ОНТОГЕНЕЗ И ПОПУЛЯЦИЯ

ЙОШКАР-ОЛА, 2001

Министерство образования Российской Федерации
МАРИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Кафедра ботаники, экологии
и физиологии растений

ОНТОГЕНЕЗ И ПОПУЛЯЦИЯ

Сборник материалов
III Всероссийского популяционного семинара

Йошкар-Ола, 2001

ББК Е 53.л0
О 595

Под редакцией
Н.В.Глотова, Л.А.Животовского, Л.А.Жуковой

Рецензенты:
В.С.Безель, д-р биол. наук проф. (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург);
В.М.Захаров, д-р биол. наук проф., чл.-корр. РАН (Институт биологии развития им.Н.К.Кольцова, Москва)

Печатается при поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований (грант 00-04-58003) и Научной Программы «Фундаментальные Исследования высшей школы в области естественных и гуманитарных наук. Университеты России (грант 07.01.42)»

О 595 **Онтогенез и популяция**: Сборник материалов III Всероссийского популяционного семинара /Мар. гос. ун-т. – Йошкар-Ола. – 2001. – 236 с.
ISBN 5-230-00638-2

Сборник научных материалов III Всероссийского популяционного семинара посвящен одной из важных проблем современной биологии – онтогенезу и популяции. Предназначен для биологов и экологов широкого профиля, аспирантов и студентов биологических факультетов университетов, а также педагогических. сельскохозяйственных и медицинских институтов.

О $\frac{1906000000-110}{6Л1(03)-2001}$ Без объявл. ББК Е 53.л0

ISBN 5-230-00638-2

© Марийский государственный университет, 2001

7-11 февраля 2000 г. в Йошкар-Оле на кафедре ботаники, экологии и физиологии растений Марийского государственного университета проходил III Всероссийский популяционный семинар, посвященный одной из центральных проблем современной биологии «Онтогенез и популяция».

Материалы семинара опубликованы в специальном номере журнала «Экология» (2001, № 3). В настоящем издании публикуются материалы, посвященные 100-летию со дня рождения замечательного биолога Н.В.Тимофеева-Ресовского; лекции Н.Ф.Батыгина и В.В.Короны, прекрасных исследователей, к сожалению, уже ушедших из жизни; тезисы докладов, представленных на стендах и широко обсуждавшихся на семинаре; в отдельный раздел выделены работы студентов.

IV Всероссийский популяционный семинар проводился 18-19 мая 2000 г. в Москве Институтом биологии развития им. Н.К.Кольцова РАН и Центром Экологической Политики России и был посвящен той же проблеме. Материалы IV семинара публикуются в специальном номере журнала «Онтогенез» (2001, № 6).

Искренняя благодарность В.С.Безелю и В.М.Захарову, взявшим на себя труд по рецензированию сборника; О.П.Ведерниковой, Ю.А.Дороговой, Д.И.Огорелышеву, Л.В.Прокопьевой, О.Е.Сушенцову за подготовку книги к изданию.

Н.В.Тимофеев-Ресовский
Берлин-Бух. 1940

К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ Н.В.ТИМОФЕЕВА-РЕСОВСКОГО

По представлению национальных комитетов ЮНЕСКО ежегодно называет имена «людей года». Это приуроченный к какой-нибудь «круглой дате» (рождения или смерти) призыв вспомнить и заново оценить вклад в сокровищницу человеческой культуры выдающихся деятелей разных стран и народов.

2000-й год, последний год XX столетия и второго тысячелетия нашей эры, стал годом памяти многих замечательных людей, в том числе Ивана Вазова, Антуана де Сент-Экзюпери, Анри Тулуз-Лотрека, Бернарда Шоу, Джордано Бруно, Энрико Ферми, Джузеппе Верди.

Среди россиян ЮНЕСКО назвало Владимира Ивановича Даля, Софью Васильевну Ковалевскую, Ивана Семеновича Козловского, Михаила Васильевича Остроградского и Николая Владимировича Тимофеева-Ресовского.

100-летие со дня рождения замечательного биолога Н.В.Тимофеева-Ресовского отмечалось широко. Научные конференции его памяти прошли в Екатеринбурге (Институт экологии растений и животных УрО РАН), в Обнинске (Медицинский радиологический научный центр РАМН), в Дубне (Объединенный институт ядерных исследований), в Москве (Медико-генетический научный центр РАМН), в Берлин-Бухе (Центр молекулярной медицины им. М. Дельбрюка) и т.д.

Важным событием стало издание книги Н.В.Тимофеев-Ресовский Истории, рассказанные им самим, с письмами, фотографиями и документами. – М.: «Согласие», 2000. – 880 с.

Памяти Н.В.Тимофеева-Ресовского было посвящено и специальное заседание III Всероссийского популяционного семинара. Доклад Н.В.Глотова «Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский: мировоззрение биолога» опубликован в журнале Экология, 2000, № 4. – С.244-247.

НАУЧНОЕ НАСЛЕДИЕ НИКОЛАЯ ВЛАДИМИРОВИЧА ТИМОФЕЕВА-РЕСОВСКОГО

Иванов В.И.
Медико-генетический научный центр РАМН
115478, Москва, ул. Москворечье, 1, viimgnc@corbina.ru

Имена ученых, широко известных при их жизни, имеют разные исторические судьбы. Память об ученых, проложивших новые тропы в науке, сохраняется в истории достаточно долго. К новаторам биологии и генетики XX века принадлежал Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский (1900-1981). Исполняющееся в этом году 100-летие со дня его рождения включено ЮНЕСКО в список знаменательных дат 2000 года. Многие из его биологических и генетических исследований оказали существенное влияние на развитие медико-биологических наук и медицины в целом.

В автобиографической записке, которая не раз уже публиковалась полностью и по частям, Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский сообщал о своих ранних годах следующее:

«Родился в Москве 7(19) сентября 1900 г. Отец – Владимир Викторович Тимофеев-Ресовский (1850-1913), инженер путей сообщения. Мать – Надежда Николаевна, урожденная Всеволожская (1868-1928). Учился сперва в Киевской I Императорской Александровской гимназии (1911-1913), а затем в Московской Флеровской гимназии (1914-1917), далее в Московском свободном университете им.Шанявского и в I Московском государственном университете (1917-1925).

Работал: преподавателем биологии на Пречистенском рабфаке в Москве (1920-1925), преподавателем зоологии на биотехническом факультете Московского практического института (1922-1925), ассистентом при кафедре зоологии (проф. Н.К.Кольцов) Московского медико-педологического института (1924-1925) и научным сотрудником Института экспериментальной биологии ГИНЗ – директор проф. Н.К.Кольцов (1921-1925)».

Начало научной карьеры Николая Владимировича совпало с тяжелым временем гражданской войны. Спокойное течение академических занятий неоднократно прерывалось мобилизациями в Красную Армию и подработками на хлеб насущный то преподаванием, то погрузочно-разгрузочными работами, более доходными и хлебными, чем научная работа и педагогика вместе взятые.

Уже в 1923 г., еще студентом, он стал полноправным участником зоологических и генетических работ в группе Н.К.Кольцова –

С.С.Четверикова. В первой же своей публикации, посвященной изменчивости проявления жилкования крыльев у дрозофилы, Николай Владимирович ввел два фундаментальных понятия генетики: *проявление* и *выражение генотипа*, понимая под первым «самый факт проявления генотипа во внешних признаках», а под вторым – «форму и степень проявления данного генотипа у отдельных организмов». Эта статья стала стартом одного из основных направлений научной работы Николая Владимировича, которое он успешно развивал на протяжении всей жизни. Параллельно Николай Владимирович и Елена Александровна Тимофеевы-Ресовские (его жена, друг и сотрудник на протяжении более полувека) под началом С.С.Четверикова приступили к изучению генетики природных популяций дрозофил, что также вылилось в одно из главных направлений не только их научной работы, но и всей современной генетики – учение о микроэволюции, о чем см. ниже. Тогда же Н.В.Тимофеев-Ресовский совместно с Д.Д.Ромашовым дали ранний, правда не старт, а скорее «фальстарт» еще одному будущему направлению науки о наследственности – радиационной генетике: облучив рентгеновскими лучами дрозофил из природной популяции, они, в отличие от всех своих (и чужих) последующих опытов такого рода, не обнаружили в потомстве облученных мух каких-либо генетических изменений. Позже авторы поняли, что они не сумели правильно спланировать эксперимент (специальная методика для учета мутаций была предложена Г.Меллером позже) и не учли неизвестную еще в тот момент огромную генетическую геторогенность природных популяций.

В 1925 г. Тимофеевы-Ресовские по приглашению берлинского профессора нейроанатомии Оскара Фогта, участвовавшего в Москве в лечении В.И.Ленина, а позже исследовании его мозга, и по рекомендации профессора Н.К.Кольцова и наркомздрава СССР Н.А.Семашко переехали в Германию, где проработали в Институте исследования мозга Общества содействия наукам им.Кайзера Вильгельма (ныне – Общество Макса Планка, аналог нашей Академии Наук) в Берлине и его пригороде Бухе до 1945 года. Возглавлявшийся Н.В.Тимофеевым-Ресовским научный коллектив, начав свое существование в статусе генетического отдела, перед войной стал самостоятельным Институтом биофизики и генетики, а нынче вырос в крупный авторитетный центр молекулярной биологии им.Макса Дельбрюка (сотрудника Н.В.Тимофеева-Ресовского довоенных лет).

В Германии Николай Владимирович продолжил и развил научные работы во всех трех начатых еще в Москве направле-

ниях. Работа Николая Владимировича по изменчивости проявления генотипов сразу заинтересовала его директора профессора Фогта, увидевшего ее возможное приложение к классификации болезней человека. Уже в 1926 г. в журнале Naturwissenschaften появилась их совместная публикация на эту тему, в которой русские термины «проявление» и «выражение» были заменены латино-германскими синонимами «Penetranz» (от латинского penetrare – проникаю) и «Expressivität» (от латинского expressus – выразительный) с германизированными окончаниями. В такой версии, с модификацией только суффиксов и окончаний применительно к разным европейским языкам, они вошли в международную генетическую номенклатуру, в том числе вернулись в Россию как *пенетрантность* и *экспрессивность* в публикации Н.В.Тимофеева-Ресовского 1929 года.

Дальнейший экспериментальный и теоретический анализ этих характеристик изменчивости проявления генотипов привел их автора к выводу о генетической обусловленности самих этих характеристик, о взаимодействии генов в формировании признаков: «признак, даже просто менделирующий, подвергается воздействию многих генов, и обратно – отдельный ген обладает множественным действием. Это создает представление о целостном действии генотипа и о воздействии наследственной конституции на проявление и выражение отдельного гена». Так было положено начало современным представлениям о системной регуляции фенотипического проявления генотипа.

За этими первыми работами последовал каскад исследований о гетерогенных группах генов, контролирующих одни и те же признаки, о специфичности проявления генов, о влиянии на этот процесс температуры среды, о зависимости жизнеспособности отдельных мутаций и их комбинаций от генетических, внутриорганизменных и внешнесредовых факторов и т.д. Распространение принципа системной регуляции с отдельных фенотипических признаков на индивидуальное развитие организмов в целом позволяет приблизиться к ключевой проблеме онтогенеза: каким образом достигается удивительная стройность многокомпонентного и многофакторного процесса роста и развития многоклеточных организмов, так что в полужидкой субстанции живой протоплазмы лишь при незначительных «шумовых возмущениях», т.е. с высокой точностью и надежностью, в *должное* время и в *должном* месте случается *должное*.

В 60-е годы в Обнинске Тимофеев-Ресовский еще раз вернулся к проблемам проявления генов в индивидуальном развитии организмов, на этот раз вместе со своими учениками и сотрудниками тех лет В.И.Ивановым, Е.К.Гинтером и другими.

Параллельно с исследованиями проявления генов Тимофеев-Ресовский продолжил в Германии работы по генетике и эволюции популяций. В 1927 г. он, снова вместе с Е.А., опубликовал первую статью, посвященную генетическому анализу свободноживущей популяции *Drosophila melanogaster* из южной части Берлина. Было установлено, что в природной популяции, как и в лабораторных культурах, присутствует в скрытом виде большое количество мутаций. Это наблюдение подтвердило ранее сделанный вывод С.С.Четверикова о высокой генетической гетерогенности природных популяций. За первой работой последовали другие: по географической изменчивости популяций, по относительной жизнеспособности разных генотипов в популяциях и генетическому полиморфизму последних, по радиационной генетике популяций и др.

Кульминационным моментом популяционно-генетических работ Н.В.Тимофееева-Ресовского явились его публикации 1939-1941 гг., в которых (с каждым сообщением все четче) изложены фундаментальные положения генетических основ эволюционного процесса (учение о микроэволюции). В отечественной литературе суть этого учения дана Н.В.Тимофеевым-Ресовским в 1958 г. в классической статье «Микроэволюция», опубликованной В.Н.Сукачевым в «Ботаническом журнале». По определению Н.В.Тимофеева-Ресовского, элементарными объектами процесса микроэволюции (видообразования) являются *популяции*, а элементарным *эволюционным событием* – изменение их генотипического состава. Материалом для последнего служат мутации, появление и судьба которых в популяциях определяются комбинированным воздействием таких факторов, как мутационный процесс, колебания численности популяций, изоляция, миграции и естественный отбор.

Анализ Тимофеевым-Ресовским микроэволюционного процесса интересен еще в одном отношении: в нем ярко проявилась методология его научных построений. В подлежащем рассмотрению природном явлении строго вычленяются (1) его элементарная материальная основа, (2) основные факторы, воздействие которых на элементарный материал составляет механизм явления, (3) основные условия, определяющие течение процесса, и, наконец, (4) элементарные события, представляющие собой результат воздействия комплекса факторов на элементарный материал в конкретных природно-исторических условиях. Николай Владимирович говорил, что такой методологический подход сложился у него под влиянием копенгагенских коллоквиумов Нильса Бора, в которых он участвовал в предвоенные

годы. Наверное, так оно и было. К этому следует добавить только, что общетеоретические подходы физиков нашли в его лице чрезвычайно чуткого и восприимчивого реципиента.

В последние годы жизни Н.В.Тимофеев-Ресовский вернулся к проблемам эволюционной теории и популяционной биологии и дал их новое развернутое изложение в двух книгах, написанных – одна совместно с Н.Н.Воронцовым и А.В.Яблоковым, а другая – совместно с А.В.Яблоковым и Н.В.Глотовым, обе изданы в Москве и в Йене.

Неудачно начав радиационно-генетические эксперименты, Н.В.Тимофеев-Ресовский не утратил интереса к мутационным исследованиям. Уже в 1925 г. он опубликовал свои наблюдения по спонтанному возникновению мутаций в культурах дрозофилы, а в 1928 г. (на этот раз успешные) опыты по получению мутаций с помощью облучения. Е.А.Тимофеева-Ресовская также была одной из первых, кто вслед за докладом Г.Меллера на V международном генетическом конгрессе в 1927 г. в Берлине опубликовал данные о генетических эффектах рентгеновского облучения (три публикации 1930 г.). За сим последовали их общие и раздельные публикации, посвященные разным аспектам спонтанного и радиационно-индуцированного мутационного процесса.

Примерно в это же время началось сотрудничество Николая Владимировича в области радиационной генетики и биофизики с германскими физиками. Особенно продуктивным было его сотрудничество с видным физиком-экспериментатором, дозиметристом К.Г.Циммером (после войны – сотрудником того же атомного объекта МВД в Сунгуле на Южном Урале, на котором Н.В. работал в качестве заключенного, а позже – директором радиобиологического центра в Карлсруэ, ФРГ) и молодым тогда физиком-теоретиком М.Дельбрюком (еще до войны он выехал в США по рокфеллеровской стипендии, остался там и продолжал биофизические исследования, а в 1969 г. вместе с А.Херши и С.Луриа получил Нобелевскую премию по физиологии и медицине за исследования структуры и размножения вирусов).

За короткий срок Тимофеев-Ресовский, Циммер и Дельбрюк детально изучили количественные зависимости частоты мутаций от дозы облучения, мощности дозы и ее распределения во времени, качества излучения, включая пионерские опыты с нейтронами. Результаты этих работ широко публиковались в Европе и США и принесли авторам известность мировых лидеров в радиационной генетике и биофизике.

Исключительное значение имела их совместная работа, вышедшая в 1935 г. в трудах Геттингенского научного общества

под названием «О природе генных мутаций и структуре гена». Среди их коллег эта статья была известна как «Drei Mensch Werk» (по числу авторов) или «Grünes Pamphlet» (по цвету обложки). Эта работа – образец продуктивной кооперации трех взамодополняющих друг друга исследователей: К.Г.Циммер обеспечивал точную дозиметрию разных видов излучений, М.Дельбрюк разрабатывал изящные математические решения задач о микрогеометрии взаимодействия излучений с биосубстратом, а Н.В.Тимофеев-Ресовский был душой всего дела, исполнителем всех генетических экспериментов, к тому же он привнес в исследование представления своего учителя Н.К.Кольцова о «наследственных молекулах». В совокупности это привело не только к формулировке основ современной радиационной генетики, но и к определению (в «домолекулярно-генетические» времена!) вероятного размера отдельного гена – примерно 300 атомных радиусов (для сферической модели), т.е. величины макромолекулярного порядка. Спустя полвека, один из ведущих специалистов по структуре макромолекул, Нобелевский лауреат М.Перутц высказал мнение, что популяризация «зеленой тетради» в широких кругах естественников была наиболее важным итогом публикации известной книги другого Нобелевского лауреата Э.Шрёдингера «Что такое жизнь?».

Развитие генетической, радиобиологической и биофизической линий продолжалось и в последующих исследованиях Н.В.Тимофеева-Ресовского. В 1947 г. в Лейпциге, когда он и К.Г.Циммер работали на Южном Урале на «объекте 0211» МВД СССР, вышла на немецком языке их совместная книга «Биофизика. Т.1. Принцип попадания в биологии». Позже, уже в период жизни в Обнинске (1964-1981), Н.В.Тимофеев-Ресовский с сотрудниками более позднего «отечественного набора» подготовил еще две книги, подытоживающие эти линии исследований: «Применение принципа попадания в радиобиологии» совместно с В.И.Ивановым и В.И.Корогодиным (Москва, 1968; Йена, 1972) и «Введение в молекулярную радиобиологию» совместно с А.В.Савичем и М.И.Шальновым (Москва, 1981).

Двадцать лет жизни и работы в Германии были для семьи Тимофеевых-Ресовских в общем благополучными: они были молоды, здоровы, счастливы в семье и работе, имели тесные научные и дружеские контакты с коллегами в России и других республиках СССР, в Германии, в других странах Европы, Америки, Азии. Но...

Серьезные неприятности начались где-то с 1936-1937-го годов. В Германии усиливался нацизм и некоторым друзьям Тимофеевых, иногда с их помощью, пришлось спешно покидать

страну. В СССР нарастала волна репрессий, в которых среди многих погибли близкие родственники Елены Александровны и Николая Владимировича. Ему было предложено вернуться в СССР. От такого шага его предостерег в письме Н.К.Кольцов. Затем начались Вторая мировая и Великая отечественная войны, и Тимофеевы стали практически заложниками. Хотя их личная жизнь осложнилась только необходимостью регулярных явок в полицию для очередных краткосрочных перерегистраций, всякие внегерманские контакты полностью прекратились. Правда, и в это время Н.В. старался быть полезным для своих коллег, оказавшихся среди военнопленных или «остарбайтеров», добиваясь их зачисления в свой отдел. Мало кто из них сейчас жив, но до конца своих дней они сохраняли благодарность к своему освободителю.

Самым большим личным переживанием Елены Александровны и Николая Владимировича той поры были арест и заключение в гитлеровский концентрационный лагерь (где он позже и погиб в самом конце войны) старшего сына Дмитрия (Фомы). Эта трагедия оставила в душах родителей неизлечимую рану. Единственно, что позволяло им сохранять свойственные им оптимизм и жизнерадостность, так это никогда не угасавшая надежда, что бесследно сгинувший первенец непременно найдется и вернется к родителям. В этой связи можно расценивать как дар Провидения, что достоверные сведения о гибели Дмитрия были получены уже после смерти его родителей.

В октябре 1945 г. исчез из Буха Николай Владимирович: за ним пришла машина советской администрации, чтобы отвезти его как «консультанта» в Берлин, очутился же он значительно дальше – в Москве на Лубянке. В это трудное время Елену Александровну с сыном-гимназистом Андреем поддержал профессор генетики Берлинского университета Х.Нахтсхайм, предложивший ей место своего ассистента. К счастью, и «*via dolorosa*» Николая Владимировича после Лубянки – Бутырок – КарЛаг'а – дистрофии – пеллагры завершилась в 1947 г. его переводом на уже упомянутую «шарашку» – засекреченный атомный «объект 0211» МВД в Сунгуле Челябинской области, где ему во главе большого коллектива заключенных, пленных и вольнонаемных специалистов предстояло исследовать биологические последствия ядерных взрывов, радиации и радиоактивных загрязнений оранизмов животных, растений, человека, а также территорий и акваторий. Эти направления исследований были для Николая Владимировича и Елены Александровны не в новинку: еще во время гражданской войны Елена Александровна общалась в Симферополе с В.И.Вернадским, а позже он

был неоднократно гостем и собеседником семьи Тимофеевых в Берлине. Так что его идеи и данные о ключевой роли живых организмов в миграции, концентрации и рассеянии химических элементов в биосфере Земли были ими восприняты в полной мере. К тому же в начале 40-х годов Тимофеев-Ресовский начал со своими берлинскими сотрудниками эксперименты по прослеживанию радиоактивных веществ в живых организмах и среде их обитания.

Получив в Берлине собственноручное письмо-приглашение мужа, тогда уже сотрудника Сунгульского «почтового ящика», Елена Александровна, не колеблясь ни минуты, со всем скарбом, включая большую библиотеку Николая Владимировича, отправилась в дальний путь в заповедный горно-таежный уголок Южного Урала на берегу дивного озера Сунгуль, где им предстояло жить и работать до 1955 г.

Здесь за несколько лет ими был накоплен огромный бесценный массив данных по распределению естественных и искусственных радиоактивных элементов в тканях животных и растительных оргачизмов, между основными живыми и косными компонентами наземных, почвенных и пресноводных биогеоценозов (тогда этот термин В.Н.Сукачева еще не был вытеснен позже возникшим термином «экосистемы») и по влиянию излучений и излучателей на отдельные организмы, их популяции и биосообщества. В те годы все эти работы проходили под грифом секретности и оставались недоступными для научной общественности, хотя параллельно получаемые сходные результаты биологов из Лос-Аламоса уже публиковались открыто.

На волне рассекречивания в СССР (после 1953 г.) данных радиобиологических исследований сунгульский отдел Н.В.Тимофеева-Ресовского был передан в Институт биологии Уральского филиала Академии наук СССР в Свердловске (ныне Екатеринбург). Биофизические, радиобиологические и радиационно-генетические исследования получили дальнейшее развитие. Одна из ключевых ролей в гидробиологической части этих исследований принадлежала Елене Александровне. Общие итоги ее радиогидробиологических исследований обобщены ею в капитальном труде – «Распределение радиоизотопов по основным компонентам пресноводных водоемов» (1963). О фундаментальном значении этого труда свидетельствует тот факт, что он в самое короткое время дважды вышел в США на английском языке.

Переезд Тимофеевых-Ресовских с секретного «объекта» в большой город, крупный промышленный и научно-технический

центр имел своим следствием также восстановление старых родственных и дружеских связей, появление новых знакомых и друзей в Свердловске, Москве, Ленинграде, Новосибирске и многих других городах России и СССР. Расширению круга научного и дружеского общения Тимофеевых-Ресовских много способствовали проводившиеся ими с 1957 г. летние конференции с тематикой «от астрономии до гастрономии» на биостанции Миассово в Ильменском заповеднике, выделенной Уральским филиалом АН СССР для тимофеевских опытов с радиоизотопами в лабораторных и природных условиях. Так зародилась устойчивая тимофеевская научная всесоюзная школа численностью свыше сотни участников. И если главой школы был, конечно, Николай Владимирович, то душой ее была Елена Александровна. Это она писала десятки и сотни писем, улаживала все шероховатости, служила буфером между слишком горячими головами, включая своего Колюшу, заступницей за обиженных и многое другое. Причем все это она, как всегда, делала с мягкой доброжелательностью и дружелюбием, не поступаясь, однако, истиной и справедливостью. Самым ругательным ее ругательством неизменно было – «Ну совершенно невозможный господин!».

В конце 50-х гг. научный авторитет Н.В.Тимофеева-Ресовского среди ученых СССР был так велик, что его стали не только приглашать с лекциями в Ленинградский и Московский университеты и ведущие академические центры, с докладами на самые разнообразные конференции по всему СССР, но и предлагали перебраться из Свердловска на постоянную работу в Новосибирский академгородок, Гатчинский и Пущинский академические центры, строящийся Институт медицинской радиологии АМН СССР в Обнинске и в ряд других мест. После раздумий и колебаний, особенно со стороны Елены Александровны, поскольку в Свердловске оставался их сын Андрей, патриот Урала и своего коллектива в Институте физики металлов, выбор остановился на Обнинске, куда Тимофеевы могли перебраться вместе с основной группой сотрудников и который находился в родной для Николая Владимировича (по материнской линии) «Калуцкой губернии».

В 1964 г. состоялся переезд Тимофеевых-Ресовских на последнее на их полном странствий жизненном пути место жительства – «наукоград» Обнинск. Поначалу жизнь в Обнинске складывалась для Тимофеевых совсем не плохо. Отдел, возглавляемый Николаем Владимировичем, имел хорошие возможности для работы. Компания сложилась интересная и про-

дуктивно работающая. Елена Александровна, старше всех по возрасту, не побоялась начать исследования с новым тогда объектом – «ботанической дрозофилой», крестоцветным эфемерным растеньицем *Arabidopsis thaliana* (L.) Hyenh. В итоге за 1966-1971 гг. в СССР и за границей только с ее участием вышла дюжина публикаций по радиобиологии и радиационной генетике этого модельного объекта, занимающего теперь одно из ведущих мест в генетических исследованиях во всем мире.

В эти годы Николай Владимирович продолжал возглавлять исследования по нескольким направлениям: радиобиология и, особенно, радиационная генетика, генетика развития, экспериментальная и теоретическая биогеоценология, космическая биология, математическое моделирование биологических структур и процессов. Синтезом работ во всех этих направлениях была разработка им проблемы, которую он считал теоретически и практически центральной в естествознании второй половины XX века, – «Биосфера и Человечество».

Чета Тимофеевых-Ресовских всегда, в том числе и в обнинский период своей жизни, совмещала интенсивную научную работу с насыщенной общением частной жизнью. При этом дружеское общение в их кругу, отнюдь не аскетическое, всегда было богато содержательными разговорами на темы науки, искусства, литературы при минимальном обсуждении политических и бытовых вопросов. Квартира Тимофеевых на Солнечной улице (ныне улица Лейпунского) в Обнинске была центром притяжения нескончаемой череды местных и приезжих паломников, не считая званых вечеров, и Елене Александоровне приходилось регулировать их потоки. При этом все беседы велись за неизменным чайным столом.

Такая идиллия продолжалась лет пять, когда Елена Александровна собралась на покой, а над головой Николая Владимировича снова начали сгущаться тучи политических обвинений по инициативе работников ЦК, Калужского обкома и Обнинского горкома КПСС. В итоге, чтобы не ставить под удар организатора и директора Института медицинской радиологии Георгия Артемьевича Зедгенидзе, всегда поддерживавшего Тимофеевых-Ресовских, вышел на покой и Николай Владимирович, скоро, правда, приглашенный Олегом Георгиевичем Газенко в качестве консультанта в Институт медико-биологических проблем, в каковом качестве Николай Владимирович и пребывал до конца жизни.

Елена Александровна скоропостижно скончалась 29 апреля 1973 г., в первый день Православной Пасхи, когда по народному

ному поверью доводится переселяться в мир иной только праведникам.

Возраст и болезни брали свое. Николай Владимирович слабел, у него открывались все новые недуги. Летом 1980 г. ему стало совсем тяжко, так что, не признавая своих дней рождения, празднуя обычно только свои именины на зимнего Николу 19(6) декабря, в тот год Николай Владимирович пожелал видеть друзей у себя дома на свое 80-летие и не 19 сентября, что соответствовало действительной дате, а 7 сентября по новому стилю, хотя он родился 7 сентября по старому стилю, то есть для 1900 года, последнего года XIX века – 19 сентября по новому стилю. На его восьмидесятилетии было много друзей из Обнинска, Москвы, Пущина и других мест. Праздник был с грустинкой, так как юбиляр с трудом превозмогал слабость и боли. Сохранилось несколько фотографий, сделанных С.Э. Шнолем, на которых Колюша поочередно снят с одним из гостей. Это напоминает обряд прощания. Да так оно и было. Уже на следующий день Николай Владимирович слег в больницу. Попытки врачей еще раз поднять его на ноги не увенчались успехом, и ранним утром 28 марта 1981 года Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский в ясном сознании скончался. Ушел человек-эпоха, ровесник XX века, «Зубр». Похоронен Николай Владимирович по его желанию рядом со своей верной Еленой Александровной.

Полная библиография работ Н.В. Тимофеева-Ресовского опубликована в книге *Тимофеев-Ресовский Н.В.* Избранные труды. – М.: Медицина, 1996. – 479 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. 2-е изд. М.: Наука, 1978. 407 с. – *Тимофеев-Ресовский Н.В, Иванов В.И., Корогодин В.И.* Применение принципа попадания в радиобиологии. М.: Атомиздат, 1968. 228 с. – *Тимофеев-Ресовский Н.В., Савич А.В., Шальнов М.И.* Введение в молекулярную радиобиологию. М.: Медицина, 1981. 320 с. – *Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.* Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 276 с. – *Четвериков С.С.* О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. Журн. Эксперим. биол., 1926, сер. А, т.2, № 1, с. 3-54; № 4, с. 237-240. Опубл. также в книге *Четвериков С.С.* Проблемы общей биологии и генетики. Новосибирск: Наука, 1983, с. 170-226. – *Perutz M.F.* Physics and the Riddle of life. Nature, 1987, v. 326, № 6113, p. 535-558. – *Schrödinger E.* What is Life? The Physical Aspect of the living Cell. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1944 (Русск. перевод: Шрёдингер Э. Что такое жизнь? С точки зрения физики. 2-е изд. М.: Атомиздат, 1972. 88 с.)

ПАМЯТИ Н.В.ТИМОФЕЕВА-РЕСОВСКОГО

Гилева Э.А.
Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202,
gileva@ipae.uran.ru

Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский – один из самых известных русских биологов XX века. Девять лет его яркой, временами тяжелой и даже трагической, но в целом счастливой жизни были связаны с нашим Институтом. Думаю, что не стоит заниматься перечислением его научных заслуг – они общеизвестны. Лучше попытаюсь восстановить свои (субъективные, конечно) впечатления от многолетнего общения с незаурядным ученым и человеком.

Николай Владимирович был сложной личностью, о нем можно рассказывать много и очень по-разному. Но, несомненно, одно – всегда, во всем и, прежде всего он был человеком науки. Рядом с ним очень быстро становилось ясно, что на свете нет более увлекательного занятия, чем наука, что сам процесс исследования может и должен доставлять человеку радость, по сравнению с которой чины, степени и награды мелки и несущественны. Пожалуй, лишь научное общение – «треп», по излюбленному выражению Николая Владимировича – сравнимо по степени доставляемого им удовольствия с собственно научными занятиями.

Подобных формулировок я, конечно, не слышала от Николая Владимировича. Просто сам воздух вокруг него, тот воздух, которым дышали его сотрудники и ученики, был пронизан именно таким отношением к науке.

Для нас, студентов 50-х годов, биостанция Миассово, где с 1955 по 1964 год работал летом Николай Владимирович, была и потрясением, и откровением. После того, как нас учили, что рожь порождает василек, а из куриных яиц можно и нужно получать уток, в Миассово перед нами открылся стройный мир классической генетики, «обязательные» ботаника и зоология оказались фундаментом всех наисовременнейших биологических наук, а почвы – космическим явлением, о котором можно было говорить стихами Тютчева. И через несколько дней после приезда на биостанцию у студентов на стенках палаток появлялись странные вещи – например, давным давно сданные и прочно забытые системы животного царства, у кого – до типа, а у кого и подробнее.

Миассово тех лет было Меккой для биологов всей страны, и, хотя среди сотрудников лаборатории биофизики и ее гостей было немало ярких и талантливых людей, для всех – независимо от возраста и опыта – Николай Владимирович оставался Учителем. Туда приезжали ботаники, энтомологи, почвоведы, гидробиологи, радиобиологи, физики и математики, но чаще всего – биофизики и, конечно, генетики. Почти все гости выступали с рассказами о своей работе, и подчас жестоко бывал наказан тот, кто увлекшись озером, прогулками и обилием привлекательной молодежи противоположного пола, а также уповая на некомпетентность аудитории в узкоспециальных вопросах, выступал без должной подготовки. Обсуждение всякого доклада выливалось в неформальный серьезный (часто многочасовой) разговор, который в некоторых случаях давал докладчику пищу для трудов и размышлений на несколько лет вперед.

Энциклопедическая образованность, безупречная логика, незаурядная память позволяли Николаю Владимировичу добраться до сути любого биологического исследования. Что касается памяти, тут Николай Владимирович с неоправданной скромностью утверждал, что она так себе, ничего особенного. «Просто я умею забывать несущественное», – говорил он. Его образованность распространялась не только на ученые материи, но и на всю культуру в целом. Николай Владимирович знал толк и в живописи, и в стихах, и в музыке. Пел прекрасно – и бас имел звучный, и музыкальность выше среднего. По его собственным словам, как-то он пел с Обуховой в церкви Московского университета. И любил петь. Бывало, провинившись и желая восстановить мир, мы пользовались его слабостью и просили спеть «Двенадцать разбойников» или «Милее всех был Джеми». И слушали, к взаимному удовольствию, сидя вечером за счетчиками радиоактивности на втором этаже лабораторного корпуса, откуда, как говорил Николай Владимирович, открывался самый красивый в мире вид на озеро Большое Миассово, окруженное Ильменскими горами.

Но, так или иначе – и после пения, и после стихов – разговоры возвращались к науке. «В науке бездна поэзии» – этими словами Николая Владимировича уместно закончить. Думаю, что поэзия науки была для него бесконечно важна и существенна. Более существенна, чем то обстоятельство, что он был почетным и действительным членом шести научных обществ и академий разных стран, а также лауреатом четырех международных премий и медалий.

НЕСКОЛЬКО СЛОВ О НИКОЛАЕ ВЛАДИМИРОВИЧЕ ТИМОФЕЕВЕ-РЕСОВСКОМ

Гинтер Е.К.
Медико-генетический научный центр РАМН
115478, Москва, ул. Москворечье, 1,
ekginter@mtu-net.ru

Я познакомился с Николаем Владимирович Тимофеевым-Ресовским в 1965 г., когда пришел работать в его лабораторию экспериментальной радиационной генетики, закончив аспирантуру. О Николае Владимировиче я в то время не знал практически ничего, и поэтому мои первые впечатления еще не были окрашены окружавшими его мифами. Лаборатория, не говоря уже об отделе радиационной биологии и генетики, которым также руководил Николай Владимирович, меня поразила до крайности: каждый сотрудник занимался какой-то своей проблемой, и связи между этими проблемами были совсем не очевидными. Вписался в эту работу и я со своей генетикой развития, которую сам Николай Владимирович предпочитал называть феногенетикой. Потом уже я стал понимать, что все мы делали что-то, чем занимался сам Николай Владимирович, что он продумывал раньше и глубже нас и для чего у него, как мне казалось иногда, существуют решения, которые он нам не хочет сообщать заранее, чтобы нам не стало скучно. Николай Владимирович провел сам фантастически много научных экспериментов. Если учесть, что все они сделаны со смыслом, то в результате оказалось, что он распахал значительную часть поля под названием «Биология». Удивительным для меня было и то, что Николай Владимирович помнил до деталей практически все, что он делал в жизни, помнил также, в каких журналах он это описал. По лаборатории ходил слух, что он помнит даже номера страниц журналов всех своих более чем 200 публикаций.

С каждым днем меня все больше поражали масштабы личности Николай Владимирович. Он обнимал собой все пространство науки. При этом он был абсолютно земным человеком и прекрасно понимал, что происходит вокруг него, но мне казалось, что его волновало только то, как внешние обстоятельства скажутся на науке, может быть, точнее на культуре в широком смысле, и меньше интересовала бытовая сторона жизни.

Я старался ходить на все лекции Николай Владимирович, которые он читал блестяще. Особенно мне нравились его лекции о микроэволюции и о биосфере и человечестве. Скоро, однако, меня стало смущать (и от этого чувства я не могу избавиться и теперь, когда просматриваю те или иные статьи Николай Владимирович),

что, кроме более или менее очевидных положений, высказываемых Николаем Владимировичем, в каждом случае за ними еще стоит некий более глубокий подтекст, который я не могу понять. Что меня поражало в Николае Владимировиче больше всего, это, если так можно выразиться, абсолютная логика всех его построений. Слушая его выступления, независимо от того, был ли это его доклад или критика другого оратора, его вопросы по ходу чьего-либо выступления, я все больше убеждался, что для него логика – не наука, придуманная Аристотелем, а имманентное и врожденное качество или инструмент его мозга. Однажды мы с Володей Мглинцом написали обзор, который озаглавили «О роли инверсий в эволюции рода дрозофила». Стали читать его Николаю Владимировичу. Так делали все: Николай Владимирович слушал все, что писали сотрудники его лаборатории. Критика нашего злополучного обзора началась практически с первой фразы. Сначала она касалась нашего русского языка, но потом перешла и на содержательную часть нашей работы. Так продолжалось несколько дней. Мы с Мглинцом ходили потерянными и сначала не могли понять, чего хочет от нас Николай Владимирович. Такой замечательный обзор. Только через какое-то время мы стали понимать, что Николая Владимировича не устраивает система наших и чужих доказательств эволюционной роли инверсий в эволюции, а еще через какое-то время мы согласились с тем, что он абсолютно прав и доказательства действительно слабоваты. Таких примеров можно привести множество. Успокаивало то, что не только мы были объектами критики, она распространялась практически на всех сотрудников лаборатории, да и на многочисленных, иногда весьма известных специалистов.

Николая Владимировича интересовало буквально все, начиная от Тунгусского метеорита, которому однажды был посвящен семинар в лаборатории и на котором выступали какие-то приезжие люди, и кончая какими-то селекционными работами на Воротынской селекционной станции. Мне казалось, что из постоянно продолжавшегося в лаборатории обсуждении, который сам Николай Владимирович называл «трепом», он отбирает только факты, которым есть место в существующей у него в голове системе мироздания, причем из этих фактов он часто делает выводы совсем не такие, как докладчики. Вместе с тем, это не означает, что Николая Владимировича нельзя было убедить в том, с чем он сначала был не согласен. И если это удавалось, как, например, мне с необходимостью использования понятия «детерминация» при описании онтогенеза, то можно было быть уверенным, что с доказательствами того или иного феномена теперь все в порядке и его можно защищать перед любым научным собранием.

ЛЕКЦИИ

ПОЧВА КАК СИСТЕМА

Батыгин Н.Ф.
Агрофизический институт, С.-Петербург

«Статус» почвы

При ближайшем рассмотрении почва предстает как смесь агрегатов разного размера. Одним из главных показателей при описании и систематизации почв являются результаты гранулометрического состава. Именно гранулометрический (структурный) состав позволяет характеризовать почвы от легких песчаных до тяжелых (глинистых). В зависимости от структуры почвы определяется плотность ее сложения, воздушный и водный режимы и другие физические свойства. В конечном счете, при прочих равных условиях, от гранулометрического состава зависит «успешность» микробиологической активности и жизнедеятельности растений.

Другими словами, свойство почвы как среды обитания растений и микрофлоры определяется сложением, т.е. размерами агрегатов минеральных, органоминеральных и органических частиц и их содержанием. Минеральные частицы – это песок и глины; органо-минеральные суть коллоидные образования, способные агрегировать при высыхании (глины+гумус); органические являются продуктами разной степени разложения от ила до крупных частиц.

Если исходить из определения, что почва – это дневной горизонт суши, способный снабжать растения водой и пищей, то можно составить смеси из разных сред, так или иначе отвечающих этим требованиям (см. табл.). Все эти среды будут различаться водоудерживающей способностью: она будет возрастать от песка к нормальной почве с избытком органики. В обратном направлении будет возрастать содержание воздуха. Нормальное соотношение доступных влаги и воздуха, кроме

размера частиц, будет зависеть от пористости (губчатого строения частиц), т.е. удельной поверхности. Этим условиям, очевидно, отвечают органо-минеральные и органические агрегаты.

Водный и воздушный режимы в зависимости от состава корнеобитаемой среды

Корнеобитаемая среда	Вода	Воздух
Песок	-	+
Глина	+	-
Керамзит	-	+
Песок + органика	+	+
Глина + органика	+	+
Керамзит + органика	+	+
Глина + песок + органика	++	++
Почва + керамзит	+++	- +++
Норм. почва	+++	+++
Норм. почва + органика	++	-
Почва + избыток органики	+++	---

Таким образом, если в структурной иерархии верхний этаж занимают разной величины агрегаты (т.е. так называемый механический состав), то нижележащий этаж составляют элементы, обладающие способностью к агрегированию (глины, органические или гумус). Можно утверждать, что свойство этих последних будет определяться свойствами элементов, составляющих их. Например, водопрочность агрегатов будет зависеть от прочности связей (склеивания) глин, илов и т.п.

Учитывая иерархичность строения почвы, можно представить природу «этажей» следующим образом:

- свойство почвы (как системы) в первую очередь зависит от ее агрегированности (от комковатости);
- свойство комочков зависит от того, из чего они слеплены;
- свойство слепляемости зависит от химии и физикохимии компонентов;
- химия и физикохимия компонентов зависит от свойств продуктов выветривания материнской породы и органических соединений.

Перечисленные свойства и зависимости достаточны для грубой оценки, но не для описания деталей, тем более, что многие процессы могут иметь место и вне почвы. Так, различные среды в экспериментах сильно различаются по своей природе, но для выявления известного сходства важно знать механический состав и плотность сложения. Микробиологическое разложение органики может протекать и вне почвы, например,

в компостных кучах. Физико-химические процессы также могут протекать вне почвы, а химические – тем более.

Правильнее рассматривать все упомянутые и не названные процессы как *параллельно идущие*, причем в *разных компартментах*. В то же время направленность этих процессов и их интенсивность зависит от того, что в почве они выявляют взаимообусловленность (взаимозависимость). Например, механический состав и плотность сложения определяют размер промежутков, заполняемых водой и воздухом. Наличие глины и органических илов определяет через коллоидообразование размер и прочность комочков. В свою очередь, образование органических илов зависит от наличия воздуха, точнее, от наличия кислорода (аэробный и анаэробный процессы) и воды, что связано с плотностью сложения и, естественно, с механическим составом. Поскольку идет «выветривание» и работают микробы, химия просто «цветет». В свою очередь, химическая обстановка влияет на коллоидные процессы, а через них – на качество комочков.

Приведенные примеры достаточны для того, чтобы предостеречься от *попыток искать прямые и сильные* связи между *процессами*, протекающими на *разных* этажах *иерархии*. Сложно также утверждать, что первичнее – химические события или механический состав. Если обратиться к первичным процессам почвообразования, то ведущее значение приобретают процессы химического выветривания; сегодня же исследователи в первую очередь, если они агрофизики, начнут разговор о структуре, а если агрохимики – о кислотности и содержании гумуса.

Имея в виду параллельность протекания процессов, необходимо подчеркнуть следующие моменты:

- Значимость компонентов (процессов) системы «почва» меняется местами по сезонам. Смена значимости процессов наблюдается на протяжении года (короткие колебания), так и в течение длительных отрезков времени (длинные колебания). На пашне, где все время вмешивается человек, короткие колебания имеют более резкий характер, а длинные, при «неумелых» движениях, становятся укороченными.

- Между компонентами существуют взаимосвязи. Например, структурообразование, в конечном счете, зависит от коллоидных свойств. Последние, в свою очередь, определяются химией и степенью разложения органики. Быстрота микробиологического разложения органических остатков, кроме химической обстановки, зависит от водно-воздушного режима, который определяется структурностью и плотностью сложения.

- Каждый из компонентов является системой и состоит из подсистем.

«Органический статус» почвы определяется:

а) урожаем наземных растений, активностью почвенной фауны, микроорганизмов в широком диапазоне;

б) физической обстановкой (водно-воздушный режим);

в) химической обстановкой (pH, наличие минеральных форм питания).

Если не вмешиваться, избыточное накопление органики (в том числе и полуразложившейся) в зоне избыточного увлажнения приведет к ухудшению физической и химической обстановки и почвообразовательный процесс «перейдет на другие рельсы».

«Физический статус» определяется:

а) процессами структурообразования, разными путями от льдообразования до коагуляции, в любом случае почва приобретает агрегатное состояние;

б) при избытке воды, дефиците кальция и повышенной кислотности почва теряет структурность, но при потере воды частично восстанавливает агрегатность;

в) структурность обязана накоплению разложившейся органики (т.е. растениям, грибам, микробам), а также наличию физической глины; в основе структурообразования лежат коллоидные процессы.

Естественно, к физическим явлениям необходимо отнести плотность сложения, водно-воздушный режим, капиллярные процессы.

«Химический статус» определяется:

а) степенью выветривания материнской породы;

б) ионным составом;

в) окислительно-восстановительными процессами;

г) жизнедеятельностью растений и микроорганизмов (в том числе и участием в выветривании материнской породы).

Коллоидообразование, вероятно, процесс обратимый (золь-гель) и зависит от:

а) наличия минеральных и органических мелкодисперсных фракций;

б) кислотности;

в) наличия стабилизаторов.

Очевидно, каждый из перечисленных процессов не может (не имеет права) выходить за какие-то границы. Эти границы (вероятно?) определяются взаимообусловленностью с другими процессами. Во всяком случае, требуются значительные и продолжительные однобокие нагрузки, чтобы лишить почву плодородия (т.е. изменить комплекс ее показателей). В других случаях почва обладает гомеостазом.

Взаимообусловленность в природе хорошо прослеживается, например, в результате анализа колебательных явлений. В практике в результате неумелых действий человека динамическая уравновешенность процессов нарушается. Например, одностороннее увлечение минеральными удобрениями приводит к «выгоранию» органического вещества и повышению кислотности, что, в свою очередь, приводит к ослабленному росту культурных растений и развитию сорняков. «Выгорание» органики сопровождается ухудшением структурообразования. Почва заплывает, ухудшается водно-воздушный режим.

Излишнее увлечение непрерывным возделыванием пропашных культур (в случае исключения органических удобрений) нарушает структурообразование и ухудшает физические свойства почвы. Может быть и наоборот. Например, в результате многолетнего возделывания трав в почве накапливается избыток органики (в любой форме), что также ухудшает физические свойства, в частности, воздушный режим и накопление избыточной воды.

Почвы и их развитие

Поскольку почвы являются динамическими системами с функциональными связями, одной из отличительных их черт является *развитие,* т.е. изменяемость их во времени. Развитие в этом случае рассматривается как прохождение *последовательных* стадий, характеризующихся определенными процессами и признаками.

Очевидно, вопрос о почвообразовательном процессе, о наличии изменяемости того, что мы называем почвой, сегодня вызовет только улыбку. С точки зрения почвоведов, это – азбука. Существо дела может заключаться в направленности (векторе) развития и возможности управления этим развитием.

