

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Институт экологии растений и животных

На правах рукописи

ДАВЫДОВ Валерий Алексеевич

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ РОЛИ ПОЛЕВОЙ
В ЛУГОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Специальность 03-00-16 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Свердловск, 1978

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных Уральского Научного Центра АН СССР

Научный руководитель - доктор биологических наук, профессор А.Т.Мокроносов.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор П.М.Рафес; кандидат биологических наук, научный сотрудник Н.В.Пешкова.

Ведущее предприятие

Институт эволюционной морфологии и экологии животных им.Северцова АН СССР

Захиса состоится " 11 мая 1978 г. в часов на заседании специализированного совета Д-528 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук при Институте экологии растений и животных Уральского Научного Центра АН СССР (620008,Свердловск,Л-8, ул. 8 Марта, 202).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР

Автореферат разослан "20" апреля 1978 г.

Ученый секретарь
специализированного Совета
доктор биологических наук

Макаров

Л.М.Сизимова

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Изучение взаимоотношений между растениями и растительноядными животными в настоящее время занимает одно из центральных мест в современной экологии и биогеоценологии, но, к сожалению, до сих пор эта проблема разработана далеко недостаточно со стороны как теории, так и практики.

Цель и задачи исследований. Проблема взаимосвязей и взаимовлияния продуцентов и консументов сейчас интенсивно разрабатывается во многих странах, однако среди исследователей нет однозначного мнения относительно роли фитофагов в растительных сообществах. Кроме того, большинство работ по этой тематике выполнены либо в степных, либо в северных районах, где в том и другом случае видовой состав уступает флористическому богатству лугов средних широт. К тому же до сих пор практически не исследовалось влияние грызунов на многие важные биогеоценетические процессы, протекающие в почве (газовый и минеральный режимы, микробиологическая и ферментативная активность и т.д.). И совершенно не изучалось изменение физиолого-биохимических характеристик растений, поврежденных фитофагами.

Изучение данной темы осуществлялось в соответствии с плавной проблемой лаборатории: "Изучение общих механизмов поддержания стабильности и высокой продуктивности лесных и луговых биогеоценозов". Основной целью данной работы является качественная и, по возможности, количественная оценка деятельности полевок в структурно-функциональной организации лугового биогеоценоза.

Исходя из вышеизложенного, основное внимание при выполнении настоящей работы было удалено следующим вопросам:

1. Определить видовой состав и биомассу потребляемых полевками растений. Сравнить питательные качества поедаемых и непоедаемых растений по содержанию в них белка и каротина (предшественника витамина А).

2. Оценить влияние полевок на структуру и продукцию фитоценоза в год воздействия и на следующий год.

3. Оценить влияние полевок на распределение вещества и энергии по трофическим уровням в биогеоценозе и их роль в перераспределении основных элементов минерального питания растений.

4. Оценить влияние полевок на активность уреаз в растениях и в почве, целиллолозоразлагающую и азотфиксирующую способность почвы и ее углекислотный режим.

5. Изучить изменения физиолого-биохимических характеристик растений-доминантов при частичном повреждении их грызунами и выяснить, существуют ли компенсаторные изменения в фотосинтезе и продуктивности растений при частичной потере листовой площади и какова природа регуляторных механизмов такой компенсации.

Научная новизна. В результате проведенных исследований установлено, что максимальному воздействию со стороны полевок подвергаются наиболее многочисленные (доминантные) виды растений. При этом между предпочтаемостью и белковым богатством растений корреляции не обнаружено. Трофическая деятельность полевок способствует повышению эквивалентности фитоценоза, что сопровождается усложнением организации всего биогеоценоза и повышением его стабильности.

Впервые в количественном выражении показана роль полевок в перераспределении основных элементов минерального питания растений – азота, фосфора и калия в системе: растение – полевки – почва – растение.

Показано положительное влияние полевок на минеральный режим, целиллюзорастворяющую способность, биологическую фиксацию азота и активность уреазы в почве.

Выявлены некоторые аспекты влияния грызунов на интенсивность и направленность фотосинтетического метаболизма и других сопряженных с ним процессов, что связано с наличием компенсаторных реакций и механизмами компенсации, возникающими при нарушении коррелятивных отношений в поврежденных растениях.

Практическая ценность. Полученные данные по взаимосвязи различных компонентов лугового биогеоценоза могут быть использованы для разработки теории и практики познания конкретных механизмов поддержания стабильности и высокой продуктивности указанных сообществ. Выявленные факторы играют определенную роль в эволюции луговых биогеоценозов. Кроме того, представленный материал может быть использован при разработке современной теории природопользования.

Апробация и публикация результатов. Материалы работы до-кладывались на Совещании по растительным ресурсам Южного Урала и Среднего Поволжья и вопросам их рационального использования (Уфа, 1974), на конференции молодых ученых ИЭРИИ (Свердловск, 1975), на отчетных сессиях зоологического отдела ИЭРИИ. По теме диссертации опубликовано 5 статей и 2 находятся в печати.

Объем работы. Диссертация состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов и списка литературы, содержащего 260 названий, из которых 69 иностранных. Текстовая часть составляет 132 страницы машинописи. В работе содержится 22 рисунка и 32 таблицы.

Глава I. Физико-географический очерк района исследований.

Глава посвящена характеристике района проведения полевых работ Ильменского заповедника им. В.И. Ленина.

Глава II. Методы исследований.

В главе приводится описание методов, использованных в работе.

Глава III. Биология питания полевок и биохимическая характеристика кормовых растений.

Проводимые в последнее время комплексные биологические исследования в плане МБП и ЧиБ выдвинули на одно из первых по актуальности мест в современной экологии и биогеоценологии проблему взаимоотношений растений и растительноядных животных. Эти вопросы и раньше привлекали к себе внимание исследователей, но за последнее десятилетие как у нас, так и за рубежом число публикаций по изучению трофических связей животных разных систематических групп резко возросло.

В природе у растительноядных животных, как правило, существует определенная избирательность в поедании растений. По имеющимся сведениям, пищевая специализация (тrophicальная избирательность) в той, или иной мере выражена практически у всех фитофагов - от слонов до насекомых - , и по этому поводу существует довольно обширная литература.

Наш первый опыт по изучению питания полевок и их воздействию на структуру и продукцию лугового покрова был проведен летом 1972 года. С этой целью на участке разнотравно-снытевой ассоциации горно-ключевого луга общей площадью 1,5 га, расположенному среди сосново-берескового леса огораживали стеклом площадки размером 1,3x12 м каждая, которые делили на 5 частей (секций). Всего за период работы было ограждено около 200 м² луговой территории. Растительность площадок в начале и в середине вегетации в разной степени травили пашенным полевкам (*Microtus agrestis* L.) - доминантному консументу исследуемого региона. По данным картирования растительности до запуска и после изъятия полевок судили о предпочтаемости и поедаемости тех или иных видов растений.

