛИЩА КАЛИЙНОГО РУДНИКА
<i>Е.М. Реутских</i>
МЕЖГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАЧЕСТВА СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА CIRSIUM SETOSUM (WILLD.) BESS. В УСЛОВИЯХ РАДИОНУКЛИДНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ
Д.Ю. Росяева, Е.В. Антонова108
МАТЕРИАЛЫ К СРАВНИТЕЛЬНОМУ АНАЛИЗУ СТЕПЕНИ ФОССИЛИЗАЦИИ ИСКОПАЕМЫХ КОСТНЫХ ОСТАТКОВ КРУПНЫХ И МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
Н.О. Садыкова, Д.В. Киселева, Т.А. Веливецкая115
ЭКОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ НА УРАЛЕ
П.А. Сибиряков
ИЗУЧЕНИЕ ПЛОТНОСТИ ПРЕСНОВОДНЫХ МАЛОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ (OLIGOCHAETA) В МАЛЫХ ВОДОТОКАХ ПРИ РАЗМЕРНОСТИ ОРУДИЯ СБОРА ПРОБЫ, СООТВЕТСТВУЮЩЕЙ ПЛОЩАДИ МИНИМАЛЬНОЙ ВИДИМОЙ АГРЕГАЦИИ ЧЕРВЕЙ
К.Д. Смирнов, В.Ю. Захаров126
МЕТОДИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ РАЗДЕЛЕНИЯ ПОТОКОВ УГЛЕКИСЛОГО ГАЗА ИЗ ПОЧВЫ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ: ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВКЛАДА ДЫХАНИЯ КОРНЕЙ
И.А. Сморкалов
УЧАСТИЕ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ В ТОЛЕРАНТНОСТИ РАСТЕНИЙ <i>ELODEA NUTTALLII</i> (PLANCH) ST. JOHN K ДЕЙСТВИЮ АЦЕТАТА КАДМИЯ
А.В. Сорокань, В.В. Бороденко, К. Косио, И.В. Максимов133
ПАУКИ-КРЕСТОВИКИ (ARANEI: ARANEIDAE) НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «НЕЧКИНСКИЙ»: ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ
А.Н. Созонтов

МОНИТОРИНГ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МИКОЗОВ В ЛОКАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ КОЛОРАДСКОГО ЖУКА НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ	
БАШКОРТОСТАН ЗА 2008–2011 гг.	
Е.В. Сурина, Г.В. Беньковская14	<i>42</i>
AFLP АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА <i>RHODODENDRON</i> ЮГА СИБИРИ И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА	
Н.А. Тихонова, М.А. Полежаева14	14
УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ПОЙМЕННОЙ ПОЧВЫ РЕКИ СЫСЕРТЬ В РАЗНЫЕ ВРЕМЕННЫЕ ОТРЕЗКИ	
А.П. Учаев	<i>48</i>
ВИДОВОЙ СОСТАВ ПРЕСНОВОДНЫХ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКИ	
Н.В. Холмогорова, И.А. Каргапольцева	50
ИЗУЧЕНИЕ ЭКОЛОГИИ САПСАНА (<i>FALCO PEREGRINUS CALIDUS</i>) НА ЮЖНОМ ЯМАЛЕ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ВИДЕОНАБЛЮДЕНИЯ: ОСОБЕННОСТИ РАБОТЫ И ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ	
А.В. Хлопотова, М.Ю. Шершнев	54
ВИДЫ-ДВОЙНИКИ <i>EISENIA NORDENSKIOLDI</i> SUBSP. <i>NORDENSKIOLDI</i> (LUMBRICIDAE, ANNELIDA)	
С.В. Шеховцов, Е.В. Голованова, С.Е. Пельтек	59

Научное издание

ЭКОЛОГИЯ: ТРАДИЦИИ И ИННОВАЦИИ

материалы конференции молодых ученых

> Редакторы: Е.В. Антонова, В.В. Кукарских, К.И. Ушакова, Н.О. Садыкова

Верстка, оформление: С.С. Трофимовой

Подписано в печать 01.10.2012 г. Формат 60×90 ; $^{1}/_{16}$ Гарнитура Peterburg Печать офсетная Печатных листов 10 Тираж 200 экз. Заказ №

Отпечатано в ПК «АГАТ» г. Екатеринбург, ул. Новостроя, 1а