Докучаевский паспорт почвы включает такие категории, как материнская порода, климат, растения, животный мир, рельеф и возраст страны. Да, да, именно возраст, т.е. время, в течение которого протекают все процессы, имеющие отношение к почвообразованию.

Для более коротких периодов восстановление процессов рассмотрено для ковыльной степи П.А.Костычевым, а для лугов гумидной зоны – В.Р.Вильямсом.

Гомеостаз почв

Упомянутые выше наблюдения П.А.Костычева и В.Р.Вильямса, кроме перечисления последовательных процессов смены растительных формаций, с которыми связаны накопление и

преобразование органического вещества в почве, имеют важное значение для понимания процессов *восстановления и поддержания* свойств, отличающих почвы от других систем.

Нетрудно заметить, что свойство восстановления и поддержания (гомеостаз) в разной степени представлено и среди таких систем, как растения, животные и разного рода микроорганизмы.

Важно отметить, что описанные П.А.Костычевым и В.Р.Вильямсом стадии (перелоги) восстановления естественного состояния почвенно-растительного покрова суши протекают *без влияния человека*. Это автоматический (саморегулируемый) процесс.

Если привлечь некоторые аналогии, то можно утверждать, что процесс восстановления и поддержания плодородия может осуществляться только *в пределах достаточности* каких-то *условий*. Очевидно, выход за эти пределы будет сопровождаться ***обвальным переходом в иное качество***: почва перестанет быть почвой.

Этого вопроса приходится коснуться, поскольку в сфере земледелия возможны, на первый взгляд, не слишком заметные, но непрерывно накапливающиеся изменения, приводящие к потере основного, с агрономической точки зрения, свойства – *плодородия*.

Способность почв поддерживать свое состояние, по нашему мнению, должна быть введена в определение «почва» как одна из важнейших черт ***саморегулирующейся системы***.

Почва – экологическая единица

Для того чтобы подойти вплотную к обсуждению этого вопроса, повторим положения, которыми оперировали выше. Итак:

1. Можно представить, что почва – динамическая система с функциональными связями: а) это значит, что система при выведении из равновесия может вернуться в исходное состояние; в этом смысле можно говорить о гомеостазе почвы, т.е. о поддержании некоего динамического равновесия; б) одним из механизмов такого гомеостаза является некий уровень содержания гумуса.

2. Такая динамическая система с функциональными связями способна развиваться и эволюционировать.

3. На тип почвы оказывают влияние: климат, материнская порода, растительный и животный мир, рельеф, возраст страны: а) в каждой конкретной локальной ситуации в пределах ограниченного времени значение приобретают рельеф, флора и фауна, погода; б) в поле к этому следует добавить еще систему обработки и систему удобрений.

4. Как система почва обладает иерархичностью строения, очевидно, следует различать макроструктуру, мезоструктуру (в том числе водопрочные структуры) и микроструктуру (частицы, обладающие коллоидными свойствами).

5. Микроструктура обязана своим происхождением глинам и гумусу. Именно эти вещества обладают адгезией и способны образовывать микроагрегаты.

6. Мезоструктура образуется в результате «слипания» (адгезии) микрочастиц; стабилизатором является кальций.

7. Макроструктура образуется в результате обезвоживания агрегатов, состоящих из мезоструктур.

8. Между мезоструктурой в определенные периоды может находиться раствор солей, углеводов и других веществ.

9. Полагают, что почва состоит из косного и биокосного веществ. Полагают также, что косное вещество является продуктом выветривания материнской породы. Биокосное же вещество является продуктом жизнедеятельности организмов, очевидно, это – гумус, детриты и полуразрушенные животные и растительные остатки.

10. Все, что живет на почве или в почве, к самой почве не относится. *Вместе с тем, если удалить из почвы все живущее, то почва потеряет свои качества и, дойдя до определенного уровня содержания гумуса, погибнет.*

11. Есть масса показателей, которые позволяют сравнить почву и живой (главным образом, растительный) организм:

	Почва	Организм
Соотношение биогенных элементов	C : O : 1	C : O : 1
Косное вещество	минералы	друзы
Биокосное вещество	продукты переработки	крахмал, жиры, нитраты
Внутриживущие организмы	+	+
Необходимость подтока веществ и энергии для поддержания	+	+
Вхождение в покой и саморазвитие	+	+
Колебание содержания воды	+	+
Наличие солей в этой воде	+	+

В развитие этой идеи к пункту 3б в случае организма следует добавить воздействие в виде техногенных нагрузок, включая «несвоевременную уборку».

12. О техногенных нагрузках: воздействовать на растения можно лишь до определенных пределов, после которых наступают разные нарушения и гибель.

• Для организмов известна *обвальная* гибель. Можно предположить, что и почва гибнет так же.

• Для организмов известна способность отдельных клеток выживать при гибели целого организма. Можно допустить, что почва теряет свои свойства по частям.

• Состав популяции, также как состав почвы на поле (и ее плодородие), характеризуется показателями дисперсии. Это при случайном сочетании разных организмов и разных участков почвы позволяет поддерживать экологическую обстановку.

Если учитывать сведения, упомянутые в п.п. 9, 10 и 11, то можно утверждать, что почва является продуктом жизнедеятельности биоты в широком смысле слова. Во всяком случае, такое утверждение не вызовет протеста, если вспомнить только ***биокосные продукты***, которые принимают участие в образовании структуры. К этому следует добавить, что и костная материя подвергается преобразованиям со стороны корней и микроорганизмов. Таким образом, и в этом случае можно говорить о продуктах жизнедеятельности представителей биоты.

В чистом виде такой «продукт жизнедеятельности» может быть представлен образцами, хранящимися в лаборатории. Если такой образец еще может выполнять одну из функций: обладать плодородием (потенциальным!), то функция поддержания гомеостаза оказывается исчерпанной. Такой образец являет собой экологический тупик, приближаясь по своей природе к рухляку.

Если говорить об агрохимии или агрофизике, то можно сказать, что они занимаются анализом продуктов жизнедеятельности (подобно лабораториям при поликлиниках). Как известно, такие анализы конечных продуктов позволяет оценить состояние системы, однако не позволяют до конца понять природу системы.

Почва – открытая система

Почва – открытая система в том смысле, что она имеет обмен энергией и веществом с внешней средой. Если подток энергии может осуществляться за счет сезонного изменения температуры или нагрева почвы лучами солнца, то подток вещества может быть осуществлен только с помощью зеленых растений. Поэтому существование почвы может быть рассмотрено в рамках системы «почва – растение». Интересно было бы без живых растений, т.е. без выращивания их, смешать глину с остатками растений и посмотреть, получится ли почва. Подобные опыты проводила Л.П.Александрова. Дело, очевидно, в том, что корни растений не только делят массу на части, но и слу-

жат центрами (благодаря выделениям) микробиологической активности. Очевидно, такой «союз» высших растений и микроорганизмов стимулирует образование тех форм биоксной материи, которые способны участвовать в структурообразовании. Таким образом, «почва» является продуктом системы «субстрат – высшее растение – микроорганизмы».

Интересна диалектика: почва оказывается продуктом (отходом!) жизнедеятельности растений и микроорганизмов. С другой стороны, та же почва оказывается необходимой средой обитания этих же организмов. Этих ли? Нет – других! Отсюда – сукцессии и плодосмены. Типичная экологическая цепочка. Недаром Ю.Одум назвал В.В.Докучаева основателем экологии.

Почва и внутрисистемные связи

Характер и силу связей в такой сложной многоэлементной системе, как почва, можно понять только в случае, если обратиться к динамике ее состояния на протяжении года (рис.1).

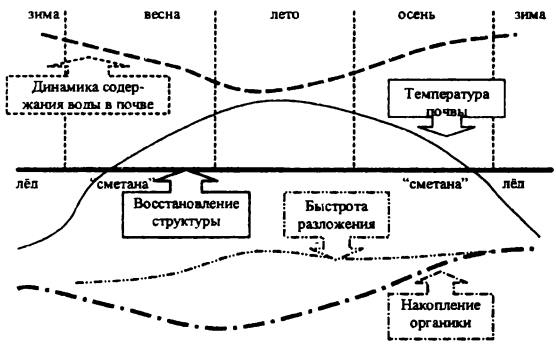

Рис.1. Динамика состояния почвы как многоэлементной системы на протяжении года

В зимних условиях, по-видимому, сложно выделить какие-либо связи, кроме тех, которые свойственны монолиту. Однако при замерзании свободной воды в межагрегатном пространстве образующийся лед оказывает расклинивающее давление и делит почвенную массу на отдельные образования.

Весной, при оттаивании верхнего горизонта и при наличии донника, почвенная масса, перенасыщенная водой, не обладает какой-либо ясно выраженной структурностью. Можно утверждать, что в этот период доминируют химические (физико-

химические) процессы. По мере потери гравитационной воды проявляются связи, свойственные коллоидам (переход золь-гель). Именно потеря воды приводит к агрегации – почва приобретает структурность.

Этот процесс зависит от количества разложившегося органического вещества, содержания кальция и кислотности. Обычно говорят о вреде повышенной кислотности для растений. Однако опыты Е.И.Ермакова позволяют вести речь о вреде кислотности не для растений, а для процессов, связанных с образованием и поддержанием структур. Лучший рост растений пшеницы при pH=4,0-4,5 в опытах Е.И.Ермакова, по-видимому, связан с активизацией протонной помпы, что при повышении кислотности среды влечет усиление поглощения элементов корневого питания. На этом этапе можно выявить достаточно четкие связи между названными показателями и плодородием, хотя для реального плодородия необходимо, кроме наличия питательных веществ, наличие доступной влаги и воздуха. Эти же показатели, в свою очередь, зависят от структурности и плотности сложения. Доступная же влага – от водоудерживающей способности, которая, в свою очередь, зависит от содержания органического вещества.

Таким образом, любой из признаков оказывается зависимой переменной. Это значит, что для любого из них нельзя искать связи с основным показателем – плодородием. Хотя в отдельные моменты (периоды) значимость отдельных показателей будет существенной, чтобы в следующий период передать эстафету другому показателю.

Таким образом, связи в почве очень подвижны. Можно, однако, кроме структурности, назвать содержание органического вещества и кальция в качестве элементов, обеспечивающих «корреляционный коридор» для большинства ситуаций. Но только для большинства, а не для всех.

Система «субстрат – растения – микроорганизмы»

Более ярко и более богато выглядят связи именно в такой системе. Дело в том, что растения и микроорганизмы обеспечивают конвейер поставки, превращения и «сжигания» органики, не говоря уже об активном воздействии и на субстрат в виде корневых выделений органической природы, способных реагировать даже с минералами.

В каждый данный отрезок времени это взаимодействие осуществляется локально. Это позволяет говорить о ***компартментах почвообразовательного процесса***, с одной стороны,

и дисперсии плодородия в пределах поля, с другой. Последний факт заслуживает внимания, поскольку в связи с дисперсией плодородия приходится вспоминать о дисперсии качества семян (и, разумеется, растений).

Быстрота изменения связей в теплое время года связана с активностью жизнедеятельности разных микроорганизмов. Как известно, ни один из видов не живет на своих экскретах. Это приводит к тому, что место одного вида занимает другой. У растений также имеет место сукцессии, однако они осуществляются за более длительное время (в сельскохозяйственной практике это выражается в форме севооборотов).

Учитывая, что в составе почвы находится косное, биокосное и живое вещество, можно утверждать, что по своей природе и силе связи весьма разнообразны, что они изменяются по своей значимости.

Вместе с тем, можно выделить генеральный поток преобразований органики, структурообразования на фоне меняющегося по сезонам потока влаги и тепла. Несмотря на наличие поливариантности протекания процессов на нижних этажах (уровнях) иерархии, наблюдается явление поддержания равновесия на протяжении длительных периодов. Система обладает саморегуляцией и способна осуществлять *гомеостаз*. Это явление нам интересно не только с точки зрения наличия устойчивых ассоциаций, но и с позиций применения гибких технологий при возделывании, будь то обработка почвы или способ выращивания растения. Именно способность системы «субстрат – растение – микроорганизмы» поддерживать свое равновесие и восстанавливать свое качество и позволяет заниматься сельским хозяйством, несмотря на грубое вмешательство человека. Именно в результате этих антиэкологичных нарушений необходимо принимать меры к восстановлению этого равновесия.

Если из описываемой системы убрать растения (не только поставщиков органики, но и активных участников!), то микроорганизмы быстро израсходуют запасы органического вещества и то, что принято называть *почвой*, потеряет свои свойства. «Выгорание» органики возмещается внесением навоза или других подобных удобрений или запашкой сидератов, но это лишь поставка пищи для микроорганизмов.

Обилие меняющихся связей и состояний не позволяет оценивать почву по одному признаку, в частности, если речь идет о процессе. Точно также нельзя искать «железные» связи между отдельными показателями и состоянием системы в целом. Особенно, если это касается признаков, принадлежащих нижним этажам иерархии.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Корона В.В.
Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Проблема происхождения Жизни на Земле относится к тому кругу научных задач, решение которых затрагивает основы мировоззрения. Поэтому эта проблема не только привлекает, но и отпугивает многих исследователей, особенно тех, у кого уже устоялись представления о мире и порядке вещей в нем. Включение новых сведений грозит разрушением привычных представлений.

Подавляющему большинству ученых интуитивно ясно, что до конструктивных ответов на вопросы о путях и механизмах возникновения Жизни еще далеко, а обсуждаемая картина относится не столько к науке, сколько к мифологии. В этой связи часто можно услышать такой вопрос: стоит ли разучивать новые мифы вместо прежних, если реальная ситуация так и остается за пределами рационального понимания?

Но за последние десятилетия ситуация существенно изменилась. Абстрактная и сугубо теоретическая проблема превратилась в необыкновенно актуальную по двум причинам. Во-первых, успехи освоения околоземного космического пространства, высадка человека на Луну и запуск беспилотных автоматических станций к планетам солнечной системы делают не такой уж невероятной встречу с иными формами Жизни. В этой связи требуется надежно отличать живое от неживого не только в теории, но и на практике.

Во-вторых, возрастающие объемы морских перевозок и сопряженные с этим катастрофы нефтеналивных танкеров сопровождаются распространением по поверхности воды тонких пленок легких фракций углеводородов. Помимо прямого ущерба, весьма значительным оказывается косвенный, связанный со снижением скорости фотосинтеза и первичной биологической продуктивности водорослей, составляющих основу экологической пирамиды океанических систем. Для восстановления продуктивности необходима быстрая переработка углеводородной пленки на больших площадях.

Углеводородная восстановительная среда, согласно геологическим данным, господствовала на поверхности Земли первые два-три миллиарда лет ее существования, пока ее не сменила современная, окислительная. Поэтому конкретные сведения о строении биохимических систем первичных организмов, адап-

тированных к восстановительной среде, представляют не только теоретический, но и практический интерес для направленной селекции нефтеперерабатывающих микроорганизмов.

В этой лекции мы коснемся только тех аспектов проблемы происхождения Жизни на Земле, которые существенно отличаются от известных опаринских представлений и характеризуют ее современное состояние. Эти отличия сформировались постепенно и еще не сложились в новую теорию, но уже настолько значительны, что позволяют говорить о новом понимании ситуации. Речь идет о новом понимании проблемы происхождения Жизни и возникающих, в этой связи, новых подходах к ее решению.

1. Живое и неживое

На вопрос, чем живое отличается от неживого, известно много ответов, но они мало кого удовлетворяют, поскольку нет общего мнения по главному вопросу – что такое Жизнь? Это не мешает нам на практике, легко отличить живую собаку от дохлой кошки. Не вдаваясь в тонкости метафизики, скажем только, что Жизнь – это непрерывный поток вещества, энергии и информации, представленный в дискретных формах. Жизнь прекращается либо когда поток прерывается, либо когда формы утрачивают дискретность.

Любитель схоластики тут же заметит, что и камень постоянно обменивается с окружающей средой веществом и энергией (на нем оседает пыль, а он растрескивается и крошится, днем нагревается на солнце, а ночью излучает) и, кто знает, может быть даже получает и передает какую-то информацию.

Не втягиваясь в эту трудную дискуссию, сделаем важное уточнение: круговорот вещества и энергии в живом подобен круговороту вещества и энергии в географической оболочке Земли. Другими словами, живые организмы – это уменьшенные, сконцентрированные и ускоренные копии окружающей среды.

В этом и состоит принципиально новая точка зрения на живое. Если прежде постоянно подчеркивалась «неразрывная связь» организма и среды, то ныне в этом подчеркивании отпадает всякая необходимость. Организмы не противопоставляются среде, а рассматриваются как ее же ускоренные и концентрированные отображения. Проблема происхождения Жизни, в этом ракурсе, сводится к вопросу: каковы условия, способствовавшие ускорению и концентрации естественных геохимических циклов и превращению их в дискретные формы?

Прежде чем наметить направление, в котором осуществляются поиски ответа на этот вопрос, рассмотрим, что послужило предпосылками для такой постановки проблемы.

Во-первых, это учение В.И.Вернадского о биосфере, согласно которому географическая оболочка Земли, если рассматривать ее в масштабе геологического времени, напоминает поверхность кипящего котла. Под влиянием энергии Солнца, термальной энергии земных недр и радиоактивного распада, на поверхности Земли постоянно идут процессы концентрации и рассеяния самых различных химических элементов и химических соединений. Эти процессы, протекающие с разной скоростью и в различных сочетаниях, создают необычайно пеструю и постоянно изменяющуюся геохимическую картину, напоминающую переплетенную сеть. Такая совокупность геохимических превращений (циклов) возникла с момента формирования Земли как планеты и продолжается по сей день. Возникновение Жизни, с геохимической точки зрения, видоизменило некоторые прежние циклы, создало новые (циклы концентрации и рассеяния редкоземельных металлов, радиоактивных изотопов, новых видов полимеров и т.п.).

Во-вторых, успехи современной биохимии, благодаря которым стало ясно, что в организмах нет ни одной реакции, которая не могла бы протекать и вне организма. Другими словами, вся биохимическая специфика организма определяется наличием ферментов (катализаторов). Проблема состоит в том, чтобы понять и объяснить происхождение и совершенствование каталитической функции.

В-третьих, системный подход, вследствие которого в общественное сознание вошли некоторые достаточно тривиальные положения общего характера, но методологически важные, поскольку не имели аналогов среди известных категорий диалектики. Одно из этих положений, применительно к живым системам, звучит так: сложность организма не может превышать сложности окружающей его среды. Это парадоксальное, на первый взгляд, утверждение не удивит вирусолога, который знает, что вирус «паразитирует» на внутриклеточных системах, многократно превосходящих его по уровню сложности и вне которых он «мертв».

Следует признать, по аналогии, что и многоклеточные организмы, по сравнению со средой – те же «вирусы». Другими словами, окружающая среда намного сложнее, чем это нам представляется, а жизнь – это кооперативный процесс. Кооперация, в этом случае, выражается не только в том, что орга-

низмы взаимодействуют с окружающей средой, но и в том, что участвуют в перераспределении какой-то организованной сложности, которую вместе и создают. В пределах достигнутого уровня сложности организм может быть сравнительно простым, как вирус, тогда среда должна быть сложна, как клетка. В любом случае, верхним пределом сложности организма является сложность среды, а точнее – той кооперативной системы, частью которой он является.

Итак, *живое* и *неживое* – это два состояния одной системы, исходно обладающей достаточно высоким уровнем организации и сложности. Какая-то выделенная часть этой системы может рассматриваться как живая, если в ней происходит ускорение и концентрация «организованной сложности».

2. Исходные условия

Еще в 20-х годах XX в. будущий академик А.И.Опарин высказал мысль, что Жизнь возникла на Земле естественным путем, и последующие 40 лет своей жизни посвятил детальному обоснованию и уточнению этой идеи. Сильно схематизируя, его взгляды можно изложить следующим образом. Первоначально, в результате абиогенного органического синтеза, на поверхности Земли накапливались мономеры, которые превращались в соответствующие полимеры – полипептиды, полисахариды и т.п. Когда их концентрация в водной среде превысила некий порог, то возникли коацерватные капли. Эти «капли» и были предшественниками современных клеток, сначала прокариотических, а затем и эукариотических.

Пока клетка представлялась мутным пузырьком с каким-то вязким содержимым, а вся жизнь мыслилась как обмен веществ, концепция А.Н.Опарина пользовалась определенным успехом. Но после внедрения электронной микроскопии и расшифровки генетического кода эти воззрения уже не рассматривались в качестве научной гипотезы. Живое оказалось устроено гораздо сложнее, чем это представлялось ранее. В среде биологов вновь воцарился научный скептицизм. Поэтому не в полной мере оказалась оцененной концепция Дж.Бернала, согласно которой предшественниками современных клеток надо считать не коацерватные капли и не молекулы нуклеиновых кислот, а субвитальные территории.

Субвитальная территория, по мысли Дж.Бернала, это фрагмент земной поверхности, на котором уже идет обмен веществ и энергии, аналогичный тому, который происходит в живых организмах, но еще не настолько ускоренный и концентриро-

ванный, чтобы отобразиться в дискретных формах. Ближайший кандидат на роль субвитальной территории – дельта реки.

Дельта – это естественный концентратор всего того, что попадает в речное русло и переносится с током воды. В месте впадения в более крупный водоем скорость потока снижается и накапливается ил, прекрасный адсорбент. Кроме того, река размывает различные горные породы, что вызывает смену химического состава воды, соотношение и концентрации различных ионов, pH и т.п., обеспечивая тем самым варьирование условий взаимодействия и адсорбции химических соединений. Другими словами, дельта реки – это естественных химический реактор, создающий все необходимые условия для ускорения и концентрации «вялотекущих» химических процессов, рассеянных в природе на больших территориях.

Итак, Жизнь зародилась не «в тишине и темноте» (в спокойной толще воды, скрывающей коацерватные капли от губительного ультрафиолетового излучения), а, напротив, – в максимально динамичной и разнообразной среде, существующей на границе раздела трех фаз – твердой, жидкой и газообразной.

3. Исходные материалы

Многие, вероятно, знакомы с определением Жизни как «формы существования белковых тел», которое предложил Ф.Энгельс. Популярность этой формулировки в нашей стране обусловлена, по-видимому, не столько ее философской глубиной, сколько хроническим недостатком белковой пищи у подавляющей массы населения.

В те времена казалось, что различия между живым и неживым можно установить по набору химических соединений. В составе всех органических тел были обнаружены белки, а в продуктах неорганического происхождения подобные соединения не были найдены. Это сейчас, когда аминокислоты выделены даже из лунного грунта, белки уже не представляются специфическими метками «живого вещества». Какие же различия в химическом составе органических и неорганических тел принято считать специфическими в настоящее время? Правы ли писатели-фантасты, обсуждающие возможность жизни на иной химической основе?

«Живое вещество» (будем понимать под этим условный средний состав биомассы живых организмов на Земле) состоит, с точки зрения химика, в основном, из легких элементов. К таковым относятся элементы трех первых периодов таблицы периодической системы Д.И.Менделеева.

Напомним, что первый элемент первого периода – водород (H), ближе к концу второго располагаются, друг за другом, углерод (C), азот (N), кислород (O), а под азотом и кислородом помещаются их аналоги из третьего периода – фосфор (P) и сера (S). Остальные химические элементы представлены в составе живого вещества в значительно меньших количествах и потому называются микроэлементами.

Весьма примечательно, что чем легче элемент, тем больше его (по числу атомов) в составе живого вещества. С точки зрения элементарного химического строения, живые организмы построены, в основном, из водорода (более половины всех атомов), затем – из углерода и т.д. Атомы тяжелых элементов, особенно радиоактивных, встречаются в следовых количествах и только как неспецифические загрязнения.

Но самое интересное, что средний химический состав живого коррелирует не с химическим составом твердой оболочки Земли, включающей кремний и железо, а с химическим составом Космоса. Если мысленно выделить значительный объем космического пространства со звездами (водород и гелий) и планетами (более тяжелые элементы), то обнаружится та же тенденция – резкое снижение частоты встречаемости химического элемента по мере возрастания его атомного номера. Во Вселенной, как и в отдельном организме, больше всего водорода, а тяжелые элементы присутствуют в «следовых количествах».

Итак, живое отличается от неживого повышенной концентрацией легких элементов, причем распределение последних больше напоминает распределение химических элементов в Космосе, а не на Земле. Это означает, что в построении живого вещества участвуют не какие-то редкостные, а напротив, наиболее распространенные элементы Вселенной, причем в тех же пропорциях.

Возникает вопрос: почему именно эти, а не какие-либо другие химические элементы были выбраны в качестве основного строительного материала (материального субстрата) Жизни? Вероятно, потому что атомы этих элементов достаточно мелкие, что способствует возникновению прочных ковалентных связей между ними.

Размер атома возрастает от периода к периоду за счет появления новых электронных оболочек, но снижается в пределах периода по мере возрастания заряда ядра, все сильнее их притягивающего. Атомы углерода, азота и кислорода, расположенные ближе к концу второго периода, являются почти самыми

мелкими в пределах периодической системы. Мельче их только атомы водорода и гелия – элементов первого периода. Атомы фосфора и серы чуть крупнее по размеру, поэтому ковалентные связи между ними уже менее прочные. Между элементами второго и третьего периодов возникает, в силу этого, своеобразная функциональная дифференцировка. Углерод, азот и кислород выполняют структурные функции, а фосфор и сера – энергетические.

Итак, на кандидатов в «элементы Жизни» накладываются вполне определенные метрические ограничения. Подходящими оказываются только мелкие атомы элементов, обладающих «промежуточными» химическими свойствами (не металлы и не галогены). К таковым относится вышеупомянутая «великолепная шестерка». Известную нам форму Жизни, по элементарному составу, правильнее назвать не углеродной, а водородно-углеродно-азотно-кислородно-фосфорно-серной. Все прочие химические элементы, обладая более крупными атомами, не подходят на роль «элементов Жизни» «по габаритам».

А как же кремниевая жизнь в аммиачной среде, о которой столько рассуждали писатели-фантасты? Кремний – элемент третьего периода, аналог углерода. Следовательно, размеры его атомов еще крупнее, поэтому он может выполнять только энергетическую функцию, но не структурную. Это и наблюдается на практике – кремнийорганические соединения менее устойчивы, чем фосфорорганические и самовозгораются в кислородной среде.

На основании изложенного можно сделать вывод: если когда-нибудь обнаружится внеземная форма жизни, то по своему элементарному составу она не будет отличаться от земной.

А что можно сказать по поводу простых химических соединений? Простыми химическими соединениями называются соединения из двух-трех элементов. В нашем случае простыми будут соединения углерода и водорода (метан и другие углеводороды), кислорода и водорода (вода), азота и водорода (аммиак), серы и водорода (сероводород), углерода, кислорода и водорода (углеводы), углерода, азота и водорода (цианистый водород) и т.п.

Легко заметить, что все простые соединения являются, с одной стороны, продуктами «химической комбинаторики», а с другой – представляют собой типичные начальные или конечные продукты обмена веществ. Последнее давало повод, в недалеком прошлом, рассматривать присутствие паров воды или цианистого водорода в хвостах комет как «следы былой Жиз-

ни». Сейчас это трактуется как показатель первого, неспецифического шага биопоэза – процесса зарождения Жизни, повсеместно протекающего в Космосе.

Исходя из конечного результата, достигнутого на Земле, процесс биопоэза можно представить как серию шагов, протекающих автоматически при подходящих условиях. Первый шаг – происхождение Вселенной, сопровождающееся синтезом большого количества легких элементов. Второй шаг – охлаждение продуктов синтеза до температуры, при которой возможно образование простых соединений. Третий шаг – образование из простых соединений более сложных.

Для этого, как показали многочисленные опыты, достаточно к исходной смеси этих соединений подвести энергию в любой форме. Это может быть нагревание, ультрафиолетовое или радиоактивное облучение, электрический разряд и т.п. Во всех случаях синтезируется примерно одно и то же: некоторые аминокислоты, причем большей частью – протеиногенные, короткие цепочки жирных кислот, как насыщенных, так и ненасыщенных, сахара (триозы), пуриновые и пиримидиновые азотистые основания и порфирины. Другими словами, на третьей стадии биопоэза образуется то, что в дальнейшем фигурирует в качестве биомономеров.

При еще более благоприятных условиях (наличие водной среды) возможен четвертый шаг биопоэза, на котором из биомономеров синтезируются биополимеры. Все органические биополимеры возникают в результате одного типа химической реакции – конденсации с отщеплением воды. Для осуществления этой реакции из зоны ее протекания достаточно удалять воду. Это возможно либо нагреванием, вызывающим ее испарение, либо связыванием с каким-либо химическими соединением. Абиогенный синтез биополимеров происходит при нагревании исходной смеси, а при биогенном осуществляется связывание молекул воды в зоне реакции, что обеспечивает их протекание при низких температурах. Для связывания в живых организмах используются фосфорные соединения – АТФ. Этот кофактор синтеза, связывая воду, расщепляется на АДФ и неорганический фосфат. У первичных форм Жизни функцию связывания могли выполнять полифосфаты.

Итак, при подходящих условиях процесс биопоэза может зайти достаточно далеко, вплоть до синтеза полимеров. На этом основании можно высказать предположение, что инопланетные формы Жизни будут напоминать земные не только по элемен-

тарному химическом составу и по набору простых соединений, но также некоторых мономеров и даже полимеров.

В свете вышеизложенного возникает «философский» вопрос: неужели никакой другой «Жизни» во всей Вселенной нет и быть не может в силу единства ее элементарного состава и термодинамической детерминированности этапов биопоэза?

Оставаясь в рамках естественно-научного подхода, следует признать, что на данной субстратной основе едва ли возможна иная форма «биологической» Жизни. Но если исходить из более широких «системных» представлений, допускающих относительную независимость структуры и функции, а также используя в качестве критерия Жизни не ее «форму» а «содержание» (которое может быть, у высших форм, уже каким угодно, а не узко биологическим), то следует допустить возможность существования иных ее форм.

Другими словами, какое-то неспецифическое «содержание», исходно связанное с одной из биологических форм Жизни, может быть реализовано на иной вещественной основе, например, процессорной. Похоже, этот процесс уже происходит. Не углубляясь в это новое направление проблемы происхождения Жизни, вернемся к обсуждению исходной последовательности.

4. Факторы эволюции

Итак, опаринская идея о естественности происхождения Жизни на Земле сейчас понимается шире, как проблема естественного биопоэза в Космосе. Во Вселенной, в с силу термодинамических причин, постоянно происходит усложнение простых соединений – химическая эволюция. При избытке свободной энергии и определенных условиях, специфичных для каждого этапа, сложность системы возрастает и наконец достигает такой степени, что химическая эволюция сменяется биологической. Условной вехой на этом пути принято считать возникновение клетки. Эволюция до возникновения клеточных форм рассматривается как химическая, а после – как биологическая. Соответственно, факторы эволюции подразделяются на факторы химической и факторы биологической эволюции. К числу факторов химической эволюции относятся процессы сегрегации, самосборки и автокатализа.

Сегрегацией в геохимии называется процесс объединения рассеянных атомов одного элемента в случае приобретения ими подвижности. Например, атомы золота в водной среде стремятся к объединению, в результате чего возникают самородки. Этой же склонностью отличаются атомы меди и многих других

химических элементов. Общая причина сегрегации состоит в том, что при объединении подобного достигается минимум свободной энергии.

Процессы сегрегации достаточно заметны и на уровне некоторых биомономеров. Липиды стремятся объединиться с липидами, а белки – с белками. Сегрегацию можно наблюдать даже на уровне клеток. Если у подопытного животного взять почки и печень, растереть их на отдельные клетки, перемешать и оставить отстаиваться в таком виде, то через некоторое время в растворе можно заметить две зоны, в одной из которых будет повышена концентрация клеток печени, а в другой – почек.

К наиболее впечатляющим явлениям на молекулярном уровне организации живых систем, не имеющим, казалось бы, аналогов в неживой природе, относятся процессы комплементарного взаимодействия при репликации нуклеиновых кислот, процессы фермент-субстратного взаимодействия при ферментативном катализе и взаимодействия по типу антиген-антитело при иммунологических реакциях. В свете вышеизложенного можно предположить, что ближайший физический аналог этих явлений – сегрегация, а наблюдаемые процессы – ее высшие специализированные формы. Приведенный пример показывает, что и в этом случае новые свойства живых систем не возникают из ничего, а представляют собой усиленные («ускоренные») и специализированные («концентрированные») свойства исходного субстрата.

Проявления сегрегации на социальном уровне организации хорошо известны, поэтому добавим только, что к этому же кругу явлений относятся и ее сравнительно мягкие формы, такие как объединение в группы по интересам. Показатели размеров и устойчивости таких групп варьируют в широких пределах (политические партии – клубы филателистов).

Сегрегация как фактор химической эволюции действует, как мы видим, «на всю глубину» и по мере повышения уровня организации системы получает все более специфические проявления.

Способность к самосборке представляет собой как бы новое качество, возникающее на основе сегрегации. Это, своего рода, новый виток этого же процесса, но уже внутри сегрегированной системы. Простейший пример – самосборка белковой молекулы в процессе биосинтеза.

Первичная последовательность аминокислотных остатков спонтанно принимает именно ту специфичную трехмерную конформацию, которая обеспечивает молекуле функциональную

активность. Одну и ту же полипептидную цепь можно свернуть в клубок множеством различных способов, но всегда реализуется только один из них. При всей формальной невозможности этого процесса, фактически, он не таит никаких загадок. Сворачивание осуществляется по этапам и каждая предшествующая конфигурация служит своеобразной матрицей для формирования последующей.

Известно, в частности, что аминокислотные остатки подразделяются на гидрофобные и гидрофильные. Гидрофобные стремятся объединиться с гидрофобными, а гидрофильные – с гидрофильными. В итоге, если полипептидная цепь сворачивается в водной среде, то гидрофильные аминокислотные остатки размещаются на поверхности белковой глобулы, а гидрофобные – внутри ее. Уже эти процессы «внутренней сегрегации» существенно ограничивают число возможных трехмерных конформаций. А кроме сродства к воде, аминокислотные остатки различаются еще по кислотным и основным, окислительным и восстановительным и многим другим свойствам.

В результате самосборки формируются не только отдельные белковые молекулы, но и мультимолекулярные ферментные комплексы и даже такие субклеточные структуры, как рибосомы. Последние представляют собой композиции из двух субъединиц, каждая из которых, в свою очередь, может быть расплетена в рибонуклеопротеидную цепь, т.е. в цепочку РНК с присоединенными к ней, в определенных участках, белковыми молекулами. Показано, что каждая белковая молекула опознает свое место на этой цепочке таким же способом, как антиген опознает антитело, т.е. в реакции комплементарного взаимодействия. Этот пример показывает, что самосборка, подобно сегрегации, имеет естественные причины, восходящие к естественным свойствам исходных компонентов, уже «усиленных» на предшествующем этапе биопоэза и реализуемых «в комплексе».

Явление автокатализа (самоускорения) делает недействительными все формальные доказательства невозможности спонтанного возникновения сложных соединений, опирающиеся на теорию вероятностей. Обычное возражение звучит примерно так: если в результате абиогенного синтеза и образуются аминокислоты, то формирование из них достаточно протяженных полипептидных цепочек представляется совершенно невероятным даже в масштабах геологического времени. Если встречу и взаимодействие двух аминокислот с образованием пептидной связи между ними еще можно вообразить как событие, имеющее крайне низкую вероятность, то присоединение третьей уже

почти невероятно, а присоединение четвертой – практически невероятно.

Но при этом не принимается во внимание, что сама пептидная связь обладает слабыми каталитическими свойствами, облегчающими возникновение следующей пептидной связи, а две пептидные связи создают каталитический центр, уже значительно облегчающий возникновение третьей и т.д. Каталитические центры, возникающие из пептидных связей и боковых цепей аминокислотных остатков, обеспечивают не только собственное ускоренное воспроизводство, но неспецифически содействуют протеканию множества самых различных реакций. Подобными свойствами обладают не только полипептиды, но и полинуклеотиды.

Итак, реальная ситуация усложнения организации в результате автокаталитических процессов напоминает рост снежного кома, катящегося с горы или цепную реакцию (реакцию взрыва). Действие этого фактора эволюции продолжается и ныне, что особенно ощутимо в наиболее передовых сферах человеческой деятельности.

5. Главные проблемы

Известная сентенция «любовь и голод правят миром», переосмысленная применительно к проблеме происхождения Жизни на Земле, требует ответа на вопрос: как процессы обмена веществ протобионта могут быть связаны с его размножением? Опаринская модель коацерватной капли является одной из возможных версий ответа.

А.Н.Опарин предположил, что вещества, пассивно поглощаемые каплей, могут превращаться в какие-то другие соединения, способные изменять свойства ее поверхности. В результате процессы как поглощения, так и вымывания становятся избирательными. Если поверхность капли модифицируется таким образом, что облегчается поглощение, но затрудняется вымывание, то объем капли начнет расти, а это служит предпосылкой последующего деления.

Принципиальная новизна концепции А.Н.Опарина состоит в том, что он связал, по существу, структурные и метаболические свойства системы в одно целое, причем не механически, а с помощью обратной связи. Фактически, он предположил, что в жизнеподобной системе структура и функция не просто «неразрывно связаны», а связаны «кибернетически». Образно выражаясь, можно сказать, что Жизнь начинается с управления, понимая под этим регуляцию по схеме обратных связей.

Какую же конкретизацию получила опаринская концепция в настоящее время?

В последние годы все более популярной становится идея синтрофного происхождения клетки. Согласно этой гипотезе, первоначально возникло несколько типов протобионтов, а клетка сформировалась путем их слияния или взаимного поглощения без переваривания. Детали этого процесса остаются гадательными, но общие контуры прочерчены достаточно отчетливо.

Установлено, что хлоропласты растительных клеток не только похожи на сине-зеленые водоросли, что было замечено еще в прошлом веке, но и находятся с ними в родственных связях. Те и другие являются прокариотическими организмами, не имеющими ядра, но имеющими кольцевую ДНК в числе нескольких копий, а также весь набор своих собственных т-РНК и рибосом, т.е. самостоятельную белоксинтезирующую систему. Примечательно, что рибосомы хлоропластов мельче рибосом эукариотических клеток и ближе по размерам к рибосомам прокариот.

Несколько позднее было обнаружено, что у митохондрий тоже имеется своя ДНК и своя белоксинтезирующая система, а по типу метаболизма они очень напоминают некоторые виды микроорганизмов.

На этом основании можно сделать вывод, что первоначально существовало, по меньшей мере, три различных типа протобионтов. Назовем их, условно, протобионтами гликолитического, митохондриального и фотосинтетического типа.

Простейший и древнейший из них – протобионт гликолитического типа. Некоторое представление о нем можно получить, если из клетки извлечь все хлоропласты и митохондрии. Останется одна цитоплазма, в которой будут протекать реакции гликолиза, обеспечивающие клетку энергией. Аналоги протобионтов митохондриального и фотосинтетического типа сохранились и ныне в виде микроорганизмов и сине-зеленых водорослей.

Причина объединения протобионтов в одно целое является одновременно и энергетической, и экономической, и экологической.

Гликолитический протобионт черпал энергию для своего существования, как это ясно из его наименования, в процессе гликолиза. Обычно гликолизом называют процесс расщепления гексоз (С6) на триозы (С3). Это самая впечатляющая реакция гликолиза является, тем не менее, не главной, а подготовительной. Самая главная его реакция – превращения фосфоенолпи-

рувата в пируват, в результате которой происходит, так называемое, субстратное фосфорилирование – дефосфорилирование триозы, сопряженное с фосфорилированием АДФ до АТФ. Ради этого и вовлекаются гексозы в гликолиз, чтобы было, что расщеплять на триозы.

Для устойчивого протекания гликолиза необходимо, следовательно, иметь постоянный источник фосфорилированных триоз. Первоначально они могли накапливаться в процессе абиогенного органического синтеза, но с возникновением протобионтов гликолитического типа их концентрация должна была существенно понизиться, что вызвало, вероятно, первый экологический кризис.

Никаких трудностей с энергообеспечением не испытывали протобионты фотосинтетического типа. Фотосинтез, напомним, подразделяется на световую фазу, в процессе которой энергия кванта света запасается в форме АТФ, и темновую, в процессе которой осуществляется синтез гексоз. Возможно, что и у них возникли проблемы, связанные с перепроизводством гексоз и «затовариванием» метаболических пулов конечными продуктами обмена. В этих условиях объединение протобионтов гликолитического и фотосинтетического типа было взаимовыгодно и энергетически, и экономически, а кроме того, отодвинуло наступление очередного экологического кризиса в отдаленное будущее.

По этой же схеме могло происходить объединение протобионтов гликолитического и митохондриального типа. Главная энергетическая система митохондрий – цикл Кребса, в который входит двухуглеродный фрагмент, а выходят два одноуглеродных и запасается энергия в виде АТФ. Образно выражаясь, можно сказать, что митохондрии обеспечивают «дожигание» того, что «не догорело» при гликолизе, а также всего того, что и не может быть подвергнуто гликолитическому расщеплению. Поэтому слияние этих протобионтов тоже взаимовыгодно.

Вышеописанное – не более чем научно-фантастический сюжет, призванный проиллюстрировать главную мысль: строение современной клетки показывает, что она представляет собой гетерогенетическую систему, построенную из модулей различных уровней организации и различного происхождения, своеобразно «достраивающих» друг друга или «замыкающих» в циклы. На этом основании можно высказать предположение, что и предшествующий этап эволюции, породивший протобионты, протекал по этой же схеме достроек и инверсий, обеспечивающих увеличение длины цепочек из независимо протекаю-

щих химических реакций и замыкание их в циклические последовательности.

Происхождение Жизни, в настоящее время, понимается как относительно независимое происхождение трех типов систем – метаболической, энергетической и реплицирующей. Опаринская концепция относится к группе версий, выдвинутых для объяснения возникновения и развития метаболической системы.

Значительно менее понятно происхождение энергетической системы. Под энергетической системой клетки понимается сейчас система преобразования электрической энергии в химическую. Это преобразование осуществляется на клеточных мембранах и детали этого процесса остаются дискуссионными. Заметим только, что субстратное фосфорилирование, обеспечивающее энергией протобионты гликолитического типа, отличается по эффективности от окислительного, свойственного протобионтам митохондриального, примерно как старенький поршневой двигатель от турбореактивного. Можно сказать, что эти два типа энергетических систем разделяет «биохимическая революция». Что же произошло за этот период?

Используя антропоморфную аналогию, можно сказать, что за этот период произошла «электрификация всей клетки». Для субстратного фосфорилирования мембран не требуется, а окислительное без них невозможно: макроэргические связи АТФ порождает трансмембранный потенциал.

Напомним, что потребляемые нами белки, жиры и углеводы распадаются на соответствующие мономеры и далее окисляются до углекислого газа и воды. Распад и окисление мономеров в клетке состоит в отщеплении от них атома водорода, который, в свою очередь, расщепляется на электрон и протон. Электрон проходит через клеточную мембрану, а протон задерживается на ее внутренней стороне, что приводит к возникновению трансмембранного потенциала. Когда величина трансмембанного потенциала возрастает выше некоторого критического значения, происходит «пробой» мембраны, через нее устремляются протоны, транспорт которых и сопряжен с синтезом макроэргических связей АТФ.

Если оценивать по конечному результату, то можно сказать, что клетка – электронотроф, независимо от того, какие исходные соединения она использует для создания трансмембранного потенциала. С этой точки зрения, автотрофные и гетеротрофные клетки отличаются чисто внешне, примерно как ГЭС от ТЭЦ, и можно сказать, что их «трансформаторы», соединяющие турбину и ЛЭП, выпущены на одном заводе.

Весьма показательно, что техническая эволюция человечества идет по тому же пути, который прошла клетка примерно два-три миллиарда лет назад. В XX в. началась электрификация, благодаря которой происходит не только модификация прежних технологий (электропечь, электромобиль), но и порождение новых (электролиз, гальванопластика и т.п.).

И почти совсем непонятно происхождение реплицирующей системы. По этому поводу можно высказать только отдельные предположения.

На первый взгляд, белки и нуклеиновые кислоты играют совершенно разные роли в структурной и функциональной организации клетки. Благодаря не вполне корректной популяризации современных достижений биохимии, у многих сложилось мнение, что «план строения» клетки записан в виде определенной последовательности азотистых оснований ДНК и реализуется в процессе синтеза белка. А уже белки выполняют в клетке все основные функции, как архитектурные, так и каталитические. В рамках этих представлений невозможно понять, откуда взялись нуклеиновые кислоты и как они оказались связаны с белками, а уж возникновение генетической функции выглядит полной загадкой.

Но если мы присмотримся к белкам-ферментам, то заметим, что в активном центре у многих из них находится один или два азотистых основания. Характер деятельности фермента зависит от строения его активного центра, а специфичность («настроенность на субстрат») определяется «белковой шубой». Если фермент сравнить с инструментом, то активный центр можно уподобить «рабочей поверхности», а остальную часть – «служебной».

По типу катализируемых реакций все ферменты подразделяются на шесть классов – оксидоредуктазы, трансферазы, гидролазы, лиазы, изомеразы и синтетазы. Это шесть основных типов преобразований, которые возможны с молекулой в клетке. А с какой именно молекулой произойдет то или иное преобразование, определяется белковой оболочкой активного центра.

У ферментов, катализирующих реакции окисления и восстановления (оксидоредуктазы), кофакторами являются динуклеотиды НАД (никотинамид-аденин-динуклеотид), НАДФ (никотинамид-аденин-динуклеотид-фосфат) и ФАД (флавин-аденин-динуклеотид). У трансфераз, катализирующих перенос целых молекул глюкозы, кофакторами является аденозиновые или уридиновые нуклеотиддифосфаты (АДФ-Г или УДФ-Г). Кофактор всех синтетаз – АТФ.

Коферментами основных типов ферментов являются, как мы видим, нуклеотиды, причем во всех случаях встречается самый распространенный из них – адениновый, и он же – самый простой с химической точки зрения. Для его абиогенного синтеза достаточно пяти молекул цианистого водорода.

Присутствие нуклеотидов в активном центре ферментов означает, что не только аминокислотные остатки и пептидные связи, но и нуклеотиды способны выполнять каталитическую функцию и, скорее всего, они и были первыми «ферментами». Другими словами, нынешние белковые молекулы, играющие роль фермента – продукты длительной химической эволюции. А первоначально эту функцию «напрямую» выполняли нуклеотиды.

Можно сказать, что первые «гены» были одновременно и «ферментами», а в процессе эволюции между ними сформировалась сложная функциональная цепочка, на одном конце которой мы видим нуклеиновые кислоты, а на другом – белковые молекулы. По мере формирования этой цепочки «прямое» и неспецифическое каталитическое действие «гена» заменялось на опосредованное и более специфичное (субстратно-специфичное). Если, например, первый ген-фермент окислял все подряд, то с появлением у нуклеотида белковой оболочки усиливались, с одной стороны, его исходные окислительные способности, а с другой – возрастала специфичность: окислению подвергались не все, а только избранные молекулы.

Дальнейшее развитие генетической функции можно представить по аналогии с тем, что хороший хозяин делает после работы с инструментами – он складывает их в ящик. Пуриновые и пиримидиновые нуклеотиды, в силу комплементарности одной из нескольких конфигураций при объединении в пары, способны как бы сами укладываться «в ящик». Нуклеотид – это плоский гетероцикл, а у комплементарной пары нуклеотидов размеры этой плоскости не только возрастают, но и усиливаются ее гидрофобные свойства. В результате вероятность объединения двух комплементарных пар нуклеотидов в водной среде резко увеличивается, т.е. формирование двухцепочечной молекулы нуклеиновой кислоты оказывается более вероятным, чем одноцепочечной.