Картирование площадок показало, что на них произрастало более 50 видов цветковых растений. Доминантами растительного покрова здесь были сныть (*Aegopodium podagraria*) и клевер средний (*Trifolium medium L.*), продуцировавшие около половины всей биомассы, большую часть из которой составляла сныть.

Повторное картирование после потравы и изъятия полевок показало, что степень воздействия грызунов на разные виды растений неодинакова. Максимальному повреждению подверглись побеги самых многочисленных (доминантных) видов – снити и клевера. Как показали подсчеты, эти растения составляли основу рациона животных и занимали в нем от 60 до 90% всей поедаемой биомассы. Кроме этих растений, животные хорошо ели горец альпийский, чину луговую, купальницу европейскую, манжетку, горец змеиный, герань, очанку, лютики, молодые побеги злаков и осок и некоторые другие виды растений.

Мы попытались увязать предпочтаемость растений с содержанием в них каротина (предшественника витамина А) и общим содержанием в них белка.

Определения, проведенные в начале июля, показали, что в снити каротина содержалось 1,14 мг/г абс.сух.листьев, а у клевера 0,76 мг/г в верхних листьях и 0,28 мг/г в нижних. В других хорошо поедаемых видах растений содержание каротина было также довольно высоким (около 1 мг/г абс.сух.листьев). В листьях непоедаемых растений – лабазника и бодяка – каротина было значительно меньше (соответственно 0,07 мг/г и 0,21 мг/г). Иная картина оказалась в отношении общего белка. В листьях лабазника его содержалось 67 мг/г, а бодяка – 57 мг/г, в то время как в снити и клевере – 17 мг/г и 35 мг/г. Таким образом, поедаемость растений коррелировала с содержанием в них каротина и не коррелировала с содержанием белка.

Вообще нужно заметить, что проблема предпочтаемости и поедаемости растений тем или иным видом животных – несомненно важная и глубокая тема исследований, до сих пор разработанная далеко недостаточно, так как a priori очевидно, что длительная синэволюция растений и растительноядных животных не могла не обусловить взаимовлияния процессов жизнедеятельности как растений, так и животных.

Глава IV. Влияние полевок на структуру и продукцию фитоценоза.

В настоящее время в разной степени изучены последствия воздействия на травянистую растительность млекопитающих живот-

ных разных систематических групп – слонов, гиппопотамов, кенгуру, антилоп, оленей, баранов, коров, овец и других копытных, а также многочисленных видов грызунов.

Однако анализ литературы показывает, что авторы неоднозначно оценивают роль животных в функционировании растительных сообществ. Так, например, одни исследователи (Кучерук, 1962; Петрусевич, Гродзинский, 1973; Смирнов, Токмакова, 1974; Абатуров, 1975; Тишков, 1977; Czerwinski, 1974 и др.) в целом положительно оценивают их роль, отмечая, что под воздействием животных повышаются режимы влажности и аэрации почвы, ускоряется минерализация отмершей растительности, улучшается радиационный режим сообщества и возобновление растений, что и способствует повышению их продуктивности.

Другие авторы (Формозов и Кирик (Просвирина), 1937; Формозов и Воронов, 1939; Баников, 1948; Лавренко, 1952; Толебаев, 1971; Злотин, Ходашева, 1974; Хлебникова, 1974, 1975; Tompson, 1955; Schultz, 1964; Krebs, 1964; Batzli, Pitelka, 1970 и др.) отмечают, что несмотря на положительную роль в некоторых биогеоценотических процессах, травоядные животные заметно снижают продукцию растений, особенно угнетая развитие поедаемых видов. По-видимому, конечный итог деятельности животных может проявляться по-разному, и, вероятно, определяется многими факторами.

В этой связи одной из задач, поставленных в данном исследовании, была задача выяснения конкретных механизмов фитоценотических перестроек лугов умеренной зоны, возникающих под воздействием наиболее распространенных грызунов в указанных биотопах.

Выpusкая в секции разное количество полевок, получали разную степень потравы лугового покрова (от 10 до 80%). Первый эксперимент, проведенный летом 1972 г., показал, что в тех секциях, где полевкам в начале июля было стравлено более половины фитомассы лугового покрова (50% и 60%), общий выход фитомассы (с учетом съеденного) к середине августа оказался на 30 г/м² выше максимального (июльского) запаса контроля (323 г/м² против 291 г/м²). При меньшей степени потравы (40% и 20%) выход биомассы не достиг максимального запаса контроля, но был выше августовского (272 г/м² и 225 г/м² против 206 г/м²).

По-другому шло развитие растений после 30% потравы, проведенной в первых числах июня. В этом варианте запас биомассы

растений к середине августа оказался в 2,5 раза ниже августовского запаса контроля и в 3,5 раза меньше июльского.

Таким образом, для исследуемой ассоциации горно-клочевого луга потрава, проведенная в начале июня, когда большинство растений находилось в ювенильной фазе развития, сказалось более отрицательно, чем в период интенсивной вегетации. При этом, определенная нагрузка на фитоценоз может способствовать большему выходу биомассы, чем ее разовое изъятие в период максимальной продукции.

На следующий год в период максимального развития травостоя (первая декада августа) на площадках вновь провели учет биомассы и видового состава растений. Полученные результаты представлены в таблице I.

Таблица I.

Запас биомассы растений на площадках в первой декаде августа на следующее лето после воздействия полевок
(г возд.сух. в-ва/м²)

Показатель	Степень предшествующей потравы (в %)				
	60	50	40	20	0 (контроль)
Биомасса	357±13	370±15	353±24	315±4	301±8

Как видно из таблицы, в опытных вариантах запас биомассы растений оказался выше, чем в контроле. Больше всего ее оказалось там, где в предыдущее лето было скошено от 40 до 60% растительного покрова. Кроме того, в секциях изменилось и соотношение видового состава растений. Так, если в контроле количество побегов снити и клевера на 1м² соответственно равнялось 105±8 и 89±8, то в варианте с 60 и 50% потравы было 64±8 и 57±5 побегов снити и 40±7 и 23±7 клевера. В других вариантах эти показатели занимали промежуточное положение. Кроме того, если в контроле средняя высота побега снити составила 38±1см, а клевера 31±2см, то в вариантах с 50 и 60% потравой соответственно 26±1 и 26±1см у снити и 18±1см и 17±1см у клевера. Уменьшился и средний вес побега. Таким образом, воздействие полевок привело к определенной депрессии предпочитаемых растений, которая выражалась, как в уменьшении числа побегов на потравленных участках, так и в уменьшении высоты побега и его веса.

У непоедаемых видов растений тенденция оказалась обратной

и в опытных секциях, где в предшествующее лето растительность была стравлена полевками, численность этих растений возросла. Особенно увеличилось количество побегов лабазника вязолистного, бодяка разнолистного, чемерицы и некоторых других растений, не входивших в рацион полевок. В отдельных секциях биомасса этих растений возросла в 2-4 раза. А так как эти виды были более продуктивны, чем сныть и клевер (например, средний вес генеративного побега лабазника II,5 г, а чемерицы 37 г), то общее увеличение биомассы растений в опытных вариантах произошло за счет увеличения количества побегов непоедаемых, но более продуктивных видов.

Аналогичные данные были получены во втором подобном эксперименте. В вариантах с потравой, запас биомассы растений на следующее лето после воздействия полевок оказался выше, чем в контроле. Но как и в первом опыте, увеличение продукции растений в опытных вариантах существенным образом оказалось связанным с изменением соотношения видов на площадках. Несмотря на некоторые различия в цифровых показателях, в целом картина изменений в фитоценозе повторяла результаты предыдущего опыта. Общее увеличение биомассы растений в опытных секциях произошло за счет непоедаемых, но в данном случае более продуктивных видов.

Таким образом, даже экстремальное разовое воздействие грызунов на растительность (предыдущим летом была отчуждена большая часть биомассы лугового покрова), не превысило "уровень компенсации" фитоценоза (Работнов, 1973), так как в следующем году после воздействия не произошло снижение его продукции.

Вероятно, в этой способности луговых ценозов и заключается один из очень важных, эндогенно детерминированных регуляторных механизмов, присущих фитоценозу как целостной биологической системе, направленных на поддержание определенного уровня продуктивности.

Факт вытеснения предпочтаемых видов растений непоедаемыми давно известен и отмечен многими исследователями (Формозов и Кирис (Просвирина), 1937; Банников, 1948; Злотин, Ходашова, 1974; Хлебникова, 1974, 1975, 1976; Абатуров и др., 1975; Ракитина и др., 1975; Мирошниченко, 1975 и др.).

Механизм этого явления понятен в общих чертах и объясняется тем, что растения в фитоценозе постоянно находятся в сос-

тояний напряженной как внутри, так и межвидовой конкуренции (Сукачев, 1953; Раменский, 1971; Милторп, 1964 и др.), и поэтому сгрызание или повреждение фитофагами определенных растений снижает их конкурентную способность, по сравнению с соседними интактными, и они могут быть в последующем элиминированы. Вероятно, это происходит в силу ряда факторов. Так, срезание или стравливание растений изменяет у них существующие коррелятивные отношения (Синнот, 1963; Казарян, 1969; Кефели, 1973), что ведет к деградации корневой системы и уменьшению запасных веществ в подземных органах (Милторп, 1964). Это, в свою очередь, приводит к гибели растений, особенно в зимний период, или отрицательно сказывается на возобновлении и последующем развитии (Смелов, 1937; Смелов, 1950; Танфильтев, 1940; Ларин, 1960; Калинина, 1974). Избирательное же выедание тех или иных видов приводит, в целом, к определенной (пропорциональной степени нагрузки) их депрессии, что благоприятствует развитию и захвату территории непоедаемыми, а из них — наиболее конкурентноспособными видами растений.

Однако нужно заметить, что отрицательное воздействие по-травы отражается не только на балансе питательных веществ поврежденных растений. Практически почти все луговые растения — многолетники с однолетними монокарпическими побегами, возобновляющиеся, как правило, вегетативным путем из почек возобновления (зимующие почки на корнях, корневищах, клубнях) (Шенников, 1941; Раменский, 1971; Серебряков, 1952; Работнов, 1974). При этом, как установлено обширными и детальными исследованиями И.Г. Серебрякова (1947; 1948; 1952; 1959; 1962), почка возобновления, из которой побег тронется в рост следующей весной, закладывается предыдущим летом. Поэтому отчуждение надземной сферы растения, нарушающее коррелятивные отношения до формирования им почек возобновления, не только лишает или уменьшает приток энерго-субстратных веществ в неассимилирующие органы, но и, вероятно, может существенно отразиться на реализации морфогенетической программы роста и развития растения. При этом формирование почек возобновления, очевидно, может не произойти совсем.

Исходя из вышеизложенного, можно сказать, что последствия воздействия животных-фитофагов на растительное сообщество определяются многими факторами. Из них, на наш взгляд, наиболее важными являются такие, как: а) структура растительного со-

щества; б) фаза развития растений в момент повреждения; в) не которые биологические свойства предпочитаемых и непоедаемых растений (тип побегов, тип формирования почек возобновления, способность к регенерации повреждаемых растений, конкурентная способность и скорость размножения непоедаемых видов); г) численность животных (величина изъятия); д) пищевая специализация (поедание надземных или подземных частей, семян растений); а также е) ряд экологических факторов.

В заключение данного раздела следует особо остановиться на значении флористических перестроек, происходящих под воздействием фитофагов.

Как было установлено, в среднем за сутки одна полевка отчуждает примерно 16 г биомассы растений в воздушно-сухом весе. Экстраполируя эти данные на существующую плотность полевок, которая в естественных условиях на изучаемых лугах в летний период в среднем за три года оказалась немногим более 100 особей на га, нужно заметить, что они отчуждают при этом около 4% чистой первичной продукции лугового покрова, и это хорошо согласуется с данными других авторов (Петрусеевич, Гродзинский, 1973; Злотин, Ходашова, 1974; Gebszyska, 1970; 1976 и др.). Подобная нагрузка кажется незначительной и не должна существенно сказаться на растительном сообществе. Но здесь нужно учитывать некоторые особенности питания грызунов. К первой из них следует отнести уже отмеченную выше избирательность травоядных животных, в том числе и грызунов, в поедании растений. Поэтому общая незначительная нагрузка на фитоценоз для отдельных видов растений может оказаться очень существенной. И, во-вторых, нужно заметить, что несмотря на довольно большой индивидуальный участок полевок (несколько сотен квадратных метров), территория, на которой кормится зверек и проводит большую часть активного времени суток, может составлять всего несколько квадратных метров (Литвин и др., 1975; Никитина и др., 1972; Миронов, 1973; Кацулин и др., 1974; Кацулин и др., 1976). Вероятно, растительность такого участка (центра активности) испытывает кормовую нагрузку до тех пор, пока на ней остаются предпочитаемые растения, удобные для поедания. После этого кормовой участок меняется. Эта трофическая нагрузка, приводящая к определенной депрессии поедаемых видов, отрицательнее всего, скажется на растениях, находящихся в ювенильной фазе развития, до оформления ими почек возобновления. Одна-

ко нужно заметить, что наибольшая численность полевок на лугах наблюдается в конце вегетационного периода, когда большинство побегов многолетних растений завершают малые (летние) циклы развития. В этом, вероятно, проявляется тонкая настройка одного из механизмов, действующего между разными компонентами в сложившихся биогеоценозах. Увеличение пресса воздействия травоядных животных, следующего, как правило, в средних широтах от весенне-летнего периода к осеннему, в целом сопровождается снижением степени необратимых последствий в растительном сообществе, а также уменьшением относительной доли поедаемой биомассы растений. В противном случае, возможно, происходили бы резкие колебания соотношения видового состава растительного покрова, приводящие к его неустойчивости и деградации всего биоценоза. Это тем более важно, что данный механизм действует между одними из основных компонентов данного биогеоценоза, характер и последствия взаимосвязи которых во многом определяют функциональные особенности и дальнейшую судьбу многих членов данного сообщества (Шварц, 1971).