«Упакованные» таким образом нуклеотиды способны лучше сохраняться в той динамичной среде, которая отличает субвитальные территории. А «распаковка» такого «инструментального ящика» обеспечивает протобионт сразу всем необходимым набором инструментов. Можно сказать, генетическая

функция восходит к тому же источнику, что и метаболическая и представляет собой продукт ее дифференцировки и специализации.

И последний вопрос, который обсуждается среди основных проблем происхождения Жизни на Земле: что послужило естественным физическим прототипом органической формы? Как и почему непрерывный поток вещества, энергии и информации приобрел морфологическую дискретность?

Ответ подсказывают явления, наблюдаемые и в настоящее время – это водовороты в ручьях, возникающие вокруг камней. Органическая форма, согласно этой аналогии, представляет собой местное «завихрение» в комбинированном геохимическом цикле, возникающее в результате появления в нем катализатора. Подобно тому, как камень, попадая в ручей, сужает его русло, чем способствует ускорению течения и возникновению водоворота, так и катализатор, попадая в стационарный геохимический цикл, способствует его местному ускорению и возникновению протобиологического круговорота – прообраза будущей органической формы.

Первые протобиологические круговороты возникали, по всей вероятности, на субвитальных территориях, в илистой дельте реки и отличались микроскопическими размерами. В роли «камня» могли выступать частицы глины, представляющие собой алюмо-силикатные пластинки. На них и происходила адсорбция продуктов абиогенного органического синтеза, что служило предпосылкой для последующего химического взаимодействия. При адсорбции происходит изменение конформации молекулы, которое может снижать энергетический барьер для какой-либо химической реакции, увеличивая, тем самым, вероятность ее протекания. Таким образом, частицы глины выступали первыми протоферментами или, что-то же самое, первыми протогенами. Можно предположить, что первый ген был глиняным, а первый протобионт представлял собой алюмосиликатную пластинку с адсорбированными на ней продуктами первичного абиогенного органического синтеза.

Дальнейшую эволюцию этой системы на субвитальной территории можно представить как увеличение толщины «органической шубы», формирующейся на неорганическом адсорбенте-катализаторе. На этой стадии первые протобионты уже напоминали белковые молекулы-ферменты с небелковой простетической группой. Различие между ними состояло только в том, что «органическая шуба» состояла из «лоскутков», а не была «сшита» в единое целое, и в том, что ферментативная актив-

ность была направлена на собственное воспроизводство, а не на «общественное», как у клеточных ферментов.

С увеличением объема «органической шубы» в ней формировались своя микросреда и свои, все более специфические условия протекания химических реакций. Когда размеры протобионта превышали размеры белковой молекулы и приближались к размерам мультиферментного комплекса, между исходным неогранеческим протогеном и продуктами абиогенного органического синтеза возникала конкуренция за субстрат, в которой побеждали соединения с более высокой каталитической активностью. Таковыми, как сейчас очевидно, оказались нуклеотиды.

Итак, первые протобионты, подобно современным клеткам, представляли собой гетерогенетические системы, только их гетерогенность была обусловлена не разновозрастностью составляющих генетических (белоксинтезирующих) систем, а различием химической природы генетического материала, включающего «органическую» и неорганическую компоненты. В роли генов-ферментов выступали неорганические соединения (алюмосиликаты, ионы металлов) и вместе с ними – «органические» (пуриновые и пиримидиновые азотистые основания). Мы заключаем слово «органические» в кавычки, поскольку азотистые основания имели абиогенное происхождение. В дальнейшем, как каталитически более активные, они вытеснили из протобионтов всю «глину» и остались единственным генетическим материалом. Таковы, в самых общих чертах, первые шаги усложнения организации естественных систем на поверхности Земли, в результате которых, предположительно, возникла Жизнь.

Завершая обзор новых представлений о путях и механизмах возникновения Жизни на Земле, следует подчеркнуть, что решение этой проблемы невозможно само по себе, в отрыве от новых успехов и достижений биологической науки в самых различных направления, поэтому интерес к этой проблеме остается неустойчивым. Периоды пламенного энтузиазма сменяются гораздо более длительными периодами скепсиса и равнодушия. Последний всплеск интереса наблюдался около трех десятилетий назад, когда было опубликовано сразу несколько крупных работ на эту тему, на материале которых и построена эта лекция.

Бернал Дж. Происхождение Жизни на Земле. М.: Мир, 1969. – *Кальвин М.* Химическая эволюция. М.: Мир, 1971. – На пути к теоретической биологии. Пролегомены. М.: Мир, 1971.

СООБЩЕНИЯ

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ИММУНОБИОЛОГИЧЕСКОЙ РЕАКТИВНОСТИ ОВЕЦ ПОРОДЫ ПРЕКОС

Александров Ю.А.
Марийский государственный университет
424002, Йошкар-Ола, ул. Красноармейская, 71

В условиях промышленной технологии, связанной с концентрацией и интенсификации животноводства, возрастают требования к сохранению и повышению общей резистентности, устойчивости животных к изменяющимся условиям окружающей среды, обусловленным как естественными факторами, так и антропогенными воздействиями. Важной составной частью общей резистентности, наряду с неспецифиическими средствами защиты, является иммунобиологическая реактивность.

Изучены возрастные и сезонные изменения основных гематологических показателей периферической крови, факторы иммунной реактивности – титр антител к лизату собственных эритроцитов по реакции микропреципитации Уанье, количество антителообразующих клеток по реакции Ерне, количество общего белка рефрактометрическим методом, концентрация основных классов иммуноглобулинов сыворотки крови методом радиальной иммунодиффузии в геле по Манчини у овец породы прекос разного возраста в условиях стойлового и пастбищного содержания. Кормление животных осуществлялось по общепринятым нормам.

Количество лейкоцитов у ягнят с возрастом уменьшается при устойчивом относительном и абсолютном нейтрофилезе и лимфопении (также относительной и абсолютной) до 2-3-месячного возраста, в дальнейшем содержание этих форменных элементов стабилизируются на уровне показателей взрослых животных в возрасте 5-6 месяцев и также характеризуется лимфоцитозом и нейтропенией.

Картина «красной» крови сразу после рождения ягнят характеризуется эритроцитозом до 9-10 млн./мкл, повышением концентраций гемоглобина – до 130-140 г/л, стабилизация данных показателей на уровне взрослых половозрелых животных наблюдается на 5-7 месяце жизни. Принимая во внимание тот факт, что лимфоциты участвуют в синтезе иммуноглобулинов и в реакциях клеточного иммунитета совместно с макрофагами, а также участие нейтрофилов в фагоцитозе и выделении антибактериальных, антитоксических ферментов и других бактерицидных субстанций, можно отметить, что резистентность ягнят испытывает некоторую напряженность в возрасте 2-3 месяцев.

Иммунобиологические показатели периферической крови с возрастом также претерпевают определенные изменения: реакция микропреципитации к лизату собственных эритроцитов (ЛСЭ) по Уанье у взрослых животных и ягнят оценивалась как слабо положительная (до 0,5 балла), а у суягных овцематок во второй период суягности (декабрь-январь) была в пределах 0,5-1,0 балла, этот факт объясняется более интенсивным образованием и циркуляцией в период суягности продуктов метаболизма, обладающих антигенными свойствами и образованием против них аутоантител, элиминирующих эти продукты. Динамика антителообразующих клеток периферической крови (АОК), определяемая реакцией Ерне, в целом повторяла динамику титра антител: наименьшее их количество регистрировалось до 4-месячного возраста, стабилизация этого показателя на уровне взрослых животных также наблюдалась на 5-6 месяце жизни.

Белковая картина сыворотки крови овец на протяжении жизни подвергается количественным и качественным изменениям: минимальное содержание общего белка в сыворотке крови отмечается у ягнят до 3-месячного возраста, к 5-6 месячному возрасту оно достигало уровня таковых у взрослых особей. У ягнят этот период жизни также характеризуется низким содержанием в сыворотке крови уровня иммуноглобулинов, в основном, за счет иммуноглобулина G, содержание иммуноглобулина M превышало уровень такового у взрослых в среднем на 35% ($P<0,05$). Этот факт объясняется, по-видимому, продолжающимся антигенным воздействием микроорганизмов окружающей среды в постнатальном периоде.

У ярок (возраст 7-12 месяцев) содержание общего белка повышалось до 71-74 г/л в пастбищный период против 62-63 г/л в стойловый период ($P<0,05$), концентрация иммуноглобулинов была на уровне 5,5-6,2 мг/мл и не отличалась от показателей взрослых животных.

Суягность и лактация овцематок сопровождались количественными изменениями белковой картины крови: гипопротеинемией и гипоиммуноглоблинемией: отмечалось снижение концентрации иммуноглобулина М на 15-25%, Ig G – на 15-20%, Ig E – на 30-40% ($P<0,05$). Названный факт объясняется тем, что в процессе физиологической подготовки к ягнению происходят активация обменных процессов, накопление в тканях молочной железы белков, в том числе и иммуноглобулинов. В процессе лактации, особенно в первые часы и сутки, иммуноглобулины молозива обеспечивают колостральный иммунитет новорожденных телят.

Таким образом, данные наших исследований и анализ литературных источников указывают, что иммунобиологическая реактивность овец в онтогенезе претерпевает существенные изменения, отмечается ее напряженность в возрасте до 3-4 месяцев у ягнят, у взрослых овец – в период суягности и лактации.

К РАЗВИТИЮ ИДЕЙ РУССКОЙ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ШКОЛЫ

Артемьев Ю.Т.
40012, Казань, Школьный пер., 11-15
nikarooi@bancorp.ru

В начале XX столетия развитие дарвинизма на Западе и в России пошло двумя самостоятельными путями. В России идеи дарвинизма охватывали разные области биологии. В разрозненном необъединенном виде складывалась русская революционная школа. От западной она отличалась стремлением соединить в исследованиях пространство и время.

В основном, благодаря усилиям А.Н.Северцова (1939) и Б.Л.Личкова (1945), были прослежены пути эволюции, но остался нерешенным вопрос о причинах преобразования организмов. Факты палеонтологии, эволюционной эмбриологии, сравнительной анатомии показали, что эволюционный процесс может осуществляться не так, как полагал Ч.Дарвин. Эволюция может происходить не случайно, а закономерно, прерывисто, циклически, не за счет конкурентных преимуществ взрослых особей, а путем перестройки ранних стадий онтогенеза (архалаксис, девиация, анаболия).

Филогенетические циклы состоят из одинаковых фаз. Первая фаза является автогенетической, стремительной, путем ароморфозов, без отбора возникают крупные таксоны (классы,

отряды, семейства). Помимо этого, тщательный анализ фактов стремительного таксогенеза позволяет предполагать наличие неизвестной нам закономерной, высокочастотной наследственной изменчивости, не понижающей жизнеспособности новых таксонов (мутации поэтому здесь не причем), возникающей преимущественно на тканевом уровне системной организации. Во второй фазе таксоны (не без отбора) распадаются на адаптивные группы – роды, виды. Видообразование не старт, а финал эволюции и не представляет, по видимому, большого интереса в познании ее механизмов. Наряду с видообразованием происходит частичное или полное вымирание таксонов по внутренним причинам («старение таксона»).

Исследования И.И.Шмальгаузена (1935, 1939) обеспечивали связь макроэволюционных построений А.Н.Северцова с эволюцией популяций. Однако изучение последней тормозилось отсутствием интегрального метода прямой оценки приспособленности в природных условиях. Так как приспособленность есть временное явление, то метод с необходимостью должен был соединить пространство и время. Такой метод был разработан автором (Артемьев, 1970, 1973, 1980, 1981, 1999). В его основу положены нарушения раннего онтогенеза – зародышевые летали. Исключительная простота метода позволила собрать обширный объем разносторонней оригинальной информации. Объектами изучения в природе послужили популяции нескольких видов грызунов и один вид мелких воробьиных птиц. Полученные результаты проверялись в лаборатории на дрозофиле (*D. melanogaster*). Был обнаружен неизвестный ранее творческий неадаптивный фактор – ассиметрия размножения на всех системных уровнях живой организации (от репликации ДНК до популяционного размножения млекопитающих). Показана возможность существования новой формы закономерной, высокочастотной (приблизительно 2-10% на поколение) наследственной изменчивости, несущественно влияющей на приспособленность – «онтотипической изменчивости». Взаимодействие этих двух эволюционных факторов было прослежено во времени на одном виде грызунов за 14 лет и на одном виде птиц за 20 лет, в пространстве на грызунах – битопически и географически. Обнаружена аналогия между популяционными и филогенетическими циклами. Оригинальный материал и обширные данные из разных областей биологии (особенно популяционной цитологии и микробиологии) привели автора к созданию «концепции витадинизма» (Артемьев, 1998), представляющей логическое завершение морфобиологической теории эволюции А.Н.Северцова.

Она устраняет давние противоречия между дарвинизмом и палеонтологией, автогенезом и эктогенезом, открывает возможности предвидения неизвестных ранее явлений.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ ГАМЕТОФИТОВ КОЧЕДЫЖНИКА ЖЕНСКОГО *Athyrium filix-femina* (L.) Roth. И ЩИТОВНИКА ИГОЛЬЧАТОГО *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P.Fuchs В СМЕШАННЫХ ЛЕСАХ ПОДМОСКОВЬЯ

Барабанщикова Н.С.

Московский педагогический государственный университет
129278, г. Москва, ул. Кибальчича, д. 6, корп. 5

Популяционная биология гаметофитов папоротников в природных условиях изучена крайне слабо. В лесах умеренной зоны появление гаметофитов папоротников зависит от различных микронарушений фитоценозов.

Мы изучали поселения гаметофитов в Национальном Парке Лосиный остров на затенненых участках смешанного леса. Для наблюдения выбрали два местообитания гаметофитов. На оголенной почве вывала (местообитание № 1) наблюдали популяцию гаметофитов *A. filix-femina*, на коре ствола упавшей гниющей березы (местообитание № 2) – популяцию гаметофитов *D. carthusiana*. Местообитание № 1 изучали 14 месяцев в течение двух вегетационных периодов: с августа по октябрь 1998 года наблюдения проводили раз в пятнадцать дней, а с весны до осени 1999 года – раз в месяц. Местообитание № 2 наблюдали два раза: в октябре 1998 года и в июле 1999 года.

В каждом из местообитаний выбрали пробные площадки от 0,56 до 16,0 кв. дм. На них гаметофиты картировали в каждый срок наблюдения, вычисляя их статистическую (среднюю на всем участке) и экологическую (в местах скопления) плотность.

Принципы возрастной периодизации онтогенеза гаметофитов взяты у Н.И.Шориной (1987). Как основные признаки рассматривали размер, форму, цвет и целостность таллома. Описывали v-, d_1-, d_2-, d_3-, ss- и s-состояния. Ранние возрастные состояния не выделяли, так как методы учета соответствующих гаметофитов нарушают целостность местообитания популяции.

Плотность варьировала в местообитании № 1 от 0,3 до 12,5 гаметофитов на кв. дм в разные сроки наблюдения, в местообитании № 2 – от 9 до 54 гаметофитов на кв. дм. В местообитании № 1 численность гаметофитов в начале осени 1998 года увели-

чивалась, а в течение октября менялась как в сторону увеличения (в пределах 10%), так и в сторону снижения (в пределах 8-30%). Мы наблюдали постепенное смещение на вывале слоев почвы, ее обсыпание, образование трещин, зарастание мхом, появление проростков древесных пород и ползучих побегов лесных трав. Все это вызывало гибель гаметофитов и снижение плотности их популяции. Весной 1999 года численность гаметофитов сильно сократилась (местами на 97%) и продолжала постепенно падать в течение лета с полной элиминацией на трех площадках из пяти к концу наблюдения. Таким образом, общая численность гаметофитов *A.filix-femina* сократилась на 95,7% по сравнению с максимально достигнутой численностью в конце сентября 1998 года. В местообитании № 2 численность снизилась на 53-64% с октября 1998 до июля 1999 года.

В пределах пробных площадок обоих местообитаний гаметофиты были распределены неравномерно, выявлены микроучастки с более высокой плотностью. Для *A. filix-femina* максимальная экологическая плотность составила 0,7 гаметофитов на кв. см, что превысило статистическую плотность в 7,1 раза. Для *D.carthusiana* характерны скопления, в которых гаметофиты накладываются друг на друга. Экологическая плотность из-за таких скоплений была в 10-20 раз выше статистической и составила 3,3-5,2 гаметофитов на кв. см в октябре 1998 года и 1,9-3,8 гаметофитов на кв. см в июле 1999 года. Высокую экологическую плотность гаметофитов *D. carthusiana* в популяции можно объяснить групповым прорастанием спор этого вида в спорангиях, которые осенью часто служат единицами диссеминации (Барабанщикова, 1999).

Изученные популяции имеют неоднородный возрастной состав. Наблюдали вегетативное разрастание сенильных гаметофитов. Слежение за отдельными гаметофитами показало их способность переносить зимние условия, а в случае повреждения образовывать из оставшихся клеток дочерние гаметофиты путем пролиферации.

Таким образом, на обнаженной почве споры *A.filix-femina* наиболее активно прорастают в конце лета – начале осени, идет пополнение популяции. С октября плотность стабилизируется. Из-за эрозионных процессов в зимне-весенние сроки и конкуренции с мохообразными значительное количество гаметофитов погибает, но, несомненно, отдельные гаметофиты переживают зиму. Проростков спорофитов образуется ничтожно мало. Напротив, на упавшей березе популяция гаметофитов *D.carthusiana* долго самоподдерживается как за счет скученного

прорастания спор, так и по причине константности условий поверхности субстрата. Выживаемость гаметофитов довольно высокая, образуется, соответственно, много молодых спорофитов.

Барабанщикова Н.С. Морфология и онтогенез гаметофитов Dryopteris carthusiana (Vill.) H.P.Fuchs //Труды Международной конференции по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И.Серебряковых. – М., 1999. – С.17-18. – *Шорина Н.И.* Возрастные состояния гаметофитов папоротников и половая структура их популяций //Популяционная экология растений. – М.: Наука, 1987. – С.43-48.

ГЕМИПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОДХОД ПРИ ИЗУЧЕНИИ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

Баталов А.Е.

Поморский государственный университет им. М.В.Ломоносова
163006, Архангельск, пр.Ломоносова, 4, batalov@pomorsu.ru

Как известно, в современной биологии существуют две тенденции употребления термина популяция. В самом общем представлении их можно назвать *генетико-эволюционной* и *экологической*. В первом случае популяцию рассматривают как часть генетико-эволюционного ряда, отражающего филогенетические связи различных таксонов, во втором – как компонент функционально-энергетического ряда, один из уровней организации жизни. При изучении растений наибольшее распространение в нашей стране получил ценопопуляционный подход, в котором доминируют экологические критерии. При этом, как правило, учитывают лишь вегетирующие автотрофные особи. В то же время известно, что популяции растений представлены не только ими, но, по крайней мере, еще одним компонентом – почвенным банком семян (или других зачатков), а в онтогенезе – такой интереснейшей группы, как орхидные, кроме того, существует особая стадия развития – протокормы. Это первый этап существования особей, на котором они полностью зависят от микосимбионта и ведут подземный образ жизни, питаясь гетеротрофно.

Таким образом, любую ценопопуляцию орхидных можно представить в виде трех взаимоосвязанных группировок – гемипопуляций, в понимании В.Н.Беклемишева (1960) – (а) семян, (б) протокормов, (в) автотрофных особей. Под гемипопуляцией мы, вслед за В.Н.Беклемишевым, понимаем группу особей определенной фазы онтогенетического развития, характеризующуюся только ей свойственной экологической нишей, способом питания, адаптациями, физиологическими особенностями и т.д.

Концепция гемипопуляций ранее для изучения ценопопуляций орхидных не применялась. Впервые для ботанических объ-

ектов ее использовала Н.И.Шорина (1994), рассматривая в качестве гемипопуляций два самостоятельных поколения папоротников: спорофиты и гаметофиты, особи которых в ценозах занимают разные экологические ниши. Это несколько отличается от классического варианта, предложенного В.Н.Беклемишевым. Что касается орхидных, то здесь мы сталкиваемся как раз с гемипопуляциями в первоначальном смысле этого понятия.

Нами была предпринята попытка изучения гемипопуляции протокормов одного из видов корнеклубневых орхидей – кокушника комарникового (*Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br.) в условиях Архангельской области. Методика исследования изложена в нашей работе (Баталов, 1998). Были выделены три морфологических типа протокормов: pr_1 – беловатые, почти шаровидной формы, длиной и диаметром около 1 мм, с едва заметной почкой; pr_2 – более крупные, удлиненно-кубаревидной формы, длиной около 2,5 мм, в самой широкой части до 2 мм в диаметре, при основании почки заметен чешуевидный лист; pr_3 – на втором междоузлии первичного побега (длина его достигает 3 мм) развивается первый придаточный корень около 1-1,5 мм толщиной, до 5-7 мм длиной. В пазухе второго чешуевидного листа заложена почка, несущая зачаток надземного побега с первым фотосинтезирующим листом и корнеклубнем. Предположительно, каждый из описанных морфотипов протокормов – pr_1, pr_2, pr_3 – соответствует первому, второму и третьему году их развития от начала прорастания семян соответственно. Исходя из этого предположения, длительность холомикотрофного периода у *G.conopsea* в описанных эколого-фитоценотических условиях составляет, по-видимому, три года.

Результаты, полученные в ходе исследования, показали, что гемипопуляция протокормов многочисленна – по крайней мере, в два раза превышает численность автотрофных особей. В возрастном спектре гемипопуляции протокормов преобладают особи первого морфологического типа. Соотношение численности морфотипов pr_1:pr_2:pr_3 – 49,3:29,9:20,8. Преобладание pr_1 над pr_2 и pr_3 свидетельствует о высокой смертности среди протокормов. Можно также предположить, что не более половины проростков этого вида способны перейти к автотрофному типу питания, остальная часть гибнет еще на ранних стадиях развития – численность ювенильных растений составляет 42-50% от численности протокормов третьего морфотипа. Сравнение плотности протокормов pr_1 с урожаем семян на 1 м^2 позволяет рассчитать приблизительную всхожесть семян. Она очень низка и в среднем составляет около 0,0056%. Также оказалось, что основная масса протокормов возникает в непосредственной близо-

сти от генеративных особей (в радиусе до 10 см). Здесь плотность протокормов намного превышает среднее значение.

Полученные данные свидетельствуют о необходимости дальнейших исследований гемипопуляций протокормов, разработки методик, позволяющих объективно и с минимальным ущербом для популяций оценивать состояние дикорастущих видов орхидных.

Баталов А.Е. Биоморфология, экология популяций и вопросы охраны орхидей Архангельской области: автореф. дисс. канд. биол. наук. – М., 1998. – 16 с. – *Беклемишев В.Н.* Пространственная и функциональная структура популяций //Бюлл. МОИП, отд.биол. – 1960. – Т.65, вып.2. – С.42-48. – *Шорина Н.И.* Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae: Автореф. дисс. докт. биол. наук. – М., 1994. – 34 с.

ДИНАМИКА ВИДОВОГО СОСТАВА КОНСОРТОВ *Plantago lanceolata* L. В ХОДЕ ОНТОГЕНЕЗА ДЕТЕРМИНАНТА КОНСОРЦИИ

Бекмансуров М.В.
Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1, botanica@marsu.ru

Состав и структура консорций растений изменчивы во времени и находятся в зависимости от онтогенетического состояния, периода вегетации, жизненного состояния детерминанта консорции. С возрастом особей автотрофных растений база обеспечения энергией и веществами их консортов изменяется не только количественно, но и качественно. Поэтому консорции отдельных возрастных групп особей в пределах ценопопуляции могут отличаться друг от друга. Наиболее четко это проявляется у генеративных растений.

В ходе исследований мы попытались проследить изменение видового состава консортов подорожника ланцетного (*Plantago lanceolata* L.) – травянистого короткокорневищного поликарпика. Наблюдения проводились в посадках на агробиостанции Маргосуниверситета и природных популяциях этого растения.

Всего на растениях подорожника ланцетного нами обнаружено 11 видов трофоконсортов и топоконсортов, из них 8 видов входят в состав первого концентра, 4 вида – в состав второго концентра, 2 – в составе обоих концентров. Установлено, что в ходе онтогенеза детерминантов консорции прослеживается смена видового состава консортов (таблица). Также меняется численность наиболее часто встречающихся животных.

Наибольшее количество консортов связано с генеративными органами. Здесь обнаруживаются пыльцееды, семяеды и сосущие насекомые. Большинство обнаруженных видов – полифаги. Долгоносик *Gymnaetron pascuorum* Gyll. является стенофагом и оказывает существенное влияние на реальную семенную продуктивность *P.lanceolata*. Имаго этих насекомых питаются листьями растений различных возрастных состояний, начиная с имматурного, а личинки – семезачатками и семенами. Окукливание происходит в коробочках. До половины семян подорожника ланцетного повреждаются этим семеедом.

В посадках листья *P.lanceolata*, главным образом, повреждаются жуками-листоедами *Chaetocnema concinna* Marsh. и *Phillotreta vittata* F. Пик их численности приходится на конец мая-начало июня, когда большинство растений находятся в ювенильном, имматурном и виргинильном возрастных состояниях. На растениях генеративного и постгенеративного периода обнаруживаются лишь единичные особи этих насекомых

К генеративному периоду приурочена встречаемость пыльцеедов.

Видовой состав беспозвоночных, обнаруженных на P. lanceolata в разных возрастных состояниях

Виды животных	Орган растения	Период активности	Возрастные состояния детерминанта
Отр. Coleoptera			
Gymnaetron pascuorum Gyll. (im, l, pup)	листья, соцветия	май-сентябрь	v-g3
Chaetocnema concinna Marsh. (im)	листья	май-сентябрь	j-v
Coccinella septempunctata L. (im, l)	листья, соцветия	июнь-август	v-ss
Malachius viridis F. (im)	соцветия	июнь-июль	g1-g3
Notoxus monoceras L. (im)	соцветия	Июль	g1-g3
Phillotreta vittata F. (im)	листья	май-сентябрь	j-v
Отр. Homoptera			
Aphis sp.	листья	июнь-сентябрь	v-ss
Отр.Himenoptera			
Lasius niger L. (im)	листья и соцветия, зараженные тлей	июнь-сентябрь	v-g3
Отр. Diptera			
Syrphydus sp. (im, l)	соцветия	июнь-август	g1-g3
Отр. Heteroptera			
Lygus sp. (im, l)	листья, соцветия	июнь-август	v-g3
Отр. Neuroptera			
Chrisopa perla L. (im)	листья и соцветия, зараженные тлей	июнь-август	v-g3

im – имаго; l – личинка; pup – куколка

В ходе исследований, проведенных в сравнительно-аналитическом плане, нами установлена структура консорций *P.major* и *P.lanceolata*. Выяснено, что основными консортами исследуемых растений являются насекомые, связанные с детерминантами, главным образом, трофически. В качестве источника энергии насекомые используют все органы указанных растений, при этом большинство животных, обнаруженных на подорожниках, являются полифагами.

Первый концентр образуют животные, использующие в пищу различные органы подорожников. Второй концентр образуют пауки и хищные насекомые, питающиеся фитофагами. Такие виды как *Lasius niger* и *Syrphydus sp.* входят в состав обоих концентров.

Нами выяснено, что в ходе онтогенеза детерминантов консорции прослеживается смена видового состава консортов. Также меняется численность наиболее часто встречающихся животных.

На основании вышеизложенного можно сделать следующие выводы:

На *P.lanceolata* обнаружено 11 видов консортов, из них 8 видов входят в состав первого концентра, 4 вида – в состав второго концентра.

Большинство обнаруженных видов – полифаги. Долгоносики *Gymnaetron pascuorum* – являются стенофагами *P.lanceolata*.

Наибольший вред посадкам подорожников приносят жуки-листоеды *Chaetocnema concinna* и *Phyllotreta vittata,* пик численности которых приходится на конец мая-начало июня, когда растения находятся в ювенильном, имматурном и виргинильном состояниях.

Долгоносик *Gymnaetron pascuorum* Gyll., являющийся стенофагом *P.lanceolata,* оказывает существенное влияние на реальную семенную продуктивность этого растения. Личинки жука развиваются в коробочках, питаясь семезачатками и семенами. Здесь же происходит окукливание. Более половины семян подорожника ланцетного к концу вегетационного сезона оказываются поврежденными этим семеедом. Значительный урон посадкам подорожников наносят жуки-листоеды *Chaetocnema concinna* Marsh. и *Phillotreta vittata* F., пик численности которых приходится на конец мая-начало июня, когда растения находятся в ювенильном, имматурном и виргинильном возрастных состояниях.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ «Пространственно-временная организация природных популяций растений» № 98-04-49294.

К ВОПРОСУ О СВЯЗИ ПОКАЗАТЕЛЕЙ РАЗМНОЖЕНИЯ И СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ В РАЗНЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ ЛЕСОПАРКОВОЙ ЗОНЫ г. КАЗАНИ

Беляев А.Н., Окулова С.М.
Институт экологии природных систем АН Республики Татарстан
420087, Казань, 87, ул. Даурская, 28, ivliev@iens.kcn.ru

Интенсивный рост городов, приводящий к преобразованию прилегающих природных комплексов, привлекает все больший интерес к изучению обитающих там популяций мелких млекопитающих.

В рамках этой проблемы было проведено изучение экологии размножения и сезонных изменений численности популяций рыжей полевки, одного из массовых видов грызунов региона. Для сравнения были выбраны две относительно изолированные друг от друга популяции (в прошлом единая популяция). Оценка особенностей размножения исследуемых группировок рыжей полевки проводилась в весеннее время (апрель-май) с использованием метода зародышевых леталей (Артемьев, Окулова, 1981). На учетных линиях отработано 3800 л/сут, отловлено 749 зверьков, проанализировано 45 самок первой беременности.

Сравниваемые местообитания представляют собой остатки широколиственного (липово-дубового) леса, изолированные друг от друга многоэтажной застройкой и автодорогами. Первый из участков находится на границе города и испытывает меньшую антропогенную нагрузку, чем второй, расположенный в черте города.

Как показал анализ, исследуемые параметры размножения (потенциальная плодовитость, фактическая плодовитость и смертность до имплантации) не имеют достоверных отличий. На первом участке, потенциальная плодовитость была 7,0±0,4, фактическая плодовитость – 5,9±0,2, доимплантационная смертность – 16,4±3,0%; на втором: потенциальная плодовитость – 7,6±0,4, фактическая плодовитость – 6,1±0,2, доимплантационная смертность – 19,4±3,0%. Несмотря на то, что достоверные отличия по исследованным параметрам размножения отсутствуют, наблюдается тенденция их увеличения на участке, испытывающем большую антропогенную нагрузку. Весенняя численность на первом участке составляла 4,7 экз. на 100 л/сут., и была достоверно меньше, чем на втором (10,7 экз. на 100 л/сут.). В течение сезона размножения динамика численности рыжей

полевки в пределах рассматриваемых местообитаний имела существенные отличия. На первом участке она достигла пика (45,2 экз. на 100 л/сут.) в конце августа – начале сентября. На втором участке наибольшее значение численности (28,8 экз. на 100 л/сут.) отмечено на полтора месяца раньше и было почти в два раза меньше. Различия в сроках наступления пика численности, по-видимому, связаны с уровнем весенней численности, т.е. на участке с ее большим значением пик наступил раньше. Разница в уровне численности на пике, вероятно, обусловлена разным количеством зверьков первой и последующих когорт, вступающих в размножение.

Таким образом, несмотря на отсутствие достоверных отличий исследованных показателей размножения (число желтых тел на одну самку, количество эмбрионов на одну самку и смертность в зародышевый период) двух урбанизированных популяций рыжей полевки, обнаружены различия в сезонном изменении их численности.

ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ ПРОЛИФЕРАТИВНОГО ПУЛА КЛЕТОК КОРНЕВОЙ МЕРИСТЕМЫ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО К АНТРОПОГЕННОМУ ЗАГРЯЗНЕНИЮ

Буторина А.К., Калаев В.Н.
Воронежский государственный университет
394693, Воронеж, Университетская пл., 1, bsgen185@main.vsu.ru

Дуб черешчатый является одной из основных лесообразующих пород Русской равнины. Поэтому в связи с сильнейшим антропогенным прессингом, с которым сталкивается биота, и необходимостью создания насаждений, устойчивых к такого рода воздействиям, возникает насущная проблема исследований цитогенетических механизмов адаптации этого ценнейшего вида к условиям антропогенного загрязнения и ведущих факторов в образовании нарушений. Хотя и предпринимались попытки исследовать влияние повышенного радиационного фона на цитогенетические показатели дуба черешчатого (Butorina et al., 1997; Шлапакова, 1999), широкомасштабного изучения влияния антропогенного загрязнения не проводилось. Для оценки ведущих факторов в образовании цитогенетических нарушений у дуба черешчатого воспользовались факторным анализом. В матрицу данных вводили результаты цитогенетических показателей за 4 года исследований дуба черешчатого из районов г.Воронежа и

области с разными уровнями антропогенной нагрузки и ведущими загрязнителями. В матрицу данных были внесены следующие цитогенетические показатели: митотический индекс, митотический индекс без учета профаз; патологии митоза; патологии митоза без учета профаз; % клеток с двумя ядрышками в ядре; % профаз, % метафаз; % ана-телофаз. Обработка данных проводилась с использованием пакета статистических программ «Stadia 6.0 for Windows», метода анализа данных по корреляционной матрице. В результате вычислений выделена компактная система из трех-четырех основных факторов, отражающих 86-92% дисперсии цитогенетических показателей. Вычисления проводили с использованием варимакс-вращения. В результате вращения получена простая структура, в которой исходные переменные (свойства) проецируются преимущественно на один из трех главных факторов. В таблице представлены показатели и территории, имеющие максимальные факторные нагрузки. После исследования результатов была дана следующая интерпретация трех действующих факторов. Фактор 1,3 – это неспецифические механизмы адаптации пролиферативного пула клеток (ППК) корневой меристемы проростков желудей дуба черешчатого, выражающиеся в изменении времени прохождения стадий митоза клетками или в возрастании ППК. Учитывая, что этот фактор 1 стоит на первом месте по величине факторной нагрузки, возможно, предположить, что изменение соотношения клеток по фазам митотического цикла у семенного потомства дуба черешчатого является самым чувствительным показателем стрессового воздействия и использовать его для диагностики стресса у них. Интерпретация фактора № 2 самая трудная, так как данные о загрязненности 1 км зоны Нововоронежской АЭС (именно на эту территорию, как видно из таблицы, приходится наибольшая факторная нагрузка) недостаточны. Однако, учитывая, что сходную нагрузку имеет район 9 км Задонского шоссе и что факторная нагрузка падает на патологии митоза, можно предположить, что фактор № 2 – тяжелые металлы. По последним данным кафедры геофизики ВГУ, именно ими загрязнена территория 1 км зоны Нововоронежской АЭС. Другим возможным объяснением могут явиться синергические эффекты загрязнителей, в том числе тяжелых металлов, и эффекты последействия радиации. Таким образом, у дуба черешчатого в условиях антропогенного стресса есть два неспецифических механизма цитогенетической адаптации, обусловливающие цитогенетическую стабильность ППК, выражающиеся в изменении времени прохождения стадий ми-

тоза клетками или в возрастании ППК. Наиболее серьезное изменение цитогенетических характеристик проростков семян дуба черешчатого возникает на территориях, загрязненных тяжелыми металлами, и (или) в результате синергических эффектов химических загрязнителей и эффектов действия (последействия) радиации.

Максимальные факторные нагрузки

Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Кашара (1996), Ку-шелево (1996), 9 км Задонского шоссе (1996) (основной загрязнитель: выхлоп-ные газы автотран-спорта, эффекты последействия радиации)	Нововоронежская АЭС, опытная площадка № 2, 3(основной загрязнитель: тяжелые металлы? синергические эффекты?), 9 км Задонского шоссе (1996)	Кашара (1997), Кушелево (1997) (основной загрязнитель: эффект последействия радиации), 9 км Задонского шоссе (1998)
% профаз, % анафаз и телофазы, % метафаз	патологии митоза, патологии митоза без учета профаз	Митотический индекс

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПРОЦЕССЕ ДОМЕСТИКАЦИИ ЦЕСАРОК

Вейцман Л.Н.
Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1

Цесарки – сельскохозяйственные птицы общепользовательного направления. Их мясо и яйца являются диетически-гастрономическими продуктами питания. За рубежом цесарки распространены повсеместно, но в России пока малоизвестны.

Цесарки относятся к подклассу килегрудных птиц, отряду курообразных, надсемейству фазановых, семейству цесарок. Известны 5 родов и более 20 видов. Для всех цесарок характерны крапчатая окраска оперения и слабо выраженный половой диморфизм. Дикие цесарки – обитатели различных регионов Африки, встречаются в Аравии, на Мадагаскаре, а вторично одичавшие – в Латинской Америке.

Предком домашних цесарок является обыкновенная (серая) цесарка (*Numida meleagris galeata* var. *domestica*) из Гвинеи. Дикие цесарки – стадные птицы, но в период размножения живут парами. Яйцекладка за племенной сезон колеблется в пределах 6-15 яиц, насиживает самка в течение 28 дней. Живая масса взрослых птиц достигает 1,0-1,3 кг. Местное население разводит полуодомашненных цесарок, сохранивших способность

к полету. Некоторые исследователи относят цесарок не к «домашним», а к «прирученным» птицам.

Первые сведения об одомашнивании цесарок относятся к XV в. до н.э., когда этих птиц вывезли из Нубии в Египет. Вторичный завоз их, также в Египет, произошел уже в III в. до н.э. Позднее их завезли в Южную и Центральную Европу, но последние сведения о них датированы XI в. н.э. в Византии.

Наконец, уже в конце XIV в.н.э. португальские моряки вывезли из Гвинеи полудомашних серых цесарок. За красочное оперение и за высокое качество яиц и мяса цесарок начали разводить не только в Европе, но и в Северной и Южной Америке (где они вторично одичали).

Мозаичные изображения цесарок известны в развалинах Помпеи, Херсонеса Таврического; рисунки этих птиц встречаются на античных вазах, в трудах натуралистов XV в.; известны культовые серебряные статуэтки цесарок (Бенинская культура) и т.д. Существует античный миф о Мелеагре и его сестрах, превращенных Артемидой в цесарок.

Следовательно, процесс одомашнивания цесарок был прерывистым и последний «стаж» их существования в качестве домашней птицы не превышал 500 лет (в то время как обыкновенные куры известны в домашнем состоянии на протяжении нескольких тысячелетий). Поэтому изменения при доместикации у кур к настоящему времени оказались гораздо обширнее и глубже, чем у цесарок.

Ч.Дарвин отмечал, что одной из характерных особенностей домашних цесарок является их относительное безразличие к перемене климата и малая изменчивость при доместикации. Окраска птиц становилась при этом то несколько светлее, то немного темнее, при сохранении свойственной для них «крапчатости».

Наши наблюдения показали, что после перемещения цесарок в новые, часто экстремальные для них условия и смены нескольких поколений, в особенности после начала селекционно-племенной работы с этими птицами, у них отмечались определенные изменения, в дальнейшем ставшие довольно существенными. Такие эксперименты были проведены более чем в сорока различных регионах страны, начиная с 1945 г., от Прибалтики до Сахалина, от Амдермы до Душанбе, от Крыма до Якутска, Урала, Сибири, Казахстана, а также в большинстве центральных районов бывшего СССР. Практически во всех районах цесарки успешно акклиматизировались и размножались. При этом птицы сохранили способность к полету, стадность, моноога-

мию (о чем свидетельствовало наличие избирательности и сочетаемости при их разведении).

Наиболее заметно характерные изменения при длительном содержании проявились у цесарок сибирской популяции в Омской и Новосибирской областях. Позднее наша работа была продолжена на территории Республики Марий Эл.

Яйценоскость завезенных в 1945 г. из Венгрии в СССР цесарок достигала 40-50 яиц на одну самку за сезон. В настоящее время она составляет, в среднем, 120 и более яиц (при максимальных показателях до 230 шт. за 8 месяцев непрерывной кладки). Масса яиц составляет 42-46 г. Если же сопоставить аналогичные данные по диким цесаркам, то разница становится еще более впечатляющей. При этом наблюдается переход от моногамии к фактической полигамии (при групповом содержании птиц).

Наиболее отчетливо онтогенетические изменения при длительной доместикации проявились во внешнем облике птиц, в частности, в окраске оперения. Это стало хорошо заметным при длительном разведении на протяжении ряда поколений (1945-2000 гг.) в экстремальных для данного вида условиях. Помимо стандартной (серокрапчатой или голубой) окраски уже через 5-7 поколений начали появляться необычно окрашенные особи, например, с наличием некоторого количества белых перьев, иногда – целыми участками. «Подхватив» подобную тенденцию, ученые из Всероссийского НИИ птицеводства вывели так называемых «загорских белогрудых» цесарок.

Наконец, в начале 60-х годов в Западной Сибири спонтанно возникли птицы «белой» окраски, потомство которых в настоящее время составляет первую отечественную породу цесарок «Волжская белая». По комплексу хозяйственно-важных показателей продуктивности эти птицы в 1999 г. на ВВЦ (ВДНХ) заслужили наивысшую оценку «Элита-рекорд» и были отмечены соотвествующими наградами.

Подводя некоторые итоги, следует отметить, что онтогенез у цесарок за сравнительно короткие сроки претерпел значительные изменения морфологического и физиологического плана, что привело к созданию фактически совершенно новой группы домашних птиц.

В то же время приходится констатировать, что по сравнению с другими, родственными им домашними птицами (куры, индейки), цесарки изменились меньше, процесс доместикации у них длился гораздо меньше. Но мы предполагаем, что дальнейшее разведение цесарок и селекционно-племенная работа с ни-

ми весьма перспективны. Не следует, однако, забывать, что длительная селекция имеет и свои негативные стороны, о чем свидетельствует вся практика доместикации животных и птиц самых различных видов. Поэтому особое внимание в этом случае следует обращать на сохранение высокой жизнеспособности имеющихся у нас домашних цесарок, в том числе – использование для этой цели диких птиц.

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ СОКОЛООБРАЗНЫХ ПТИЦ ЗАКАМЬЯ В РЕЗУЛЬТАТЕ ИХ ГИБЕЛИ НА ЛЭП

Водолажская Т.И., Олимпиев П.Э.
Казанский государственный университет
420008, Казань, ул.Кремлевская, 18, Tatjana.Wodolazskaya@soros.rsu.ru

Исследования проводились сотрудниками и студентами биолого-почвенного факультета Казанского университета в течение 2-х лет, с мая по сентябрь месяц, в Закамье (юго-восточной части Республики Татарстан). Общая протяженность маршрутов составила 1033 км.

За период наблюдений нами отмечено 16 видов соколообразных, что составляет 50,1% от хищных птиц, зарегистрированных в республике Татарстан (Григорьев и др., 1977, Попов, 1978, Водолажская, 1995, 1996, Рахимов, Павлов, 1999).

Плотность соколообразных подвержена сезонным колебаниям, достигая максимальных значений в августе (1,82 – в лесных и 0,56 ос./кв.км – в открытых местобитаниях), минимальных – в июне (соответственно 0,2 и 0,3 ос./кв.км). Самыми многочисленными на маршрутах в лесных биотопах были популяции сарыча (64,7%). В июне и июле их плотность была наименьшей (0,2 и 0,1 ос/кв. км), во вторую декаду августа – максимальной (3,0 ос/кв. км), когда популяции взрослых птиц были отмечены со слетками. В конце августа плотность популяции этого вида уменьшилась до 1,0 ос/кв. км за счет перемещения их в открытые местообитания, где самым обычным видом была пустельга. Плотность ее со слетками в третьей декаде июля составила 0,5 ос/кв. км, достигая максимума во вторую декаду августа (0,8 ос/кв. км), в конце августа и сентябре – 0,2 ос/кв. км. Численность популяций луня увеличилась от 0,3 в третьей декаде июля до 0,7 ос/кв. км в конце августа. Лишь однократно в с. Н.Чершилы (Лениногорский район) в лесных местообитаниях были отмечены встречи могильника, дербника и перепелятника.

Частота встреч популяций хищных птиц на линиях электропередач составила 1,3 особи на 10 км маршрута. Наибольшая плотность наблюдалась в июле и августе (2,2), в сентябре она была наименьшей (0,3). 55% от всех встреч на проводах ЛЭП приходилось на популяции пустельги (по 1,1 ос. на 10 км) в июле и августе и 20% – сарыча, причем в лесных биотопах численность последнего была выше, чем в открытых (1,7 и 0,4). Несмотря на высокую плотность сарыча в лесах Закамья, на ЛЭП он не отмечался, что связано с экологическими особенностями этого вида. Кроме того, в лесных ландшафтах опоры линий электропередач приобретают значение присад для популяций сарыча только на вырубках, где высота деревьев значительно ниже опор ЛЭП. Коршун был встречен на ЛЭП в открытых биотопах в июле (0,2) и августе (0,5), дербник – только во второй и третьей декадах июля, в период появления слетков.

Частота гибели соколообразных от электрического тока за период наблюдений изменялась в больших пределах. Колебания ее в открытых ландшафтах составляли от 0,2 в июле до 0,8 особей на 10 км – в августе. Отмечается высокая смертность на ЛЭП популяций сарыча (0,2 – в июне- июле) и пустельги (0,1) с конца июля по сентябрь, что обусловлено появлением слетков, еще не способных к продолжительному полету и самостоятельной добыче пищи. Частота гибели популяций сарыча в лесных ландшафтах в июне-июле достигает максимальных значений (0,8 и 0,7). С августа начинаются кочевки, и птицы выселяются на открытые пространства. Погибших тетеревятников, в основном молодых, мы находили в открытых местообитаниях в августе месяце вблизи населенных пунктов (0,1 особей на 10 км).

Исходя из полученных данных, на 10 км ЛЭП республики от электрического тока ежемесячно погибает 0,4 особи соколообразных. Учитывая, что в Республике Татарстан протяженность линий электропередач превышает 10 тысяч километров, можно заключить, что здесь ежегодно наблюдается гибель около 5-6 тысяч особей дневных хищных птиц.

Водолажская Т.И.,Олимпиев П.Э. К вопросу антропогенного воздействия на фауну и население хищных птиц //Фауна центрального Черноземья и формирование экологической культуры. Мат-лы 1-й регион. конф. 23-26 октября 1996. – С.7-9 – *Водолажская Т.И.* К изучению орлана-белохвоста в Сараловском участке Волжско-Камского государственного заповедника //Особо охраняемые природные территории Республики Татарстан. Казань, 1995. – С.34 – *Григорьев Н.Д., Попов А.В., Попов Ю.К.* Отряд дневные хищные птицы (соколообразные) //Птицы Волжско-Камского края. Наука. – М., 1977. –С.76-78 – *Попов В.А.* Редкие и исчезающие виды животных Татарии //Казань, 1978. – С.46-52 – *Рахимов И.И., Павлов Ю.И.* Хищные птицы и совы Татарстана //Научно-популярное издание. – Казань. Татполиграф, 1999. – 133 с.

ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *Potentilla fruticosa*

Годин В.Н.
Центральный Сибирский Ботанический Сад СО РАН
630090, Новосибирск, Золотодолинская, 101, root@botgard.nsk.su

В популяционно-онтогенетических исследованиях половая структура освещена слабо в силу разных причин. Наше исследование посвящено некоторым аспектам половой структуры популяций *Potentilla fruticosa* из различных условий Горного Алтая. Сбор материала проводился в 1994-1999 гг. в разных эколого-фитоценотических условиях.

По уровню плоидности и половому типу все изученные ценопопуляции можно разделить на две группы. К I группе отнесены 10 ценопопуляций, состоящих из диплоидных растений (2n=14), которые образуют только гермафродитные цветки. Ко II группе принадлежат 10 ценопопуляций, в состав которых входят гексаплоидные растения (2n=42), формирующие три типа цветков – мужские, женские и обоеполые. Таким образом, для *P. fruticosa* характерна триэция, под которой понимают наличие в популяции особей трех форм – мужских, женских и обоеполых.

С помощью однофакторного дисперсионного анализа для качественных признаков (Плохинский, 1961) было показано, что количество популяций, состоящих из раздельнополых растений, возрастает при увеличении высоты гор ($F=6,68$; $F_{01}=6,11$). Таким образом, в высотном градиенте усиливается половая дифференциация у *P. fruticosa*.

Половой спектр ценопопуляций, состоящих из раздельнополых растений, показывает, что ведущее место в ценопопуляциях *P. fruticosa* могут занимать все три половые формы. В зависимости от этого все популяции, состоящие из раздельнополых растений, можно разделить на 3 группы. К первой группе отнесены 6 популяций, в половом спектре которых преобладают обоеполые растения. В таких популяциях процентное соотношение резко сдвинуто в пользу обоеполых особей, частота которых, однако, сильно варьирует от 64 до 91%. Вторую группу составляют 3 ценопопуляции, где преобладают женские особи, частота которых колеблется от 45 до 59%. Третья группа представлена только одной ценопопуляцией, в половом спектре которой доминируют мужские особи над женскими, хотя и незначительно (52 и 48% соответственно).

Для нормального существования и возобновления популяции важное значение имеет соотношение числа особей, образующих пыльцу, к числу особей, производящих яйцеклетки. Поэтому соотношение особей – носителей мужских и женских гамет в случае триэцичных растений надо рассматривать как отношение суммы мужских и обоеполых особей к сумме женских и обоеполых особей. Результаты вычислений показали, что соотношение числа носителей мужских и женских гамет практически во всех ценопопуляциях колеблется около соотношения 1:1 и варьирует от 1:0,91 до 1:1,3. Оценка степени отклонения фактических численностей особей-носителей мужских и женских гамет от теоретически ожидаемого соотношения 1:1 показала, что практически во всех ценопопуляциях это отношение достоверно не отличается от теоретического 1:1 (χ^2=0,004-2,382; χ^2_{001}= 13,815). Исключение составляет только ценопопуляция 9, в которой это соотношение составило 1:1,67 и достоверно отличалось от теоретически ожидаемого 1:1 при P=99,9 (χ^2=26,688; χ^2_{001}=13,815).

Сравнение частот особей-носителей мужских и женских гамет в разных популяциях показало, что за исключением ценопопуляции 9, различия по этой частоте не наблюдается (χ^2=0,0004-3,420; χ^2_{01}=6,635). Популяции, в которых численность носителей женских гамет выше частоты носителей мужских гамет, как и в популяции 9, не отличаются от последней (χ^2=1,488-4,646; χ^2_{01}=6,635). Популяции, в которых незначительно преобладают носители мужских гамет или соотношение равно 1:1, существенно отличаются от популяции 9 (χ^2=8,699-20,264; χ^2_{01}=6,635). Анализ соотношения особей – носителей мужских и женских гамет в разных ценопопуляциях показывает, что условия местообитания не влияют на это соотношение, которое остается приблизительно равным 1:1.

Таким образом, можно сделать следующие выводы:

1. По уровню плоидности и половому типу все изученные ценопопуляции можно разделить на две группы: диплоидные и гексаплоидные ценопопуляции.

2. В высотном градиенте усиливается половая дифференциация растений *P. fruticosa*.

3. Два метода изучения половой структуры ценопопуляций (метод трансект и метод ходовых линий) правильно отражают половой спектр популяций.

4. Впервые обнаружены популяции *P. fruticosa*, в которых встречаются три формы особей – женские, мужские и обоеполые.

5. Соотношение особей – носителей мужских и женских гамет в ценопопуляциях *P. fruticosa* незначительно отличаются от ожидаемого 1:1.

6. Эколого-фитоценотические условия, в которых находятся изученные ценопопуляции, не влияют на соотношение особей – носителей мужских и женских гамет.

7. Соотношение особей, производящих мужские и женские гаметы, близкое к теоретическому, дает возможность для осуществления полового процесса во всех изученных ценопопуляциях.

ПОПУЛЯЦИИ ЖУЖЕЛИЦ ОСТРОВА И ПРИБРЕЖНОЙ МАТЕРИКОВОЙ ПОЙМЫ: ВЛИЯЕТ ЛИ ПАВОДКОВЫЙ РЕЖИМ НА МОРФОМЕТРИЧЕСКУЮ И ПОЛОВУЮ СТРУКТУРУ?

Гринько Р.А., Жеребцов А.К.
Институт экологии природных систем АН Республики Татарстан
420087, Казань, Даурская, 28 grinko@iens.kcn.ru

При изучении влияния средовых факторов на параметры популяционной структуры важным моментом является правильный выбор объекта исследований, последний должен отвечать определенным условиям. Семейство жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в этом плане дает хороший пример (Жеребцов, Гринько, 1998). Таким образом, мы считаем, что исследованные нами популяции жужелиц имеют вполне очерченные границы и приводимые данные по некоторым параметрам их структуры отражают то влияние среды или происходят под влиянием того комплекса микроэволюционных условий, который сложился в местах, где эти выборки отловлены. В сообщении представлены результаты четырехлетних иследований островных и материковых популяций жужелиц, принадлежащих видам *Carabus estreicheri* F.-W. и *Pterostychus melanarius* J. Первый вид – лесостепной, мезофильный, характерный для пойменных грив, с весенним типом размножения. Второй – мультизональный, гигромезофильный, обитающий во влажных ивняковых зарослях, мультивариантный (Шарова, 1997). Цель работы – провести сравнительную характеристику по морфометрическим параметрам, а также оценить половую структуру и плодовитость самок в популяциях этих видов, обитающих на острове и прибрежном участке поймы при влиянии разных паводковых режимов и с учетом метеоусловий соответствующих годов исследования.

Методически работа включала помесячный отлов жуков на острове (о.Тулбинский, среднее течение р.Вятка) и находящемся напротив участке в пойме р.Вятка в сходных биотопах. Отловленные жуки дифференцировались по полу, затем проводился морфометрический анализ по 6 линейным признакам и 4 признакам, характеризующим габитус тела (Гринько, 1999) с дальнейшим вскрытием самок и подсчетом плодовитости по общепринятой методике (Крыжановский, 1983). Материал обработан в пакете Excel, и коэффициент вариации в дальнейшем дается как средняя величина для всех 10 исследованных признаков, поскольку существенных различий этого параметра между ними не обнаружено.

Результаты показали, что численность жужелиц обоих видов в островных популяциях последовательно снижается, а в материковых – наоборот, повышается. В популяциях *P.melanarius* наблюдается аналогичная картина. Такое снижение численности островных популяций может объясняться только высокими значениями паводка в 1998 и 1999 годах – 702 мм и .757 мм соответственно (для сравнения в 1997 году он составил 403 мм), когда в силу изоляции жуки, обитающие на острове, не могут мигрировать в соседние биотопы. Интересно, что коэффициент вариации последовательно снижается в популяциях обоих ландшафтов и обоих видов.

Такое двоякое поведение коэффициентов вариации в зависимости от численности популяций объясняется, по-видимому, тем, что во время паводка, когда большая часть насекомых, особенно успевших выйти из зимней диапаузы, просто смывается в реку, морфометрические признаки унифицируются и сохраняются особи с определенным габитусом, наиболее приспособленным к данным условиям.

Межгодовой сравнительный анализ нормированных отклонений метрических признаков от условной видовой средней показал, что в годы высокого паводка размер жуков в популяциях *C. estreicheri* увеличивается, то есть во время высокой воды сохраняются особи с более массивным телом, имеющие возможность с осени зарыться на достаточную глубину. У *P. melanarius* это явление выражено в меньшей степени. Это, по-видимому, объясняется экологией размножения этого вида: большая часть популяции выходит из зимней диапаузы позже или в силу мультивариантности размножения сохраняется в стадии личинки в почве.

Под влиянием паводков в пойменных популяциях обоих видов падает доля самок. В островных – соотношение полов, как

правило, сохраняется близким 1:1, плодовитость самок выше, а доля прохолоставших – ниже, чем в популяциях соответствующего вида в пойме. Такое различие объясняется скорее не усиленным потоком миграции самцов в пойменные популяции после спада воды, а большей выраженностью действия неизбирательной элиминации на острове, приводящей к повышению плодовитости в островных популяциях жужелиц (Шмальгаузен, 1982).

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ В ДАГЕСТАНСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ ДИКОРАСТУЩЕЙ АЛЫЧИ (*Prunus divaricata* Led.)

Гриценко Л.А., Гриценко В.В.
Московская сельскохозяйственная академия им. К.А.Тимирязева
127550, Москва, ул. Тимирязевская, 49

Как и многие древесные растения, алыча способна к образованию различных форм и представляет собой интересный объект для изучения генезиса и изменчивости жизненных форм.

Во всех дагестанских популяциях дикорастущей алычи встречаются 3 жизненные формы: куст, одноствольное дерево и многоствольное дерево. В оптимальных для алычи предгорных местообитаниях преобладают древовидные формы, а у верхней границы распространения, в экстремальных горных местообитаниях более массовой становится кустовидная форма.

Наряду с потомством семенного размножения – одиночными особями, алыча за счет корневых отпрысков образует естественные клоны – куртины. Большинство куртин представлено всеми тремя жизненными формами, что указывает на потенциальную способность развития любого генотипа в каждую из форм. Кустовидная форма сильнее преобладает в куртинах, нежели среди одиночных особей и, следовательно, чаще образуется при вегетативном размножении алычи. Доля плодоносящих особей значительно выше среди зрелых растений древовидной формы, нежели кустовидной.

Судьба определенной особи алычи – развитие той или иной жизненной формы – зависит от первоначальной структуры побеговой системы молодых растений и степени повреждения верхушек лидерных побегов. При преимущественно базальном расположении ростовых побегов и сильном повреждении первичной лидерной оси развивается куст; при тенденции к апикальному доминированию и сохранении лидерной оси развива-

ется одноствольное дерево; при раннем повреждении лидерной оси и апикальном доминировании боковых побегов образуется многоствольное дерево.

В структуре побега алычи при наличии определенной общей последовательности разных типов побегов на лидерной оси проявляется значительная изменчивость и мозаичность. Анализ изменчивости побегов проведен у 4-5-летних сеянцев алычи, полученных из посемейно собранных семян в 8 эколого-географически различных популяциях Дагестана и выращенных на опытном участке Горного ботанического сада Дагестанского филиала РАН (Гунибское плато).

Структура побегов в значительной степени определяется генотипически. При отсутствии заметных различий между популяциями из разных регионов, в пределах каждой из них по большинству параметров обнаружена существенная межсемейная изменчивость.

Сильное влияние на развитие жизненных форм оказывают погодно-климатические условия, в частности, вызывая отмерзание верхушечных почек с дальнейшим перераспределением структуры побега. Это модифицирующее влияние, очевидно, взаимодействует с генотипической изменчивостью особей по морозостойкости и способности к регенерации. Следует также учитывать существенную, но преимущественно неселективную роль механических повреждений побегов животными и человеком.

Еще одним фактором в развитии жизненных форм является паратипическая изменчивость побегов в пределах особей, обусловленная спонтанной лабильностью онтогенеза.

Таким образом, при потенциальной возможности каждого генотипа, в зависимости от условий, развиваться в любую жизненную форму вероятность конкретной реализации связана с наследственно обусловленной побеговой архитектурой. Развитие жизненной формы алычи – результат сложного генетико-средового взаимодействия.

Изменчивость жизненных форм алычи оценивалась путем учета различных признаков вегетативной и генеративной сферы у растений Гунибской горной популяции. Сравнение по количественным признакам листа показало, что при естественных размерных различиях средних значений между древовидными и кустовидной формами у них сохраняется поразительное сходство эколого-генетической структуры изменчивости, вклада различных факторов в общую фенотипическую изменчивость. Не обнаружено значительных различий между формами по изменчивости окраски и количественных признаков плода. Эти

обстоятельства не позволяют расценивать жизненные формы алычи как дифференцированные подвиды, расы или экотипы.

Жизненные формы дикорастущей алычи можно рассматривать как носителей разных адаптивных стратегий вида. Кустовидная форма более рассчитана на выживание и вегетативное воспроизведение в экстремальных условиях, тогда как древовидные формы успешнее осуществляют семенное размножение в условиях оптимума. Сохранение тесной взаимосвязи и взаимопереходов между жизненными формами – главный механизм экологической пластичности алычи в гетерогенных условиях горного Дагестана.

ПОКАЗАТЕЛИ ВОДНОГО РЕЖИМА В ОНТОГЕНЕЗЕ ЖЕЛТУШНИКА ЛЕВКОЙНОГО В ПОПУЛЯЦИОННЫХ ЛОКУСАХ РАЗНОЙ ПЛОТНОСТИ

Грошева Н.П., Виноградова М.Ю.
Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1, botanica@marsu.ru

В работе изучались некоторые показатели водного обмена у желтушника левкойного (*Erysimum cneiranthoides* L.) в онтогенезе в популяционных локусах разной плотности. Наблюдения за развитием растений проводились на опытных делянках, расположенных на агробиостанции университета в разных онтогенетических состояниях при различной плотности посадки: 3×3 (см); 7×7 (см); 13×13 (см). Полевые опыты проводились в трехкратной повторности. Различные фракции воды определялись по методу А.Ф.Маринчик (1957), интенсивность транспирации при помощи торзионных весов (по Л.А.Иванову, 1950).

Исследования показали, что переход растений из одного возрастного состояния в другое характеризуется разными показателями водного режима. У желтушника левкойного большей оводненностью отличались растения на начальных этапах онтогенеза (проростки, ювенильные растения).

Далее в ходе онтогенеза содержание общей воды снижается, что, по-видимому, связано с уменьшением водопоглощающих и водоудерживающих свойств биоколлоидов цитоплазмы клеток растений. Что же касается определения фракционного состава воды, то, как показали исследования, в процессе онтогенетического развития желтушника левкойного содержание свободной воды увеличивается и достигает максимума у генеративных растений. Это не случайно, так как в этот период он-

тогенеза обменные процессы протекают наиболее интенсивно. Содержание связанной воды, которая, как известно, определяет стабильность биоколлоидов цитоплазмы, напротив снижается.

Отношение связанной воды к свободной является важным показателем, характеризующим водный режим растений. Как показали исследования, в ходе онтогенеза происходит уменьшение отношения связанной воды к свободной: у средневозрастных генеративных растений оно в 6,35 раза ниже по сравнению с проростками.

Следующий важный показатель водного режима – интенсивность транспирации, который, по мнению ряда исследователей, рассматривается как процесс, участвующий в поддержании оводненности растений на уровне, необходимом для их нормального развития. Исследования показали, что большей интенсивности транспирации соответствует и большее содержание свободной воды в листьях. Максимальная интенсивность транспирации отмечена у молодых генеративных растений. У растений желтушника левкойного в этом онтогенетическом состоянии наблюдается и максимальная оводненность тканей. Уменьшение интенсивности транспирации с возрастом растений объясняется снижением общей оводненности тканей растительного организма.

Определение ассимилирующей поверхности листьев желтушника левкойного показало, что наибольшая ассимилирующая поверхность отмечена у растений в средневозрастном генеративном состоянии.

Итак, каждое онтогенетическое состояние исследуемых нами растений желтушника левкойного характеризуется соответствующими физиологическими особенностями.

Однако физиологические характеристики изменяются не только в ходе онтогенеза, но и в зависимости от плотности посадки. Установлено, что редкопосаженные растения желтушника левкойного характеризуются высоким содержанием общей и свободной воды, низким содержанием связанной воды, значительной интенсивностью транспирации и большей ассимилирующей поверхностью.

Наиболее оптимальной из изученных нами плотностей посадок для продуктивности желтушника левкойного являлась плотность – 13×13 (см).

Внутривидовая конкуренция (загущенный посев) стимулирует образование малопродуктивных форм растений. Слабая внутривидовая конкуренция (разреженный посев) способствует доминированию продуктивных форм растений желтушника левкойного.

Следовательно, изменение метаболической приспособленности к условиям произрастания в онтогенезе желтушника левкойного обеспечило популяциям этого вида достаточно высокую продуктивность в разреженных посадках.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ «Пространственно-временная организация природных популяций растений» № 98-04-49294.

Иванов Л.А., Силина А.А., Цельникер Ю.Л. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях //Ботанический журнал. 1950. – Т.35. – №2. – С.4. – *Маринчик А.Ф.* Особенности физиологических процессов в связи с состоянием воды в листьях и продуктивностью сортов сахарной свеклы //Биологические основы органического земледелия. – М.: АН СССР, 1957. – С.50.

ОСОБЕННОСТИ ДЫХАНИЯ СЕМЯН *Rhodiola rosea* L. С РАЗНЫМ ТИПОМ ПОКОЯ

Далькэ И.В., Фролов Ю.М.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

Необходимость сохранения и восстановления генетических ресурсов редких исчезающих видов растений стала весьма актуальна в связи с принятой в 1992 г. Международной конвенцией по сохранению биологического разнообразия. В «Стратегию по охране растений...» включены рекомендации по организации банков семян. Для длительного сохранения семян дикорастущих видов Международным советом ботанических садов по охране растений предложено три температурных режима: низкие положительные температуры (+5 °С), неглубокое замораживание (до −20 °С) и криоконсервация (-196 °С). Для изучения возможности длительного хранения проведено сравнительное изучение интенсивности дыхания (ИД) семян *Rhodiola rosea* L. Материал был собран из естественных местообитаний на Печорском Урале в разные по погодным условиям годы: в 1985 г. в окрестностях г.Воркуты (образец 1), на Печорском Урале – Николай Шор в 1997 г. (образец 2) и в 1991 г. (образец 3). Определение интенсивности дыхания проводили в 1998 г. манометрическим методом по поглощению кислорода при температуре 25 °С. Семена собирали с побегов второй генерации, отрастание которых происходило в июле, а плодоношение в августе-сентябре. Под воздействием пониженных температур семена, находясь на материнском растении, переходили в состояние покоя. Тип покоя определяется этапом органогенеза семени, на котором происхо-

дит воздействие температурного фактора. Если воздействие произошло на XII этапе органогенеза, когда накопление запасных питательных веществ уже заканчивается, то они переходят в состояние физического покоя, обусловленного водонепроницаемостью семенных покровов. Интенсивность дыхания семян *Rhodiola rosea* L с физическим типом покоя составляет около 370 мкл O_2/г семян в сутки (образец 2), что эквивалентно затратам 0,4 мг глюкозы/г семян в сутки при температуре 25 °С. При 5 °С затраты дыхательного субстрата будут в 3-4 раза ниже. Учитывая, что запас питательных веществ, составляет до 35% от массы семян, их срок хранения при пониженных температурах может быть более 10 лет. Латентный этап растягивается в зависимости от количества раз воздействия пониженных температур от 1 до 25 лет.

Если многократное воздействие температурного фактора произошло на X-XI этапах органогенеза, когда налив еще не закончился и выполненность семян составляет 0,4-0,8, то семена переходят в состояние комбинированного покоя, обусловленного недоразвитием зародыша и газо-водонепроницаемостью покровов. Такие семена (образец 2) не отличались по интенсивности дыхания от семян, находящихся в состоянии физического покоя. Латентный период семян с комбинированным покоем длится 5-15 лет и к его окончанию запас питательных веществ сильно снижается. В результате потомство, появляющееся из этих семян, характеризуется замедленным типом роста и развития. Семена, сформировавшиеся в благоприятных погодных условиях, приобретают способность к прорастанию, находясь еще на материнском растении, то есть не имеют покоя. Их дыхание составляло около 660 мкл O_2/г семян в сутки, что эквивалентно затратам 0,9 мг глюкозы/г семян в сутки (при 25єС). Такая интенсивность затрат субстрата приводит к быстрому расходу запасных веществ и потере способности к прорастанию уже на третьем-пятом году жизни (образец 3) при низких температурах. Таким образом, на способность семян к прорастанию и их физиологическую активность влияло воздействие температурного фактора на определенном этапе.

По-видимому, на длительное хранение при низких положительных температурах (+5 °С) лучше всего закладывать семена с побегов второй генерации, многократно подвергнутых воздействию пониженных температур на XII этапе органогенеза и находящихся в состоянии физического покоя. Они сохраняют жизнеспособность в течение 10-25 лет.

О ПОПУЛЯЦИОННОЙ АГРЕССИИ АМБРОЗИИ МНОГОЛЕТНЕЙ

Димитриев А.В.
Государственный природный заповедник «Присурский»

Биологическим загрязнителем естественных пойменных биогеоценозов малой р.Бува, которая протекает по территории Чувашской Республики и Республики Татарстан, на протяжении более десяти лет выступает карантинный сорняк *A. psilostachya* DC. (Димитриев, 1995). По моим оценкам, амброзия многолетняя произрастает здесь с 1987-1989 гг. Местопроизрастание его обследовалось в 1993, 1995 и 1999 гг. Предварительное сообщение по 1993 и частично по 1995 годам обследования опубликовано (Димитриев, 1995).

A. psilostachya более влаголюбивый вид в трибе Амброзиевых. Поэтому чаще встречается во влажных местообитаниях. В бывшем СССР она была распространена в Башкортостане, Волгоградской, Куйбышевской, Оренбургской, Саратовской областях, Краснодарском и Ставропольском краях (Инструкции..., 1974; Головин, Плаксина, 1992).

В июне 1993 года вегетирующие и находящиеся в начальной стадии бутанизации растения *A. psilostachya* впервые нами обнаружены в большом количестве на каменистых и илистых отмелях в пойме ручья, протекающего через деревни Янгильдино и Семенчино Козловского района Чувашской Республики. Эти деревни располагаются в 3 км от железнодорожной станции Тюрлема, где имеется хлебоприемный пункт.

Впоследствии она обнаружена на всем протяжении этого ручья, начиная практически от истоков и до впадения ее в реки Бува и Свияга. Здесь она занимает все свободные местообитания, обеспеченные достаточным количеством влаги (каменистые, песчаные, илистые отмели, разреженные пойменные луга, места, выбитые скотом и нарушенные транспортом). Это растение произрастает в обилии и местами образует одновидовые заросли или с другими пойменными видами – растительные ассоциации. Растение активно занимает экологические ниши пойменных лугов и оголенных участков. Это новый тип растительности, который в этих местах до сих пор не был описан. Очевидно, это новый российско-американский тип растительности и для России.

Местами население скашивает амброзию на сено, не подозревая, что это карантинный сорняк и аллерген. Молодые побеги

этого растения съедает скот, что стимулирует образование дополнительных стеблей и ветвей. От устья впадения этого ручья в реку Бува вверх по ее течению экземпляры амброзии в 1995 году далее 50 метров не были обнаружены. 19.06.1999 при обследовании места впадения ручья из д.Семенчино в р. Бува обнаружено, что заросли амброзии по р.Бува против течения реки поднялись уже более, чем на 100 метров. За 4 года продвижение зарослей этого растения против течения составило более 50 метров, соответственно средняя скорость продвижения против речения реки равна 12-13 метров в год.

Результаты обследования лугов и посевов, прилегающих участков к реке и более отдаленных участков около д.Масловка, Янгильдино, Семенчино, Чиршсирма, Буинск в 1995 и 1999 годах показали, что на них заросли амброзии многолетней еще не были отмечены. Это дало возможность предположить, что амброзия многолетняя распространяется исключительно с талыми и ливневыми водами вниз по пойме реки и занимает все свободные, нарушенные местообитания, обеспеченные достаточным количеством влаги.

16.10.1993 река Бува обследована на всем протяжении (Республика Татарстан и Республика Чувашия) и установлено, что заросли этого растения тянутся вниз по течению вплоть до впадения ее в реку Свияга, образуя местами довольно большие по площади заросли. По примерным оценкам заросли этого растения в бассейне р.Бува к осени 1993 г. занимали не менее 700-800 га. В Республике Татарстан ближе к устью р.Бува заросли амброзии многолетней выходят на пойменные луга, образуя там круглые и элипсообразные пятна диаметром по 5-20 метров. Кроме них, на лугах и пастбищах имеются беспорядочно разбросанные отдельные пятна, где произрастает по 2-50 экземпляров.

По обследованиям 1999 и 1995 годов заросли амброзии многолетней занимают больше пойменных угодий, чем это было в 1993 году. В 1999 году амброзия в пойме р.Бува заняла прочные позиции и вписалась в естественные биогеоценозы, многие отдельные группировки слились, и образовались обширные заросли. В настоящее время по примерным подсчетам она занимаеет не менее 1 тыс. га.

16.10.1993 средняя высота растений составляло 40-50 см, отдельные экземпляры доходили до 70 см. Заросли на 70% повреждены заморозками, но среди них есть отдельные зеленые экземпляры, произрастающие ближе к реке, способные ассимилировать. Река сохраняет это растение летом во время жары

и осенью во время ранних и поздних заморозков, что способствует выживанию и приспособлению к местным условиям. Растения, удаленные от реки, в большинстве повреждены заморзками. Не поврежденные заморозками растения могут принести обильный урожай семян. Установлено, что там, где в водоохранной зоне реки растут деревья и кустарники, амброзия многолетняя не произрастает.

Можно предположить, что амброзия многолетняя успешно натурализуется в эксплуатируемых и деградированных поймах и долинах малых рек Среднего Поволжья, если не предпринять срочные карантинные меры.

ВЛИЯНИЕ РЕЛЬЕФА МЕСТНОСТИ НА ВОЗРАСТНУЮ СТРУКТУРУ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЛИПЫ СЕРДЦЕВИДНОЙ (*Tilia cordata* Mill.) В ЛЕСНОЙ КАТЕНЕ РЕКИ КУЯРКИ

Дорогова Ю.А.
Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1, botanica@marsu.ru

Одной из важных характеристик популяции является ее возрастная структура. Цель исследования – изучение особенностей возрастной структуры ценопопуляций (ЦП) липы сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.) в различных экотопах. Работа проводилась летом 1998-1999 гг. в катене бассейна малой реки Куярки Медведевского района Республики Марий Эл. В изученных местообитаниях исследовалась возрастная структура ЦП *Tilia cordata* Mill. в 5 экотопах: 1 – прирусловый участок поймы, 2 – относительно выровненный по рельефу участок водораздела катены, 3 – участок водораздела с волнистым рельефом: чередованием небольших понижений и повышений, 4 -понижение водораздела, занятое верховым болото, 5 – самый высокий участок водораздела лесной катены.

Вычисляли коэффициент возрастности (Уранов, 1975), индексы восстановления и замещения (Жукова, 1987).

Все исследованные ЦП липы сердцевидной являются молодыми, с коэффициентом возрастности 0,12-0,18, неполночленными. Отсутствие проростков в двух экотопах – первом и втором, вероятно, связано с их ранним отмиранием или отсутствием семенного размножения в данных местообитаниях. На всем протяжении ареала липа сердцевидная возобновляется, в основном, вегетативно (Диагнозы и ключи..., 1989). В изученных экотопах встречается сравнительно мало старых генеративных

(1,06-2,71%) и сенильных особей (0,34%), что явилось следствием санитарных (выборочных) рубок, которые проводились в 1980-х гг.

Возрастной спектр ЦП липы сердцевидной в первом экотопе имеет максимум на группе имматурных особей, на долю которых приходится 32,35%. Здесь не были встречены проростки, старые генеративные и сенильные особи. Коэффициент возрастности данной ЦП составляет 0,18; индексы восстановления и замещения одинаковы – 1,62.

Во втором и пятом экотопах ЦП *T. cordata* имеют максимум на молодых генеративных растениях (72,18% и 40,42%). В возрастных спектрах отсутствуют только сенильные особи. Коэффициенты возрастности для данных ЦП не различаются (0,18); индексы восстановления и замещения равны – 1,47 и 0,96.

Возрастные спектры ЦП липы серцевидной в третьем и четвертом экотопах имеют максимум на группе ювенильных особей – 29,49% и 74% соответственно. На болоте не были встречены проростки, зрелые генеративные, старые генеративные и сенильные растения. Коэффициенты возрастности равны 0,16 и 0,12; индексы восстановления (1,78 и 9,9) и индексы замещения (1,76 и 9,9) довольно высокие.

Распределение возрастных групп *T. cordata* по экотопам лесной катены не случайно (χ^2=643,75, P<<0,001): рельеф лесной катены оказывает влияние на распространение особей липы сердцевидной.

У липы сердцевидной с возрастом увеличивается число нежизнеспособных семян: от 37,4% у 30-летних деревьев до 63,8% у 180-летних и 97,5% у 250-летних деревьев (Диагнозы и ключи..., 1989).

По всей видимости, для ювенильных особей наиболее благоприятны постоянно увлажненные местообитания – их максимум по катене приходится на болото (74%), но до генеративного периода они здесь практически не доживают.

Имматурные растения липы сердцевидной встречаются в достаточном количестве на всех пяти экотопах, различных по рельефу.

Виргинильные особи преобладают в прирусловой части поймы (23,5%) и на относительно выровненном участке водораздела лесной катены (17,8). Их небольшое количество отмечено для третьего, четвертого и пятого экотопов (от 4 до 8,8%).

Как показали наши наблюдения, молодые генеративные растения лучше развиваются на возвышенных и относительно сухих участках водораздела, что соответствует пятому экотопу (40,4%).

По всей исследованной территории лесной катены наблюдается активное вегетативное возобновление липы сердцевидной при отсутствии семенного размножения.

Таким образом, характер рельефа исследованной лесной катены оказывает влияние на распределение ЦП *T. cordata*.

Выражаю благодарность научным руководителям проф. Л.А.Жуковой, проф. Л.Б.Заугольновой., а также Л.В.Прокопьевой за помощь в подготовке этой публикации.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (N 98-04-49294).

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. – М.: Прометей, 1989. – 105 с. – *Жукова Л.А.* Динамика ценопопуляций луговых растений //Динамика ценопопуляций травянистых растений – Киев: Наукова Думка, 1987. – С.9-19. – *Уранов А.А.* Возрастной состав ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов //Биол. науки, 197, №2. – С.7-34.

РОЛЬ СЛУЧАЙНОЙ ЭЛИМИНАЦИИ В СТАБИЛИЗАЦИИ ОНТОГЕНЕЗА

Егоров Ю.Е.

Институт экологии природных систем АН Республики Татарстан
420087, Казань, ул. Даурская, 28

Эволюционное значение случайной элиминации до сих пор недостаточно ясно, хотя этот вопрос неоднократно обсуждался (Шмальгаузен, 1940, 1969; Шварц, 1969; Серебровский, 1973 и др.)

Нами было показано (Егоров, 1975), что случайная элиминация играет важную роль в эволюции и стабилизации онтогенеза в целом, а также любых фенотипических признаков, распределение которых в вариационном ряду близко к нормальному. Выдвинутые соображения иллюстрируются простейшими расчетами на модельной популяции, за основу которой взяты эмпирические параметры (среднее арифметическое, среднее квадратическое отклонение, коэффициент вариации) веса тела, вычисленные путем статистической обработки 372 взрослых самцов лесной мыши. Средний вес тела в этой популяции равен 21,7 г, среднее квадратическое отклонение – 2,84 г, коэффициент вариации – 13,1%. Анализ показал, что это эмпирическое распределение соответствует теоретическому. Численность модельной популяции ради упрощения расчетов принималась равной 100 особям, т.е. в качестве модельной популяции использовались частоты в процентном выражении. Из этой «популя-

ции» изымались рандомизованные выборки в количестве 10, 20 и 50 особей, имитирующие различную интенсивность случайной элиминации. Всего было проведено 300 опытов (изъятий) – по 100 на каждый вариант интенсивности элиминации.

Результаты опыта показали, что вероятность полного устранения класса зависит от его численности (частоты): чем малочисленнее данный класс (фенотип), тем больше вероятность его полного уничтожения. Поскольку при нормальном распределении самыми малочисленными являются крайние варианты, вероятность их полного «выпадения» из популяции наибольшая, несмотря на то, что в среднем вероятность гибели каждой особи одинакова. Средние, наиболее многочисленные классы имеют максимальную вероятность сохраниться в популяции и, следовательно, «внести вклад» в генофонд следующего поколения.

Эволюционное значение отмеченного явления заключается в том, что весь путь онтогенеза, ведущий к формированию «средних» особей, оказывается более выгодным, чем онтогенез, ведущий к формированию отклоняющихся фенотипов. Все крайние варианты, возникающие в популяции как вследствие изменений генотипа (мутаций, новых комбинаций генов и т.д.), так и вследствие резких модификационных сдвигов, элиминируются в первую очередь просто в силу вероятностно-статистических закономерностей. Из этого следует, что эволюционная роль случайной элиминации аналогична действию стабилизирующего отбора.

Егоров Ю.Е. Стабилизирующий эффект случайной элиминации. – Журнал общ. биологии, 1975. – Т.36. – № 2. – С.220-226. – *Серебровский А.С.* Некоторые проблемы органической эволюции. – М.: Наука, 1973. – 168 с. – *Шварц С.С.* Эволюционная экология животных. – Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1969, вып. 65. 198 с. – *Шмальгаузен И.И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. – М.: Изд-во АН СССР, 1940. – 230 с. – *Шмальгаузен И.И.* Проблемы дарвинизма. – Л.: Наука, 1969. – 493 с.

ОЦЕНКА СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ (*Lacerta agilis* L.) ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Жданова Н.П.

Институт биологии развития им. Н.К.Кольцова РАН
117808, Москва, ул. Вавилова, 26, anzuz@glasnet.ru

Цель работы – оценка стабильности развития в природных популяциях из разных частей ареала. В качестве объекта исследования была выбрана прыткая ящерица – широко распространенный вид, интенсивно изучавшийся ранее в других ас-

пектах. В результате был накоплен значительный коллекционный материал, собранный лабораторией постнатального онтогенеза ИБР РАН и в настоящее время хранящийся в Зоомузее МГУ. Материалом для настоящей работы послужили как эти сборы, так и оригинальные сборы автора. На данном этапе был проанализирован материал из 11 географических точек европейской части ареала вида на территории России.

Объем выборки составлял 20 взрослых особей. Поскольку половых различий по величине использованного показателя не выявлено – использовали суммарные выборки. Для анализа взали 13 билатеральных нескоррелированных между собой признаков фолидоза: число задненосовых и переднескуловых щитков; число предглазничных щитков; число верхнегубных щитков до подглазничного; число верхнегубных щитков после подглазничного; число нижнегубных щитков; число нижнечелюстных щитков; число надглазничных щитков; число верхнересничных щитков; число зернышек между верхнересничными и надглазничными щитками; число нижнересничных щитков; число глазнично-височных щитков; число верхневисочных щитков; число бедренных пор.

Стабильность развития оценивалась по величине флуктуирующей асимметрии (незначительные ненаправленные отклонения от совершенной билатеральной симметрии). Использовался интегральный показатель – средняя частота асимметричного проявления на признак. Для этого подсчитывались величина признаков на левой и правой сторонах тела, для каждой особи подсчитывалось число асимметричных признаков, из 13 учитывавшихся, эта величина делилась на общее число проанализированных признаков. Для выборки вычислялось среднее значение и стандартная ошибка этого показателя. Чем выше этот показатель, тем ниже стабильность развития. Величина показателя ранжировалась по 5-балльной шкале. Для выявления статистически значимых различий между выборками использовали t-критерий Стьюдента.

Оказалось, что в большинстве исследованных выборок (выборки 1-6 из Ростовской, Волгоградской, Воронежской, Саратовской, Пензенской и Нижегородской областей соответственно), несмотря на их географическую удаленность, обнаружена высокая стабильность развития – фоновый уровень флуктуирующей асимметрии (до 0,22-1 балл).

При сравнении других выборок выявлена тенденция к снижению стабильности развития в северном направлении (выборки 7-11 из Республики Марий Эл, Нижегородской, Кировской,

Вологодской и Ленинградской областей соответственно). В крайней северной выборке (Ленинградская обл.) стабильность развития минимальна (различия с фоновым уровнем статистически значимы, 0,38-5 балл).

Градиент изменения стабильности развития нарушается в выборке 7 (ж/д станция Шеманиха, Нижегородская обл.), что связано, вероятно, с антропогенным воздействием (при значимом отличии от фонового уровня, 0,32-4 балл).

Проведенный анализ свидетельствует о том, что многие популяции вида характеризуются высокой стабильностью развития, нарушающейся при неблагоприятных условиях естественной и антропогенной природы.

Планируется дальнейшее развитие исследований и в других частях ареала.

ЯВЛЯЕТСЯ ЛИ АВТОМОБИЛЬНОЕ ШОССЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИМ БАРЬЕРОМ ДЛЯ ГЕРПЕТОБИОНТОВ?

Жеребцов А.К., Гринько Р.А.

Институт экологии природных систем АН Республики Татарстан
420087, Казань, Даурская, 28, grinko@iens.kcn.ru

Изучение влияния автотранспорта на биоту экосистем имеет большое значение в разработке природоохранных мероприятий.

Цель работы – выяснить, является ли шоссе, проходящее через лесную часть Раифского участка Волжско-Камского заповедника, экологическим барьером для герпетобионтов, и провести сравнительные исследования по морфометрическим и репродуктивным параметрам в популяциях жужелиц, обитающих по разные стороны шоссе.

Материал собирался в 1998-1999 гг. ловушками Барбера в однотипных биоценозах на расстоянии 30 м от шоссе с каждой стороны. Проводили анализ структуры населения сообществ жужелиц, представителей доминирующих видов дифференцировали по полу, проводили обмер тела по 6 линейным признакам, затем вскрывали самок для оценки плодовитости. На предмет популяционных параметров было проанализировано в общей сложности 650 особей, принадлежащих 6 видам из семейства жужелиц (Coleoptera, Carabidae).

Анализ данных приводит к выводу, что в структуре населения герпетобионтов, обитающих в однотипных биоценозах по

разные стороны шоссе, нет серьезных различий. Об этом свидетельствуют:

1. Статистически недостоверные различия в показателях разнообразия и выровненности по Шеннону.

2. Сходные показатели устойчивости биоценозов по Мордковичу.

3. Высокие коэффициенты видового, количественного и биоценотического сходства сравниваемых биоценозов – 64,4, 85,9 и 54,9% соответственно.

4. Сходный набор и структура по индексации доминирования.

5. Сходные структуры жужелиц по размерному составу и типу размножения.

В качестве популяционных параметров изучались изменчивость морфометрических характеристик, половая структура, репродуктивное состояние и плодовитость самок.

Сравнение данных по 6 видам жужелиц, отловленных по каждую из сторон шоссе в 1998 и 1999 г., не показывает закономерных направленных изменений, свойственных всем видам; у *Carabus hortensis.* L. с левой стороны нет изменений, с правой – жук несколько увеличился на фоне повышения коэффициента вариации признаков; у *C. arcensis* Hbst. и *C.cancellatus* Ill. с левой стороны шоссе и *C.granulatus* L. и *Pterostychus niger* Schall. с правой стороны дороги жук увеличился в размерах при неизменной вариабельности признаков. В популяциях *P.melanarius* J. по обеим сторонам шоссе изменений по мерным признакам нет, но вариабельность признаков увеличилась. Сравнение выборок одного и того же вида жужелиц, но отловленных по разные стороны шоссе в 1999 г., так же как в 1998 г., не дает картины значительных различий, хотя вариабельность признаков, как правило, выше с левой стороны. Соотношение полов дает устойчивую картину сдвига в сторону преобладания самцов с левой стороны шоссе (кроме популяции *C.hortensis*).

В популяциях всех обследованных видов, несмотря на некоторые различия в числе отловленных самок с левой и правой сторон шоссе, по таким параметрам, как число самок с яйцами и средняя плодовитость на самку, достоверных отличий не обнаружено. Однако, если рассмотреть тенденцию изменения этих параметров у отдельных видов жужелиц, можно видеть, что в популяциях *C.granulatus* и *C.hortensis*, обитающих с левой стороны шоссе, число плодовитых самок ниже, чем с правой. В популяциях *P.niger* – обратная картина. Средняя плодовитость в пересчете на фертильных самок выше в популяциях

C.granulatus и *C.cancellatus*, обитающих с левой стороны шоссе, чем с правой.

Заключая анализ морфометрической изменчивости и репродуктивных параметров в популяциях 6 видов жужелиц, обитающих по разные стороны шоссе, можно отметить, что отсутствие стабильных направленных различий по этим параметрам может объясняться несколькими причинами:

– шоссе не является барьером для карабид и не нарушает панмиксии в исследованных популяциях;

– существованием у насекомых наряду с географической (клинальной) изменчивостью пространственной изменчивости в отдельно взятой популяции (Аникин, 1998).

– разницей в структуре сообществ карабид: предварительные исследования в этом плане показали, что в характере доминирования некоторых видов, а значит и в степени конкурентной борьбы в исследованных популяциях могут наблюдаться определенные различия.

ЭКОЛОГО-ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *Taraxacum officinale* s.l. В УСЛОВИЯХ ТОКСИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ

Жуйкова Т.В.

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202,
Zhuikova@ipae.uran.ru

Настоящая работа является частью комплексного исследования устойчивости ценопопуляций одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* s.l.) (Определитель..., 1994) к токсическому стрессу. Цель работы: изучение эколого-демографической структуры ценопопуляций *T. officinale* s.l., произрастающих в градиенте токсического загрязнения почв тяжелыми металлами.

Исследования эколого-демографической структуры ценопопуляции *T. officinale* s.l. проводили в полевые сезоны 1996-1998 гг. на Среднем Урале в районе крупного промышленного центра (г.Нижний Тагил). Изучено семь ценопопуляций, произрастающих в зонах с различным содержанием тяжелых металлов в почвах. Сообщества характеризовались сходным видовым составом растительности: злаково-разнотравные и разнотравно-

злаковые сообщества с доминированием сорных видов – *T.officinale* s.l., лютика ползучего (*Ranunculus repens* L.), овсянницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.), мятлика однолетнего (*Poa annua* L.), мятлика лугового (*P.pratensis* L.), ромашки непахучей (*Matricaria matricariodes* (Less.) Porter. ex.) и представителей сем. Fabaceae.

Объектом исследования были ценопопуляции *T.officinale* s.l. – семейство Asteraceae Dumort. (Compositae Giseke), род *Taraxacum* Wigg. (Флора..., 1964). *T.officinale* s.l. – многолетний стержнекорневой факультативно корнеотпрысковый поликарпик с симподиальной системой вегетативных побегов (Ермакова, 1990). Возрастной состав ценопопуляции определяли по общепринятым методикам (Изучение...,1986). При проведении периодизации онтогенеза одуванчика руководствовались концепцией дискретного описания онтогенеза для высших растений Т.А.Работнова (1950), дополненной А.А.Урановым (1975). Выделение онтогенетических состояний *T.officinale* s.l. основывалось на диагнозах и ключах, разработанных И.М.Ермаковой (1983, 1990).

Эколого-демографическая структура ценопопуляций. Ценопопуляции *T.officinale* s.l. в градиенте техногенной нагрузки на протяжении всего периода исследования отнесены к нормальным с полночленным возрастным спектром. В условиях низкого загрязнения они находятся в дефинитивном состоянии. Подрост преобладает над репродуктивной и состарившейся частью. На долю прегенеративной фракции приходится от 71,4 до 78,9%. Ценопопуляции максимально загрязненных участков характеризуются динамичной сменой возрастного состава в течении трех сезонов. В 1996 г. – импактная ценопопуляция старая нормальная, возрастной спектр двувершинный, максимум на группе старых генеративных особей и локальный максимум на виргинильной фракции. В 1997 г. – молодая нормальная с максимумом на группе ювенильных особей. Возрастной спектр 1998 г. левосторонний с максимумом на прегенеративной группе.

Характеристика численности популяции. Плотность особей на исследуемых участках варьирует в широких пределах в пространстве и во времени, однако, различия этого показателя не достоверны. По нашим наблюдениям, изменение плотности связано с резким колебанием численности подроста и молодых генеративных растений. Численность средневозрастных и старых генеративных растений варьирует незначительно и поддерживается на достаточно высоком уровне.

Характеристика эколого-демографических индексов. В качестве интегральной характеристики возрастной структуры ценопопуляций был использован индекс возрастности Δ. Для нормирования данных проводили преобразование 2 $\arcsin\sqrt{p}$ (где p – частота). В период с 1996 по 1998 гг. возрастность фоновой и буферных ценопопуляций существенно не изменяется, хотя отмечена тенденция к уменьшению индекса возрастности. Показано значительное уменьшение индекса в течение трех сезонов на импактном участке. Высокий индекс возрастности в первый год исследования может быть обусловлен преобладанием в ценопопуляциях особей, находящихся в состоянии g_3 и ss. Достоверное снижение ($P<0,01$) индекса в последующие два года обусловлено возрастанием численности подроста и, как следствие, сменой старой ценопопуляции молодой нормальной. Индекс восстановления фоновой и буферных ценопопуляций в период 1996-1998 гг. остается постоянным, что обусловлено достаточно стабильным соотношением доли прегенеративных и генеративных особей на этих участках. Индекс восстановления импактной ценопопуляции в 1997-1998 гг. возрастает по сравнению с 1996 г., что является следствием увеличения доли прегенеративной фракции (45,5, 68,1, 76,3 % в соответствующие годы), доля взрослых особей уменьшается. Индекс старения фоновой и буферной ценопопуляции в течении трех сезонов изменяется незначительно. У импактной ценопопуляций индекс старения достоверно выше в 1996 г. ($P<0,05$), чем в последующие годы. Изменение индекса старения на исследуемом участке обусловлено снижением доли старых особей и увеличением молодой фракции в период с 1996 по 1998 гг.

Исследования показали, что ценопопуляции *T.officinale* s.l., произрастающие в условиях низкого загрязнения почв тяжелыми металлами, могут оставаться неизменными в течение длительного периода времени и составлять устойчивую основу фитоценоза. При сложившихся условиях эти ценопопуляции, вероятно, достигли уравновешенного, стабильного состояния и являются дефинитивными. Ценопопуляции максимально загрязненных участков являются сукцессивными, с относительно быстро меняющимся возрастным спектром. Влияние химического стресса на наиболее загрязненных участках проявляется, главным образом, в резком колебании численности растений прегенеративной фракции. Численность генеративной группы достаточно постоянна и высока, что обуславливает благополучие ценопопуляции в условиях токсического воздействия.

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА И ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ КОРОТКОКОРНЕВИЩНЫХ РАСТЕНИЙ

Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Закамская Е.С., Османова Г.О., Прищепенкова Н.В., Головенкина И.А.
Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1, botanica@marsu.ru

Возрастная структура – одна из наиболее существенных и достаточно подробно изученных характеристик ценопопуляций (ЦП). Возрастной спектр может служить для диагностики состояния ценопопуляций и перспектив их развития. Перед нами стояла задача – изучение особенностей онтогенеза и возрастной структуры ЦП видов лекарственных растений, относящихся к короткокорневищной жизненной форме, обитающих в разной фитоценотической и экологической обстановке.