Таким образом, даже при невысокой плотности грызунов, по-переменно те или иные участки растительного сообщества испытывают преобразующее воздействие грызунов, благоприятствующее разрастанию непоедаемых или мало поедаемых растений, повышая тем самым их эдификаторную роль в растительном сообществе. Это способствует повышению эквивалентности (термин по Peet, 1974) и микромозаичности травостоя. При наличии нескольких видов фитофагов, занимающих разные экологические ниши, или способности членов популяции доминантного консумента при фитоценотических перестройках адаптироваться к поеданию наиболее распространенных видов растений ценоза, существование такого механизма исключает значительные флюктуации видового состава фитоценоза, и, вероятно, будет способствовать повышению (сохранению) его разнообразия. Этот механизм очень важен, так как при этом усложняется организация всего биогеоценоза и повышается его стабильность. Его возникновение, очевидно, обусловлено длительной совместной эволюцией сопряженного звена в системе наземных биогеоценозов-автотрофного компонента и фитофагов.

Глава У. Влияние полевок на круговорот вещества и энергии в луговом биогеоценозе.

Перераспределение полевками биомассы растений и энергии.
Процессы обмена вещества и энергии между различными ком-

понентами природных сообществ являются важнейшими вопросами биогеоценологии и экологии (Сукачев, 1967; Одум, 1968, 1975). Поэтому определенный интерес в настоящей работе представляла оценка энергетической роли полевок в луговом биоценозе. Так как величина чистой первичной продукции надземной массы растений за вегетационный период на лугах составляла 650 г возд.сух. вещества/ m^2 , а ее калорийность в среднем 4,2 ккал/г (Коробейникова, 1975), то, зная продукцию растений и величину потребления, можно выразить распределение энергии по трофическим уровням. Летом за месяц в форме фотосинтетически активной радиации (ФАР) поступает 8 ккал/ cm^2 (Ефимова, 1966). За период вегетации, принимаемый в 150 дней, на $1m^2$ луга приходит примерно 400 тысяч ккал. Из них 2,7 тысячи ккал (0,68%) овеществляется растениями.

Наши исследования показали, что, при средней численности полевок в летние месяцы около 100 особей на гектар, ими только за период вегетации отчуждается около 250 кг биомассы растений. Это составляет около 4% первичной продукции, или 1 млн.ккал. Но только треть этой энергии непосредственно используется грызунами, а остальное уходит в детритные цепи.

Участвуя в процессах перераспределения вещества, полевки не только трансформируют энергию по трофическим уровням, но и наряду с другими организмами совершают биогеохимическую работу по минерализации органического вещества и перемещению химических элементов в системе почва-растения. Принимая во внимание превалирующее значение растений в жизнедеятельности всего биогеоценоза, особый интерес в данной работе представляли вопросы, связанные с перераспределением полевками растительного вещества, а точнее, запасенных в этом веществе основных элементов минерального питания растений - азота, фосфора и калия. Поэтому, зная величину потребления и содержания элементов минерального питания в основных кормовых растениях полевок, можно оценить их роль в ускорении биогеохимических циклов этих элементов.

Определения показали, что в ежедневно съедаемой массе растений содержится почти столько азота, фосфора и калия, сколько их находится во всей тундре взрослой полевки. Опуская процессы обмена веществ в организме животного, связанные с выделением тех или иных атомов при обновлении различных клеточных структур, можно принять, что суммарно, с аксира-

ментами, полевка выделяет то же количество указанных элементов, сколько их содержалось в съеденной пище. При численности в 100 особей на гектар, в среднем за сутки на почву от них поступает с экскрементами и отходом около 30 г азота, 2 г фосфора и 40 г калия.

Только за летний период, принимаемый в 150 дней, из первого трофического уровня на почву полевки переводят около 5 кг азота, 0,3 кг фосфора и 7 кг калия на 1 га. Коэффициент ассимиляции корма у полевок составляет около 85% (Caldwell , 1964; Drozdz , 1967;). Значит, большая часть элементов, заключенная в моче и твердых экскрементах, находится в практически легко доступной для усвоения растениями форме, что и подтвердились повышенным их содержанием у растений с потравленного участка. К тому же у млекопитающих основная часть азота выводится в форме мочевины, которая, в отличие от нитратов, не требует редукции и легко усваивается растениями (Мокроносов, Ильиных, 1964; Mothes , 1961; Cook , 1968).

Определения и расчеты показали, что полевки за лето перераспределяют азота и фосфора в 50 раз, а калия в 1000 раз больше, чем его содержится в тушках животных. Значит, объем биогеохимической работы, выполняемой указанными консументами, только за летний период на 1-3 порядка превышает величину собственного накопления этих элементов в теле животных. Таким образом, полевки ускоряют миграцию практически всех элементов, находящихся в поедаемых растениях. Это способствует их неоднократной реассимиляции растениями в течение одного вегетационного периода.

Помимо влияния полевок на минеральный режим растений, определенный интерес заслуживает факт возможного влияния полевок на жизнедеятельность свободных азотфиксаторов. Этот вопрос наим проверялся ацетиленовым методом путем инкубации почвы из контрольных секций и из секций с 30% потравкой, взятой через 10 дней после воздействия полевок. Определение этилена, величина которого прямо коррелирует с активностью фиксации молекулярного азота микрофлорой почвы (Balandreau et al., 1973), показало его отчетливое увеличение в пробах, инкубированных с почвой из секций с потравленной растительностью.

Таким образом, можно сказать, что деятельность полевок в луговых биогеоценозах, с одной стороны, приводит к перераспределению вещества и энергии по трофическим уровням, с соответствующим ускорением биогеохимических циклов элементов минераль-

ного питания, а с другой стороны - способствует усилению фиксации молекулярного азота свободноживущими азотфиксаторами. Это свидетельствует о глубокой функциональной взаимосвязи разных членов сообщества и интегральной положительной тенденции развития всего биогеоценоза.

Глава VI. Влияние полевок на активность уреазы в почве и растениях, целлулозоразлагашую способность почвы и ее углекислотный режим.

Поедая растения, полевки тем самым не только способствуют быстрому освобождению и повторному использованию элементов минерального питания, но и, выделяя различные продукты обмена веществ, влияют на некоторые процессы, протекающие в почве. Моча и твердые экскременты, содержащие различные как органические, так и неорганические соединения, безусловно влияют на развитие почвенной микрофлоры. К тому же выделяемая полевками мочевина является высококонцентрированным азотным соединением - одним из лучших источников азота как для высших, так и низших растений (Томова и др., 1968; Hattori, 1968 и др.). Однако следует заметить, что в биогеоценотическом плане конкретное изучение метаболизма мочевины, выделяемой животными, как неизвестно, помимо общих замечаний относительно существования такого явлений (Vuazэн, 1959; Петрусеевич, Гродзинский, 1973).

Нами исследовалась динамика активности уреазы (фермента, гидролизующего молекулу мочевины до NH_3 , CO_2 и H_2O) в почве и растениях при 30% потраве. Как показали определения, на потравленном участке активность уреазы в почве через 5 суток превысила таковой контроля более чем в 3 раза (3мг/100г почвы против 0,7). На потравленном участке этот довольно высокий уровень скорости гидролиза мочевины, сохранился почве до конца августа, в то время как на контроле активность уреазы в почве постепенно возрасала. Это привело к тому, что в конце лета скорость гидролиза мочевины на потравленном и контролльном участке оказалась практически одинаковой.

Воздействие полевок сказалось не только на активности уреазы в почве, но и в растениях. Так, через неделю после 30% потравы, активность исследуемого фермента в листьях смыти превысила контрольный уровень почти в 3 раза (0,4 мг против 0,17 мг/г абс. сух. листьев). Но через 10 дней эти значения сравнялись - в последующем уровень активности фермента у погрызенных и нетронутых растений был практически одинаковым.

В листьях клевера на потравленном участке активность уреазы оказалась также выше, чем в контроле, а ее наибольшие различия (2мг против 0,9мг), как и у сныти, были на начальном этапе после воздействия полевок. Однако здесь разница между вариантами сохранялась до начала августа, после чего ее не стало. Кроме того, следует также заметить, что само повреждение растений не сказалось на активность уреазы, так как в листьях подстриженных и интактных растений как сныти, так и клевера ее активность была практически одинаковой на протяжении всего летнего периода.

Таким образом, у обоих видов растений наибольшие отличия в скоростях гидролиза мочевины между растениями с потравленного участка и контроля наблюдались на первых этапах после воздействия полевок. Этот факт, по-видимому, вытекает из субстратной индукции ферментов и, в частности, уреазы в клетках растений, которая начинается и происходит в присутствии соответствующих молекул субстрата, после утилизации которого активность фермента возвращается до своего "обычного" уровня (Хавкин, 1969; Golden,Davies, 1969).

Помимо вопросов, связанных с выделением полевками мочевины и активностью уреазы в растениях и почве, определенный интерес вызывала оценка влияния деятельности полевок на разложение целлюлозы – основного компонента растительного материала. Для этого образцы льняной ткани помещали в верхний слой почвы (0,5–1см) в секции с 30% потравой и в контроле. Их взвешивание в конце лета показало, что процент потери веса ткани, находившейся 1,5 месяца в почве опытного варианта, оказался в 2–3 раза выше, чем в контроле (7–17% против 5–6%). И хотя через год убыль веса ткани в обоих вариантах оказалась одинаковой (73–78% и 69–75%), можно полагать, что в год потравы стимуляция разложения имела место. По-видимому, полевки локально способствуют более интенсивной минерализации растительной массы и, особенно, ее мелких фракций.

Влияние полевок на углекислотный режим почвы (почвенное дыхание) представляло интерес не только в плане интегрального показателя микробиологической активности почвы, но и фактора, влияющего на фотосинтетическую деятельность автотрофного компонента изучаемого биогеоценоза.

Измерения показали, что выделение CO_2 из почвы под 30% потравой через 6 дней после воздействия полевок, превысило контро-

льный уровень в 6 раз (200мл CO_2/m^2 против 1200мл). Однако к середине июля отношение между вариантами снизилось до 3. В последующем на опытном участке происходило постепенное падение углекислотного потока из почвы, в то время как в контроле наблюдалось его возрастание. В конце августа интенсивность дыхания почвы в обоих вариантах практически сравнялась и была примерно в 1,5 раза выше начального уровня контроля.

Расчеты показывают, что при плотности полевок в 100 особей на га ежесуточная добавка выделяемой CO_2 , обусловленная деятельностью грызунов, составит около 1000 л, или почти 1/50 объема, выделяемого гектаром почвы луга, не подвергавшегося воздействию полевок. В расчете на вегетационный период растений, количество выделяемого углекислого газа, опосредованное лишь деятельностью полевок, может приближаться к миллиону литров CO_2 . Это приобретает особый смысл, учитывая большую напряженность углекислотного баланса растений вообще и особенно в фитоценозах при интенсивной вегетации (Хит, 1972, Ничипорович, 1973).

Таким образом, деятельность полевок, выражаясь в выделении мочи и твердых экскрементов, а также в поступлении с остатков сгрызенных, но не съеденных растений, интенсифицирует размножение микрофлоры почвы и протекание микробиологических процессов, которые сопровождаются значительным увеличением экспорта углекислоты из почвы и усилением гидролитической активности уреазы и целлюлазы.

Глава УП. Влияние полевок на физиолого-биохимические процессы растений.

Значительное число видов многолетних растений на лугах представлены парциальными кустами – совокупностью нескольких побегов, имеющих общую корневую систему (Серебряков, 1959). Поедая растения, мышевидные грызуны, в том числе и полевки, в одних случаях сгрязают все ортотропные побеги такого растения, но чаще сгрязается только часть, а оставшиеся побеги продолжают расти и развиваться до конца естественной вегетации. Поэтому, очевидно, что по многим физиолого-биохимическим показателям поврежденные растения должны отличаться от интактных. В связи с этим, наибольший интерес представляли вопросы, связанные с механизмами коррелятивных отношений поврежденных растений. И в первую очередь, основное внимание было сосредоточено на изучении таких процессов и явлений, как интенсивность фотосинтеза, направленность его метаболизма, динамика пигментов, активность белоксинтезирующей

системы листьев, количество клеток в листьях и количество хлоропластов в клетках.

Вопросы фотосинтеза изучались в основном на двух доминантных видах - сныти и клевера, - растениях, составлявших основу рациона полевок. При этом растения были сгруппированы в четыре основных варианта: контрольные, подстриженные, нетронутые полевками и погрызенные.

В последний вариант входили растения, у которых из двух или четырех побегов, отходящих от одной корневой системы, половина была съедена полевками. Такие растения фактически можно приравнивать к растениям с 50% дефолиацией. Кроме растений основных указанных вариантов, некоторые показатели снимали с оставшихся листьев сныти и клевера.

Интенсивность фотосинтеза сныти. На рисунке Ia и б представлен график интенсивности фотосинтеза растений сныти и клевера четырех вариантов.