Исследования демографической структуры ЦП копытня европейского (*Asarum europaeum* L.) проводили на опушке и в березняке липово-снытевом в Куярском лесничестве Медведевского района Республики Марий Эл (ЦП 1, 2); ценопопуляции василька сумского (*Centaurea sumensis* Kalen.) – в луговом сообществе (ЦП 3) в Медведевском районе (ст. Сурок) и в лесном сообществе (ЦП 4) в Волжском районе (ст. Илеть); ЦП подорожника ланцетолистного (*Plantago lanceolata* L.) – в Медведевском районе: ЦП 5 – в экотонно опушечном фитоценозе (ст. Пемба) и ЦП 6 – на лугу сенокосного использования (окр. г. Йошкар-Ола); ЦП лапчатки прямостоячей (*Potentilla erecta* (L.) Raeusch.) также в Медведевском районе (ст. Пемба) в экотонном опушечном фитоценозе (ЦП 9) и под пологом смешанного леса (ЦП 10); в Республике Горный Алтай ЦП родиолы розовой (*Rhodiola rosea* L.) изучали в луговом сообществе (ЦП 9) и в березняке зеленомошнике (ЦП 10); ЦП 11, 12 окопника лекарственного (*Symphtum officinale* L.) исследовали в луговых сообществах в окрестностях г. Йошкар-Олы.

В работе использованы общепринятые популяционно-онтогенетические методики (Изучение ..., 1986) с применением концепции дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Заугольнова и др, 1988; Онтогенетический атлас..., 1997).

Особенностью онтогенеза короткокорневищных растений является функционирование системы главного корня только вначале индивидуального развития, затем во взрослом состоянии главный корень отмирает и на коротком эпигеогенном или гипогеогенном корневище формируются придаточные корни. Продолжительность полного онтогенеза короткокорневищных растений составляет до 40 лет. При этом наиболее продолжителен генеративный период, а наименее – постгенеративный.

Для этой группы растений характерно наличие адаптационных механизмов, позволяющих им приспособиться к различным условиям существования. У короткокорневищных растений в неблагоприятных условиях встречаются относительно молодые особи с признаками преждевременного старения или квазисинильные (Смирнова, 1987): сенильный характер листьев, малые приросты, слабая интенсивность ветвления или полное отсутствие боковых побегов, слабое развитие корневой системы. Но в отличие от настоящих сенильных растений запас жизнеспособных почек здесь может быть достаточно велик. Поэтому при возврате благоприятных экологических условий возможна реверсия этих растений в генеративное состояние. Подобные факты были отмечены для лапчатки прямостоячей и подорожника ланцетного, для них также характерен переход в состояние временного покоя.

Самоподдержание ценопопуляций происходит семенным путем и с помощью возникающих старых партикул. Однако среди короткокорневищных растений существуют виды, у которых происходит значительное омоложение рамет, вплоть до ювенильного состояния. Среди наших видов к ним относятся копытень европейский и подорожник ланцетный, у которых вклад вегетативного размножения примерно равен семенному (Жукова, 1995).

Возрастная структура ЦП зависит от биологических особенностей вида и условий среды обитания. Все изученные ЦП были неполночленными и нормальными.

Для короткокорневищных видов характерны левосторонние спектры (Жукова, 1995) с преобладанием особей прегенеративного периода. Действительно, в изученных нами ЦП копытня европейского (ЦП 1, 2) максимум приходился на группы особей в j- и im- состояниях, а в ЦП подорожника ланцетолистного (ЦП 6), родиолы розовой (ЦП 9) – на группу особей в v- состоянии. У василька сумского (ЦП 3, 4), подорожника ланцетолист-

ного (ЦП 5) и лапчатки прямостоячей (ЦП 7) доминирующей была g1-группа. Следовательно, 8 ЦП были молодыми нормальными, о молодости которых свидетельствуют низкие значения индекса возрастности (от 0,09 до 0,425). По-видимому, у большинства короткокорневищных растений базовые спектры будут левосторонними.

Однако среди изученных ЦП у родиолы розовой и окопника лекарственного обнаружены 3 зрелые (ЦП 10, 11, 12) и одна стареющая – у лапчатки прямостоячей (ЦП 8).

В ЦП лапчатки прямостоячей (ЦП 8) под пологом смешанного леса с уменьшением освещенности снижается интенсивность семенного размножения, а вегетативное – происходит без омоложения клонистов. Поэтому, возрастной спектр становится правосторонним. В березняке-зеленомошнике у родиолы розовой наблюдается мощное развитие корневищ с большим количеством почек возобновления, что приводит к интенсивному вегетативному размножению. В таких условиях с мощным моховым покровом создаются неблагоприятные условия для прорастания семян. Индексы возобновления в 7-8 раз меньше, чем в луговом фитоценозе.

В изученных ЦП короткокорневищных растений наиболее интенсивное семенное и вегетативное возобновление наблюдалось у копытня европейского, о чем свидетельствовали высокие индексы восстановления и замещения (соответственно, 1650% и 627%).

Следовательно, процессы самоподдержания зависят от способов размножения, экологических условий и фитоценотической приуроченности.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ «Пространственно-временная организация природных популяций растений» № 98-04-49294.

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с. – *Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А.., Комаров А.С., Смирнова О.В.* Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1988. – *Изучение структуры* и взаимоотношения ценопопуляций. Методические разработки для студентов биологических специальностей. – М., 1986. – 36 с. – *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах //Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. – М.; Л., 1950. – Вып. 6. – С.77-204. – *Онтогенетический атлас* лекарственных растений. Учебное пособие – Йошкар-Ола, МарГУ, 1997. – 240 с. – *Смирнова О.В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.: Наука, 1987. – 207 с. – *Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов //Биол. науки. 1975. – № 2. – С.7-34.

ОНТОГЕНЕЗ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ КИСТЕКОРНЕВЫХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Жукова Л.А., Шестакова Э.В., Илюшечкина Н.В., Балахонов С.В., Микляева Т.В., Терентьева Л.И.

Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1, botanica@marsu.ru

Из группы многолетних травянистых кистекорневых растений наиболее полно изучен онтогенез и структура популяций трех видов: валерианы лекарственной (*Valeriana officinalis* L.), синюхи голубой (*Polemonium caeruleum* L.), подорожника большого (*Plantago major* L.).

Цель нашей работы – выявление особенностей онтогенеза кистекорневых растений, поливариантности развития элементов и структуры ценопопуляций.

Исследования и сбор материала проводилися в природных фитоценозах центра Европейской части России и Республики Марий Эл и на агробиостанции Марийского госуниверситета.

По современной периодизации онтогенеза (Жукова, 1995) схема полного онтогенеза изучаемых растений имеет следующий вид: se – p – j – im – v – g0 – g1 – g2 – g3 – ss – s – sc.

В прегенеративном периоде надземная часть *V.officinalis*, *P. major*, *P. coeruleum*. представлена побегами розеточного типа, нарастающими моноподиально. В генеративном периоде образуются генеративные полурозеточные побеги. Это характерный признак всех короткокорневищных, кистекорневых растений (Игнатьева, 1965; Жукова, 1987).

На первых этапах развития у растений *V.officinalis*, *P.major*, *P. coeruleum* функционирует главный корень. Однако у *P. major* он, как правило, отмирает. Система придаточных корней формируется рано. Корневище короткое, эпигеогенное, нарастает моноподиально. В имматурном состоянии становление кистекорневой жизненной формы заканчивается, и она сохраняется до конца онтогенеза.

Длительные наблюдения за маркированными особями *P.major*, *V.officinalis* и *P.coeruleum* показывают, что в посадках средняя продолжительность полного онтогенеза составляет около двух лет. Суммарный онтогенез равен у *V.officinalis* 3-5 лет, у *P.coeruleum* 3-20 лет. У *P.major* общая длительность суммарного онтогенеза в природных ценопопуляциях 3-5 лет, иногда до 10 лет. Для этих видов самым коротким является постгенеративный период, самым продолжительным – генеративный или

прегенеративный. Среди онтогенетических состояний самые продолжительные – средневозрастное генеративное состояние у *P.major*; виргинильное, молодое генеративное или средневозрастное генеративное – у *V.officinalis*, средневозрастное генеративное и старое генеративное состояние – у *P.coeruleum*. Наименее продолжительные – имматурное – для *P.major*, ювенильное и имматурное – для *V.officinalis* и *P.coeruleum*.

У кистекорневых растений обнаружено разностороннее проявление морфологической поливариантности побеговой и корневой систем, которые обладают достаточно высокой степенью лабильности в каждом онтогенетическом состоянии в пределах одной или разных ценопопуляций. В крайних проявлениях это приводит к формированию тератов или нескольких вариантов биоморфы у взрослых особей одного вида и, как результат, – к нескольким вариантам онтогенеза.

При анализе динамической поливариантности исследуемых видов были выявлены отличия в соотношении классов развития. У *P.major* (Жукова, Комаров, 1991) и *P.coeruleum* отмечены все классы временной поливариантности. Для *P.coeruleum* характерна низкая частота в классе омоложения и замедленного развития, для *P.major* – в классе временного покоя, большой диапазон колебаний в классе нормально развивающихся растений и в классе ускоренного развития. Для *V.officinalis* характерны все классы временной поливариантности, кроме вторичного покоя. Наиболее глубокой формой задержки развития является переход в состояние временного покоя.

Обобщение всех классов развития представлено в виде специальных таблиц запретов и разрешений. С.В.Балахоновым были описаны молодые генеративные растения *P.major* с ускоренным развитием (Онтогенетический атлас..., 1997).

Возрастные спектры у кистекорневых растений преимущественно левосторонние, неполночленные, с господством прегенеративных или молодых генеративных роастений. У V.officinalis и P.major преобладают ценопопуляции с высокой плотностью, а у P.coeruleum – с низкой.

Динамика возрастной структуры искусственных ценопопуляционных локусов носит сукцессивный характер, а в природных ценопопуляциях преобладают флуктуационные и волнообразно-сукцессивные процессы.

Таким образом, исследование возрастной структуры ценопопуляций изученных видов показало достаточно высокую степень сходства по ряду существенных признаков: сходный тип базового возрастного спектра, преобладание виргинильной или

молодой генеративной группы, господство молодых нормальных ценопопуляций, их неполночленность, самоподдержание семенным путем.

Работа выполнена при поддержки гранта РФФИ «Пространственно-временная организация природных популяций растений» № 98-04-49294.

ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ЗЕЛЕНЫХ ЛЯГУШЕК НА ПРИМЕРЕ ЛЕСОПАРКА «ЛЕБЯЖЬЕ» (г.КАЗАНЬ)

Замалетдинов Р.И.

Институт экологии природных систем АН Республики Татарстан
420089, Казань, ул. Даурская, 28, ivliev@iens.kcn.ru

Одним из важных показателей состояния популяций бесхвостых амфибий является сезонная динамики численности. Однозначное мнение по поводу степени влияния на нее факторов среды отсутствует. В литературе среди основных называют климатические факторы (Банников, 1948; Гаранин, 1971 и др.), влияние хищников и паразитов (Северцев, Сурова, 1979) и антропогенную нагрузку (Бугаева, 1982).

Исходя из вышесказанного, на основе собранного в 1997-1998 гг. материала мы попытались выяснить влияние погодных условий на сезонную динамику численности популяций зеленых лягушек группы Rana esculenta complex.

С этой целью были проведены исследования на пяти озерах (Глубокое, Малое Глубокое, Светлое, Дряничка, Большое Лебяжье). Все эти водоемы расположены на значительном растоянии друг от друга и изолированы непреодолимыми для амфибий преградами. Поэтому обитающих здесь лягушек правомерно отнести к отдельным популяциям. Учеты проводили на маршруте 100 м береговой линии с шириной учетной полосы 2 м в часы максимальной активности. Анализ материала осуществлялся с использованием пакета программ Microsoft Exel.

Полученные данные свидетельствуют о том, что на всех пяти озерах сезонная динамика численности носит двухвершинный характер. Колебания при этом в целом синхронны. Первый пик численности наблюдается в конце июня – начале июля (в среднем на всех озерах 90,3 ос / 100 м), что связано с завершением метаморфоза головастиков. Далее численность лягушек в связи с элиминацией сеголетков снижается и достигает минимума во второй половине июля – начале августа (в среднем

34 ос / 100 м). Второй пик (середина августа), видимо, связан с повышением активности взрослых особей; он почти в 2 раза ниже первого.

Установлено, что положительная связь существует между численностью и температурой воздуха (в среднем на всех озерах r=0,53). Теснота связи определяется влиянием теплообеспеченности на успешность метаморфоза. Связь с количеством атмосферных осадков во всех случаях была отрицательной (в среднем r=−0,38); обратная зависимость в данном случае имеет опосредованный характер, так как в «дождливые» годы, как правило, температура воздуха бывает ниже.

Таким образом, можно констатировать, что существенное влияние на динамику численности зеленых лягушек оказывают погодные условия, которые определяют успешность метаморфоза на стадии головастиков и выживание сеголетков.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГИС ДЛЯ АНАЛИЗА ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ДЕРЕВЬЕВ (НА ПРИМЕРЕ ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОГО ЗАПОВЕДНИКА)

*Заугольнова Л.Б *., Есипова Е.С. ***

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН,
Пущинский государственный университет
*luda@ cepl.rssi.ru; **esipova@hotmail.com

Использование ГИС-технологий позволяет генерилизовать разнородную информацию, касающуюся пространственной структуры популяций и представить ее в форме, удобной для дальнейшего анализа. Основными источниками информации в работе стали лесоустроительные планы насаждений (М 1:25000), базы данных таксационных (из фондов заповедника) и геоботанических описаний, собранных в заповеднике под руководством О.В.Смирновой (в 1992-1994 гг.) и Л.Б.Заугольновой (в 1995-1998 гг.). Работа по первичному анализу данных осуществлялась с помощью программных продуктов ArcView 3.0 и ArcInfo 3.4.2. Анализировалась лесотаксационная карта, представляющая собой набор полигональных слоев. Таксационный выдел был выбран основным полигональным объектом в лесотаксационной карте. Построение того или иного слоя лесотаксационной карты заключалось в визуализации требуемой информации из базы данных. Вся имеющееся информация была сведена в одну систему в соответствии с требованиями ArcView, то

есть данные были привязаны к определенному таксационному выделу, и каждый выдел получил свой идентификационный номер. В качестве анализируемых были выбраны популяции дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) и ели европейской (*Picea abies* Hudst.), обладающих различными экологическими свойствами, и, в силу этого, представляющими интерес для анализа их пространственного распределения по территории заповедника. Посредством создания необходимых запросов из обобщенной базы данных и последующей визуализации было создано несколько слоев, отражающих распределение дуба черешчатого и ели европейской: древостоя (А); подлеска (В); травяно-кустарничковом (С) в разном сочетании. Дополнительно был создан слой, отражающий распределение доминирующих эколого-ценотических групп видов в составе яруса С. Эта информация дала представление о демографической структуре популяций деревьев, и позволила сделать выводы о предыстории лесного покрова и сделать прогноз его состояния на будущее. Учитывая, что видовой состав травяно-кустарничкового яруса более устойчив к различным нарушениям, привлечение к анализу слоя с указанием доминирующей эколого-ценотической группы позволило определить потенции древесных видов, т.е. территорию, которую виды могут занимать при оптимальных условиях.

На основе созданных карт были сделаны следующие выводы о состоянии популяций дуба и ели на территории заповедника:

1. Исходя из информации о присутствии дуба черешчатого в ярусе А, а также принимая во внимание территорию, занимаемую неморальной и смешанной бореально-неморальной эколого-ценотическими группами, где в ярусе А *Q.robur* должен был занимать доминирующее и содоминирующее положения соответственно, можно заключить, что в прошлом площадь его доминирования была обширнее и составляла около 40% площади заповедника (ПЗ) по сравнению с современным состоянием (около 3% ПЗ). Территория, где дуб черешчатый присутствует в ярусе В, занимает около 30% ПЗ, и это поколение *Q.robur* характеризуется пониженной жизненностью. Она связана с неблагоприятными экотопическими условиями (в сосняках) или с сильным затенением (при усилении позиции ели). Участки, где популяция этого вида имеет полный возрастной спектр составляют около 4% ПЗ; они изолированы и расположены далеко друг от друга, что ограничивает возможности непрерывного оборота поколений. Таким образом, в настоящее время позиции

дуба черешчатого ослаблены, а перспективы самоподдержания популяции неудовлетворительны.

2. В настоящее время популяция ели европейской имеет полный возрастной спектр на 10% ПЗ. Популяционные фрагменты с наиболее старыми деревьями можно рассматривать как естественные рефугиумы, которые окружают сфагновые болота. Вероятнее всего, эти участки являются центрами распространения *P.abies* по территории заповедника. В качестве дополнительных источников расселения выступают также посадки ели европейской. Присутствие особей этого вида в ярусе В (около 70% ПЗ) говорит о его значительной экспансии по всей территории заповедника. Исключение составляет юго-западная и юго-восточная части заповедника, где свои позиции сохраняют дуб черешчатый и другие широколиственные виды деревьев. Распространение ели европейской на территории с доминированием сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) говорит о ее широких пределах толерантности к субстрату, так как она занимает экотопы как с небольшими, так и с мощными песчаными отложениями. Таким образом, в настоящее время *Picea abies* активно расширяет свои позиции и не существует ни экологических, ни ценотических ограничений для ее экспансии.

ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ МИНИМАЛЬНОГО РАЗМЕРА ПОПУЛЯЦИЙ И ПРИРОДНЫЕ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫЕ ТЕРРИТОРИИ

Каверин А.В.
Мордовский государственный университет
430000, Саранск, Большевистская, 68

Из теоретической экологии хорошо известно, что любая популяция обладает строго определенной генетической, фенотипической, половозрастной и другой структурой и она не может состоять из меньшего числа индивидов, чем необходимо для обеспечения стабильной реализации этой структуры и устойчивости популяции к факторам внешней среды. Именно в этом состоит принцип минимального размера популяций (Реймерс, 1994). Такой размер строго специфичен для каждой популяции. Выход за пределы чреват для популяции гибелью: она уже не будет в состоянии самовозобновяться. Однако ее возможно восстановить искусственно, поскольку каждый индивид содержит в себе хотя и обедненное, но все же весьма значительное число генетических задатков вида, к которому он принадлежит.

Для сохранения видов необходимо сохранение их биотопов, а следовательно, и обеспечение заповедания достаточно обширных площадей. Как за рубежом, так и в нашей стране предпринимаются попытки разработки формул расчета оптимальных территорий для заповедной охраны животных.

Дж.А.Магмагон (1977) предлагает вычислять площадь охраняемой территории по формуле:

$$S=C*A^Z, \quad (1)$$

где: S – число видов на охраняемой территории;

C – параметр, зависящий от числа видов в рассматриваемой таксономической группе, зоогеографическом регионе и при определенном разнообразии среды;

A – площадь острова (заповедника);

Z – степень связи числа видов и размера рассматриваемой территории, равная 0,2-0,35 для изолированных участков и 0,11-0,17 для выборок из более крупных островных сообществ.

А.И.Рыжиков (1997), более 20 последних лет проживающий в старинном городе Темникове на территории Республики Мордовия, предложил свои формулы для расчета площадей зон абсолютного покоя в заповедниках и национальных парках. При этом для охраны хищников предлагается следующая формула:

$$P=N*P, \quad (2)$$

где: P – площадь зон абсолютного покоя;

N – количество особей, равное критической численности популяции животного (крупного хищника), при которой она способна к самовоспроизведению.

Если крупных хищников в заповеднике нет, а есть крупные травоядные (лось, зубр, олень и пр.), то используется другая формула:

$$P=N*r/R, \quad (3)$$

где: r – потребность одного животного в фураже в год;

R – продуктивность по потребляемому корму на 1га угодий.

Предложенные А.И.Рыжиковым формулы 2 и 3 достаточно просты и все показатели для них можно получить или методом полевых наблюдений, или из литературных данных. Так, показатель критической численности популяции должен быть выше той величины, при которой существует опасность инбридинга. Площадь индивидуального охотничьего участка (2) определяется биологами и охотоведами опытным путем. По некоторым регионам могут быть использованы усредненные данные.

Использование приведенных (и аналогичных им) формул для расчета площадей целенаправленно охраняемых природных территорий – это революционный переворот в теории и практике заповедного дела, который избавит их от кустарщины.

Биоэкологам хорошо известно, что особо охраняемые природные территории нуждаются в солидных площадях. Только на них можно сохранить популяции. Ибо вид без сохранения его местообитания неминуемо исчезает. И при этом не один, а в консорционном комплексе.

Магмагон Дж.А. Экологические принципы оптимальных размеров биосферных заповедников //Биосферные заповедники: Тр. 1-го советско-американского симп. 5-17 мая 1976 г. – Л.: Гидрометеоиздат, 1977. – С.207-215. – *Реймерс Н.Ф.* Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). – М.: Россия Молодая, 1994. – 367 с. – *Рыжиков А.И.* Теоретические основы проектирования заповедных систем и их развитие во времени. – Киев: Эколого-культурный центр, 1997. – 104 с.

ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО ДЕФИЦИТА НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ДВУХ ПОДВИДОВ *Plantago major* L. В РАЗНЫЕ ПЕРИОДЫ ОНТОГЕНЕЗА

Князева И.В., Пигулевская Т.К., Сушенцова Л.Н.
Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1, botanica@marsu.ru

Активная жизнедеятельность растений, нормальное протекание физиологических процессов возможны лишь при достаточном обеспечении водой. Водный режим оказывает существенное влияние на интенсивность фотосинтеза (ИФ) и дыхания (ИД), ростовые процессы и продуктивность растений. У растений разных экологических групп, отдельных видов и даже сортов могут наблюдаться различия в водном обмене и механизмах адаптации к водному дефициту.

Цель работы заключалась в исследовании влияния водного дефицита на показатели водного режима, ИФ, ИД и репродуктивного успеха у двух подвидов подорожника большого (*Plantago major* ssp. *major* L. *и Plantago major* ssp. *pleiosperma* Pilger). Известно, что эти подвиды изначально приурочены к разным местообитаниям: *P.m.*ssp.*pl.* предпочитает более увлажненные местообитания.

В работе использовались методы определения свободной и связанной воды, водоудерживающей способности растительных тканей. ИФ и ИД оценивались по скорости выделения и поглощения кислорода полярографическим методом в ячейке типа

Кларка. Онтогенетические состояния растений выделяли по методике, разработанной Т.А.Работновым, А.А.Урановым и дополненной Л.А.Жуковой. Растения выращивались в сосудах емкостью 8 кг. Оптимальная влажность почвы у контрольных растений поддерживалась на уровне 60% полной влагоемкости почвы, а у опытных растений – на уровне 30%.

Анализ результатов показал, что у обоих подвидов на всех исследованных этапах онтогенеза происходит снижение содержания общей воды в вариантах с водным дефицитом, причем это больше выражено у *P.m.*ssp.*pl.* При недостатке воды у растения происходит изменение фракционного состава воды. Фракции воды в листьях растения по своей физиологической роли далеко неравноценны. Особи *P.m.*ssp.*m.* на всех исследованных этапах онтогенеза реагировали на водный дефицит снижением свободной и увеличением связанной воды. При этом водоудерживающая способность растительных тканей у *P.m.*ssp.*m.* увеличивалась. У растений *P.m.*ssp.*pl.* изменение фракционного состава воды зависело от этапа онтогенеза: в прегенеративный период онтогенеза под влиянием водного дефицита происходило снижение содержания как свободной, так и связанной воды, а в генеративный период онтогенеза увеличивалось содержание свободной воды и уменьшалось содержание связанной воды. Водоудерживающая способность растительных тканей у *P.m.*ssp.*pl.* при этом уменьшалась.

Значения ИФ и ИД у растений *P.m.*ssp.*m.* в условиях засухи значимо не отличались от контрольного уровня в исследуемые периоды онтогенеза. У *P.m.*ssp.*pl.* водный дефицит вызывал значимое снижение ИФ в прегенеративный и генеративный периоды развития и повышение ИД в генеративный период.

Таким образом, изменение процессов энергообмена и водного режима в клетках листьев растений *P.m.*ssp.*pl.* и *P.m.*ssp.*m.* свидетельствует о том, что развитие *P.m.*ssp.*m.* в условиях засухи протекает при низком, но стабильном уровне энергетических процессов, повышении фракции связанной воды и водоудерживающей способности. Это может быть свидетельством устойчивости *P.m.*ssp.*m.* к водному стрессу. Приспособление *P.m.*ssp.*pl.* к водному режиму происходит за счет усиления интенсивности дыхания на фоне повышения фракции свободной воды, что обеспечивает этому подвиду высокий репродуктивный успех.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ №980449294.

ПОЛОВАЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ТЕТЕРЕВИНЫХ ПТИЦ ЗАПОВЕДНИКА «БОЛЬШАЯ КОКШАГА»

Копылов П.В.

Государственный природный заповедник «Большая Кокшага»
424000, Йошкар-Ола, пр. Ленина, 24а-515, kakshan@yoshkar-ola.ru

Заповедник «Большая Кокшага» расположен в зоне хвойно-широколиственных лесов южной тайги. Леса занимают 95% его территории, большую часть которых составляют сосновые и сосново-березовые леса.

Тетеревиные птицы в заповеднике представлены тремя видами: глухарь, рябчик, тетерев. Исследования половой и возрастной структуры тетеревиных птиц проведены в период с 1994 по 1999 год на всей территории заповедника и его охранной зоны. Сбор сведений проводился круглогодично во время учетных и других работ силами научных сотрудников и службой охраны. Получены сведения о 1387 птицах, которые использованы для проведения анализа.

Такие исследования проводятся в заповеднике впервые и будут продолжены в последующие годы.

Глухарь. Половая и возрастная структура популяции глухаря по годам в период исследований различается незначительно.

Среди взрослых птиц в 1995 и 1998 гг. в популяции наблюдается преобладание доли самцов (63 и 57% соответственно). В 1997 и 1999 гг. соотношение самцов и самок было равным. Лишь в 1996 г. самки незначительно преобладали над самцами (52%). В целом, за весь период наблюдений доля самцов в популяции составила 54 ± 6%.

Относительное количество молодых птиц в популяции в летний период достигает 48,5%.

Самая ранняя встреча выводка отмечена 14 июня 1996 года, а самое большое количество птенцов в выводке – 10 птиц. Величина выводков глухарей колеблется по годам и в среднем составляет 5,2 ± 1,6 птицы. Доля участия самок в размножении составляет 64%. На одну самку приходится по 3 птенца.

Структура популяции во многом зависит от величины и темпов отхода молодняка в течение лета. Так, в первой половине лета в выводках пуховичков было по 7±1,5 птенцов, а в конце августа – 3,4±0,6. Отход составляет 50,4±9%, особенно сильно гибель молодняка происходит в первой половине лета в возрасте 1-2 месяца.

Рябчик. Структура популяции рябчика сильно различается по годам в течение периода исследований. Доля самцов в попу-

ляции варьирует в пределах от 35 до 75%, в среднем составляет (51±14%). Увеличение доли самцов с 35% в 1995 году до 75% произошло в 1997 году. В последующие годы соотношение самцов и самок стало практически равным.

Доля молодых птиц в популяции в летний период составляет 48,2%.

Самая ранняя встреча выводка рябчика отмечена 12 июня 1996 года, а максимальное количество птенцов в выводке составило 11 птиц. Средний выводок пуховичков равняется 6,7±1,4 птенцам. Доля участия самок в размножении достигает 80%. На одну самку в среднем приходится по 6,7 птенца. В июне средний выводок состоял из 8±2 птенцов, а в июле-августе – 5,4±0,5. Отход молодняка составил 28,3±7,5%. Этот показатель ниже, чем у глухаря.

Данные об успешности размножения глухарей и рябчиков коррелируют с численностью этих видов. За весь период наблюдения отмечена более высокая численность рябчиков (3,8±1,8 особей/км^2), чем глухарей (2,7±0,1 особей/км^2).

Тетерев. В заповеднике малочисленный вид. Собранные сведения позволяют лишь приблизительно определить структуру популяции тетерева.

Показатель доли самцов в структуре популяции тетерева изменяется в пределах от 50 до 63% и в среднем равняется 58±5%.

Данные о выводках и успешности размножения тетеревов не приводятся ввиду их малой выборки.

Соотношение численностей полов популяций тетеревиных птиц незначительно отличается от ожидаемого соотношения 1:1; значение критерия χ^2 для глухаря, рябчика и тетерева достаточно низко для утверждения, что наблюдаемая асимметрия в сторону самцов достоверна, а не обусловлена ошибкой выборки.

ВЛИЯНИЕ ЗИМНЕГО РАЗМНОЖЕНИЯ НА СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*Clethrionomys glareolus* Schreb.)

Корнеев В.А., Тарабукина Г.С.

Марийский Государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1
Центр госсанэпиднадзора Республики Марий Эл
424000, Йошкар-Ола, Машиностроителей, 121

Работа выполнена на территории Республики Марий Эл. Наблюдения велись ежегодно в течение 1962-1999 гг. Факт размножения зимой устанавливали по наличию эмбрионов и свежих плацентарных пятен у отловленных зимой и ранней весной

самок, текущему сперматогенезу у зимних самцов, а также по возрастной структуре ранневесенних популяций. Зимнее размножение имело место обычно в многоснежные, не очень морозные годы с хорошим запасом кормов, особенно семян липы мелколистной. Чаще оно наблюдалось после низкой численности в предыдущем году.

Рыжая полевка в лесах Среднего Поволжья, как и в других лесных биотопах Европы, является фоновым, доминирующим видом среди мелких млекопитающих. На изученной территории ее доля среди названных животных составляет до 80%. В связи с этим значительна и роль в жизни лесных биоценозов.

В климатических условиях республики размножение рыжей полевки обычно начинается в марте-апреле и заканчивается в сентябре-октябре. Появление молодняка отмечалось в первой декаде апреля в годы с ранним началом размножения и во второй половине мая при поздних сроках. Чаще всего рождение первого молодняка приходится на третью декаду апреля. Осенью и зимой размножение, как правило, прекращается. Но в некоторые годы в средней полосе России зверьки размножаются и зимой. За указанный тридцативосьмилетний период наших наблюдений зимнее размножение зарегистрировано 11 раз в начале 1964, 1968, 1973, 1977, 1979, 1980, 1985, 1988, 1997, 1998 и 1999 гг. Особенно интенсивным оно было в начале 1968, 1973, 1980, 1985 и 1988 гг. При этом в 1967, 1984 и 1987 гг. размножение не прекращалось с лета до конца года и продолжалось без перерыва в следующем году зимой, весной и летом.

Обычно зимой в размножении участвовало от 1,2 до 17,9% самцов и от 6,0 до 17,0, иногда до 37%, самок. В сезоны с особо интенсивным размножением в нем принимали участие все родившиеся в предыдущем году самки. За зиму они приносили от одного до трех пометов, что вытекало из наличия плацентарных пятен у просмотренных в апреле зверьков. Часть 2-4-месячных самок, родившихся зимой, начинали размножаться в этот сезон и к весне у некоторых было по два выводка. В апреле молодняк появлялся уже у всех родившихся зимой самок. Летом средняя величина выводка у зимовавших самок составляет 5,7, у сеголеток – 5,0. В зимних выводках бывает обычно 3-4 детеныша, очень редко – до 7.

В годы с вялым зимним размножением апрельские популяции полевок имеют в своем составе 2,0-5,0% молодняка, чаще в возрасте 1 месяца. Иногда среди них встречаются и 2-4-месячные особи. В случае интенсивного размножения родившиеся в январе-марте зверьки составляют в апреле до 46,0-72,0% населения рыжих полевок. Из них месячные составляют 5,0-18,0, двухмесячные – 4,0-45,0, трех-четырехмесячные – от

3,0 до 22,0%. В обычные годы весенние популяции целиком состоят из зимовавших полевок. Возраст большинства из них колеблется в пределах 7-10 месяцев. Доля годовалых в этот сезон уже невелика и составляет 4,0-10,0 %, иногда 33,0-50,0%.

Численность рыжих полевок весной, в апреле, в обычные годы в среднем по всем биотопам колеблется в пределах 0,4-8,6 на 100 ловушко-суток. В годы зимнего размножения этот показатель возрастает в соответствующем сезоне до 14-24, а в наиболее емких биотопах (елово-липовых, липовых, дубовых лесах) – до 35 зверьков.

Зимнее размножение рыжих полевок и значительная доля молодняка в весенних популяциях ведет к максимальному подъему численности этого вида, которая достигает на сезонном летнем пике в благоприятных биотопах республики 70-90 зверьков на 100 ловушко-суток. Кроме этого, рыжая полевка является основным источником широко распространенного в республике природноочагового заболевания людей – геморрагической лихорадки с почечным синдромом (ГЛПС). Зимнее размножение ее и большая прослойка 2-4-месячных зверьков в весенних популяциях обусловливают обострение эпизоотий этой инфекции и многократное увеличение заболеваемости населения. Влияние молодых полевок на интенсификацию эпизоотий объясняется различной пораженностью вирусом разных возрастных групп. Заболевание начинает широко распространяться среди двухмесячных, а наибольшая доля больных оказывается в возрастной группе 3-4-месячных зверьков. После 6 месяцев полевки болеют реже. Поэтому, если много молодых зверьков весной, эпизоотии успевают набрать силу в течение лета, а зимой они затухают.

Высокая численность полевок создает благоприятные условия и для повышения плотности популяций прокармливаемых ею иксодовых клещей. А это, в свою очередь, обостряет обстановку в очагах клещевого энцефалита и боррелиоза.

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕПРОДУКТИВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Кречетова Н.В., Карасева М.А., Карасев В.Н., Долгова Л.Н.
Марийский государственный технический университет
424000, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 3

Исследованиями Д.Я.Гиргидова установлено, что «дефицит влажности воздуха в июле-августе способствует заложению цветочных почек». Это положение не совсем применимо к раз-

ным популяциям сосны обыкновенной, ели европейской. Оно приемлемо для северо-запада России, для Дальнего Востока. Однако восточнее Урала отмечено некоторое снижение дефицита влажности, что характерно для Сибири и Забайкалья.

Погодные условия в разных популяциях оказывают различное воздействие на формирование семян. В.Л.Черепнин (1980) установил, что в теплых южных районах ареала сосны обыкновенной для изменения массы 1000 семян на 1 грамм требуется гораздо меньше тепловой энергии, чем в северных и особенно центральных районах. Для формирования одного грамма семян в Западной и Средней Сибири требуется 350°С, в условиях севера Европейской части России – 375°С, в Центральных районах и Зауралье 550 и 700°С, а в борах Казахстана и на южном Алтае 225°С.

В годы хорошего урожая на формирование семян деревья расходуют огромное количество жиров у ясеня обыкновенного – до 5 кг с одного дерева, сахаров, белков. В следующем году закладывается только минимальное количество плодовых почек. До очередного хорошего урожая проходит разное количество лет в зависимости от погодных условий и климатических условий района произрастания древесных пород. Поэтому семена формируются при различной продолжительности светового дня, под разным углом наклона солнца, в результате чего изменяется период роста зародыша семени, продолжительность покоя семян, энергия прорастания, интенсивность роста сеянцев. Эти явления прослеживаются у сосны обыкновенной, ели европейской, лиственницы сибирской, ольхи серой и черной, у ясеней и других древесных пород. Проявляются значительные различия в энергии прорастания семян, у лиственницы сибирской она варьирует в пределах 15-78%, ольхи черной – от 25 до 97%, у ольхи серой в несколько меньших пределах.

В годы закладки большого количества цветочных почек формирование плодов замедляется, а при неблагоприятных погодных условиях достаточного количества питательных веществ не накапливается и дерево вынуждено сбрасывать часть плодов, чтобы обеспечить питанием оставшиеся. У сосны обыкновенной, лиственницы сибирской отмечены деревья с устойчивым и обильным семеношением, число их не превышает 15%, но они формируют до 50% урожая. Индивидуальная изменчивость деревьев в репродуктивной деятельности обусловлена также различной интенсивностью физиологических процессов. Так, у деревьев сосны обыкновенной с обильным семеношением интенсивность фотосинтеза однолетней хвои составляла 1,85-2,06 мг

CO_2 на 1 г абсолютно сухой хвои в час, у деревьев со слабым семеношением – 0,52.

На основе полученных данных можно отметить проявление индивидуальной изменчивости в интенсивности основных физиологических процессов: интенсивность транспирации семенных деревьев сосны обыкновенной при одинаковых погодных условиях может отличаться в 4 раза, интенсивность фотосинтеза – в 5 раз. Деревья с обильным семеношением имеют более высокие показатели интенсивности фотосинтеза и биоэлектрических потенциалов. По интенсивности транспирации и дыхания четкой связи со степенью семеношения не выявлено.

Приведенные данные подтверждают наличие значительной индивидуальной изменчивости деревьев в популяциях по основным физиологическим и биоэлектрическим параметрам, что может быть использовано в практике селекционных работ.

Гиргидов Д.Я. Метеорологический метод прогноза урожая семян сосны. – Лесное хозяйство, 1960. – С.28-32. – *Черепнин В.Л.* Изменчивость семян сосны обыкновенной. – Новосибирск: Наука, 1980. – С.181.

ИЗМЕНЕНИЕ СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (*Betula pendula* Roth.) В СВЯЗИ С ГЕОГРАФИЧЕСКИМ ПРОИСХОЖДЕНИЕМ И В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ ПРОИЗРАСТАНИЯ

Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К.

Институт биологии развития им. Н.К.Кольцова РАН
117808, Москва, ул. Вавилова, 26, anzuz@glas.apc.org

Оценка состояния растительного организма может быть произведена с помощью различных подходов. Для древесных пород, имеющих хозяйственную ценность, наиболее изучена изменчивость по показателям роста и продуктивности. Перспективной мерой для оценки состояния растительного организма представляется *стабильность развития*, как общая и чувствительная характеристика индивидуального развития организма. Такая характеристика может быть использована для решения вопросов, связанных с оценкой оптимальных условий развития и генетической коодаптации. В качестве показателя стабильности развития мы использовали величину флуктуирующей асимметрии.

Вид береза повислая был выбран как наиболее обычный и широко распространенный в европейской части России.

Нами была предпринята попытка оценить состояние потомства березы повислой из семян, имеющих разное географическое происхождение. А так же, учитывая данные о высокой светолюбивости и низкой теневыносливости берез (данные на основании учета максимальной продуктивности и выживаемости растений) нами были взяты выборки с климатипов берез, растущих на опушке, в условиях максимального освещения, и под пологом леса.

Работа проводилась на делянках учебно-опытного лесхоза Воронежского Лесотехнического Института (сентябрь 1998 г.). Были взяты выборки с берез, выращенных из семян, имеющих разное географическое происхождение (Краснодар – географическая периферия ареала и Орел – зона с климатическими условиями, близкими к условиям опытного лесхоза). Объем выборки каждого климатипа составлял по 10 листьев с 10 деревьев. Для измерений брали листья с укороченных побегов из нижней части кроны особей, находящихся в генеративном возрастном состоянии.

Для оценки использовались билатеральные признаки морфологии листа, удобные для учета и дающие возможность однозначной оценки. Измеряли следующие параметры на левой и правой половинах листовой пластины: ширину, длину второй от основания листа жилки второго порядка, расстояния между основаниями и концами первой и второй жилками второго порядка, угол между главной жилкой и второй от основания листа жилкой второго порядка.

Оценивали интегральный показатель стабильности развития – величину среднего относительного различия между сторонами на признак (средняя арифметическая величина отношения разности к сумме промеров слева и справа, отнесенная к числу признаков).

Для выявления статистически значимых различий между выборками использовали t-критерий Стьюдента.

Суммируя данные, полученные при исследовании берез, выращенных в Воронежской области, можно отметить снижение стабильности развития (повышение величины флуктуирующей асимметрии, $P<0,05$) у берез, находящихся в нетипичных для них условиях (климатип «Краснодар», по сравнению с климатипом «Орел»).

Причем, этот эффект четко прослеживается лишь для растений в условиях хорошей освещенности. В условиях пониженной освещенности это прослеживается лишь в виде тенденции на фоне пониженной стабильности развития у обоих климатипов.

РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТЬ И ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИФФЕРЕНЦИРОВКА РЫБ В УСЛОВИЯХ РАВНИННЫХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Кузнецов В.А.
Казанский государственный университет
420008, Казань, ул. Кремлевская, 18,
Vjatscheslav Kuznetsov@ksu.ru

Начальными условиями внутрипопуляционной дифференцировки являются исходная разнокачественность популяции живых организмов и действие на них фактора среды, производящего отбор в каком-то определенном направлении. Ярким примером ускоренного процесса формирования экосистемы и вместе с этим внутрипопуляционных взаимоотношений могут служить искусственные водоемы нового типа – водохранилища. Среди них крупнейшим в Европе является Куйбышевское водохранилище, на котором с момента его возникновения в 1956 г. проводятся регулярные наблюдения за становлением рыбного сообщества. Рассмотрим, как протекают в отдельных популяциях рыб процессы внутрипопуляционной дифференцировки, прежде всего, в период размножения, так как он определяет уровень воспроизводства и ту или иную численность.

В исходной речной популяции стерляди разнокачественность ее проявлялась в наличии «тупорылых ее» (быстрорастущих) и «длиннорылых» (медленнорастущих) особей (Шмидтов, 1939; Лукин, 1947 и др.). Кроме того, было отмечено, что замедление полового созревания наблюдается у особей стерляди, находящихся на II жировой стадии развития гонад. В условиях водохранилища эта разнокачественность сохранилась и наблюдалось увеличение доли рыб со II жировой стадией развития половых продуктов. Так, в верховьях Волжского плеса Куйбышевского водохранилища таких особей в 1983-1984 гг. было среди самок 27,7%, а среди самцов – 12,8%. В низовьях Волжского плеса в районе Камского устья соответственно – 44,9 и 21,4%. Рыбы, находящиеся на II жировой стадии развития половых продуктов, растут значительно лучше, чем особи на II стадии половой зрелости. Однако к середине 90-х годов доля рыб, находящихся на II жировой стадии, стала резко сокращаться, приближаясь к тем показателям, которые были характерны для условий Средней Волги. В 1994 г. в верховьях Волжского плеса таких самок было всего 4,3%, а в низовьях – 4,8%.

Среди костистых рыб процесс внутрипопуляционной дифференцировки в период размножения проходил в двух направлениях: в различиях сроков нереста и в использовании разных мест и субстратов для икрометания (Кузнецов,1975). Скорость и глубина этого процесса протекала неодинаково у эврибионтных (лещ, плотва, судак и др.) и стенобионтных (щука, синец и др.) в этом отношении видов.

В популяции леща как единовременно нерестующего вида уже на 5-й год существования Куйбышевского водохранилища был отмечен 2-кратный нерест при разных температурных условиях. В дальнейшем это подтвердилось многочисленными наблюдениями и только в годы с крайне низким уровнем воды весной (1967, 1973, 1984), когда и эффективность размножения была низкой, этого явления отчетливо не прослеживалось. Кроме того, лещ, как фитофил, стал использовать новый тип «открытых» нерестилищ, расположенных в дали от берегов с глубинами от 2 и более метров со своеобразным нерестовым субстратом, т.е. стал проявлять и черты кладофила (Кузнецов, 1977). Этот вид в результате внутрипопуляционной дифференцировки наиболее оптимально приспособился к непостоянству среды обитания в условиях реконструированного водоема и стал обладать самой высокой численностью. Подобная схема внутрипопуляционной дифференцировки наблюдалась у судака, окуня, плотвы и чехони, но она отчетливо проявилась лишь на 10-15 год существования водохранилища.

В популяции синца, основного потребителя зоопланктона среди взрослых рыб, проявляющего стенобионтность в отношении использования мест размножения (типичный фитофил), внутрипопуляционная дифференцировка шла лишь в направлении различий по срокам икрометания и в более медленном варианте. Только на 20-й год существования Куйбышевского водохранилища у синца отмечен 2-кратный нерест. Вместе с тем этот адаптивный процесс позволил ему с 1983 г. увеличить свою численность и занять второе место в промысле. Уловы синца возросли с 1,2 тыс. ц в 1980 г. до 17,0 тыс. ц в 1990 г.

В популяции щуки, также проявляющей стенобионтность в отношении использования мест и субстратов для икрометания, сильная растянутость сроков нереста явилась реакцией на недостаток прибрежных нерестилищ с залитой луговой растительностью в весенний период. Этот ранненерестующий вид стал откладывать икру и при более высоких температурах во-

ды. Выделение в популяции щуки такой группы особей, хотя и не обеспечило резкого подъема численности, но в условиях, как правило, неблагоприятного для ее размножения режима уровня воды способствовало поддержанию численности щуки на невысоком, но промысловом уровне.

Об изменчивости возрастной структуры популяций рыб можно судить по показателю флюктуации численности (Кузнецов,1980), являющемуся несколько упрощенным коэффициентом вариации. В популяциях рыб со сравнительно стабильным уровнем пополнения (плотва, судак) показатель флюктуации равняется в среднем в отдельных возрастах 40-80 %, у рыб с относительно стабильным уровнем воспроизводства (лещ, густера, чехонь) – 60-90% и с высокой амплитудой колебания численности (синец, щука) – 90-150% (табл.). У плотвы в среднем за период с 1963 по 1997 гг. показатель флюктуации равнялся 59,1%, у леща в возрасте 5-7 лет – 81,3%, у стерляди за более короткий период за 1983-1994 гг. у 4-7 годовиков также составил 81,3%, а у синца за 1963-1997 гг. у 4-6 – 121,0%.

Показатель флюктуации численности (%) массовых видов рыб Куйбышевского водохранилища за 1963-1997 годы

Виды	Возраст					Среднее
	4	5	6	7	8	
Плотва	-	78,8	39,6	58,8	-	59,1
Лещ	-	87,2	78,3	84,5	75,4	81,3
Синец	135,2	105,7	122,2	-	-	121,0

Таким образом, процесс внутрипопуляционной дифференцировки в водохранилище позволяет популяциям рыб в условиях непостоянства среды обитания и сильного антропогенного воздействия на экосистему поддерживать определенный уровень своего воспроизводства.

Кузнецов В.А. Внутрипопуляционная дифференцировка рыб в условиях зарегулированного стока рек //Экология, 1975. – №4. – С.61-69. – *Кузнецов В.А.* К анализу «экологических групп рыб» в понимании С.ГКрыжановского //Зоол. ж., 1977. – Т.56. – Вып.10. – С.1503-1509. – *Кузнецов В.А.* Флюктуация численности промысловых рыб в условиях зарегулированного стока реки (на примере Куйбышевского водохранилища) //Вопр. ихтиологии, 1980. – Т.20. – Вып.5. – С.805-811. – *Лукин А.В.* Основные черты экологии осетровых в Средней Волге //Тр. общ. естествоисп. при Казан. ун-те., 1947. – Т.57. – Вып.3-4. – С.39-143. – *Шмидтов А.И.* Стерлядь (Acipenser ruthenus L.) //Уч. зап. Казан. ун-та, 1939. – Т.99. – Кн.4-5. – С.3-280.

ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ БЕСХВОСТЫХ ЗЕМНОВОДНЫХ ПРИ ИЗМЕНЕНИИ pH И ОСВЕЩЕННОСТИ

Кузнецов В.А., Вечканов В.С., Ручин А.Б.
Мордовский государственный университет
430000, Саранск, ул. Большевистская, 68, biotech@moris.ru

Общеизвестно, что среда обитания живых существ динамична и организмы изначально приспособлены к этой динамичности. Следовательно, оптимальными параметрами для жизнедеятельности организмов будут являться природные, астатичноые условия. На примере различных групп гидробионтов выявлено положительное влияние некоторых абиотических факторов на рост, энергетику, размножение и общее физиологическое состояние водных животных (Константинов и др., 1987, 1995а, 1995б, 1998; Вечканов и др., 1999). Предполагается, что этот эффект является неспецифической реакцией физиологического стресса, который оказывает благоприятное воздействие на метаболизм животных, усиливая анаболические процессы. Некоторые исследования свидетельствуют о неоднозначном влиянии колебаний температуры и солености на эмбриональное развитие рыб (Новиков, Строганов, 1997).