Характеризуя в целом ход фотосинтеза в листьях растений сныти (рис. Ia), можно выделить две особенности. Первая из них заключается в том, что повреждение растений полевками и искусственная имитация погрыза приводят к характерной реакции дефолиированных растений - гиперфункции фотосинтеза. Причем у погрызенных растений за более выраженным подъемом последовал и более резкий его спад, в то время как у подстриженных растений колебания фотосинтеза в этот период были выражены не так значительно. Вероятно, здесь проявилась неадекватность имитации погрыза непосредственному воздействию полевок.

В качестве второй особенности следует отметить неодинаковое усиление фотосинтеза, произшедшее в конце июля-начале августа у растений всех вариантов. Сам факт повышения, вероятно, объясняется тем, что в этот период у сныти протекают энергичные формообразовательные процессы, идущие с потреблением большого количества энерго-пластических веществ (вероятно, за счет формирования почек возобновления), либо происходит усиленное накопление питательных веществ на зимний период и отрастание побегов в следующем году. В определенной степени это подтверждается набором продуктов фотосинтеза. В этом периоде общее увеличение фиксации углерода сопровождалось значительным усилением синтеза наиболее энергоемких соединений - углеводов и особенно сахарозы. Количество последней в это время возросло в 6-8 раз по сравнению с ее предыдущим уровнем в июле месяце и составляло более половины всего включаемого углерода - C^{14} . Это тем более вероятно, по-

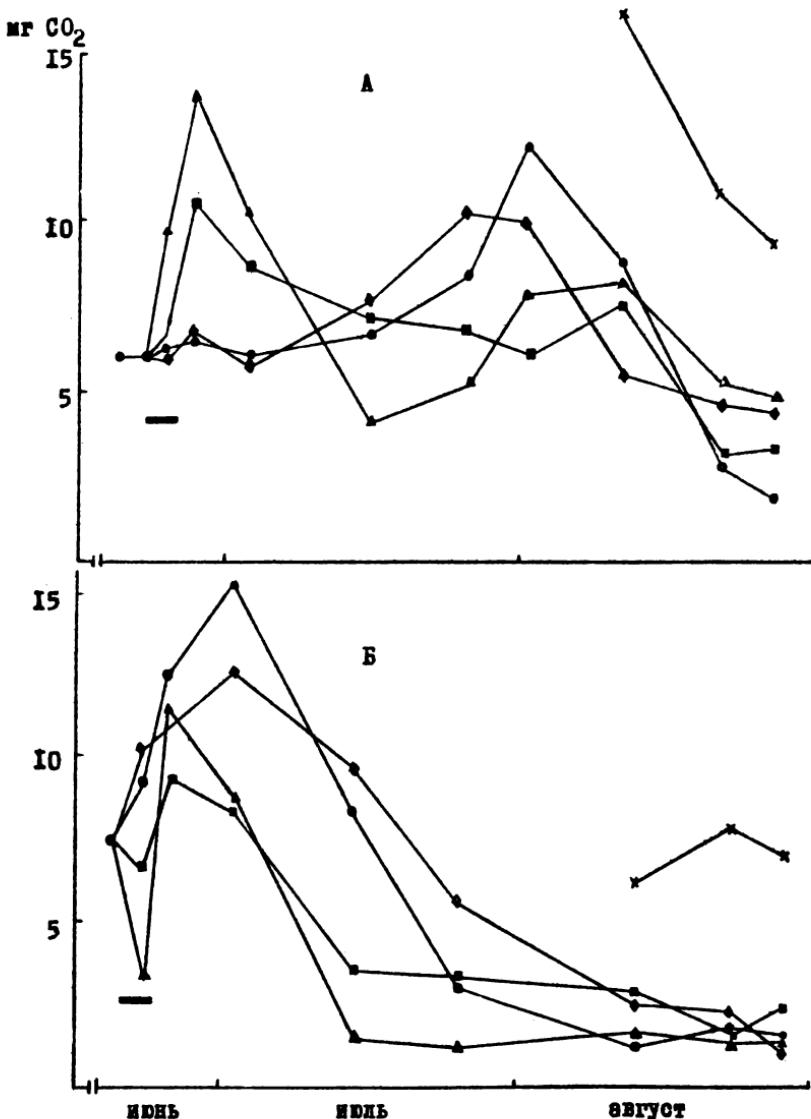


Рис. I А и Б. Интенсивность фотосинтеза листьев сорта (А) и клевера (Б) разных вариантов в течение летнего периода ($\text{мг } \text{CO}_2/\text{дм}^2 \text{ листьев}\cdot\text{час}$).
 ••• Контроль. □□□ Погрызенные. △△△ Подотризанные. ××× Нетронутые полевками. ✗✗✗ Оставленные. ————— Время погрязания.

скольку сахараоза является наиболее распространенной формой транспорта веществ при передвижении продуктов фотосинтеза из листа в запасающие органы (аттрагирующие центры) (Курсанов, 1976)

Интенсивность фотосинтеза клевера. Как видно из рис. Iб, начало эксперимента (погрызы) у клевера совпало с периодом увеличения фотосинтетической фиксации углерода, которое, вероятно, было вызвано бутонизацией и начинаящимся цветением. Однако сгрызание и подстригание растений привели к тому, что через сутки после воздействия у этих растений скорость ассимиляции углерода несколько упала. Причем более глубокая депрессия - с 7,2 до 3,6 мг CO_2 в час на dm^2 листьев - наблюдалась у растений, погрызенных полевками. Последующие измерения, показали, что фиксация углекислоты у этого растения в течение лета шла с различными скоростями и изменялась от 15 до 1,5 мг CO_2 в час- dm^2 листьев. При этом в первую половину лета растения контрольного варианта фотосинтезировали значительно производительнее, чем в конце.

Таким образом, сокращение ассимилирующей поверхности (нарушение коррелятивных отношений) не во всех случаях сопровождается гиперфункцией фотосинтеза, а, по-видимому, зависит от состояния функциональной нагрузки пластидного аппарата в момент повреждения, которая, в свою очередь, определяется текущими потребностями онтогенетического периода и, вероятно, является видоспецифичной.

Направленность фотосинтетического метаболизма. Воздействие полевок на растения привело к изменению не только интенсивности фотосинтеза, но и направленности его метаболизма. Радиохимический анализ, с применением двумерной бумажной хроматографии и радиоавтографии показал, что в растениях сняты после повреждения значительно усилился синтез фосфоглицериновой кислоты, фосфорных эфиров сахаров, сахарозы, олигосахаров, аланина и серина с глицином. Особенно возросло количество аминокислот, фосфоглицерата и сахарозы. На первых этапах после погрыза включение метки $-\text{C}^{14}$, в эти соединения увеличилось примерно в 2 раза, в то время как радиоактивность такой важнейшей аминокислоты, как глутаминовая, понизилась в 3-4 раза.

Повреждение полевками растений клевера также привело к увеличению синтеза сахарозы, аланина и серина с глицином. В то же время заметно снизилась радиоактивность фосфоглицериновой кис-

лоты и олигоз. Однако сдвиг фотосинтетической направленности у клевера, в целом, оказался выраженным в меньшей степени, чем у сныти. Кроме того, если у сныти набор идентифицированных соединений (за исключением глутамата и серина) присутствовал на радиоавтографах хроматограмм всех летних проб, то у клевера с начала августа включение метки углерода $C^{14}O_2$ происходило исключительно в сахарозу и аланин.

Динамика содержания пигментов. Учитывая тесную взаимосвязь между процессами фотосинтеза и пигментным аппаратом растений, параллельно с измерением интенсивности ассимиляции CO_2 определяли концентрацию основных пигментов-хлорофиллов a и b и сумму каротиноидов в погрызенных и интактных растениях сныти и клевера.

Полученные данные показали, что максимальная концентрация хлорофилла a в поврежденных растениях сныти наблюдалась через 5 дней после погрыза ($3,5 \text{ мг}/\text{дм}^2$ против $2,8 \text{ мг}$), а хлорофилла b — через 8 дней ($1,3 \text{ мг}$, в контроле $0,8 \text{ мг}$). В этот период отношение хлорофиллов a/b было около 3 и являлось обычным значением для концентрации этих пигментов.

В интактных растениях сныти такого выраженного максимума в содержании хлорофиллов не оказалось, но отношения между двумя формами хлорофиллов было несколько выше и в среднем колебалось от 2,8 до 4, за исключением второй половины августа, когда за счет падения концентрации хлорофилла b оно возросло до 26.

Изменилось и содержание каротиноидов. Их концентрация стала возрастать уже через сутки после погрыза, а на 12-й день оказалась максимальной ($3 \text{ мг}/\text{дм}^2$, в контроле $2 \text{ мг}/\text{дм}^2$). В дальнейшем этот довольно высокий уровень желтых пигментов сохранялся до конца первой декады августа, после чего их концентрация стала резко снижаться и к концу наблюдения оказалась ниже, чем в растениях контрольного варианта. В интактных растениях сныти содержание каротиноидов оставалось более или менее на одном уровне до августа (около $2 \text{ мг}/\text{дм}^2$), после чего последовало их постепенное снижение.

Динамика содержания основных пигментов в листьях клевера в общих чертах совпадала с таковой сныти. В первые дни после воздействия полевок в поврежденных растениях клевера также произошло увеличение содержания хлорофиллов a и b. В дальнейшем кривые содержания хлорофиллов в погрызенных и интактных растениях клевера частично перекрывались, но в конце наблюдения уменьшение концентрации хлорофиллов a и b в погрызенных расте-

ниях происходило быстрее, чем в контроле.

Активность биосинтеза белка в листьях растений. Нарушение коррелятивных отношений целого растения вызвало изменение не только в фотосинтетическом метаболизме поврежденного растения, но и других сопряженных с ним процессах. Так, включение лейцина - С¹⁴ в белки листьев интактных и погрызенных растений сняты показало, что растения этих вариантов определенным образом отличались активностью белоксинтезирующей системы. После воздействия полевок в них произошла резкая интенсификация синтеза белка. У погрызенных растений сразу за первые пять дней после повреждения включение метки в белки поврежденных растений возросло вдвое. В абсолютных величинах количество активного лейцина в листьях погрызенных растений в этот период составило 7,8 мкг на г абр.сух.листьев в час против 4,4 мкг в контроле. Увеличение синтеза белка в растениях опытного варианта продолжало возрастать до 30 июня (восьмой день после потравы), после чего скорость включения лейцина стала уменьшаться, но все еще несколько превышала уровень контроля. Однаковая скорость биосинтеза белка стала лишь с середины июля.

Таким образом, воздействие полевок на растения приводит к активации в них ряда физиологобиохимических функций, важнейшей из которых является фотосинтез и сопряженные с ним процессы биосинтеза пигментов и белков.

Анатомия листьев. Изучение компенсаторных явлений фотосинтеза при морфофизиологических нарушениях целого растения неизбежно приводит к вопросам, связанным с природой регуляторных механизмов, обуславливающих возникшую в той или иной мере функциональную компенсацию.

Эта компенсация может идти в основном двумя путями: либо за счет появления новых листьев, либо за счет увеличения площади оставшихся, а также изменения количества хлоропластов в клетках.

Оказалось, что у погрызенных растений сняты через 5 дней после воздействия полевок количество клеток на единицу площади листа несколько уменьшилось (65,4, а в контроле - 71,5тыс./см²). При этом в листьях поврежденных растений около 20% клеток палисадного мезофилла имели больший размер, чем в интактных (40-42нм, а в контроле 28-32нм).

Изменилось и количество хлоропластов в клетках. Так, если в палисадной клетке листа интактной сняты содержалось 21±5

пластида, то в клетке погрызенных растений - 38 ± 5 .

В пробах, взятых в июле в варианте с потравой, число клеток на единицу площади листа оказалось несколько больше, чем в контроле (59 тыс./ см^2 и 53 тыс./ см^2). Различия оказались незначительными и по числу пластид, содержащихся в одной палисадной клетке (29 ± 4 , а в контроле 26 ± 5). Здесь следует напомнить, что интенсивность фотосинтеза со второй половины июля и до середины августа в погрызенных растениях была ниже, чем у контрольных растений. Таким образом, активность фотосинтетического аппарата не имеет жесткой корреляции с таким показателем, как количество хлоропластов в единице площади листа или одной клетке.

В конце августа у сныти в обоих вариантах число клеток на единицу площади листьев и количество хлоропластов в клетке оказалось примерно одинаковым. У поврежденных полевками растений они соответственно равнялись 53 тыс./ см^2 и 18 ± 3 , а в контроле 51 тыс./ см^2 и 17 ± 3 . Тем не менее, в листе поврежденного растения клеток было примерно на 20% , а хлоропластов на 15% больше, чем в листьях контрольных растений, так как после погрыза площадь оставшихся листьев увеличилась по сравнению с контрольными в среднем на 15% .

У клевера нарушение морфофизиологической целостности, вероятно, не сопровождалось делением клеток, так как их величина в количестве после погрыза практически оставалась неизменными до конца летнего периода (55 - 57 тыс./ см^2). Вероятно, в этом оказались биологические отличия клевера от сныти, обусловленные тем, что у первого некоторая компенсация утраченной ассимиляционной поверхности проходила путем появления новых листьев из спящих почек, расположенных на оставшемся после погрыза "пеньке", в то время как у сныти произошло увеличение площади оставшихся листьев.

Глава VIII. Грызуны и гормоны растений.

Наличие ростовых процессов при восстановлении коррелятивных сношений поврежденного растения указывает на причастность к механизмам компенсации совокупности веществ гормональной природы, роль которых в процессах роста и морфогенеза животных и растений общеизвестна.