Практически незатронутым остается вопрос о влиянии колебаний экологических факторов на онтогенез других групп гидробионтов, в частности, бесхвостых амфибий. В связи с этим исследовалось влияние переменных режимов концентрации ионов водорода (pH) и освещенности на личиночное развитие и рост трех видов земноводных: травяная (*Rana temporaria*), озерная (*R..ridibunda*), шпорцевая (*Xenopus laevis*) лягушки. Требуемый уровень pH поддерживали добавлением в воду растворов H_2SO_4 и NaOH. Освещенность изменяли включением и отключением определенного количества люминесцентных ламп. Использовали следующие режимы суточных колебаний pH: 7-8, 6,5-8,5 и 6-9 ед. освещенности в диапазонах 1100, 2300 и 3600 лк. В качестве контроля принималась средняя постоянная концентрация водородных ионов – 7,5 ед. и средняя освещенность – 2400 лк. Все прочие факторы, кроме исследуемых, были идентичны в каждом варианте. По ходу опытов регистрировали стадии развития, рост, смертность и вариабельность головастиков по соответствующим методикам (Объекты биологии развития, 1975).

Проведенные исследования показали, что периодические отклонения pH и освещенности от оптимальных статичных зна-

чений оказывают положительное влияние на личинок изучавшихся видов. Темп онтогенеза при колебаниях pH 7-8 ед. возрастал на 12%. Несколько слабее влияли колебания в пределах 6,5-8,5 ед., а еще большее расширение диапазона изменений pH не оказывало существенного воздействия. Похожая закономерность отмечена в отношении роста головастиков. Колебания pH в диапазоне 6-9 ед. в начале опытов ингибировали рост и лишь к концу эксперимента наблюдалось восстановление скорости роста. Смертность головастиков на всех этапах развития в переменных режимах pH с амплитудой 1 и 2 ед. была на 20-25% ниже, чем в контроле. В варианте с диапазоном 6-9 ед. смертность в ряде случаев превосходила контрольную группу.

В переменных режимах освещенности развитие головастиков также ускорялось. При всех промежуточных измерениях при колебаниях фактора головастики развивались на 1-3 стадии быстрее контроля. Четко прослеживалась прямая зависимость развития от амплитуды колебаний освещенности: при увеличении амплитуды от 1100 до 3600 лк средняя продолжительность личиночного развития постепенно снижается. Обратная закономерность прослеживалась при изучении роста: при различной амплитуде астатичного освещения рост ускоряется соответственно на 2, 17 и 25% по сравнению с контролем. При колебаниях освещенности снижалась также продолжительность самого метаморфоза (на 12-35%). Смертность личинок травяной и озерной лягушек в контроле и опыте практически не различалась, тогда как для шпорцевой лягушки при изменениях освещенности она существенно снижалась. Отход метаморфизирующих особей всех видов в астатичных условиях снижался в 1,5-2,6 раза. Было замечено появление некоторого количества экземпляров шпорцевой лягушки с искривленным позвоночником в контроле («горбатые» особи), в то время как в опыте они отсутствовали. Возможно, это связано с нарушениями синтеза витамина Д, которые приводят к этой аномалии.

Наряду с ускорением развития и роста в переменных гидрион-режимах и освещенности наблюдалось снижение вариабельности линейно-весовых размеров по сравнению с контролем, что указывает на более благоприятные условия выращивания. Сеголетки, выращенные при изменениях исследуемых факторов, после метаморфоза имели лучшие размерные показатели.

Полученные данные свидетельствуют о положительном влиянии астатичной pH и освещенности на развитие, рост и физиологическое состояние личинок бесхвостых амфибий, что

согласуется с исследованиями, проведенными на других группах гидробионтов по колебаниям ряда экологических факторов. Видимо, оптимизация роста живых организмов, наблюдающаяся в условиях колебаний факторов среды, является общебиологическим свойством. Динамика параметров среды самой различной природы, например, pH и света, стимулирует анаболизм, оптимизирует энергетику и улучшает биологическое состояние организмов. Очевидно, изменчивость экологических условий – норма существования животных и статичность среды в любом ее выражении в целом неблагоприятна для живого. Наши результаты в полной мере подтверждают эте высказывание.

Вечканов В.С., Ручин А.Б., Кузнецов В.А. Влияние колебаний освещенности на рост, питание и физиологическое состояние молоди рыб //Ресурсосберегающие технологии в аквакультуре. – Краснодар, 1999. – С.24. – *Константинов А.С., Вечканов В.С., Кузнецов В.А.* Влияние колебаний концентрации водородных ионов на рост молоди рыб //Вопр. ихтиологии. – 1995а. – Т. 35. – № 1. – С.120-125. – *Константинов А.С., Зданович В.В., Калашников Ю.Н.* Влияние переменной температуры на рост эвритермных и стенотермных рыб //Вопр. ихтиологии. – 1987. – Т. 27. – № 6. – С.971-977. – *Константинов А.С., Пушкарь В.Я., Зданович В.В., Соловьева Е.А.* Влияние колебаний температуры на скорость роста и размножение пресноводных планктонных водорослей //Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16, биология. – 1998. – № 1. – С.47-50. – *Константинов А.С., Тагирова Н.А., Степаненко В.М., Соловьева Е.А.* Влияние колебаний некоторых абиотических факторов на рост, размножение и энергетику коловратки Euchlanis dilatata //Гидробиол. журнал. – 1995б. – № 6. – С.25-29. – *Новиков Г.Г., Строганов А.Н.* Специфические особенности энергетики и роста в раннем онтогенезе костистых рыб //Тез. докл. 1 Конгресса ихтиологов России. – М.: ВНИРО, 1997. – С.256. – Объекты биологии развития. – М.: Наука, 1975. – 580 с.

РЕПРОДУКТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Кузнецова Н.Ф.

394095, Воронеж, Ломоносова, 105, postmaster @ lesgen.vrn.ru

Направление, в котором идет регулирование процессов воспроизведения вида, отражает его репродуктивная стратегия. Эффективность репродуктивной стратегии достигается в ходе конкурентного взаимодействия вновь возникших (новых) генотипов: а) непосредственно друг с другом; б) с адаптивной средой обитания на предэмбриональном, эмбриональном и популяционном этапах жизненного цикла растения. На предэмбриональном этапе на нуцеллусе одновременно могут развиваться от 1 до 4 пыльцевых трубок. Но терминальное (лидирующее) положение займут генетически сильные мужские гаметофиты, обладающие

наибольшей энергией к размножению. В свою очередь, нуцеллус, как сито, пропуская через себя весь спектр новых генотипов пыльцы, обеспечивает преимущество наиболее совместимой с ним части. Поэтому в оплодотворении будут участвовать, главным образом, генетически сильные и адаптивные генотипы пыльцы. На эмбриональном этапе (из-за наличия у сосны полиархегониальной системы и кливажной полиэмбрионии) в одной коррозионной камере могут развиваться от 1 до 16 зародышей. Но терминальное положение займет тот зародыш, которому присущ самый генетически сильный генотип, совместимый с эндоспермом. Эти зародыши и реализуются в семенную продукцию года. На популяционном этапе растения дочерней популяции вступают в конкурентные отношения друг с другом, а почвенный субстрат селектирует их на совместимость с собой. И лидировать будут те растения, генотипы которых являются и наиболее генетически сильными, и совместимыми со средой произрастания. Эти особи в будущем образуют верхний полог леса. А при формировании генотипического состава дочерней популяции следующего поколения определенная часть их включится в репродуктивный процесс в качестве материнских деревьев – доноров первоначального спектра пыльцы и яйцеклеток.

Многолетние исследования инбридинга показали, что погодные условия оказывают прямое влияние на итоги взаимодействия нового генотипа со средой обитания. Так, в типичные (нормальные) для региона годы более 90% деревьев случайной выборки реагирует на самоопыление по типу перекрестников и доля инбредных семян в семенной продукции таких лет крайне ничтожна. Напротив, в аномальные годы (холодные, годы засухи) доля инбредных семян возрастает от 1:12-15 до 1:2 (1991 г. – год засухи). Одновременно в семенной продукции аномальных лет резко увеличивается репродуктивный вклад форм с высокой индивидуальной устойчивостью к засухе (от 1/4 до 1/2 от объема семенной продукции). То есть в нормальные и аномальные годы из спектра новых генотипов были востребованы и включены в репродуктивный процесс разные его части, но такие, которые наиболее адаптивны и к субстрату, который обеспечивает их трофику, и к климатическим условиям, на который пришелся данный этап. Учитывая, что этапы селекции происходят в течение нескольких лет (половина из них – нормальные), то к концу 3-го этапа останутся, главным образом, растения, генотипы которых адаптивны и к климату, и к субстрату. Не менее важным в реализации репродуктивной стратегии является период перехода с одного этапа на другой.

Для этого изучали качество семенной продукции одной шишки. Семена каждой шишки по весу разделили на 3 фракции: крупные, средние и мелкие. Пофракционно изучена лабораторная и полевая всхожесть семян, сохранность и качество сеянцев, а также процент нарушений в митозе. Наиболее низкие показатели по всхожести семян, сохранности и качеству сеянцев были получены для фракции крупных семян (16 и 43% по сравнению 38 и 55% для средней и 31 и 45% для мелкой). Соответственно в 1,5-2 раза по сравнению со средней фракцией был выше процент нарушений в митозе у проростков семян из крупной фракции. Эти данные свидетельствуют, что при переходе с эмбрионального этапа происходит массовая элиминация генотипов наиболее круных семян – самых генетически сильных и максимально адаптивных лидеров предыдущего этапа. Оставшиеся растения характеризуются низким качеством. Поэтому в течение следующего этапа они будут подвергаться отбору.

Следовательно: 1. Из всего биоразнообразия возникающих генотипов пыльцы, яйцклеток, зародышей, индивидуальных растений репродуктивная стратегия обеспечивает успех лишь определенной ее части – оптимальной (средней) по: а) генетической активности и б) адаптивности к среде обитания (климату и субстрату). 2. Выход из репродуктивного процесса генетически слабых генотипов идет постоянно, а генетически сильных – дискретно при переходе с одного этапа на другой. 3. Поскольку качество и адаптивность дочерней популяции достигается путем направленной элиминации представленного для отбора количества, то изначальный спектр генотипов пыльцы, яйцеклеток, семян, индивидуальных растений должен быть достаточным по количеству, генетическому разнообразию и отражать генетическую структуру маточной популяции.

РОЛЬ ПОЛИВАРИАНТНОСТИ ОНТОГЕНЕЗА В РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК

Кшнясев И.А., Жигальский О.А.

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202. kia@ipae.uran.ru

Феномен флуктуаций численности мелких млекопитающих интригует популяционных экологов на протяжении многих десятилетий. Проблема регуляции численности – центральная

проблема популяционной экологии. Для объяснения наблюдаемой динамики численности предложен не один десяток гипотез (Batzly, 1992; Krebs, 1996). Эти гипотезы можно разбить на следующие три класса:

1) концепции экзогенной регуляции – объясняют динамику популяций влиянием погодно-климатических условий, кормовых факторов, хищников, симпатрических видов, эпизоотий;

2) концепции эндогенной регуляции – считают регуляцию численности следствием территориальности и социальных взаимодействий особей, зависимости демографических процессов от плотности популяции;

3) многофакторные концепции – предполагают влияние совокупности факторов.

Цель настоящей работы – оценить роль поливариантности онтогенеза в регуляции численности популяций европейской рыжей полевки.

Материалом для исследования послужили данные за 21 год и 19 лет наблюдений (84 и 76 туров учета) за численностью и структурой популяций европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schr., 1780) в центральной части ее видового ареала. Исходные данные любезно предоставлены А.Д.Бернштейн. Проанализировано 19 демографических признаков (табл.1-2). Использованы методы спектрального, компонентного, дискриминантного и дисперсионного анализов, методы множественных сравнений. Для выполнения требования гомоскедастичности использовали логарифмированные значения оценок численности (табл.1-2; *). В ряде случаев взят критерий Крускала –Уоллиса (#). Оценки порога конкуренции (табл.1-2: [a]) и стационарных ([b]) численностей (особей/100 ловушко-суток) получены с помощью модели роста популяции (Maynard Smith, Slatkin, 1973; Кшнясев, 1999).

В спектрах рядов численности исследованных популяций выявлены два пика спектральной плотности, соответствующие периоду 1 год и квазипериоду 2-5 лет. Цирканнуальный ритм является следствием приуроченности репродукции к благоприятному периоду года. Каковы же вероятные механизмы многолетнего цикла? С помощью методов распознавания образов годы наблюдений по совокупности демографических признаков классифицированы на статистически значимо различающиеся между собой группы лет – фазы многолетнего популяционного цикла. Анализ демографии показал (табл. 1-2), что фаза «депрессии» характеризуется значимо более высокими долями размножающихся животных в течение всего репродуктивного

сезона, преобладанием молодых животных в популяции осенью и высокой зимней выживаемостью. Для фазы «пика» характерна противоположная демографическая ситуация.

Известно (Шварц и др., 1964; Оленев, 1981, 1991; Демина и др., 1997 и др.), что для грызунов умеренного климата, характерна поливариантность онтогенеза. Так, животные летних когорт потенциально могут реализовать один из двух альтернативных путей развития: 1) созревать и включаться в размножение, подобно когортам весеннего рождения (такие особи будут отнесены к 3 ФФГ по Оленеву); 2) не созревать в текущем репродуктивном сезоне (2 ФФГ). Интуитивно понятно, что момент бифуркации – «выбора» пути онтогенеза может являться местом приложения эффектов экзо- и эндогенных факторов регуляции.

Для исследованных популяций при плотности выше некоторого порога (табл. 1-2: [a]) характерно подавление созревания и включение в размножение прибылых особей (уже в начале лета). Это наиболее ярко наблюдается в фазе «пика» (табл. 1-2). В этой фазе цикла плотность популяции высока уже в начале репродуктивного периода и результатом социальных взаимодействий (вследствие территориализма размножающихся особей) является статистически значимое снижение доли размножающихся животных. Это, в свою очередь, сказывается не столько на уровне численности популяции осенью (так как фазы «роста» и «пика» имеют близкие средние значения), сколько на ее возрастной структуре. Осенью фазы «пика» популяция характеризуются значимо более высокой долей особей раннелетнего рождения. При переходе из фазы «пика» в фазу «депрессии» наблюдается катастрофическое падение численности популяции за зиму («популяционный крах»), которое превышает (*сверхкомпенсация*) летний прирост, что, очевидно, является следствием суперкритического демографического состояния популяции.

Таким образом, циклический характер динамики популяций детерминируется катастрофическим падением численности популяций при переходе из фазы «пика» в фазу «депрессии». Это позволяет считать, что эндогенные плотностно-зависимые механизмы (интенсивность интерференционной внутривидовой конкуренции) влияют на «выбор» пути онтогенеза особями летних когорт и, очевидно, служат ключевым фактором регуляции численности популяций европейской рыжей полевки в центральной части ее ареала.

Таблица 1

Демографическая характеристика (M ± m) фаз популяционного цикла рыжей полевки. Тульская обл. 1966-1976; 1972-1981 годы

	Признак / Фаза (число лет)	«Депрессия» – I (n=6)	II (n=4)	«Рост» – III (n=5)	«Пик» – IV (n=6)	Значимые контрасты (p<0,05)
Апрель	Численность (5,5 [a]/ 7,8 [b])	3,6 ± 1,62	7,8 ± 1,65	6,3 ± 0,88	13,4 ± 2,75	I-IV; III-IV; I-(II+IV); (I+III)-(II+IV); IV-(I+II+III)
	% размножающихся ♀♀	92,8 ± 3,28	81,0 ± 6,37	92,2 ± 1,11	71,7 ±10,40	(I+III) — (II+IV) #
	% 1-2-мес. животных	0,0 ± 0,00-	0,0 ± 0,00	9,7 ± 6,86	0,8 ± 0,80	III — (I+II+IV) #
	% 3-6-мес. животных	0,0 ± 0,00	10,0 ± 7,88	13,7 ± 6,00	5,5 ± 2,01	I — (II+III+IV) #
Июнь	Численность (10,7 [a] / 16,5 [b])	4,5 ± 1,12	12,6 ± 3,88	14,2 ± 2,23	26,3 ± 3,32	Все*, *исключая II-III*
	% размножающихся ♀♀	85,1 ± 3,99	83,1 ± 5,53	82,1 ± 1,43	60,3 ± 8,38	IV от всех
	% не размножающихся ♂♂	16,9 ± 2,16	21,6 ± 2,93	30,8 ± 2,13	48,4 ± 9,22	IV от всех
	% 1-2-мес. животных	62,7 ± 5,25	66,6 ± 3,79	60,4 ± 6,80	64,4 ± 2,85	n.s.
	% 3-6-мес. животных	0,0 ± 0,00	5,5 ± 4,30	13,7 ± 5,00	2,9 ± 0,94	I — (II+III+IV) #
Август	Численность (19,1[a] / 27,3 [b])	6,8 ± 1,13	19,5 ± 3,46	34,4 ± 2,66	34,7 ± 3,41	Все*, *исключая III-IV*
	% размножающихся ♀♀	77,4 ± 9,93	55,9 ± 1,11	38,0 ± 5,01	24,9± 4,05	Все, *исключая II-III и III-IV*
	% не размножающихся ♂♂	33,1 ± 9,38	57,2 ± 6,64	72,4 ± 6,35	88,7 ± 2,62	Все, *исключая II-III и III-IV*
	% 1-2-мес. животных	81,4 ± 2,80	56,2 ± 10,17	70,2 ± 4,34	71,6 ± 5,38	I—II; II—(I+III+IV);
	% 3-6-мес. животных	13,7 ± 2,28	39,2 ± 9,66	25,4 ± 3,65	20,3 ± 4,85	I—II; II—(I+III+IV);
Октябрь	Численность (12,3 [a] / 17,7 [b])	4,0 ± 1,17	10,1 ± 2,95	23,8 ± 2,88	25,7 ± 3,44	Все*, *исключая III-IV*
	% размножающихся ♀♀	29,2 ± 5,73	21,5 ± 1,66	17,1 ± 3,29	15,5 ± 3,97	I — IV; I — (II+III+IV);
	% 1-2-мес. животных	75,3 ± 6,36	74,0 ± 6,96	44,6 ± 8,57	18,8 ± 4,84	Все, *исключая I-II;* (I+II) — (III+IV);
	% 3-6-мес. животных	21,5 ± 5,75	25,3 ± 6,95	52,5 ± 8,46	78,4 ± 4,69	Все, *исключая I-II;* (I+II) — (III+IV);
	Выживание за зиму, %	70,0 ± 5,05	55,6 ± 5,22	35,4 ± 5,17	12,5 ± 4,78	Все, *исключая I-II;*

Таблица 2

Демографическая характеристика (M ± m) фаз популяционного цикла рыжей полевки. Удмуртия 1973-1991 годы

	Признак / Фаза цикла (число лет)	«Депрессия» – I (n=6)	«Рост» – III (n=7)	«Пик» – IV (n=6)	Значимые контрасты (p<0,05)
Апрель	Численность (5,5 [a] / 7,8 [b])	3,3 ± 1,00	5,1 ± 1,75	10,1 ± 1,40	IV от всех
	% размножающихся ♀♀	65,4 ± 15,89	81,5 ± 13,77	72,7 ± 11,11	n.s.
	% 1-2-мес. животных	0,0 ± 0,00	10,1 ± 5,50	7,4 ± 6,01	I — (III+IV) #
	% 3-6-мес. животных	0,0 ± 0,00	10,7 ± 7,28	4,6 ± 2,29	I — (III+IV) #
Июнь	Численность (10,7 [a] / 16,5 [b])	5,0 ± 1,08	16,2 ± 5,02	22,1 ± 4,95	I от всех*
	% размножающихся ♀♀	75,4 ± 7,26	54,8 ± 10,93	30,8 ± 5,51	I – IV; IV — (I+III)
	% не размножающихся ♂♂	9,1 ± 3,90	42,3 ± 8,59	68,7 ± 3,81	Все
	% 1-2-мес. животных	63,2 ± 3,42	73,1 ± 4,91	69,1 ± 3,95	n.s.
	% 3-6-мес. животных	0,0 ± 0,00	5,3 ± 1,56	4,0 ± 2,17	I — (III+IV), #
Август	Численность (19,1 [a] / 27,3 [b])	11,9 ± 2,59	31,0 ± 7,03	32,5 ± 4,08	I от всех*
	% размножающихся ♀♀	27,7 ± 7,19	20,8 ± 8,79	4,8 ± 2,75	I –IV, IV — (I+III)
	% не размножающихся ♂♂	79,9 ± 7,76	77,5 ± 7,00	95,3 ± 2,47	IV — (I+III) #
	% 1-2-мес. животных	78,0 ± 2,16	79,6 ± 4,28	87,9 ± 2,39	IV — (I+III)
	% 3-6-мес. животных	19,4 ± 2,25	12,4 ± 3,84	6,2 ± 1,27	I — IV
Октябрь	Численность (12,3 [a] / 17,7 [b])	7,4 ± 2,10	19,1 ± 4,25	19,9 ± 3,77	I от всех
	% размножающихся ♀♀	16,2 ± 5,57	9,9 ± 3,33	6,3 ± 2,30	*I — IV, p<0,1*
	% 1-2-мес. животных	87,2 ± 2,65	60,1 ± 13,19	23,0 ± 6,55	I — IV, IV — (I+III)
	% 3-6-мес. животных	12,2 ± 2,55	37,7 ± 13,07	74,1 ± 6,53	I — IV, IV — (I+III)
	Выживание за зиму, %	45,2 ± 8,75	54,1 ± 9,82	18,4 ± 5,22	I –IV, (I+III) от IV

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЛУГОВИКА ДЕРНИСТОГО
(*Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.)

Лежнина Е.А.

Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1,
botanica@marsu.ru

Возрастная структура ценопопуляций является одной из важных характеристик популяции. Цель наших исследований – изучение особенностей возрастной структуры ценопопуляций (ЦП) луговика дернистого в различных эколого-географических условиях в Швейцарии.

Deschampsia caespitosa (L.) Beauv., луговик дернистый, щучка – многолетнее, травянистое, зимнезеленое растение, поликарпик, относится к плотнодерновинным злакам.

Исследования возрастной структуры проводили в дубово-ясеневых лесах Швейцарии (Женевский кантон) весной и осенью 1999 года в долинах рек Рулява и Аллондон.

В работе использовали общепринятые популяционно-онтогенетические методы исследования (Диагнозы и ключи..., 1983; Изучение..., 1986). В качестве основной счетной единицы выбрана фитоценотическая счетная единица. Нами использована концепция периодизации онтогенеза, разработанная Т.А.Работновым (1950) и его последователями. Возрастные состояния у луговика дернистого определяли по морфологическим признакам. Онтогенез впервые описан З.И.Персиковой (1959), а также Л.А.Жуковой (1959, 1961, 1976, 1995).

В России на пойменных лугах разного хозяйственного использования изучение возрастной структуры ЦП *D. caespitosa* проводилось рядом исследователей (Жукова, 1981; Жукова и др. 1985, Ведерникова, 1982, 1984).

Во всех обследованных дубово-ясеневых лесах Швейцарии ЦП луговика дернистого неполночленные из-за отсутствия проростков, молодые нормальные с максимумом на группе особей в виргинильном состоянии (рис.). Первая ЦП *D.caespitosa* стареющая, нормальная с максимумом на группах в v и g3 состояниях. Минимальное количество особей отмечено в прегенеративном (j, im) и постгенеративном (ss,s) периодах. Семенное возобновление слабое. Практически отсутствуют проростки, которые, вероятно, рано отмирают со снижением освещенности, а

также при поедании их некоторыми видами моллюсков (*Perforatella incarnata* и *Cepaea nemoralis* L.).

Наиболее многочисленной во всех фитоценозах является группа виргинильных растений. Доминирующим является вегетативное возобновление в результате партикуляции особей в старом генеративном состоянии.

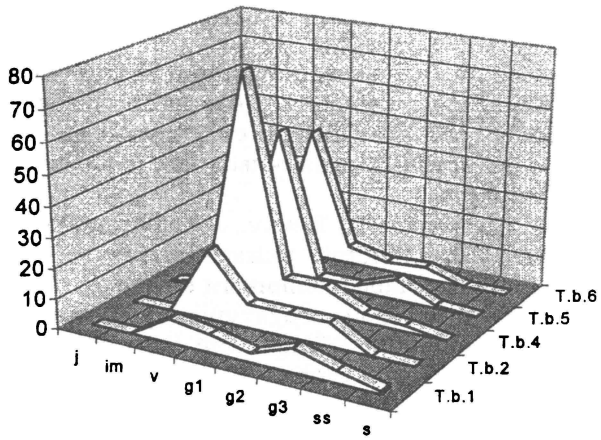

Рис. Возрастная структура ЦП *D.caespitosa*

Проанализировав возрастные спектры ЦП *D.caespitosa*, можно сделать следующие выводы:

1. Большинство ЦП луговика дернистого являются молодыми, нормальными; отличаются они численностью разных онтогенетических групп.

2. Возрастные спектры левосторонние, имеют характер одновершинной кривой, абсолютный максимум приходится на одну из групп в молодой части популяции в прегенеративном периоде.

3. В ЦП щучки преобладает вегетативное размножение за счет партикуляции особей в старом генеративном состоянии с омоложением партикул.

Благодарю научных руководителей Л.А.Жукову и О.П.Ведерникову за помощь и поддержку в работе.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ «Пространственно-временная организация природных популяций растений» №98-04-49294.

ВЛИЯНИЕ ЭКОТОПА НА РАЗВИТИЕ И СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ *Ulmus glabra* Huds

Леонова Н.А.

Пензенский государственный педагогический университет
440008, г.Пенза, ул.Лермонтова, 37, корп. 5

Исследования проводились в плакорных (мезофитных) и пойменных (мезогигрофитных) охраняемых сообществах Пензенской, Калужской и Брянской областей как в наиболее сохранившихся участках, так и на территориях, подвергавшихся рубкам разной интенсивности. Было установлено, что полный онтогенез *U.glabra* нормальной жизненности осуществляется только в прорывах верхнего полога – окнах. В мезофитных сообществах главными лимитирующими факторами выступают световой режим на их территории и недостаток влаги в определенные периоды сезона вегетации. В этих условиях минимальные размеры световых окон должны составлять 600-800 м^2. В мезогигрофитных экотопах только один из этих факторов является лимитирующим – свет. В условиях поймы обилие углекислого газа (в мезогигрофитных условиях почвой выделяется углекислого газа в 2,7 раза больше, чем в мезофитных местообитаниях), согласно закону Рюбеля (закон компенсации факторов), компенсирует недостаток света. В мезогигрофитных экотопах полный онтогенез *U.glabra* возможен при наличии окон среднего размера – 300-600 м^2. Особенности экотопа определяют общую продолжительность онтогенеза *U.glabra*. Наибольшая продолжительность онтогенеза отмечена в мезофитных сообществах и в среднем составляет 180-200 лет. В мезогигрофитных сообществах высокие концентрации углекислоты в приземном слое воздуха создают лучшие условия углеродного питания для развития растений вяза голого, обеспечивая более высокие темпы роста и развития. Так, за 3 года жизни в пойме подрост *U.glabra* достигает размеров 5-6-летних растений плакора. Для всех растений вяза голого в пойме (100%) характерно ежегодное формирование истинных пролептических побегов, в плакорных местообитаниях они были отмечены только у 17% особей на 4-м году жизни. Поэтому в мезогигрофитных условиях происходит значительное уменьшение длительности онтогенеза – в среднем до 110-130 лет.

Даже в ненарушенных сообществах вяз голый обладает широким спектром жизненных форм: одноствольное дерево, порослеобразующее дерево, дерево-куст (немного- и многоствольный), куртинообразующее (длиннокорневищное или кор-

неотпрысковое) дерево; одностольный и многоствольный торчки, факультативный стланик. При этом преобладающей является жизненная форма – одноствольное дерево. В мезогигрофитных сообществах по сравнению с мезофитными увеличивается участие вегетативно подвижных жизненных форм – факультативный стланик и куртинообразующих деревьев. Образование вегетативно-подвижных жизненных форм связано, главным образом, с формированием гипогеогенных корневищ – ксилоризомов, в меньшей степени с образованием корневых отпрысков. В рубленых сообществах возрастает участие немного- и многоствольных деревьев. Ухудшение режима освещения приводит к увеличению «торчкующихся» форм роста. Разнообразие жизненных форм обеспечивает выживание *U.glabra* в неблагоприятных условиях и указывает на черты толерантности в его стратегии жизни.

В мезофитных условиях растения вяза голого имеют максимальные среди изученных сообществ размеры: взрослые растения вяза голого достигают 30 м в высоту, имеют диаметр ствола, равный 30-35 см, диаметр кроны – 7-8 м. Наименьшие размеры имеют растения мезогигрофитных экотопов: взрослые растения достигают высоты до 25 м, диаметр ствола не превышает 25 см, диаметр кроны – 2,5-3,5 м.

Характерной чертой онтогенетических спектров вяза голого является их левосторонность с максимумом на имматурных растениях как в нарушенных, так и в ненарушенных сообществах. Для мезофитных и мезогигрофитных местообитений были рассчитаны базовые спектры популяций *U.glabra*. В связи с тем, что в мезофитных и мезогигрофитных условиях особи вяза имеют разную продолжительность онтогенеза и размеры, было выявлено 2 варианта базового спектра. В мезофитных сообществах, помимо максимума в левой части, приуроченного к имматурным растениям, отмечен второй, дополнительный максимум численности на старых генеративных и сенильных особях, то есть базовый спектр бимодальный. Популяции вяза голого в мезогигрофитных условиях имеют также бимодальный спектр, но с дополнительным максимумом на молодых генеративных растениях. Самая большая плотность популяций *U.glabra* отмечена в мезогигрофитных условиях (пойменное сообщество) как среди прегенеративных возрастных состояний, так и половозрелых растений. При этом общая плотность взрослых деревьев всех видов примерно одинакова. Большая плотность взрослых растений вяза голого в пойме объясняется бедностью ее видового состава в связи с пойменным режимом увлажнения. Таким образом, экотопически обусловленный состав древесной синузии

(полидоминантный в мезофитных и олигодоминантный в мезогигрофитных условиях) определяет ценотическую роль вяза: в полидоминантных сообществах он выступают в качестве ассектатора, в олигодоминантных – в качестве содоминанта древесной синузии. Рубки приводят к значительному снижению плотности взрослых особей вяза, к увеличению в популяциях растений пониженной и низкой жизненностей и к преобладанию вегетативного размножения над семенным.

Для пространственной структуры популяций характерно групповое размещение особей вяза голого, обусловленное приуроченностью растений к определенным участкам световых окон. Одиночное распределение возможно только у зрелых и старых генеративных деревьев в связи с возрастным самоизреживанием древостоев.

МОДЕЛИРОВАНИЕ БИОТЕХНИЧЕСКИМ ЗАКОНОМ

Мазуркин П.М.

Марийский государственный технический университет
424000, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 3

Если имеются табличные данные, то возможно статистическое моделирование биотехническим законом (Мазуркин, 1998). Рассмотрим несколько примеров, которые были опубликованы в сборнике материалов II Всероссийского популяционного семинара. По данным Н.Г.Смирнова, влияние радиоуглеродного возраста t от 24 тысяч лет до современности на доли морфотипов (проценты) определяется статистическими моделями:

– зуб и морфотип M^1 *hen* из Сюмбганто (табл.).

$$y = 62,03\exp(-0,01101(t+24)) -$$
$$-1,2684\cdot 10^{-9}(t+24)^{13,3155}\exp(-0,7966(t+24));$$

Доли морфотипов *henseli* и *forguatus* по статистическим моделям

Возраст	Доля	Расчетные значения по модели (1):			Составляющие (1):	
t, т. Лет	$\hat{y}$, %	y, %	$\varepsilon = \hat{y} - y$,%	$\Delta = 100\varepsilon/\hat{y}$, %	y_1, %	y_2, %
-24	62	62.03	-0.03	-0.05	6.03	0.00
-17	58	56.57	1.43	2.47	57.43	0.86
-14	56	46.46	9.54	17.04	55.56	9.10
-12.8	33	39.01	-6.01	***-18.21***	54.83	15.83
-12.7	42	38.32	3.68	8.76	54.77	16.45
0	29	32.54	-3.54	-12.21	47.63	15.08

– зуб и морфотип M^1 *for* из Сюмбганто

$$y = 36,79\exp(-0,01862(t+24)) +$$
$$+ 5,5900\cdot 10^{-7}(t+24)^{9,7288}\exp(-0,5274(t+24)).$$

Доверительная вероятность оценивается по максимальной относительной погрешности Δ_{max} из выражения $100-\Delta_{max}$. Адекватность моделей составляет 81,79 и 76,03%. Модели получены и по другим данным. Анализ дает апостериорную информацию: во-первых, уравнение одинаково для 15 моделей, но каждый морфотип отличается знаком перед второй составляющей; во-вторых, по графикам составляющих y_1 и y_2 возможно оценить процессы гибели и стрессового возбуждения, причем в зависимости от места взятия образцов; в-третьих, катастрофу 12,8-12,7 тысяч лет назад возможно оценить импульсной функцией. Если даны кодовые шкалы, то возможно получить модели биотехнического закона и его фрагментов. Например, по Н.В.Абрамову и А.А.Черновской получены модели (ранг $r=0$ для №1):

– флора окрестностей г.Пущино ($\Delta_{max} = 7,03\%$)

$$P = 14,803\exp(-0,7122r^{1,5630}) + 3,7406r^{0,5497}\exp(-0,05820r^{1,3271});$$

– флора правобережья Республики Марий Эл ($\Delta_{max} = 9,08\%$)

$$P = 12,999\exp(-0,6356r^{0,6113}) + 0,6113r^{1,0285}\exp(-0,008989r^{2,0276})$$

Сопоставление двух этих моделей по их составляющим, а также по значениям параметров модели позволяет находить апостериорное объяснение ранговому распределению растений.

На примере данных Б.И.Колупаева и других. покажем методику получения устойчивой закономерности. Гибель рачков g (%) от активной реакции талых вод pH по всем 11 местам отбора проб описывается уравнением

$$g = 0,001723pH^{11,0963}\exp(-1,5536pH).$$

Здесь много неучтенных факторов, поэтому для их элиминирования последовательно исключаются наблюдения. При этом биотехнический закон по форме сохраняется, а параметры уравнения изменяются до устойчивых значений. По оставшимся пяти точкам получена модель ($\Delta_{max} = 22,15\%$), при интервале $pH = 5,38-6,90$,

$$g = 1,3114\cdot 10^{-8}pH^{21,8780}\exp(-2,8752pH).$$

Интервальное изменение всхожести (М.В.Архипов и Л.И.Никитина) также возможно моделировать биотехническим законом, например:

– партия ячменя №38101 по распределению (%) длины ростка $P = 0{,}00004709 i^{33{,}6144} \exp(-8{,}5305 i^{0{,}9740}) + 2{,}5739$;

– партия ячменя №38101 по распределению (%) длины корня $K = 3{,}3089 \cdot 10^{-10} i^{23{,}8489} \exp(-3{,}0673 i)$,

где i – номер интервала всхожести, например $i = 1$ для интервала 0-10 мм. Анализ показал, что предложенный нами биотехнический закон относится к классу устойчивых законов распределения. Предлагаемый критерий адекватности по максимальной относительной погрешности прост в расчетах и на порядок жестче общеизвестного критерия Фишера.

Мазуркин П.М. Биотехнический принцип в популяционной динамике //Жизнь популяций в гетерогенной среде (Часть 1). Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – С.165-167. *Смирнов Н.Г.* Копытные лемминги: морфологическая, таксономическая и экологическая эволюция //Там же. – С.43-52. *Абрамов Н.В., Черновская А.А.* Биоморфологический анализ флоры правобережья Республики Марий Эл //Там же, с. 76-82. *Колупаев Б.И., Сапрыкина Е.А., Яковлева Т.В.* Гетерогенность качества атмосферных осадков и реакция гидробионтов //Там же. – С.84-90. *Архипов М.В., Никитина Л.И.* Использование ростовых показателей прорастающих семян для оценки неоднородности семенного материала //Там же. – С.106-108.

ПОЛОВАЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ЛОСЯ В ЗАПОВЕДНИКЕ «БОЛЬШАЯ КОКШАГА»

Мансуров А.Ф.

Государственный природный заповедник «Большая Кокшага»
424000, Йошкар-Ола, пр. Ленина, 24а-515, kakshan@yoshkar-ola.ru

Половая и возрастная структура популяции лося в заповеднике «Большая Кокшага» определялась по результатам анализа картотеки встреч лосей за период с 1994 по 1999 годы. Для ее характеристики животные распределялись на 3 группы: самцы, самки, сеголетки (табл. 1).

Таблица 1

Половая и возрастная структура популяции лося

Год наблюдений	Встречено животных и их следов	Из них					
		взрослых самцов		взрослых самок		сеголеток	
		абс.	%	абс.	%	абс.	%
1995	59	24	41	19	32	16	27
1996	39	17	44	15	38	7	18
1997	60	18	30	27	45	15	25
1998	93	31	33	36	39	26	28
Итого	251	90	36	97	39	64	25

Отмечается незначительное превышение в популяции взрослых самок по отношению к взрослым самцам, а также достаточно высокий ежегодный прирост лосят-сеголетков.

Производительность популяции также характеризуется отношением числа встреченных лосят к количеству встреченных самок (табл. 2).

Таблица 2

Встречаемость самок лосей с потомством

Месяц	Всего самок	Без телят	С телятами		
			одним	двумя	тремя
Май	2	1	1	0	0
Июнь	14	4	6	4	0
Июль	7	4	3	0	0
Август	6	3	3	0	0
Сентябрь	8	3	4	0	0
Октябрь	11	9	2	0	0
Ноябрь	11	3	8	0	0
Итого	59	27	27	4	0

По результатам 5-летних исследований, на одну встреченную самку приходится 0,52 теленка. Самки без телят составляют 46% от общего числа встреченных самок. На одну самку с телятами в среднем приходилось 1,03 теленка. За весь период исследований не было встречено самок лося с 3 лосятами. Приплод, в основном, появляется во второй половине мая-июне.

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ СТОЛОНООБРАЗУЮЩЕГО ОДНОЛЕТНИКА *Limosella aquatica* L. (Scrophulariaceae)

Марков М.В., Вознова Г.В.

Тверской государственный университет
170000, г.Тверь, ул.Желябова, 33

Во флоре центра Русской равнины есть немало травянистых многолетних растений, формирующих наземные столоны, но, очевидно, единственным незимующим однолетником, способным к разрастанию путем столонообразования и укоренения рамет, является лужница водная (*Limosella aquatica* L.) из семейства норичниковых (*Scrophulariaceae*). Отсюда вполне понятен интерес к этому крайне своеобразному растению, его популяционной биологии.

В литературе нами почти не встречено сведений о популяционной биологии лужницы водной. За исключением основательной статьи Э.Солсбери (Salisbury, 1967), в которой рассмотрены некоторые важные стороны жизни популяций лужницы, и наших работ (Марков, 1989; 1990, Марков, 1998; Марков, Ключникова, 1998), где лишь вкратце затронуты некоторые аспекты биологии прибрежных ее популяций, включая особенности аллокации биомассы. Нам не удалось найти ни одной работы, где бы сколько-нибудь подробно характеризовались особенности столонообразования, семенного размножения и динамики численности популяций этого вида. Практически не изучены и потенциальные возможности ее вегетативного размножения за счет столонов и рамет. Поэтому в целях пополнения имеющихся сведений об онтогенезе особей и жизни популяций лужницы в сезоны 1997-1998 гг. нами было предпринято изучение нескольких небольших придорожных популяций этого вида на территории Тверской области в окрестностях деревень Анашкино и Ферязкино. Перед собой мы ставили следующие задачи: 1) изучить особенности столонообразования и потенциальные возможности вегетативного размножения (клонирования); 2) оценить семенную продуктивность особей разной мощности в популяциях; 3) исследовать особенности корневой системы лужницы и возможности укоренения рамет. От 20,3 до 48,5% особей в разных локусах изученных популяций столонов не имели совсем. Столонообразование обеспечивало существенное повышение мощности особи-клона, благодаря захвату большей площади питания-суммарная длина столонов в максимуме достигала 29 см. В придорожных популяциях лужницы всегда присутствует риск повреждения особей проезжающим транспортом. Поэтому представлялось интересным выяснить судьбу рамет – дочерних розеток, образующихся на столонах первого порядка, в случае механического разрушения столонов. У растений, пересаженных в вегетационные сосуды и выращиваемых в условиях достаточного полива, перерезание столонов в средней части не приводило к отмиранию рамет, находящихся на разных дистанциях от материнской. По крайней мере, в течение месяца отделенные раметы продолжали свое генеративное развитие и формировали плоды. Даже если у рамет в момент их отделения отсутствовали (еще не сформировались) корни, то в дальнейшем происходило формирование придаточных корней, благодаря чему искусственно отделенные раметы становились особями с автономным минеральным питанием. Семенная продуктивность существенно варьировала как на внутри-, так и на межпопуля-

ционном уровнях. Число семян в плоде колебалось в пределах объединенной выборки из двух популяций (N=114) от 37 до 173 при X = 90,3±2,6, давая слабо положительно асимметричное (As=+0,67) распределение. Потенциальную плодовитость особей рассчитывали двумя способами: по произведению среднего числа семян в плоде на число плодов у особи или общее число генеративных структур, включая бутоны и цветки. При определении первым способом средняя величина потенциальной плодовитости варьировала от 774,0±127,4 до 1180,3±93,4, а при определении вторым – от 954,2±134,4 до 1500,0±122,8 семян на особь. На ранних стадиях развития особей лужницы примерно через неделю после прорастания на гипокотиле начинают образовываться придаточные корни, играющие стабилизирующую роль для проростка. Главный корень прекращает свой рост, и заменяется системой придаточных корней. Формирование такой вторично-гоморизной корневой системы обходится для растений обычно дороже, чем формирование стержневой корневой системы, и это находит свое отражение в характере аллометрического спектра (Марков, 1990). Среднее значение отношения массы корневой системы к общей массе растения варьировало от 0,31±0,015 до 0,48±0,027.

Марков М.В. Алгоритм популяционно-ботанического анализа малолетних растений: архитектурная модель–жизненная форма–эколого-ценотическая стратегия /Биол. науки, 1989. – № 11. – С.90-104. – *Марков М.В.* Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. Казань: Изд-во Казанского университета, 1990. – 178 с.– *Марков М.В.* Опыт аллометрического анализа гетерогенности популяций растений/ Жизнь популяций в гетерогенной среде (Часть I). – Иошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – С.130-143. – *Марков М.В., Ключникова Н.М.*Размерная дифференциация и аллометрия особей в популяциях однолетних растений, формирующих раннесукцессионные сообщества на прибрежных заиленных песчаных наносах/Жизнь популяций в гетерогенной среде (Часть I). – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – С.143-145. – *Salisbury E.J.* The reproduction and germination of *Limosella aquatica L.*/Ann. Bot., 1967, v. 31. – № 121. – P.147-162.

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ МИКРОМИЦЕТОВ

Мартынова Г.П., Марьин Г.С., Замятин С.А., Глазырина Г.В., Апаева Н.Н., Свинина О.Г., Малков А.И., Комова Ю.К.

Марийский государственный университет
424002 г.Йошкар-Ола, ул Красноармейская, 71

Целью настоящего исследования было расширение сведений по проблеме экологизации защиты растений и адаптивности земледелия, а также поиска конкурентоспособных микромицет-

ных организмов для создания эффективных биопрепаратов и препаративных форм при их производстве.

В качестве тест-объектов были использованы патогенные микромицеты, потенциальные возбудители корневой гнили сельскохозяйственных культур и микромицеты-сапрофиты. Питательными средами были: среда Чапека, голодный агар, питательные среды, состоящие из голодного агара и растительной кашицы проростков растений яровой пшеницы 7-дневного возраста, выращенных из зерна, полученного с вариантов полевого опыта. Зерно проращивалось в рулонах на дистиллированной воде. На 15 мл голодного агара было взято 50 штук проростков. Проростки сначала измельчались стерильным скальпелем, затем растирались в ступке да состояния кашицы. Зерно взято с выращенных растений яровой пшеницы по схеме полевого опыта: 1) без удобрений; 2) $N_{100}P_{10}K_{30}$; 3) пестициды; 4) ТНК 80 т/га; 5) $N_{100}P_{10}K_{30}$ + пестициды; 6) $N_{100}P_{10}K_{30}$ +ТНК 80 т/га; 7) пестициды+ТНК 80 т/га; 8) $N_{100}P_{10}K_{30}$ + пестициды+ТНК 80 т/га; 9) солома + пестицид; 10) $N_{90}P_{90}K_{90}$ + ТНК 80 т/га + пестицид. Опыты по конкурентоспособности проводили в 4-кратной повторности. Было проведено по 3 закладки каждого блока исследований. Время исследований – 1996-1999 гг. При исследованиях применяли метод встречных культур, фитоцидность определяли по методу Вердеревского, исследования в полевом опыте – по Доспехову.

Данные исследований показали, что на питательной среде Чапека (без добавления кашицы растительной массы) скорость роста микромицетов в присутствии *Trichoderma lignorum* – как антагониста многих микромицетных организмов, в большинстве случаев, как правило, снижалась. Отклонения в этом случае составляли такие микромицеты, как *Drechslera sorociniana* и *Rhizopus nigrikans*, скорость роста которых была выше, чем у микромицета *T. lignorum*. Однако следует отметить, что высокая скорость роста микромицета не всегда способствовала высокой его конкурентоспособности в освоении пищевого ресурса. Так, *R. nigrikans* при высокой скорости роста популяции имел низкую конкурентоспособность по отношению к *T. lignorum*. Зона подавления составила 0,18. В тоже время следует отметить, что *Dr. sorokiniana* с высокой скоростью роста, практически, имела одинаковую конкурентоспособность с *T. lignorum*, зона подавления в этом случае имела отрицательный знак (-0,1). Наибольшее подавляющее свойство популяция микромицета *T. lignorum* проявляла по отношению к видам *Fusarium solani*, *Botrytis cinerea и Alternaria solani*. А у таких микромицетных

организмов, как *F.gramineum, F. culmorum, F. sporotrichella* и *A. funigatus*, антагонистическая активность была, практически, одинаковая с *T. lignorum*. Конкурентоспособность микромицетных популяций характерно отмечает среднесуточный прирост их в моно- и поликультурах в условиях присутствия *T. lignorum*. Прирост исследуемого микромицета в присутствии *T. lignorum* также имел существенные различия. Так, если у ряда микромицетов по отношению к *T. lignorum* среднесуточный прирост снижался и составил, например, у *A.repens* 65%, *B.cinerea* – 70%, *A. atrans* – 71%, *A. solani* – 78%, а *F.dentreticum* – 82%, то у *F. solani* он был, практически равен с *T. lignorum* (100 %), а у *D. sorociniana* даже превышал на 25%. Взаимоотношения микромицетных популяций можно характеризовать по динамике роста микромицетов в присутствии микромицета, обладающего антагонистическими свойствами в условиях поликультур. Рост колоний микромицетов в начальной фазе их роста (5 сутки) в присутствии *T. lignorum* был наиболее низким у *F. oxisporum* и *Aspergillus candida*. На 11 день анализа низкий рост колоний отмечен у *As. candida* и *F. culmorum*. Наиболее интенсивный – у *A. alternata* и *E.cichoracearum*. Следовательно, можно считать, что к популяции *T. lignorum*, *F. heterosporium* имеет определенную устойчивость, а *D. sorokiniana* даже его угнетает. Другие микромицетные организмы, используемые при исследованиях, также имели различные конкурентоспособные характеристики по отношению к *T. lignorum*. На основании вышеизложенного можно констатировать, что при использовании *T. lignorum* в технологиях получения биопрепаратов для борьбы с болезнями следует учитывать конкурентоспособность к тем микромицетным организмам-патогенам, вызывающим болезни, против которых предполагается использовать этот биопрепарат. На характер роста микромицетных колоний существенное влияние оказывают и условия среды, в которые поставлен микромицетный организм. Рассматривая рост микромицетов на питательных средах с растительным субстратом, можно видеть, что, как правило, растительный субстрат, выращенный из зерна с повышенным содержанием лизина (варианты с внесением минеральных удобрений и пестицидов), способствовал интенсивности роста патогенного гриба *F.oxisporum* и снижал интенсивность роста при невысоких содержаниях лизина (варианты с внесением органического вещества: солома, ТНК). При этом следует отметить, что если в начальный период времени развития микромицета (4-6-й дни) содержание лизина в растительных тканях оказывало незначительное влияние, то

на 9-й день наблюдений интенсивность роста была наибольшей и осталась на этом уровне на 11-й день. Отсюда следует, что растительная масса, выращенная из зерна с различным содержанием лизина, оказывает влияние на динамику роста патогенного микромицета. Минеральные удобрения и пестицидные препараты, способствующие повышению содержания лизина в зерне, таким образом, положительно влияют на интенсивность роста патогенов. Органические удобрения, снижающие содержание лизина в зерне, способствуют замедлению интенствности роста патогенных микромицетных организмов.