В 1972 году появилось сообщение (Gordon, Fru, Barr, 1972) о том, что как микробные, так и безмикробные мыши с мочой выделяют ауксина в несколько тысяч раз больше, чем его содержалось в съеденной пище. При этом было установлено, что он образуется обычным путем посредством окисления триптофана в клетках

печени и почек, то есть данный процесс оказался детерминирован-
ным генетически. Эта работа выполненная в физиологическом ас-
пекте, дала основание предполагать, что подобный обмен веществ
с таким конечным продуктом, как ауксин, сформировался не слу-
чайно, а в результате длительной синэволюции растений и расти-
тельностных животных и, вероятно, может играть определенную
биоценотическую роль.

Исследовать мочу пашенных полевок на содержание в ней аук-
сина, к сожалению, не удалось. Это было сделано с мочой рыжей
полевки и обского лемминга.

Гистограмма, построенная по биотесту на колеоптилях овса,
показала отчетливое наличие в моче обоих видов животных веществ
как стимулирующих растяжения колеоптилей, так и ингибиторов.
К последним, возможно, относятся вещества фенольной природы,
наличие которых было обнаружено в моче крыс (Tamir et al, 1972).

В этой связи на моновидовом снитеевом сообществе в начале
июля был заложен полевой опыт, в котором сравнивали количество
отросших побегов, после их полной потравы полевками и имитиру-
ющего потраву состригания. Подсчет оставших побегов, сделанный в
конце августа, показал, что в варианте с потравой их было в 3
раза меньше, чем на выстриженной половине площадки (74 и 206
побегов, а соответственно отчуждено в июле 872 и 822 побега/ m^2).
Однако эта депрессия проявилась лишь в лето воздействия поле-
вок, так как в следующем году, количество побегов сните на по-
грызенной и подстриженной половинах площадки было примерно
одинаковым (754 и 728 побегов/ m^2).

Наблюдавшаяся в первый год депрессия отрастания стави по-
сле сгрязания растений полевками в определенной мере была не-
ожиданной, поскольку наличие в моче полевок имидольных соедине-
ний, казалось бы, наборот должно было стимулировать ее отрас-
тание. Полученные данные позволили сформулировать другую точку
зрения. Конкретный результат влияния веществ, содержащихся в
моче и экскремеах грызунов, - стимуляция отрастания стави,
или, наборот, ее депрессия - возможно, реализуется в зависимос-
ти от ряда факторов - таких, как видовой состав фитоценоза, фа-
за развития растений в момент повреждения, степень воздействия
животных (концентрация выделяемых веществ) и некоторых других.
Можно допустить, что депрессия прорастания имеет глубокий био-
логический смысл, предохраняющий растительность от часто губи-
тельного позднелетнего прорастания и, соответственно, от нера-

циональной траты питательных веществ, которые должны быть использованы для отрастания побегов следующей весной.

Таким образом, результаты опыта на колеоптилях овса, с одной стороны, а полевого опыта по влиянию потравы на отрастание оставных побегов с другой стороны, свидетельствуют о двойном действии физиологически активных веществ, выделяемых полевками, конкретное проявление которого может иметь определенное биогеоценотическое значение. Это вполне возможно, так как активно выделяемые в почву вещества фенольной природы различных видов синезеленых водорослей также тормозят ростовые процессы высших растений (Козицкая, 1974). Однако те же полифенолы могут предохранять окисление ауксина посредством ингибирования фермента ИУК-оксидазы (Угрехидзе и др., 1973; Рекославская и др., 1974).

Таким образом, поскольку растительноядные животные оказывают активное влияние на растительное звено биогеоценоза не только избирательным выеданием определенных видов растений, но и выделением физиологически активных веществ, то при этом, возможно, затрагиваются не только функции жизнедеятельности растений, но и процессы их морфогенеза.

ВЫВОДЫ

I. Трофическая деятельность полевок в луговых сообществах способствует повышению эквивалентности флористического состава, что сопровождается усложнением организации всего биогеоценоза и повышением его стабильности.

а) Максимальному воздействию со стороны полевок подвергаются, как правило, наиболее многочисленные, доминантные виды растений, в результате чего увеличивается количество побегов малочисленных видов растений и повышается их эдификаторная роль.

б) Установлено, что предпочтаемость растений коррелирует с содержанием в них каротина и не коррелирует с общим количеством белка.

2. За лето на 1 гектаре луга 100 полевок перераспределяют около 5 кг азота, 0,3 кг фосфора и 7 кг калия, способствуя тем самым их неоднократной реассимиляции растениями в течение одного вегетационного периода.

3. Деятельность полевок приводит к повышению активности уреазы в почве, усилиению целлюлозоразлагающей активности почвы и почвенного дыхания, а также благоприятствует биологической

фиксации атмосферного азота.

4. В моче красной полевки и обского лемминга обнаружено наличие веществ, обладающих активностью ауксина. Показана неадекватность сгрызания побегов полевками и имитирующего потрачу срезания.

5. Сгрызая растения, полевки вызывают изменения морфофункциональной целостности в системе растения, что ведет к изменениям многих физиологического-биохимических процессов в поврежденных растениях:

- а) изменяется интенсивность фотосинтеза;
- б) меняется направленность его метаболизма;
- в) усиливается активность биосинтеза белков и уреазы;
- г) изменяется динамика содержания основных пигментов – хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов;
- д) изменяется вес и площадь листьев.

6. Показано наличие компенсаторных реакций и механизмов компенсации при нарушении коррелятивных отношений у поврежденных растений. В листьях поврежденных растений возможна пролиферация клеток и увеличение количества хлоропластов в клетках.

ПО МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ ОПУБЛИКОВАНЫ СЛЕДУЮЩИЕ РАБОТЫ:

1. Влияние полевок на продукцию травяного покрова лугов Ильменского заповедника. Тезисы докладов совещания: "Растительные ресурсы Южного Урала и Среднего Поволжья и вопросы их рационального использования". Уфа, 1974. Совместно с В.П. Коробейниковой.

2. Содержание каротина в листьях растений-доминантов лугов Ильменского заповедника. Там же.

3. Экспериментальное изучение влияния грызунов на луговую растительность. "Экология", №2, 1974. Совместно с В.П. Коробейниковой.

4. Влияние полевок на некоторые физиологико-биохимические характеристики растений и почвы. "Информационные материалы Института экологии растений и животных". УНЦ АН СССР, Свердловск, 1976.

5. Роль мышевидных грызунов *б* (на примере *Microtus agrestis* L.). В сб. "Биогеоценологические исследования на Южном Урале". Труды Института экологии растений и животных, вып. 106, УНЦ АН СССР, Свердловск, 1978.

Б.Ю.Б.

Отпечатано на ротапринте ИФМ УНЦ АН СССР г.Свердловск
Подписано к печати 17/IV-78г. НС25972 тираж 100 экз. 160
объем 1 печ.л. формат 60x84 1/16