Итак, в условиях технологического воздействия существенное влияние на конкурентоспособность микромицета оказывает содержание в растительных тканях (зерне) лизина, содержание которого, в свою очередь, зависит от применения удобрений и пестицидных препаратов.

РЕДКИЕ ПТИЦЫ МОРДОВИИ И НЕКОТОРЫЕ ПУТИ РЕШЕНИЯ ПРОБЛЕМЫ ИХ СОХРАНЕНИЯ

Мещеряков В.В.

Мордовский государственный университет
430000, Саранск, Большевистская, 68

Начало изучению фауны птиц Мордовии было положено исследованиями П.С.Палласа во 2-й половине XVIII в. В дальнейшем орнитологические обследования республики проводили М.Н.Богданов, С.А.Бутурлин, Б.М.Житков, В.М.Артоболевский, Ф.Ф.Федорович, С.А.Предтеченский, Л.П.Бородин, и др. Наиболее детально фауна птиц Мордовии изучена А.Е.Луговым (1975).

Несмотря на небольшую территорию (26,2 тыс. км.^{2}), орнитофауна Республики Мордовия чрезвычайно представительна и насчитывает к настоящему времени 241 вид птиц, из которых 87 являются в той или иной степени редкими (Лысенков, Лапшин, 1998), что объясняется выгодным расположением республики на границе лесной и степной зон. Северо-западные районы, относящиеся к Окско-Донской равнине, и лесные массивы пойм рек Суры и Алатыря, удачно перемежаются со степными восточными районами так называемого Алатырского вала (северо-западная часть Приволжской возвышенности).

Фауна птиц Мордовии представлена 17 отрядами, 49 семействами, 138 родами. Основное ядро орнитофауны приходится на отряды: воробьинообразные, ржанкообразные, гусеообразные, соколообразные. Они составляют 75,9% видового состава птичь-

его населения (Лапшин, Лысенков, 1998). Наибольшее разнообразие видового состава гнездящихся в Мордовии птиц (175 видов) связано с лесными ландшафтами. На втором месте по разнообразию стоят пойменные ландшафты. Если в гнездовой период они по числу видов птиц уступают лесу, то во время миграций значение поймы резко возрастает. Полевые ландшафты, которые занимают главенствующее положение в Мордовии, отличаются наименьшим разнообразием видов птиц. Особое место любой фауны занимают редкие виды. Пока нет единых подходов к их выделению. Это могут быть виды, проникшие на территорию недавно (виды, расширяющие свой ареал). Например, за последние десятилетия орнитофауна Мордовии пополнилась «новыми» видами: белым аистом, лебедем-шипуном, пеганкой, ходулочником, кольчатой горлицей, горихвосткой-чернушкой, ремезом, красноносым нырком и серебристой чайкой, видами, изменившими свой характер пребывания. Так, в республике установлено гнездование хохлатой чернети, турухтана, трехпалого дятла, хохлатого жаворонка, крапивника, зеленой пеночки, московки, пищухи, лугового конька (Лапшин Лысенков, 1998). К редким для Мордовии относятся виды, обитающие на границе своего ареала. Например, орел-карлик, мохноногий сыч, воробьиный сыч, дубровник, желтоголовый королек.

К редким видам необходимо отнести группу птиц, численность которых за последнее столетие заметно сократилась. Например, лебедь-кликун, большой подорлик, беркут, кобчик, змееяд, филин и другие. Другая группа птиц включает исконно редкие виды, которые никогда не имели высокой численности на данной территории: черный аист, скопа, могильник, балобан. Это виды, сильно подвергающиеся антропогенному воздействию, не терпящие присутствия человека. Большинство из них, занесенных или предложенных к занесению в Красную Книгу РФ, в Мордовии являются исчезающими. Для большинства видов типичными местообитаниями являются высоковозрастные леса и, следовательно, основным лимитирующим фактором рубки леса, в том числе санитарные. Для охраны этих видов необходима организация особо охраняемых природных территорий (ООПТ) в лесах с полным запретом рубок.

Региональная система ООПТ способствует сокращению темпов исчезновения редких птиц (Мещеряков, 1997). Существующая в настоящее время в Мордовии сеть ООПТ характеризуется следующими показателями: ядро сети составляют Мордовский государственный заповедник им. П.Г.Смидовича (площадь 32,2 тыс. га) и Государственный национальный парк «Смольный» (36,5 тыс. га). Здесь представлена большая часть

видового богатства птиц (соответственно 80 и 63% общего орнитофаунистического списка). Важную роль в сохранении разнообразия редких видов птиц играют 9 комплексных заказников общей площадью 99,2 тыс.га. Некоторые из них входят в состав «ключевых орнитологических территорий» (КОТ) Мордовии. Это территория, которая имеет большое значение в сохранении как вида птиц в целом, так и отдельных его популяций, обитающих в каком-либо природном регионе или субъекте Федерации.

Функцию микрорезерватов отчасти выполняют 98 памятников природы общей площадью 7,48 тыс. га. Картина дополняется лесами первой группы, водоохранными и зелеными зонами.

Таким образом, можно утверждать, что существующая сеть ООПТ Мордовии фактически обеспечивает сохранение мест обитания наиболее редких видов птиц, что является необходимым условием для стабилизации их численности, хотя и на предельно низком уровне. Однако, резюмируя вышеизложенное, отметим необходимость дальнейшего развития региональной системы ООПТ. Важным шагом в этом направлении считаем резервирование мест, где сохранились участки старовозрастных лесов в поймах рек и возле крупных водоемов – наиболее важных для сохранения естественного видового и экосистемного биологического разнообразия, в том числе редких видов. Для сохранения этих территорий необходимо создание ООПТ высокого уровня защиты – заказники, а в перспективе – национальные парки и заповедники. Природные феномены должны иметь статус памятников природы.

Лапшин А.С., Лысенков Е.В. Видовой состав и характер пребывания птиц Мордовии //Мордовский орнитологический вестник. – Саранск, 1998. – С.19-34. *Луговой А.Е.* Птицы Мордовии //Горьковский госпединститут им. М.Горького, Горький, 1975. – 299 с. *Мещеряков В.В.* Роль ООПТ Мордовии в спасении редких видов птиц //Фауна, экология и охрана редких птиц Среднего Поволжья: Материалы Всероссийской научно-практ. конф-ции. – Саранск, 1997. – С.108-110.

ПОСТРОЕНИЕ МАТРИЧНЫХ МОДЕЛЕЙ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ, СГРУППИРОВАННЫХ ПО ВОЗРАСТНЫМ СТАДИЯМ

Михайлова Н.В.

Пущинский государственный университет
Московская обл., г. Пущино, пр. Науки, д. 3, mikhailova_nv@freemail.ru

Получена и проанализирована аналитическая матричная модель для популяций травянистых растений, сгруппированных по возрастным состояниям, а не возрасту или размеру (Leslie,

1945, Lewis, 1942) или стадиям (Lefkovitch, 1965). Ранее подобные модели анализировались методами имитационного моделирования (Komarov, 1986, Жукова, Комаров, 1991). Аналитическая матричная модель позволяет более точно оценить такие параметры, как скорость роста популяции, стабильное распределение особей по возрастным состояниям.

Создан программный продукт, позволяющий анализ матричной модели по данным, представленным в стандартном виде, где для маркированных особей наблюдения формализованы в виде последовательностей кодов определяемых возрастных состояний.

При анализе модели с использованием следующих экспериментальных данных: а) возрастной спектр популяции на каждый срок наблюдения; б) матриц вероятностей переходов из одного возрастного состояния в другое на каждый срок наблюдения в отдельности, общей матрицы всех переходов, присутствующих за все сроки и усредненной матрицы переходов по всем срокам наблюдений были получены следующие характеристики популяции:

Скорость роста и устойчивое распределение особей по стадиям, к которому стремится популяция, стартуют при некоторых произвольных значениях численности, а также распределение репродуктивных значений по стадиям, если каждая стадия увеличивается в размерах с вычисленной нами скоростью. Эти значения получены непосредственно из матричной модели как по годичным наблюдениям, так и по оценкам входных параметров, вычисленных за весь срок наблюдений.

Модель использовалась для анализа данных В.Г.Онипченко (Онипченко В.Г., Комаров А.С., 1997) за 1980-1996 гг., полученных на высокогорном стационаре МГУ «Малая Хатипара» в Тебердинском заповеднике (Карачаево-Черкесская республика) на участках альпийских лишайниковых пустошей (абсолютная высота 2800 м). Проводилось исследование трех видов полурозеточных поликарпиков: *Anemone speciosa* Adam ex G. Pritz, *Campanula tridentata* Schreb., *Carum caucasicum* (Bieb.) Boiss. (Онипченко, Комаров, 1997).

Показана возможность определения условий стационарности динамики популяций по конкретным экспериментальным данным и смоделирована долговременная динамика популяций растений конкретного вида. Моделирование проводилось методом Монте-Карло (Ермаков, Михайлов, 1982), при этом на каждом шаге по времени генерировались случайные значения частот переходов, взятые из нормального распределения с пара-

метрами $N(\eta, \sigma^2)$, где η – среднее арифметическое вероятностей переходов по всем срокам наблюдения, σ^2 дисперсия соответствующих частот, определенные из экспериментальных данных.

Методом Монте-Карло был осуществлен анализ чувствительности модели. Для этого вновь генерировались случайные значения вероятностей переходов, причем при фиксированных остальных переходах брались по отдельности случайные значения для переходов: а) из состояния проростка в ювенильное состояние; б) из ювенильного состояния в вегетативное состояние; в) из вегетативного состояния в генеративную возрастную стадию.

При этом обнаружено, что случайные вероятности переходов для этих трех случаев по-разному влияют на результаты матричного моделирования, причем замечено увеличение чувствительности модели в сторону более взрослых особей.

Ермаков С.М., Михайлов Г.А. Статистическое моделирование. – М.: Наука, 1982. – *Комаров А.С.* 1986. Математические модели динамики ценопопуляций травянистых растений. В сб.: Динамика ценопопуляций растений. – Киев, Наукова Думка. – С.50-59. – *Онипченко В.Г., Комаров А.С.* Длительность жизни и динамика популяций растений в высокогорьях: опыт оценки на примере трех альпийских видов северо-западного Кавказа. – Журн. общ. биологии, 1997. – Т.58. – № 6. – С.64-76. – *Жукова Л.А., Комаров А.С.* Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадок. Биологические науки, 1991. – №8. – С.51-66. – *Lefkovitch, L.P.* The study of population growth in organisms grouped by stages. – Biometrics, 1965, 21. – C.1-18. – *Leslie P.H.*. On the use of matrices in certain population mathematics. Biometrika, 1945, 33 – C.183-212 – *Lewis, E.G.*). On the generation and growth of a population. – Sankhya: Indian J. Statistics,1942. – 6. – C.93-96.

К ВОПРОСУ ОЦЕНКИ УСТОЙЧИВОСТИ ОТДЕЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ В РАЙОНЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ НИЖНЕКАМСКОГО ПРОМЫШЛЕННОГО КОМПЛЕКСА (СЕВЕРО-ЗАПАД ЗАКАМЬЯ)

Морозкин А.И.

Институт экологии природных систем АН Республики Татарстан
420089, Казань, ул. Даурская, 28, morozkin@iens.kcn.ru

В 1997-1998 гг. в сфере влияния на природные лесные биосистемы (липняки вязово-кленовые снытевые) нефтегазового Нижнекамского промышленного комплекса (НПК), одного из крупнейших источников поступления в атмосферу токсических веществ на территории восточной части Республики Татарстан, нами проведено изучение экологии размножения отдельных

популяций широко распространенного и массового вида мелких млекопитающих – рыжей полевки.

Сопоставление популяций из разных зон воздействия, в 3 км (S_1) и 15 км (S_2) от промзоны, проводилось в одинаковые фенологические сроки (конец апреля – начало мая). Жизнеспособность особей исследуемых популяций оценивалась с использованием метода зародышевых леталей (Артемьев, Окулова, 1981). Отработано 1680 давилко-суток, отловлено 167 зверьков, проанализировано 47 самок первой беременности.

Известно, что липовые насаждения являются для рыжей полевки оптимальными по условиям существования местообитаниями, в которых зверьки в достаточном количестве обеспечены разнообразным и полноценным питанием. По кормовым условиям оба исследуемых участка в полной мере отвечают указанным требованиям. В то же время, заселенная рыжей полевкой территория в 3 км от НПК, по экотопическим признакам менее удобна, поскольку отличается чрезмерным увлажнением почвенного покрова в результате постоянного поступления поверхностных вод от действующих предприятий. На этом участке экологическая ситуация дополнительно ухудшается еще и тем, что отдельные составляющие биосистемы имеют повышенное, почти вдвое, содержание фосфора (почва) и обладают более интенсивным процессом накопления тяжелых металлов (Mn, Cr, Ni, Cu, Pb) (напочвенный покров, почва, лишайники) по сравнению с удаленной от НПК зоной.

Как показал анализ, численность рыжей полевки в местообитаниях обоих участков не различалась на достоверном уровне (S_1 – 8,4 экз. на 100 д/сут.; S_2 – 11,4 экз. на 100 д/сут.; t – 1,94). В первой микрогруппировке среди отловленных особей доминировали самки. На территории участка леса второй зоны соотношение полов у полевок было почти один к одному. Наиболее широкий спектр потенциальной и фактической плодовитости (4-16 ж.т.; 3-9 эмбр. на 1 самку) зарегистрирован в 15-километровой зоне. Среднее количество желтых тел на 1 самку в отдаленном от промзоны участке было в 1,3 раза выше по сравнению с территорией, примыкающей к НПК (S_1 – 6,7±0,4 ж.т.; S_2 – 9,0±0,7 ж.т.; t – 2,87; P – 0,99). Величина фактической плодовитости в обеих популяциях не имела достоверных различий (S_1 – 5,6±0,3 эмбр.; S_2 – 6,1±0,3 эмбр.; t – 1,24). В микрогруппировке первой зоны показатель зародошевых потерь (гибель эмбрионов до имплантации) оказался в два раза достоверно ниже, чем у полевок второй зоны (S_1 – 16,5±3,3%; S_2 – 32,8±3,6%; t – 3,36; P – 0,999). Значения показателя плодной гибели у пойманных самок обеих зон были очень низкими

и не различались на достоверном уровне (S_1 – 2,8±1,6%; S_2 – 0,6±0,5%; t – 1,8).

Как известно, среди традиционных признаков плодовитости, используемых в экологических исследованиях мелких млекопитающих, только гибель зародышей наиболее однообразно и чутко реагирует на изменение окружающих условий (Артемьев, 1981; Артемьев, Окулова, 1981; Артемьев, 1998). Одновременно на примере популяций, панмиктически обособленных, из разных биотопов и географических зон, показано, что эмбриональная гибель в начале беременности является интегральной оценкой адаптивного потенциала размножающихся самок, которая характеризует не только средовые (паратипические), но и наследственные особенности. При этом эмбриональная гибель часто выше в оптимальных биотопах и уменьшается по мере ухудшения окружающих условий (Артемьев, 1981; Артемьев, 1998). В связи с этим следует предположить, что полевки, размножающиеся поблизости от НПК и обладающие более низкими величинами потенциальной плодовитости и ранней гибели, имеют и повышенную жизнеспособность к экстремальным условиям окружающей среды по сравнению с особями из отдаленной зоны. Возможно, аналогичная ситуация в отношении рыжей полевки складывается и в районе влияния одного из Среднеуральских медеплавильных заводов. Поскольку из опубликованных материалов В.С.Безель и других (1998) видно, что в импактной зоне (1-2 км от завода) количество желтых тел беременности на 1 самку ниже, а количество имплантированных эмбрионов выше, чем у особей размножающихся в пределах фоновой зоны (20 км от завода). По-видимому, в отдельных случаях в районе техногенного воздействия может складываться режим, при котором создаются субоптимальные условия для обитания рассматриваемого вида, способствущие повышению устойчивости популяции к факторам окружающей среды.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ СИНЮХИ ГОЛУБОЙ

Микляева Т.В.

Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1, botanica@marsu.ru

Пространственная структура ценопопуляций отражает ее состояние в конкретных условиях ценотической конкуренции. Изучение пространственной структуры позволяет понять механизмы адаптации и устойчивости видов в биоценозе. Под про-

странственной структурой понимается взаимное размещение элементов (особей, рамет) по отношению к друг другу с учетом их возрастного состояния, продуктивности и динамики во времени (Уранов и др., 1977; Заугольнова и др., 1988).

Цель работы – изучить пространственную структуру локальных популяций синюхи голубой на территории Медведевского района Республики Марий Эл.

При изучении пространственной структуры велось сплошное картирование скоплений и особей, составлены карты локальных популяций синюхи голубой и скоплений с учетом возрастных состояний особей. Скопления были выделены визуально. Характер размещения особей в пределах скоплений определялся методом Грейг-Смита (1967), проведен корреляционный анализ между балловыми показателями местообитаний по экологическим шкалам Д.Н.Цыганова (1983) и коэффициентами дисперсии.

Пространственная структура локальных популяций носит контагиозный характер, Кд>1, выделено три типа скоплений: мелкие – 1-10 растений , средние – 12-39 растений , крупные скопления – свыше 40 растений.

Внутри скоплений размещение особей равномерное и групповое, выявлена положительная корреляция между размещением особей внутри скоплений и долей участия особей прегенеративного периода. В крупных скоплениях размещение особей групповое, Кд составляет 1,3-27,3; плотность варьирует от 1 до 3,6 растений на кв.м, площадь 12-90 кв.м, процент участия прегенеративной фракции колеблется от 12 до 75%. В средних и мелких скоплениях характер размещения зависит от наличия особей прегенеративного периода, в скоплениях, где присутствуют молодые растения – размещение групповое (Кд – 1,13-5,1), при отсутствии – равномерное (Кд – 0,15-0,64), плотность средних и мелких скоплений соответственно составляет 0,4-6 и 1,2-7 растений на кв.м, площадь скоплений – 4-25 и 1-3,4 кв.м.

Выявлена отрицательная зависимость характера размещения (Кд) и плотности от степени освещенности (табл.). Скопления синюхи голубой расположены в опушечных экотонных сообществах или вблизи зарослей кустарников – на полуоткрытых пространствах.

В тоже время обнаружена положительная зависимость между шкалой солевого режима и плотностью скоплений: при значениях 6,18-7,0 плотность скоплений составляет 0.4-1,9, при увеличении до 8,3 – возрастает до 6 особей на 1 кв.м.

Таким образом, на пространственное размещение особей синюхи голубой влияют экзогенные факторы, в частности, варьирование условий в пределах ценоза.

Влияние экологических факторов на основные параметры пространственной структуры

Параметр	Экологические шкалы по Д.Н.Цыганову						Процент растений прегенеративного периода
	Hd	Nt	Tr	Rc	fH	Lc	
Численность	-0,137	0,201	0,175	0,227	0,075	-0,176	-
Площадь скоплений	0,033	0,196	0,057	0,143	-0,034	0,016	-
Плотность скоплений	-0,216	0,018	* 0,292	0,062	0,035	* -0,382	* 0,698
Кд	-0,192	-0,072	0,185	0,078	0,072	*-0,353	*0,706

* P<0.05

Автор благодарит научного руководителя проф. Л.А.Жукову за ценные советы и консультации.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ «Пространственно-временная организация природных популяций растений» (№ гр 98-04-49294).

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. – М.: Мир, 1967. – 358 с. *Заугольнова Л.Б.., Жукова Л.А., Комаров А.А.., Смирнова О.В.*, Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М., 1988. – 184с. – *Уранов А.А., Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. и др.* Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). – М.: Наука, 1977. – 131 с. – *Цыганов Д.Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М.: Наука, 1983. – 197 с.

НАХОДКИ НОВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ЧУВАШСКОЙ РЕСПУБЛИКЕ

Налимова Н.В.

Государственный природный заповедник «Присурский»
428024, Чебоксары, пр. Мира, 90/2, ком.506, prisur@chtts.ru

Для разработки комплексных мер по охране редких растений Чувашской Республики необходимо выявить распространение видов в целом на территории и оценить состояние популяций этих видов. Всестороннее, основанное на популяционных исследованиях, изучение редких растений позволит разработать научные основы их охраны. Приводим данные по находкам (1999 г.) редких видов растений на территории ГПЗ «Присурский», расположенного в южной правобережной части Присурского лесного района Чувашской Республики.

В июне на территории заповедника обнаружена малочисленная разновозрастная популяция лугового вида – ужовника

обыкновенного (*Ophioglossum vulgatum* L.). Это единственная достоверная находка этого реликта на территории Чувашии – ранее для республики не указывался. Популяция представлена группой из 14 особей от 9 до 20,5 см высотой, произрастающей на сырой разнотравно-злаковой мшистой луговине. Из них 10 особей – генеративные, а 4 – виргинильные. Типичная форма клубневидно-корневищного ужовника имеет только один лист, мы выявили 2 экземпляра с двумя листами.

В этом экотопе совместно с ужовником также произрастали 4 экземпляра спороносящего папоротника гроздовника полулунного (*Botrychium lunaria* (L.)Sw.) (высотой от 12,5 до 19 см) и единично бореальные представители орхидных- *Dactylorhiza fuchsii* (Druse)Soo и *Listera ovata* (L.)R.Br. Космополитический плюризональный луговой г.полулунный известен также из северной части республики.

На территории заповедника на злаково-разнотравной мшистой луговине (мох – *Climacium dendroides* (Hedw.) Web.et Mohr) найден единичный, 23 см высотой, спороносяший экземпляр лугового циркумбореального *Botrychium multifidum* (S.G.Gmel.) Rupr. с одним листом. В этом же фитоценозе произрастали единичные цветущие экземпляры *Gentianella amarella* (L.)Boern.s.l., достоверные данные по распространению на территории Чувашии отсутствуют. *Botrychium multifidum* найден также в соседнем Порецком районе и 3 неспороносящих экземпляра в охранной зоне заповедника в сосняке на песчаной почве, на окраине болотистого понижения (Теплова, 1999). В осоково-сфагновом сообществе найдена малочисленная популяция *Drosera rotundifolia* L.

Защита рассмотренных редких видов растений сводится к охране их мест произрастания от преобразований, что возможно только при сохранении специфических условий среды. Основные лимитирующие факторы для этих видов – мелиоративные работы и скашивание. Наличие близкого залегания грунтовых вод, рек Сура и Люля определяет стабильную влажность для гигромезофитов. Ежегодное скашивание лишает возможности обсеменения и накопления запасов питательных элементов. Но отсутствие регулярного скашивания способствует зарастанию луговых фитоценозов. Поэтому необходим комплексный подход к охране.

В овраге тенистого папоротникового, низине хвойно-широколиственного лесов и в березово-еловом найдены ценопопуляции *Dryopteris dilatata* (Hoffm.)A.Gray (sp-cop$_1$soc), ранее не указывавшегося для Чувашии. В республике проходит юж-

ная граница ареала вида. На тенистых склонах и по ручьям, в сырых березово–еловых лесах растут единично *Phegopteris connectilis* (Michx.)Watt, *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh.. В подлеске смешанных лесов вдоль р.Люля единично встречаются *Ribes spicatum* Robson. и *Arabis pendula* L., на полянах и в кустарниках – ценопопуляции *Succisa pratensis* Moench .

Создание заповедного режима способствует возвращению бореального флористического комплекса на утраченные позиции и расширению популяций рассмотренных таежных видов.

Растущий единично *Thymus ovatus* Mill., распространение которого связано с листопадными лесами, ранее для республики не указывался. *Th. marschallianus* Willd. представлен в Чувашии в южной лугово-степной части, достоверные данные по распространению бореального *Th.serpyllum* L. отсутствуют.

На пойменных заливных лугах охранной зоны заповедника, представленных злаково-разнотравными фитоценозами, встречаются единично экземпляры *Serratula coronata* L., *Valeriana wolgensis* Kazak. и местами обильно *Serratula lycopifolia* (Vill.)A.Kerner. В охранной зоне в нетипичном местообитании на песчанном холме произрастает, возможно занесенная во время разливов р.Сура, малочисленная плодоносящая популяция *Stipa pennata* L. На пастбище обнаружены 2 куртины не указанного ранее для Чувашии вида *Gagea erubescens* (Bess.)Schult.& Schult.fil.

Разработка научно обоснованных на популяционных исследованиях рекомендаций различного режима природопользования в охранной зоне заповедника, подверженной частичной антропогенной нагрузке, позволит сохранить редкие виды растений.

ПОВЕДЕНИЕ РАДИОНУКЛИДОВ В ЭКОСИСТЕМЕ ВЕРХОВОГО БОЛОТА

Новоселов Г.Н.

Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1, botanica@marsu.ru

Рядом авторов показано, что при радиоактивном загрязнении обширных территорий мхи способны аккумулировать и удерживать в своих тканях большое количество радиоактивных изотопов (Нифонтова, 1995, 1997; Молчанова, Карасева, 1981; Молчанова, Боченина, 1980; Куликов и др., 1976). Учитывая это, можно предположить, что растения растущие в слоевищах живого и отмершего мха, в образующемся молодом торфе, могут также содержать в своих органах радиоактивные вещества и

накапливать их до больших концентраций. В связи с этим интересно было изучить распределение *Cs-137* и *Sr-90* в экосистеме пушисто-сфагнового верхового болота.

Растительные образцы отбирались в конце августа 1999 г. (повторность двукратная) в ценопопуляциях березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), мирта болотного (*Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, пушицы широколистной (*Eriophorum latifolium* Hoppe), клюквы болотной (*Oxycoccus palustris* Pers.), сфагновых мхов. Древесный ярус исследуемого фитоценоза был представлен 1,5-2 метровыми особями березы пушистой, проективное покрытие которой составляет 1 балл по шкале Браун-Бланке. Второй ярус – пушицей широколистной (1 балл) и миртом болотным (2 балла). Стелющийся кустарник семейства брусничных – клюква болотная (3 балла) формирует тритий ярус, тогда как сфагновые мхи с проективным покрытием 80-85% – четвертый.

Для определения запаса *Cs-137* и *Sr-90* в исследуемом фитоценозе послойно вырезались монолиты живого и отмершего мха с глубины до 45 см. Чтобы провести сравнительный анализ техногенного загрязнения в непосредственной близости от места отбора растительных образцов у опушки смешанного леса был проведен отбор представительных проб почвы.

Все измерения были выполнены в аккредитованной Госстандартом России Лаборатории радиационного контроля НПВФ «ВИСАН» МарГУ. Определение удельной активности радионуклидов в почвенных образцах и в сухой массе растений велось на сцинтилляционном гамма-бета спектрометрическом комплексе с использованием программного обеспечения Прогресс.

Полученные результаты показали, что содержание *Cs-137* в экосистеме верхового болота составляет (10,47±0,19) кБк/м^2, тогда как в дерново-подзолистых почвах смешанного леса – (9±0,37) кБк/м^2. Плотность загрязнения *Sr-90* изучаемого фитоценоза и его окрестностей соответственно составляет (2,47±0,3) кБк/м^2 и (2,57±0,86) кБк/м^2.

Послойное вырезание монолитов живых и отмерших мхов позволило изучить распределение *Cs-137* и *Sr-90* в профиле болота. Установлено, что в корнеобитаемом слое *Cs-137* содержится 94%, тогда как *Sr-90* – 36% от общего их запаса в исследуемом фитоценозе.

Из изученных в экосистеме верхового болота видов растений наибольшей аккумулятивной способностью *Cs-137* обладает пушица широколистная и сфагновые мхи. *Sr-90* больше всего скапливается в корнях болотного мирта; в листве, перидерме с

корой и в корнях березы пушистой; в листьях клюквы болотной и сфагновых мхах. Средние величины концентрации этого изотопа при уровне значимости 0,05 отличаются в названных объектах исследования незначимо.

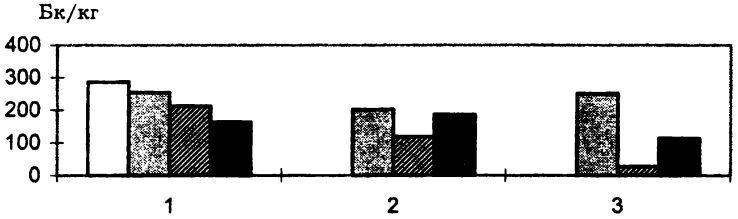

Рис. Содержание Cs-137 в наземных органах и корнях изучаемых видов растений.

1 – клюква болотная; 2 – мирт болотный; 3 – береза пушистая.
□ – плоды клюквы болотной; ▒ – листья; ▨ – стебли, древесина; ■ – корни

Распределение *Cs-137* в наземных органах и корнях клюквы болотной, мирта болотного и березы пушистой представлены на рисунке. Наибольшая концентрация радионуклида характерна для плодов и листвы клюквы болотной, а наименьшая – для древесины. Сравнение при уровне значимости 0,05 удельной активности радиоактивного изотопа в плодах, листве, стеблях и корнях выше названных растений показало, что отличие концентрации *Cs-137* в плодах клюквы болотной, ее листве и листве березы пушистой незначимо, в остальных случаях все различия статистически значимы.

Таким образом, мхи являются хорошим поставщиком содержащихся в них техногенных радионуклидов в растения, растущие в их слоевищах, а само болото выступает накопителем и аккумулятором *Cs-137*.

УЧАСТИЕ СЕВЕРНЫХ КОРОТКОХВОСТЫХ ОВЕЦ В СОЗДАНИИ НОВЫХ ПОРОД И ПОРОДНЫХ ГРУПП ОВЕЦ

Перевозчиков А.И.

Марийский государственный университет
424002, г. Йошкар-Ола, ул.Красноармейская, 71

Диким родоначальником северных короткохвостых овец считают европейского муфлона (*Ovis musimon* Pall). К этой группе овец принадлежат овцы, разводимые в северной и, от-

части, средней Европейской России, а также овцы стран Скандинавии и отчасти Германии.

Наиболее типичными овцами этой группы является ***северная короткохвостая (СКХ),*** название которых, по данным Н.П.Чирвинского (1951), связано с коротким тощим хвостом длиной 9-13 см и числом хвостовых позвонков в среднем – 12. В разных регионах России эти овцы разводятся под различными названиями – зубцовские, нолинские, романовские и другие.

Наиболее ярким представителем СКХ является ***романовская порода (РМ),*** сочетающая в себе высокую плодовитость и скороспелость, отличные шубные и мясные качества. Самые ранние сведения о ней имеются с 1802 года (Лобашев, 1954). Основные признаки этой овцы уже к концу XIX века были четко определены и значительно отличали ее от СКХ породы, которая является ее родоначальницей. Однако в зоотехнии высказывались мнения, что при создании романовских овец использовались силезские бараны, завезенные в Ярославскую губернию при Петре I, а также ордынские овцы, завезенные с пленными татарами.

Поскольку СКХ овцы были распространены на территории России достаточно широко под различными названиями, о которых упоминалось выше, поэтому в течение длительного времени учеными и практиками предпринимались попытки скрещивать их с другими породами. Однако все экспериментаторы единодушно пришли к выводу, что скрещивание ухудшает шубные качества овчин, а также снижает у помесей многоплодие.

Уже в 1935 году академик М.Ф.Иванов (1957), критикуя проект, по которому предполагалось переделать РМ и СКХ овец в мясо-шерстных, путем метизации их остфризской овцой, пишет: «РМ и СКХ овцы дают лучшие в мире овчины. Остфризские овцы ценны за свою многоплодность и молочность, но добавить к многоплодию РМ и СКХ овец они ничего не могут». Исходя из этого, проекту в те годы не суждено было сбыться.

Позднее были предприняты попытки скрещивать северных короткохвостых овец с полутонкорунными и тонкорунными баранами. Полученные в результате помеси сохраняют и стойко передают по наследству многоплодие СКХ овец, что является важным фактором при выведении новых пород.

В различных регионах России на основе СКХ овцы выведена вятская тонкорунная порода, а из числа полутонкорунных пород и породных групп – русская длинношерстная, горьковская, печерская и опаринская (рис.).

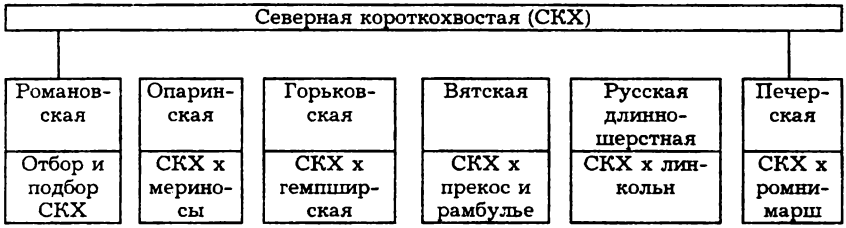

Рис. Схема выведения новых пород с использованием СКХ овец.

При анализе продуктивных и биологических особенностей новых пород, выведенных в России с участием СКХ овец, следует:

1. Экстерьерные и продуктивные качества новых пород овец по сравнению с маточной основой (СКХ) имеют явное преимущество по живой массе, настригу и качеству шерсти.

2. Новые породы и породные группы отличаются крепкой конституцией и хорошей приспособленностью к местным условиям.

3. Многоплодие у вновь созданных пород и групп овец, частично закрепившись, все же ниже, чем у СКХ овец.

4. Вся работа селекционеров, занимавшихся выведением новых пород на основе СКХ овец, была направлена на получение тонкорунных и полутонкорунных животных, без учета сохранения шубных качеств и потребностей региона в шубном сырье.

Таким образом, СКХ овцы оказали в разное время и в разных регионах России значительное влияние на становление отечественного овцеводства при непосредственном участии в выведении новых пород. Однако труд многих селекционеров прошлых лет, связанный с кропотливой и длительной работой, в настоящее время обесценен, так как с ликвидацией овцеводства в большинстве регионов значительно сократилось поголовье овец, а с ним и отечественные породы.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ *Pinus sylvestris* L. НА ЕВРАЗИАТСКОЙ ТРАНСЕКТЕ ОТ СКАНДИНАВИИ ДО ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

Петрова И.В., Санников С.Н.

Ботанический сад Уральского отделения РАН
620144, Екатеринбург, 8 Марта202; sans@forestin.uran.ru

Выявление особенностей структуры и динамики генофонда, степени генетической дифференциации, градиентов и границ популяций и их групп на различных хорологических уровнях –

от макроландшафтного до локального ценотического – являются задачами популяционной генетики. Конечной же целью может быть разработка схем популяционной структуры видов в масштабе ареала. Для изучения аллельной структуры был применен 1 изозимный анализ тканей хвои сосны обыкновенной. По унифицированной методике изучалось 13 полиморфных и 4 мономорфных локуса у сосны обыкновенной, кодирующих 11 ферментныхси ситем: GOT, ADH, GDH, PGM, SkDH, 6-PGD, DIA, ForDH, SOD, Beta-GAL, SorDH. Кластерный анализ, построение диаграмм и определение генетических дистанций по (Nei, 1972, 1978) выполнены с помощью программ BIOSYS и NTSYS. Для оценки перепадов в генетической структуре на местности использовался метод градиентов генетической дистанции, разработанный нами (Петрова, Санников, 1996; Петрова и др., 2000). В данном исследовании впервые применены методы широкомасштабного географического градиентного анализа в пределах большей части ареала вида, которые позволяют выявить и количественно оценить перепады в их генетической структуре. Анализ проведен на трансекте с запада на восток по 21 выборке: Швеция–Карелия–Западная Двина–Волга–Исеть–Заводоус–Пенка–Нижневартовск–Томск–Новокузнецк–Свободный–Якутия. Каждая выборка состояла из 48-50 деревьев и произрастала в условиях одного биогеоценоза (фитоценозы суходольных групп типов сосновых лесов).

Анализ генетических дистанций по Nei (1972) на широтной евразиатской трансекте, пересекающей ареал *P.sylvestris* от Швеции до Якутии, свидетельствует, что они невелики в Скандинавии (0,005), но резко возрастают (до 0,013-0,024) между популяциями, расположенными на расстоянии от 590 до 770 км во внеледниковой зоне Русской равнины. Далее в Зауралье и Западной Сибири генетические дистанции между популяциями, удаленными на расстояние от 270 до 800 км, вновь уменьшаются (0,005-0,012) вполтора-два раза (Мх=0, 0090, 0001). Еще меньшая генетическая дистанция (0,008) зафиксирована между Новокузнецкой и Амурской выборкой (г. Свободный). Это позволяет предположить общность генофонда и, возможно, центра происхождения южносибирских популяций *P.sylvestris*. Можно отметить также значительное сходство аллельной структуры почти всех выборок в западносибирской (Fst=2,0) и юго-восточно-сибирской частях ареала. Максимальная генетическая дистанция установлена между популяциями в южной и северной частях Восточной Сибири (Амур-Якутск 0,038). Значительные пики повышения ГГД (до $3{,}2*10^{-5}$) установлены на границе

между ледниковой зоной Скандинавии и внеледниковой зоной Русской равнины (Здв-Влг), а также между популяциями сосны в восточной части Западной Сибири и горами Южной Сибири (Тм–Нк, ГГД–3,9*10^{-5}) и между выборками в южной и центральной части Восточной Сибири (Ам – Як, 3,3*10^{-5}).

Таким образом, в первом приближении можно выделить четыре блока ареала *P.sylvestris* – скандинавский, восточноевропейский, западно-сибирский и южно-сибирский, которые обладают общностью и спецификой генофонда. Генетически весьма специфичной является якутская популяция, которая, возможно, возникла из гляциального рефугиума, изолированного от амурской популяции Становым хребтом. Это подтверждается кластерным анализом.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект№ 99-04-49020.

Петрова И.В., Санников С.Н. Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной /Отв. ред. С.А.Мамаев. – Екатеринбург: УрОРАН, 1996. – 157 с. – *Петрова И.В., Санников С.Н., Филиппова Т.В.* Градиентный анализ хорогенетической структуры равнинных и горных популяций сосны обыкновенной //Экология. – 2000.

О ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ И НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ

Петрова И.В., Филиппова Т.В., Санников С.Н.
Ботанический сад Уральского отделения РАН
620144, Екатеринбург, 8 Марта 202, sans@forestin.uran.ru

В горных странах, в связи с исключительной гетерогенностью среды, вариабельность популяционно-хорологической структуры особенно сложна, но изучена крайне слабо. Ранее нами были установлены значительные различия в аллельной структуре между популяциями сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на верховых болотах и смежных суходолах в Западной Сибири, а также между разновысотными популяциями в Карпатах, на Южном и Северном Урале.

В этом сообщении приводятся результаты сравнительного географического анализа генетической дифференциации разновысотных популяций Pinus sylvestris на Северном Урале (5 выборок) и равнинных популяций Западной Сибири (5 выборок). Выборки располагались на трансекте в направлении от юго-восточной окраины Западной Сибири на Северный Урал:

Томск–Нижневартовск–Междуреченский–Серов–Карпинск–Косьвинский Камень. На горе Косьвинский Камень выборки взяты в сообществах сосны, произрастающих на юго-восточном склоне на высотах 400 м, 620 м, 780 м, 850 м над уровнем моря и на противоположном склоне на высоте 660 м над уровнем моря. Расстояние между выборками на западносибирской равнине от 130 до 1210 км, в предгорьях 35-45 км, а на г.Косьвинский Камень – от 0,3 до 2,5 км. По унифицированной методике изучалось 13 полиморфных и 4 мономорфных локуса у сосны обыкновенной, кодирующих 11 ферментных систем. О степени генетической дифференциации выборок судили по генетической дистанции Nei, показателю генетической подразделенности Fst и параметру градиентов генетических дистанций (ГГД).

Генетические дистанции по Nei (1972) между западно-сибирскими популяциями сосны обыкновенной колеблются от 0,007 до 0,008 (таблица, Mx=0,008±0,0002). Показатель межпопуляционной подразделенности (Fst=2,0) несколько ниже средних для вида величин. Уровень межпопуляционного обмена генами на одно поколение (N_em) составляет для западносибирских популяций 12,25, что характерно для непрерывного ареала. Генетические дистанции между разновысотными сообществами на Косьвинском Камне колеблются от 0,005 до 0,014 (Mx=0,009±0,0001, Fs=2,4). Максимальная генетическая дистанция (0,014) найдена между разновысотными выборками Кс2 и Кс3, произрастающими на 650 м и 780 м над уровнем моря. Величина, характеризующая обмен генами в течение одного поколения (N_em), достигает для горных выборок 10,17. Таким образом, в горных условиях обмен генами несколько снижается, а генетическая подразделенность (Fst) примерно на 20% выше, чем на западно-сибирской равнине.

Показано, что ГГД на обширном пространстве Западной Сибири от Томска до Серова относительно стабильны ($1,3\text{-}2,3*10^{-5}$), однако величина градиента генетической дистанции возрастает более чем на порядок величин в предгорьях Зауралья ($17,7\text{-}25,8*10^{-5}$). Еще более резкий перелом ГГД – с $17,7*10^{-5}$ до $450*10^{-5}$ установлен между разновысотными сообществами сосны обыкновенной, произрастающими на высоте 400 м над ур. моря (подножие г.Косьвинский Камень) и 650 м. Максимальные ГГД соответствуют градиентам высот 650-780 м и 780-850 м над уровнем моря (вблизи верхней границы ее экоареала на Север-

ном Урале). ГГД соответственно $2333*10^{-5}$ и $2666*10^{-5}$, которые на два порядка величин превосходят ГГД в предгорьях и на три порядка градиенты на Западно-Сибирской равнине.

В целом наблюдается генетическая дифференциация равнинных, предгорных и горных смежных разновысотных популяций сосны обыкновенной, расположенных на одном склоне.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 99-04-49020.

ХАРАКТЕРИСТИКА ПОДРОСТА ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗОВАТЕЛЕЙ В ПОЙМЕ РЕКИ БОЛЬШАЯ КОКШАГА

Полевщиков А.В.

Государственный природный заповедник «Большая Кокшага»
Йошкар-Ола, Ленинский проспект 24-а, к. 514

Экологические условия произрастания лесов пойменных рек являются специфичными и обусловлены неоднородностью орографического и геоморфологического строения поймы, динамичностью процессов почвообразования и гидрологического режима.

Разнообразие экологических условий в пойме реки Б.Кокшага обуславливает мозаично-ярусную структуру пойменных лесов. Исследования подроста на постоянных и временных пробных площадях выявили мозаичность вертикальной и возрастной структур подроста основных лесообразователей (дуб, липа, вяз, осина). Невысокие значения коэффициентов сходства Жаккара (по густоте и группам высот каждого вида) от 0,028 до 0,526 свидетельствуют о высоком разнообразии вертикальной структуры подроста. Структура возрастных поколений подроста на большинстве проб является неполночленной из-за его «локусного» размещения, что, в свою очередь, обусловлено разнородностью строения верхних ярусов древесного полога.

Резкое снижение жизнеспособности подроста происходит в ювенильный и имматурный возрастные периоды – начальные этапы гетеротрофного питания. Основная причина – неблагоприятный световой режим под пологом верхних ярусов древесной растительности. У дуба возраст образования максимального числа «торчков» с 3 до 9 лет. У липы и вяза пик снижения жизнеспособности подроста наступает позже, чем у дуба: у липы с 4 до 8 лет, у вяза с 8 до 16 лет. Это объясняется большей

теневыносливостью этих видов. Подрост осины, как наиболее чувствительный к условиям освещенности, произрастая под пологом леса в виде корневых отпрысков до 3 лет, к имматурному поколению полностью погибает. Контрольный участок – сплошная вырубка 20-летней давности, на которой успешно произрастает осина, подтверждает факт ее жизнеспособности только в условиях достаточной освещенности.

Ответной реакцией организма на изменение экологических условий среды также является порослеобразующая способность подроста. Коэффициент порослеобразующей способности (КПС) подроста, вычисляемый как отношение числа особей вегетативного происхождения в куртинах к числу куртин, может характеризовать степень изменения экологических условий произрастания подроста. Так, на сплошной вырубке 20-летней давности у дуба обыкновенного, липы мелколистной и вяза КПС варьирует от 2,4 до 2,5. Наиболее чутко реагирует на изменение условий среды липа, у которой пределы колебаний КПС изменяются от 1,0 до 4,4 особей вегетативного происхождения.

РИТМОЛОГИЧЕСКАЯ ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ЦВЕТЕНИЯ И ПЛОДОНОШЕНИЯ ТАЕЖНЫХ ВИДОВ В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «МАРИЙ ЧОДРА»

Полянская Т.А.

Национальный парк «Марий Чодра»
425040, Республика Марий Эл, Звениговский район
п. Красногорский, ул. Центральная, 73

Фенологические состояния особей одной ЦП могут быть различными, что является проявлением ритмологической поливариантности (Жукова, 1995).

Цель нашего исследования: изучение особенностей цветения и плодоношения лесных растений – черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus* L.), майника двулистного (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt) и седмичника европейского (*Trientalis europaea* L.) в трех лесных фитоценозах в национальном парке «Марий Чодра».

Национальный парк «Марий Чодра» находится на южном рубеже хвойно-широколиственных лесов подтаежной зоны (Исаченко, Лавренко, 1980). В растительном покрове преобладают сосновые, хвойно-широколиственные и лиственные леса, возникшие на месте вырубок. Климат умеренно-континентальный, характеризуется сравнительно жарким летом и морозной зимой.

Территория парка относится к зоне неустойчивого увлажнения: отмечаются годы с достаточным, иногда избыточным увлажнением, а иногда и засушливые.

В работе использовались методы, разработанные И.Г.Серебряковым (1947, 1951, 1954) и Н.В.Бейдеман (1974). При организации фенологических наблюдений подбирались участки с типичным для данного фитоценоза рельефом, почвой, растительностью. На выбранных участках закладывались пробные площади размером 20x20 м^2. Для более детальных наблюдений были помечены по 10 растений средневозрастного генеративного состояния всех изучаемых видов растений.

Изучение ритмов цветения и плодоношения бореальных видов представляет определенный интерес. С точки зрения А.И.Толмачева (1954), эти таежные виды приспособились к существованию под пологом хвойного леса. Для них характерно заложение генеративных органов в почках осенью предыдущего года, цветение весной, наличие невзрачных цветков, в основном, опыляемых насекомыми, размножение преимущественно вегетативным способом.

Во всех трех фитоценозах мы наблюдали растения черники обыкновенной, генеративные органы которых находились в фазе полного созревания плодов. Поздние заморозки привели к отпаду цветков во всех фитоценозах. Больше всех пострадали цветки (68%) в осиннике липово–снытевом. В этот же период в данных фитоценозах цветки майника двулистного находились в других фенофазах: начало бутонизации, завершение бутонизации, начало цветения, полное цветение и завершение цветения. Наибольшее сочетание фенофаз и отставание в развитии генеративных органов отмечено нами в ельнике-черничнике – 3, что, вероятно, обусловлено особенностями увлажнения (по шкале увлажнения Hd Н.Д.Цыганова (1983) – 13,25 баллов), поздним таянием снега и застоем воды в весенний период. В осиннике липово-снытевом наилучшие условия освещения и затенения (по шкале освещения-затенения Lc – 5 баллов), поэтому развитие генеративных органов здесь идет быстрее и все цветки майника двулистного находятся в этот период в фазе завершения цветения.

В отличие от других видов более разнообразное сочетание феногрупп в один и тот же период наблюдений отмечено для седмичника европейского во всех трех фитоценозах. В осиннике липово-снытевом цветки седмичника европейского развивались медленнее и находились в фазе начала цветения, завершения цветения и начала плодоношения. В сосняке-черничнике часть цветков повреждены поздними весенними заморозками (12,2%),

значительная часть (75,3%) цветков седмичника европейского находится в фазе начала плодоношения. В этом фитоценозе существенна роль елового подроста, который надежно защищает цветки седмичника от заморозков. В ельнике-черничнике 47% генеративных органов повреждена заморозками, 41,2% цветков находятся в фазе начала плодоношения.

В морфологическом ряду бореальных видов: кустарничек с многолетними корневищами-ксилоризомами (черника обыкновенная) – длиннокорневишный многолетник – (майник обыкновенный) – многолетник с моноциклическими побегами (седмичник европейский) наибольшее разнообразие фенофаз в один и тот период характерно для седмичника европейского. Значительная часть генеративных органов повреждается поздними весенними заморозками в осиннике липово-снытевом (черника) и ельнике-черничнике (седмичник). Большое влияние на цветение и созревание плодов оказывают и экологические факторы.

Автор благодарит за консультации руководителя, проф. Л.А.Жукову.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ «Пространственная и временная организация природных популяций растений» № 98-04-49294.

Бейдеман Н.В. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. – Новосибирск: Наука, 1972. – 154с. – *Жукова Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола:РИИК «Ланар», 1995. – 224с. – *Исаченко Т.И., Лавренко Е.М.* Ботанико-географическое районирование Еропейская часть СССР) //Растительность европейской части СССР.-М.:Наука,1980. – С.10-19. – *Серебряков И.Г.* Фенологические наблюдения в лесах Подмосковья //Ученые записки МГУ. Вып.6. – 1947. – С.75-108. – *Серебряков И.Г.* Ритм развития растений и метеорологические условия //Бюллетень МОИП, 1951. – Т.56. – Вып.2. – С.63-67. – *Серебряков И.Г.* О методах изучения ритмики сезонного развития растений в стационарных геоботанических исследованиях //Ученые записки Моск.пед.ин.та им. В.П.Потемкина. – 1954. – Т.37. – Вып.2. – С.3-20.

ГЕТЕРОЗИГОТНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ И ГЕННЫЕ ЧАСТОТЫ В ПОПУЛЯЦИИ СОБАК

Попов В.В.

Российский государственный аграрный заочный университет
143900, Балашиха 8, Московской обл., smaruev@rgazu.ru

Изучение внутрипопуляционного генетического полиморфизма стало в наши дни одним из центральных направлений популяционной генетики (Яблоков, 1987). Благодатными объектами таких исследований являются кошки и собаки по причине наличия серий множественных аллелей по морфологическим

признакам и пунктам экстерьера, по окраске и пигментации и др. (Попов, 1999). Проведено обширное изучение генетического полиморфизма и геногеографии кошек на популяциях Лондона, Парижа и других мегаполисов Европы (Бородин, Рувинский, 1995). Подобные исследования на породах собак не предпринимались.

Целью исследования явилось изучение полиморфизма и генных частот по признакам экстерьера и генетическим аномалиям у собак породы ротвейлер московской популяции. В выборе особей обоих полов (n=1022) было зарегистрировано 105 случаев проявления рецессивных генов в гомозиготном состоянии по 16 локусам (табл.).

Исходный материал исследования и гетерозиготность по 16 локусам

Локус	Фенотип гомозигот	Число особей		Гетерозиготность Н
		гомозигот	гетерозигот	
1	Белые пятна	17	230	0,2250
2	Голубой подшерсток	1	62	0,0607
3	Осветленные глаза	7	155	0,1517
4	Неполнозубость	5	133	0,1301
5	Лишние зубы	11	190	0,1859
6	Укороченная нижняя челюсть	68	390	0,3816
7	Дисплазия сустава	13	205	0,2006
8	Укороченный хвост	2	86	0,0841
9	Укороченные конечности	2	86	0,0841
10	Полидактилия	3	105	0,1027
11	Синдактилия	1	62	0,0607
12	Гемофилия	24	265	0,2593
13	Крипторхизм	1	62	0,0607
14	Атрезия ануса	2	86	0,0841
15	Пупочная грыжа	15	218	0,2133
16	Отсутствие камеры глаза	1	62	0,0607

Рассчитывали количество гетерозигот, концентрации рецессивных и доминантных аллелей, уровней гетерозиготности по каждому локусу и значение средней гетерозиготности популяций Н. Для выражения величины изменения частот генов в следующем поколении под воздействием процесса рассеивания средних по всем локусам использовали дисперсию $\sigma^2\Delta q$ (Фолконер, 1985).

На примере дисперсии частот гена гемофилии показана величина дрейфа генов в выборках под влиянием стохастических процессов. Средняя гетерозиготность популяции по изучаемым генам Н составила 0,1466. Это означает, что в среднем 15 животных из 100 являются гетерозиготными носителями генов,

вызывающих аномалии или недостатки экстерьера. Изучение этой проблемы продолжается на других признаках фенотипа у других пород собак.

АДАПТАЦИЯ ПИГМЕНТНОГО АППАРАТА *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. И *Chelidonium majus* L. К УСЛОВИЯМ РАЗНОЙ ОСВЕЩЕННОСТИ

Прищепенкова Н.В., Скочилова Е.А., Пигулевская Т.К.
Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1, botanica@marsu.ru

Энергетическим субстратом фотосинтетической деятельности является свет. Для обеспечения высокой эффективности фотосинтеза и продуктивности растений их фотосинтетический аппарат должен максимально соответствовать режиму освещенности. Каждый вид растений произрастает в определенном световом диапазоне. В этой связи выделяются экологические группы растений по отношению к свету, структурно-функциональные особенности фотосинтетического аппарата (ФСА) которых достаточно хорошо изучены (Горышина, 1989). В тоже время каждый вид растений в онтогенезе адаптируется к разному режиму освещенности в своих местообитаниях. Поскольку эксплуатация природных популяций многих видов лекарственных растений ограничена, стоит задача введения этих видов в культуру. Для успешного выращивания растений необходимо представление об адаптации их ФСА к свету. Степень адаптации к условиям освещения может быть охарактеризована по изменению ряда показателей, в частности, по изменению содержания и соотношения зеленых пигментов.

Исследовали изменения пигментного аппарата *Potentilla erecta* (L.) Raeusch и *Chelidonium majus* (L.) в онтогенезе в ценопопуляциях (ЦП) с разной освещенностью. *P.erecta* и *C.majus* – ценные лекарственные растения, относящиеся к короткокорневищным кистекорневым (*P.erecta*) и стержнекорневым (*C.majus*) поликарпическим растениям. Оба вида встречаются в различных по степени освещенности местообитаниях: от открытых пространств до светлых лесов (*C.majus*, баллы 1-5 по шкале Цыганова) и тенистых лесов (*P.erecta*, баллы 1-7 по шкале Цыганова) (Цыганов, 1983). В исследуемых ЦП уровень освещенности составил 40-60 тыс. лк (световая ЦП) и 15-20 тыс. лк (теневая ЦП).

Накопление зеленых пигментов листьями *P.erecta* и *C.majus* световых и теневых ЦП различно. Так, у *P.erecta* наибольшее количество хлорофилла «а» и хлорофилла «в» имели молодые

генеративные (g1) и средневозрастные генеративные (g2) растения теневого варианта по сравнению со световым. Увеличение количества хлорофиллов у генеративных особей теневой ЦП произошло за счет увеличения хлорофилла «в». Учитывая то, что значения удельной поверхностной плотности листа (УППЛ) у g1 и g2 особей в условиях затенения были меньше, можно предположить, что увеличение количества хлорофиллов в теневой ЦП происходило за счет увеличения активности единицы листовой поверхности.

Противоположный характер изменения содержания и соотношения зеленых пигментов у генеративных растений *C.majus* является результатом того, что для этого вида условия полной солнечной освещенности приводят к ксероморфизации листа (вследствие чего возрастает величина УППЛ), а результатом утолщения листа – увеличение пигментов в единице его площади. Содержание хлорофиллов в листьях растений *C.majus* возрастало за счет увеличения доли хлорофилла «а».

Таким образом, исследования пигментного аппарата показали, что реакция генеративных растений *P.erecta* и *C.majus* на условия разной освещенности неодинакова. Адаптация *P.erecta* к условиям полной солнечной освещенности выражается в снижении содержания зеленых пигментов при более высоком отношении хлорофилла «а» к хлорофиллу «в», а *C.majus*, наоборот, в увеличении количества хлорофиллов за счет увеличения доли хлорофилла «а».

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ «Пространственно-временная организация природных популяций растений» № 98-04-49294.

Горышина Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. – Л.: ЛГУ, 1989. – 202 с. – *Цыганов Д.Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М.: Наука, 1983. – 196 с.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПОЛИЦЕНТРИЧЕСКИХ ОСОБЕЙ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ БРУСНИКИ (*Vaccinium vitis-idaea* L.)

Прокопьева Л.В., Пичушкина Е.В.
Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1, botanica@marsu.ru

Цель работы – изучение структуры ценопопуляций (ЦП) длиннокорневищного кустарничка *V. vitis-idaea*.

Исследования ценопопуляций (ЦП) брусники проводились в государственном природном заповеднике «Большая Кокшага»

Республики Марий Эл в 1999 году в ассоциациях – сосняк бруснично-вейниковый (ЦП 3) и сосняк зеленомошнот-брусничный (ЦП 4, 5, 6). Геоботанические описания ассоциаций были обработаны по шкалам Д.Н. Цыганова с помощью программного комплекса «Ecoscale». Местообитания ЦП 6 отличается наибольшим баллом увлажнения, ЦП 4 – бедными почвами по солевому богатству и богатству почв азотом, а также сильно кислыми почвами. Местообитание ЦП 5 характеризуется слабокислыми почвами.

В пределах каждой пробной площади была изучена возрастная структура ЦП брусники, а в пределах последней было выкопано по 10-20 полицентрических особей (ПО), у которых измерялась общая длина корневища (включая все ответления), подсчитывалось число парциальных кустов (ПК) и определялось возрастное состояние ПК.

Наибольшая длина подземных побегов наблюдается в ЦП 5, в наиболее старом из исследованных сосняков и наиболее устойчивой ЦП брусники (индекс восстановления равен 0,50, замещения – 0,86) по сравнению с другими популяциями. Наименьшая длина корневища наблюдается у ПО ЦП 6 (не более 447 см), что объясняется быстрым отмиранием или разрушением коммуникаций между ПК в связи с наибольшей степенью увлажнения в данном местообитании. Однако особи брусники не различаются по средней длине корневища, которая колеблется от 223 до 311 см.

Полицентрические особи *V. vitis-idaea* не различаются также и по числу ПК, которое варьирует для различных растений от 1 до 19. Сходство по длине корневища и числу ПК свидетельствует о стабильности морфоструктур полицентрических систем в различных местообитаниях.

Для ЦП 3 и 4 наблюдается следующая зависимость: чем длиннее корневище, тем больше ПК оно образует. Коэффициент ранговой корреляции Спирмена r_s для этих ЦП равен соответственно 0,75 ($P<0,001$) и 0,55 ($P<0,02$). Тем не менее возможна и внутрипопуляционная изменчивость. Так, например, в ЦП 4 семь ПК обнаружены для ПО, подземные побеги которой достигают длины всего 178 см, и для ПО длиной 582 см. В ЦП 3 с тремя ПК встречаются особи с длиной корневища как 102, 122 см, так и 309 см, хотя длина коммуникаций в последнем случае превышает первые в 2,5-3,0 раза.

Изучение возрастной структуры ЦП, определенной обычным способом (метод случайных площадок), показало, что все изученные ЦП нормальные, полночленные, зрелые. Возрастные

спектры – бимодальные – с максимумом на средневозрастных генеративных и имматурных растений. Распределение по онтогенетическим состояниям для всех ЦП однородное.

Определение возрастной структуры ПО выявило, что исследованные ЦП относятся к нормальным. Возрастные спектры ЦП 4, 5 и 6 – бимодальные; с максимумами для ЦП 4 и 5 на тмирающих ПК (21,3% и 24%, соответственно) и виргинильных Пк (23% и 25%), для ЦП 6 – на виргинильных (22.2%) и имматурных (20.6%) растениях. Возрастной спектр ЦП 3 левосторонний, с максимумом на имматурных ПК (35,7%). Однако для всех ЦП характерно однородное распределение по онтогенетическим состояниям.

Сравнение возрастной структуры, определенная двумя способами: по числу ПК, встречающихся на учетных площадках, и по числу ПК в ПО, показало, что различие между ними очень велико ($P<<0,001$). Резкий контраст наблюдается в численности средневозрастных генеративных и отмирающих ПК. Колебания последних может быть объяснено тем, что часть отмирающих ПК была не замечена среди мохового покрова.

Таким образом, изученные полицентрические особи брусники отличаются сходным типом поведения в различных условиях (образование ПК, нарастание в длину). При изучении же возрастной структуры ЦП видов с полицентрической структурой следует обращать внимание на два способа ее определения.

Авторы выражают признательность научным руководителям Н.В.Глотову и Л.А.Жуковой за ценные замечания и советы.

Работа выполнена при поддержке НП «Университеты России – фундаментальные исследования» (грант 7-1645) и гранта РФФИ № 98-04-49294.

ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ ФОРМЫ ЛИСТА У КАРАГАНЫ ЖЕЛТОЙ В ЗОНЕ АНТРОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Рязанова Л.А.

Челябинский государственный педагогический университет
454080, Челябинск, пр. Ленина, 51, cspi@cspi.urc.ac.ru

Оценка стабильности развития, с морфогенетической точки зрения, сводится к выявлению его случайной изменчивости. Наиболее широко распространенной и доступной для

анализа формой такой изменчивости является флуктуирующая ассимметрия. Ее оценка проводится в отношении двусторонних, билатеральных структур, но возможна и для других видов симметрии.

В период летней полевой практики исследовали изменчивость формы листа у караганы желтой в районе агробиологической станции ЧГПУ, в черте города Челябинска. Сборы произвели в лесополосе, вдоль железной дороги, которая расположена вблизи корпусов станции. Общий объем выборки составил 1208 листьев. Вариационный ряд изменчивости признака: количество простых листочков в сложном листе караганы, включал 9 вариант. При этом были зафиксированы листья с нечетным числом простых листочков (варианты 7, 9, 11, 13). Доля их в выборке составила 20,5% (см. табл.1).

Таблица 1

Вариационный ряд изменчивости признака: количество простых листочков в сложном листе караганы (г. Челябинск)

x	6	7	8	9	10	11	12	13	14	Вариационный ряд
f	38	54	312	88	317	79	235	27	58	N=1208

Вторым местом сбора материала был выбран город Коркино (Челябинская область), где располагаются большое горнодобывающее предприятие по добыче угля открытым способом (разрез 1-2) и цементный завод. Для анализа было взято 925 листьев, значительная часть которых оказалась асимметричной (варианты 7,9,11). Частота их составила 21,8% (см. табл. 2).

Известно, что карагана желтая имеет сложные парноперистые листья, поэтому листья с нечетным количеством простых листочков можно считать асимметричными. Интересна и архитектура асимметрии этого объекта. Наряду с непарноперистыми листьями встречались формы с очередным, а не супротивным расположением простых листочков, а также листья с разными размерами супротивно располорженных листочков.

Таблица 2

Вариационный ряд изменчивости признака: количество простых листочков в сложном листе караганы (г. Коркино)

X	7	8	9	10	11	12	14	Вариационный ряд
F	143	172	81	284	78	218	40	N=925

Различия между выборками по числу аномальных листьев оказались недостоверными ($\chi 2$ = 0,4634; n'=1; P>0,05), что может свидетельствовать о сходстве стрессирующих воздействий факторов среды. В той и другой выборке обнаружено значительное число листьев с нарушением симметрии расположения простых листочков. Можно предположить, что изменения формы листьев у караганы желтой связаны со значительной антропогенной нагрузкой в указанных местах произрастания. Интересно сравнить приведенные данные с соответсвующими результатами, полученными при анализе материала из экологически благополучных районов Челябинской области, а также других регионов России.

ЖИВАЯ МАССА И МЯСО-САЛЬНЫЕ КАЧЕСТВА СВИНЕЙ КРУПНОЙ БЕЛОЙ ПОРОДЫ ПРИ ЧИСТОПОРОДНОМ РАЗВЕДЕНИИ И ПРОМЫШЛЕННОМ СКРЕЩИВАНИИ С УЧЕТОМ ГРУПП КРОВИ

Сидуков Н.Е.
Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина 1

В совхозе «Звениговский» нами проведен научно-производственный опыт по исследованию интенсивности роста и некоторых интерьерных особенностей свиней крупной белой породы при чистопородном разведении и промышленном скрещивании с крупной черной породой с учетом групп крови.

Коэффициент корреляции между уровнем ожидаемой гетерозиготности потомства и живой массой с возрастом повышается и в 8-месячном возрасте у чистопородных подсвинков был равен 0,46, у помесных – 0,72.

Коэффициенты кореляции живой массы с уровнем ожидаемой гетерозиготности (УОГ) в различные возрастные периоды

Возраст, Мес.	Крупная белая х крупная белая, 10 сочетаний		Крупная черная х крупная черная, 5 сочетаний	
	Живая масса (M±m), кг	r	Живая масса (M±m),кг	r
УОГ	0,478 ± 0,021	1,00	0,375 ± 0,040	1,00
2	16,70 ± 0,74	0,13	17,68 ± 0,91	0,48
3	28,45 ± 1,85	0,18	31,16 ± 1,22	0,29
4	45,20 ± 2,62	0,14	46,00 ± 2,54	0,64

Возраст, Мес.	Крупная белая х крупная белая, 10 сочетаний		Крупная черная х крупная черная, 5 сочетаний	
	Живая масса (M±m), кг	r	Живая масса (M±m),кг	r
5	60,08 ± 3,92	0,21	58,64 ± 2,79	0,59
6	74,10 ± 4,72	0,25	74,60 ± 3,37	0,83
7	95,18 ± 4,23	0,36	96,14 ± 1,69	0,88
8	100,09 ± 3,34	0,46	104,52 ± 5,11	0,72
9	111,81 ± 1,86	0,02	115,83 ± 3,23	0,18

Последние превосходили чистопородных по живой массе на 4% (P<0,95), по массе парной туши – на 4,2 кг (6%).

В длиннейшей мышце спины у чистопородных подсвинков при убое с живой массой 115 кг содержалось 21,37 % протеина, 5,36% жира, тогда как у помесей матки кр.белая х хряки кр.черная протеина было достоверно больше на 1,1 % (P>0,99), жира меньше на 1,01 % (P>0,999).

В образцах шпика было одинаковое содержание протеина, но у помесных подсвинков содержание жира было больше на 0,44 % (P>0,95).

Выводы:

1. У чистопородных подсвинков при УОГ, равном 0,478, среднесуточный прирост составил 508 г, а у помесного потомства при УОГ 0,375-530 г, то есть почти одинаковый с контролем.

2. Коэффициент корреляции между УОГ потомства и живой массой с возрастом повышается и в 8-месячном возрасте у чистопородных подсвинков составил 0,46, у помесных 0,72 и последние превосходили чистопородных на 4,42 кг или на 4%.

3. При убое чистопородные и помесные подсвинки по живой массе существенных различий не имели, но по массе парной туши последние превосходили чистопородных на 4,2 кг (6%; P>0.999). Длина полутуши, толщина шпика над 6-7 грудными позвонками, площадь «мышечного глазка», соотношение мышечной, жировой и костной тканей у контрольных и помесных подсвинков были почти одинаковыми. В длиннейшей мышце спины у помесных подсвинков по сравнению с чистопородными оказалось протеина достоверно больше на 1,10% (P>0,999), жира – меньше на 1,01% (P>0,999). В образцах шпика было одинаковое содержание протеина, но у помесных подсвинков содержание жира было больше на 0,44% (P>0,95).

Рекомендация производству: для повышения эффекта гетерозиса откормочных качеств при чистопородном разведении в племенных стадах и промышленном скрещивании в товарных хозяйствах следует проводить подбор пар с учетом групп крови по 10 системам.

АНАЛИЗ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ТРЕХ АЛЬПИЙСКИХ ВЕГЕТАТИВНО-НЕПОДВИЖНЫХ ТРАВЯНИСТЫХ ПОЛИКАРПИКОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

Сизов И.Е.

Пущинский государственный университет
142292, Пущино, Московской обл., пр. Науки, 3

В работе рассмотрены характер возрастной структуры, поведение генеративных особей, а также длительности онтогенетических периодов трех альпийских вегетативно-неподвижных травянистых поликарпиков *Anemone speciosa* Adam ex G. Pritz., *Campanula tridentata* Schreb. *и Carum caucasicum* (Bieb.) Boiss. Данные были собраны В.Г.Онипченко с 1980 по 1999 год с участием автора в 1999 году в Тебердинском Государственном Биосферном Заповеднике на горе Малая Хатипара (абсолютная высота 2800 м, склон южной экспозиции, 15-20° крутизны). Для наблюдений за фиксированными особями растений были заложены три трансекты 200x25 см. Ежегодно в конце августа-начале сентября отмечали все особи рассматриваемых видов и их возрастное состояние. Каждая особь имела свой постоянный номер, а ее местоположение наносили на специальную схему квадрата. Отсутствие вегетативной подвижности позволило проследить многолетнюю динамику отдельных особей. Всего за двадцатилетний (с 1980 по 1999 гг.) период на постоянных площадках отмечено 168 особей *A.speciosa*, 335 – *C.tridentata*, 1029 – *C.caucasicum*.

В работе весь онтогенез делили на три периода: ювенильный, молодой вегетативный и генеративный, причем генеративный период рассматривается как промежуток времени с момента первого цветения до смерти растения. В соответствии с классификацией возрастных состояний Работнова-Уранова молодой вегетативный период будет включать *im* и *v* особей, генеративный – растения g_1, g_2, g_3, а также *ss* и *s* возрастных состояний. Ввиду того, что во время сбора данных раскопки маркированных особей не производились, к растениям молодого вегетативного периода могли быть отнесены нецветущие генеративные, а к растениям ювенильного – квазисенильные особи.

Для каждого периода была расчитана средняя длительность с помощью таблиц времени жизни (Chiang, 1984). Средняя длительность онтогенеза, принимаемая как сумма длительностей отдельных периодов, составила 390, 65 и 70 лет *у A.speciosa*, *C.tridentata* и *C.caucasicum* соотвественно.

Ежегодные флуктуации различных факторов внешней среды приводят к тому, что генеративные особи исследуемых видов имеют перерывы в цветении. Разделение цветущих растений на две группы (частоцветущие – растения образовывали генеративные побеги в среднем раз в 1-2 года и редкоцветущие – растения образовывали генеративные побеги реже чем раз в 2 года) обнаруживает значимые различия в этих группах у *A.speciosa* и *C.caucasicum*. Более редко цветущие особи обладают более высоким уровнем смертности.

Анализ данных показал, что квазисенильные особи *A.speciosa*, *C.tridentata* и *C.caucasicum* способны возвращаться к вегетативному состоянию, а особи *C.caucasicum* – и к генеративному. Время, которое растение, хотя бы один раз приступавшее к цветению, проведет в том или ином (цветение, отсутствие цветения, квазисенильное) состоянии, вычислялось с помощью формул, применяемых для анализа поглощающих марковских цепей (Кемени, Снелл, 1970). Длительность генеративного периода, вычисленная данным методом, оказалась равной 48, 56 и 339 годам у *C.caucasicum*, *C.tridentata* и *A.speciosa* соответственно. Кроме того, результаты позволяют предположить, что хотя у *A.speciosa* и *C.caucasicum* в течение генеративного периода возможен переход от квазисенильного к более «молодым» возрастным состояниям, доля лет от всей длительности генеративного периода, которую растения проведут в квазисенильном состоянии, относительно невелика и составляет не более 4% у *A.speciosa*, 0,7% у *C.tridentata* и 8% у *C.caucasicum*.

Распределение длительностей непрерывных промежутков цветения у всех видов близко к экспоненциальному. Согласно теории надежности (Кокс, Оукс, 1984), экспоненциальное распределение возникает в том случае, когда имеется много независимых временных переменных, причем случайная величина равна минимальной из них. Мы можем предположить, что цветущая особь продолжает цветение до тех пор, пока все «составляющие» благоприятных условий одновременно существуют во времени. Например, это могут быть благоприятные погодные условия, относительно слабая конкуренция со стороны ближайших растений, отсутствие повреждений, благоприятное микроместообитание и т.п. Как только какая-нибудь «составляющая» становится ниже или выше определенного критического уровня, растение прерывает цветение до тех пор, пока необходимое сочетание различных факторов не возникнет вновь.

Кемени Дж., Снелл Дж. Конечные цепи Маркова. – М.: Наука, 1970. – 272 с. – *Оукс Д.* Анализ данных типа времени жизни. – М.: Финансы и статистика, 1988. – 191 с. – *Chiang, C.L.*: The life table and its applications. Robert E. Krieger Publishing Co., Malabar, Florida, 1984.

ПОКАЗАТЕЛИ ВОДНОГО РЕЖИМА И АКТИВНОСТИ КАТАЛАЗЫ У РАЗЛИЧНЫХ ДЕКОРАТИВНЫХ ФОРМ ТУИ ЗАПАДНОЙ

Соловьева Е.В., Баранова А.Н., Воскресенская О.Л.
Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1, botanica@marsu.ru

В настоящее время исследован онтогенез многих видов травянистых растений, в то же время хвойные растения в этом плане изучены мало, а описание особенностей возрастных состояний растений из семейства кипарисовых пока не известны. Известны описания онтогенетических состояний таких хвойных растений, как ель тянь-шаньская, ель обыкновенная, сосна обыкновенная и некоторых других, но у большинства видов хвойных онтогенез не изучен, особенно у интродуцированных растений, к которым относится и туя западная. Исходя из этого, целью нашей работы явилось изучение некоторых морфофизиологических параметров различных декоративных форм туи западной в генеративном возрастном периоде.

Туя западная широко используется в декоративных насаждениях. Это дерево не только обладает высокой морозостойкостью, фитонцидностью и газопоглотительной способностью, но и придает ландшафту экзотический характер и живописный вид. Существуют многочисленные декоративные формы туи западной, различающиеся окраской хвои, строением побегов и формой кроны, позволяющие создавать в озеленении прекрасные композиции.

Объектами нашего исследования служили наиболее распространенные в озеленении города Йошкар-Олы формы туи западной: типичная, золотистая и вересковидная. Они произрастают в парке им. XXX-летия ВЛКСМ в одновозрастных посадках и находятся в генеративном возрастном периоде.

Как показали результаты нашей работы, изучаемые декоративные формы туи западной характеризуются индивидуальным набором морфологических признаков. Так, диаметр побега был наибольший у растений с уплощенной формой побега и чешуевидной хвоей (типичная и золотистая), а наименьший у вересковидной формы, имеющей округлый побег диаметром около 1 мм и игольчатую (ювенильную) хвою. При изучении годичного прироста побега в этом возрастном периоде было установлено, что среднегодовой прирост побега у растений типичной формы туи западной составляет около 10 см, у золотистой –

5 см, а вересковидная, самая низкорослая из исследуемых форм имела прирост около 4 см в год.

Различные декоративные формы туи западной отличались не только по морфологическим, но и по физиологическим параметрам, которые изучались в летний и осенний периоды.

По результатам наших исследований процентное содержание общей воды в хвое туи западной в летний и осенний периоды практически не изменилось, произошло лишь перераспределение фракционного состава воды в сторону увеличения количества связанной воды. При этом было установлено, что водоудерживающая способность тканей хвои исследуемых растений в октябре значительно выше, чем в июле. Но вересковидная форма отличается от других растений более низким значением этого показателя как в летний, так и в осенний периоды. Так, при определении процентного содержания органического вещества было установлено, что в октябре наблюдалось увеличение указанного показателя у всех исследуемых форм. Это, по-видимому, обусловлено процессами подготовки к зиме, при которых происходит увеличение содержания низкомолекулярных органических соединений. Одновременно в этот период резко возрастает водоудерживающая способность тканей.

Определение активности каталазы в хвое декоративных форм туи западной показало, что изменения этого показателя в летний и осенний периоды наблюдались только у типичной и золотистой форм. Активность каталазы в хвое вересковидной форм в июле и октябре остаются практически на одном уровне. Известно, что активность этого фермента связана с действием неблагоприятных факторов среды, к которым относится и понижение температуры. Поэтому этот показатель также может свидетельствовать о сезонных изменениях, происходящих в хвое туи западной при переходе к зимнему периоду. Так как изменение водоудерживающей способности тканей и активности каталазы в хвое туи западной связано с подготовкой растений к зиме, то выявленные различие в названных физиологических показателях хвои вересковидной формы может обуславливать ее низкую зимостойкость. Следует так же отметить, что эта форма на протяжении всей жизни сохраняет черты ювенильного растения, в частности, форма хвои в течение всего онтогенеза остается игольчатой, тогда как у типичной и золотистой форм хвоя такого типа бывает лишь в ювенильном возрастном состоянии и к генеративному периоду не сохраняется.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ «Пространственно-временная организация природных популяций растений» № 98-04-49294.

РИТМИКА ЦВЕТЕНИЯ *Betula pendula* Roth. В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

Соловьева Н.В.

Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1, botanica@marsu.ru

Срок наступления определенной фенофазы – очень изменчивый признак и в значительной степени зависит от условий среды. Специфические городские условия являются мощным фактором, определяющим ход биоритмологичеких процессов растений. Фенологическая поливариантность онтогенеза – асинхронность в сроках наступления той или иной фенофазы у особей одной ценопопуляции и разных локальных популяций является одним из наиболее важных адаптационных механизмов самоподдержания популяций растений к постоянно изменяющимся факторам внешней среды (Жукова, 1995).

Соцветия березы повислой (*Betula pendula* Roth.) раздельнополые, собраны в сережки. Изучали ритмику цветения мужских соцветий *B. pendula*. Исследования проводились в апреле-мае 1999 г. в 4 ценопопуляциях (ЦП), представленных уличными, парковыми или лесными посадками *B. pendula*. Места произрастания объекта исследования различаются по степени загрязнения (Суетина, 1999): зона умеренного загрязнения (завод Марбиофарм, Центральный парк города), зона слабого загрязнения (Дубки) и зона наименьшего загрязнения (Сосновая роща). При изучении сезонного ритма развития использовались методы, разработанные И.Г.Серебряковым (1954), Н.В.Бейдеманом (1974), И.Н.Елагиным и Н.Е.Булыгиным (1979). На каждом участке было выбрано по 25 деревьев трех возрастных состояний: молодого, средневозрастного и старого генеративного. Фенонаблюдения велись отдельно за каждым модельным деревом, наблюдалась нижняя и средняя часть кроны дерева. Дерево считалось вступившим в фенофазу, если признаки ее обнаружены на отдельных ветках (Иваненко, 1962; Булыгин, 1979). Периодичность наблюдений – 2 дня. Учитывали следующие фазы развития генеративных органов: покой репродуктивных почек, набухание, удлинение оси соцветия, бутонизация, начало цветения, массовое цветение, конец цветения.

Установлено, что разновременность развития мужских сережек от фазы набухания до окончания цветения присутствует у особей *B. pendula*, произрастающих в районе завода Марбиофарм. Сравнение числа особей, вступивших в ту или иную

фенофазу, с помощью критерия χ^2, выявило различия между особями *B. pendula* разных возрастных групп (g_1, g_2, g_3) в пределах одной ЦП (Завод) ($P<0,01$; $P<0,05$). Различия между особями *B.pendula* разных возрастных состояний, произрастающих в 3 других ЦП, сглажены. Кроме того, было обнаружено, что средневозрастные генеративные деревья *B pendula* изучаемых ЦП, в большинстве случаев, вступают в определенную фенофазу раньше, чем молодые и старовозрастные деревья. Известно, что на фенологические процессы оказывает влияние и возраст растения. Как отмечает Ф. Шнелле, старые деревья зацветают на несколько дней раньше молодых. Сравнение ритмики цветения особей *B.pendula* по возрастным состояниям в разных экологических условиях показало, что биоритмологические процессы у *B.pendula* в изучаемых ЦП протекают несинхронно. С помощью более детального анализа (разложение χ^2 на компоненты) установлено, что особи одной ЦП *B.pendula* (Парк) отличаются от других более ранними сроками цветения ($P<0,01$; $P<0,05$).

Полученные данные позволяют предположить, что в условиях урбанизации существует гетерогенность ритмики цветения *B.pendula*: разновременность в сроках наступления той или иной фенофазы у особей разных возрастных состояний одной ЦП или более быстрое прохождение фаз цветения особями всех генеративных состояний одной ЦП. Это может быть объяснено спецификой микроусловий городской среды (температурный, водный режимы и др.), различной степенью ее загрязнения и т.д. Ю.З.Кулагин (1974) выделяет, например, феноритмологическую форму дымоустойчивости деревьев. Обоснование причины фенологической гетерогенности ЦП *B.pendula* возможно при дальнейших сезонных наблюдениях и сопоставлении с другими фазами развития *B.pendula*.

Таким образом, гетерогенность по феноритмам цветения наиболее характерна для ЦП *B.pendula*, находящихся в зоне умеренного загрязнения. Разновременность прохождения определенных фенофаз может служить стабилизирующим фактором для сохранения самоподдержания популяций *B.pendula* в условиях урбанизированных территорий.

Автор благодарит проф. Л.А.Жукову и проф. Н.В.Глотова за консультации при выполнении работы.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ «Пространственно-временная организация природных популяций растений» № 98-04-49294.

Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. – Новосибирск: Наука, 1974. – 154 с. – *Булыгин Н.Е.* Фенологические наблюдения над древесными растениями. – Л.: ЛТА, 1979. – 96 с. – *Елагин И.Н.* Методика проведения и обработки фенологических наблюдений за деревьями и кустарниками в лесу //Фенологические методы изучения лесных биогеоценозов. – Красноярск, 1975. – С.3-20. – *Жукова Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 244 с. – *Иваненко Б.И.* Фенология древесных и кустарниковых пород. – М., 1962. – 183 с. – *Кулагин Ю.З.* Древесные растения и промышленная среда. – М.: Наука, 1974. – 124 с. – *Серебряков И.Г.* О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах //Доклады на совещании по стационарным геоботаническим исследованиям. – М.-Л., 1954. – С.145-159. – *Суетина Ю.Г.* Изменения эпифитной лихенофлоры и структуры популяции *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в городской среде: Автореф. ... канд. биол. наук. – Йошкар-Ола, 1999. – 26 с. – Шнелле Ф. Фенология растений. – Л.: Гидрометеоиздат, 1961. – 259 с.

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ РЕМОНТНЫХ ТЕЛОК ЧЕРНО-ПЕСТРОЙ ПОРОДЫ РАЗНЫХ ГЕНЕАЛОГИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ

Сунгатуллов Н.И., Шемсетдинов Э.Ш.
Марийский государственный университет
424002, Йошкар-Ола, ул. Красноармейская, 71

В течение 1996-1999 гг. на Крутоовражском МТФ ОПХ «Головное» МарНИИСХ проводились сравнительные опыты по росту и развитию ремонтных телок разных генеалогических популяций. Для выяснения особенностей роста молодняка по методу аналогов сформировали 4 группы телок по 10 голов в каждой. В контрольную отобрали потомство от коров линии Бл.Кеймпе 48326 черно-пестрой породы, в I опытную – потомство от коров линии Р.Соверинг 198998, во II опытную – потомство от коров линии В.Б.Айдиал 1013415, и в III опытную группу – от коров линии С.Т.Рокит 252803 голштино-фризской породы. У отобранных телок рост и развитие определили индивидуальным взвешиванием при рождении, в 6-, 10-, 12- и 18-месячном возрасте. В период выращивания телят всех групп пользовались одинаковыми условиями кормления и содержания. Анализируя живую массу телят при рождении разных генеалогических линий (табл.), видим, что у потомков черно-пестрой породы она ниже на 0,3-3 кг, чем у сверстниц –дочерей линий голштино-фризской. Превосходство в росте в утробный период развития у поместных телят специалисты хозяйств объясняют генетическими особенностями роста голштино-фризской породы и частично проявлением гетерозиса, возникающего при межпородном скрещивании (черн-пестрой и голштино-фризской).

Динамика живой массы телок разных заводских линий

Группы	Завод. линии	Порода	h	Возраст (мес.) и живая масса (кг)					Удой за 1 лактацию	
				При рожд	6	10	12	18	кг	% жира
Контр.	Бл. Кеймпе 48326	Черно-пестрая	10	31,4	156,8	239,4	279,2	393,4	33,33	3,9
I опыт	Р.Соверинг 198998	Голшт.-фризы	10	32,3	155,6 P>0,999	246,4 P>0,95	266,2 P>0,999	380,5 P>0,99	371,5	4,07
II опыт	В.Б.Айдиал 1013415	Голшт.-фризы	10	33,2	158,8 P>0,999	242,6	279,8 P>0,999	386,4 P>0,99	371,5	4,12
III опыт	С.Т. Рокет 252803	Голшт.-фризы	10	34,5 P>0,95	157,5 P>0,999	242,5	273,4 P>0,999	388,6 P>0,95	341,3	3,9

В период выращивания от рождения до 6-, 10-, 12- и 18-месячного возраста наблюдался активный рост телок всех групп. Однако изменение массы тела у животных контрольной группы проявлялось более значительно. Так, к 6-месячному возрасту они увеличили свою массу в 4,9, к 12-месячному возрасту в 8,75 и к 18-месячному возрасту – в 13,3 раза к массе животных при рождении. Помесное же потомство от линии голштино-фризской породы за это время увеличило свою массу от 4,9, до 11,8 раза. Таким образом, скорость роста у телок контрольной группы от рождения до 18-месячного возраста была выше, чем у потомства голштино-фризской линии на 2-5%. Разница в живой массе между телками контрольной группы и телками I, II и III опытных групп перед осеменением составила соответственно – 12,9; 7; 4,8 кг в пользу первых. Хотя при выращивании телки контрольной группы лучше росли и развивались, чем дочери линий голштино-фризской породы, они оказались более высокоудойными: молочная продуктивность первотелок контрольной группы за лактацию составила 3333 кг с жирностью 3,94%, у животных I опытной группы – 3715 кг с жирностью 4,07%, II опытной группы – 3717 кг с жирностью 4,12%, а у III опытной группы 3413 кг с жирностью 3,9%.

ДИНАМИКА РОСТА ДЕРЕВЬЕВ РАЗЛИЧНЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ КАТЕГОРИЙ В ПОПУЛЯЦИИ СОСНЫ

Тараканов В.В., Ильичев Ю.Н., Бушков Н.Т.
Западно-Сибирский филиал Института леса им. В.Н.Сукачева СО РАН
630082, Новосибирск, ул. Жуковского 100/1, а/я 45,
tarak@bionet.nsc.ru

Ключевым объектом начального этапа селекции древесных на общую продуктивность является «плюсовое дерево». Однако особенности динамики роста плюсовых особей, отбираемых на конечных этапах их онтогенеза в приспевающих и спелых насаждениях, до сих пор не изучены. Между тем знания такого рода крайне важны для решения некоторых проблем лесной селекции. Одной из них является диагностика «плюсовых» экземпляров на более ранних стадиях развития насаждений, что перспективно с точки зрения меньшей истощенности рубками и большей долговечности древостоев, лучшего качества заготавливаемых в них черенков и семян (Демиденко, Урусов, 1984). Для изучения этой проблемы в популяции *Pinus sylvestris* L. были проведены следующие исследования.

В поврежденном низовым пожаром одновозрастном насаждении выдела 19 квартала 223 Средне-Инского лесничества Ларичихинского лесхоза (Приобские боры Алтайского края) были обследованы 10 бывших плюсовых и несколько десятков ближайших к ним «соседних» деревьев. Краткая таксационная характеристика насаждения: возраст – 80 лет, состав – 10 сосны, тип леса – сосняк мшисто-ягодниковый, класс бонитета – 1.

У спиленных деревьев измеряли диаметр и высоту ствола, приросты осевого побега за последние 50 лет. Для выборки «соседних» деревьев вычисляли средние значения первых двух признаков и по принятым в лесной селекции критериям выделяли категории: 1) быстрорастущих («лучших нормальных»), 2) среднерастущих («нормальных»), 3) медленнорастущих («минусовых») деревьев. К «лучшим нормальным» отнесены самые быстрорастущие деревья без учета очищенности ствола от сучьев. На основании полученных данных осуществляли ретроспективный анализ динамики роста по высоте ствола (табл.).

Плюсовые и «лучшие нормальные» экземпляры устойчиво лидируют по росту на всем изученном отрезке онтогенеза, начиная с периода интенсивной дифференциации древостоя (30-50 лет). При этом на начальных этапах онтогенеза превышение по высоте плюсовых деревьев над «нормальными» даже несколько выше (19-21%), чем на конечных (15 %). В целом степень различий между селекционными категориями, оцениваемая по коэффициенту вариации, снижается от 33,1% в возрасте 30 лет, до 23,4% в возрасте 80 лет. Отличие плюсовой и «минусовой» категорий от «нормальной» статистически значимо при $P<0,05$-$0,001$. Различия между плюсовой и «лучшей нормальной» категориями недостоверны.

Высота ствола (м) у деревьев различных селекционных категорий

Категория	Возраст, лет					
	30	40	50	60	70	80
Плюсовая	11,7 ±0,35	16,8 ±0,41	20,5 ±0,37	23,7 ±0,32	26,4 ±0,36	28,5 ±0,45
Лучшая нормальная	11,4 ±0,38	15,8 ±0,48	19,3 ±0,42	22,3 ±0,35	25,1 ±0,25	27,3 ±0,30
Нормальная	9,6 ±0,80	13,9 ±0,77	17,2 ±0,74	19,9 ±0,68	22,6 ±0,77	24,6 ±0,74
Минусовая	5,8 ±0,22	9,8 ±0,44	13,0 ±0,49	15,4 ±0,87	16,6 ±0,72	17,6 ±0,42

Полученный результат соответствует теоретически ожидаемому, исходя из общих закономерностей развития естественных высокополнотных древостоев. Вероятно, группы выра-

женных «лидеров» и «аутсайдеров» формируются в период кульминации прироста на рубеже 2-3 классов возраста, и в дальнейшем устойчиво сохраняются вплоть до спелости. Поэтому лучшие по росту деревья могут быть достаточно надежно идентифицированы в древостоях, по меньшей мере, со средневозрастной стадии. Однако в этом случае для надежного отграничения плюсовых от прочих интенсивно растущих особей, условно отнесенных к группе «лучших нормальных», необходимо привлечение дополнительных признаков, прежде всего – очищаемости от сучьев и полнодревесности ствола, толстосучности. A priori такой подход представляется эффективным, но он нуждается в уточнении критериев качества ствола применительно к средневозрастным древостоям.

Демиденко В.П., Урусов В.М. Региональные особенности отбора плюсовых насаждений и деревьев в борах Алтая //Биологические ресурсы Алтайского края и перспективы их использования. – Барнаул, 1984. – С.53-54.

К ИЗУЧЕНИЮ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМОВ ОБЕСПЕЧЕНИЯ ПОЛИВАРИАНТНОСТИ ОНТОГЕНЕЗА ОСОБЕЙ В ПОПУЛЯЦИИ

Тараканов И.Г.

Московская сельскохозяйственная академия им. К.А.Тимирязева
127550, Москва, ул. Тимирязевская, 49

Поливариантность развития особей в популяции определяется модификационной изменчивостью и генетическим полиморфизмом. Этот адаптационный синдром обеспечивает поддержание гетерогенности популяции и ее устойчивость в состоянии динамического равновесия.

В фитотроне, в условиях ряда анализирующих фонов, имитирующих ситуацию на границе экологической ниши, в сортовой популяции горчицы сарептской *Brassica juncea* (L.) Coss. были выделены онтобиотипы, представляющие ее полный феноспектр; созданные на их основе самоопыленные линии используются в дальнейших физиологических исследованиях.

Установлено, что в основе ритмологически-временной и тесно связанной с ней структурной поливариантности развития в первую очередь лежит изменчивость признаков, определяющих фотопериодическую чувствительность растений, относящихся к разным биотипам, а именно: критической длины дня, сроков появления компетенции к фотопериодической индукции цветения в прегенеративный (виргинильный) период, уровня чувствительности в восприятии сумеречного света. Таким образом,

поливариантность развития особей зависит от высокого уровня вариабельности признаков, отражающих характер функционирования первичных физиологических механизмов в цепи трансдукции фотопериодического сигнала – от его восприятия до реализации полученной информации в тканях-мишенях (включение определенной морфогенетической программы). Важным фактором является также чередование в онтогенезе состояний высокой фотопериодической чувствительности растений и ее отсутствия (рефрактерности), что способствует лучшей их адаптации к сезонным изменениям климата, следующим за изменениями длины дня.

На примере работы мевалонатной метаболической вилки биосинтеза гиббереллинов и абсцизовой кислоты у контрастных онтобиотипов (крайние проявления структурной и временной поливариантности развития особей популяции), установлены различия в функционировании гормональных механизмов регуляции их роста и развития. По-видимому, шкала биологического времени индивида находится в определенной связи с пороговым уровнем чувствительности его тканей-мишеней к гормону и концентрацией последнего. Варьирование чувствительности к гормонам определяет пластичность физиологических реакций популяции.

ИНДИВИДУАЛЬНО-ПРИОБРЕТЕННАЯ ПАМЯТЬ КАК ФЕНОМЕН ПОВЕДЕНЧЕСКОЙ АДАПТАЦИИ (ПОПУЛЯЦИОННЫЙ АСПЕКТ)

Тушмалова Н.А.

Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова
119899, Москва, Воробьевы Горы, МГУ, Биофак

Поведение как один из компонентов биологического разнообразия является существенной составляющей адаптационных механизмов животных разных уровней эволюционного развития.

Из многочисленных форм поведенческих реакций наиболее «чуткой» к различным воздействиям среды является способность накапливать, сохранять и воспроизводить новую информацию – *приобретенная память*.

Биологическая значимость этого феномена определяется тем, что приобретенная память участвует в процессах микроэволюции, в основе которых лежат адаптивные преобразования популяций в пределах короткого времени, доступного научному наблюдению. Поведение популяции как элементарной единицы

процесса микроэволюции зависит от множества разнообразных факторов среды, вызывающих как генетические, так и фенотипические изменения. Приобретенную память можно рассматривать в качестве одного из критериев фенотипических изменений в гомеостазе популяции.

Начиная с 1965 г., мы исследовали конкретные эволюционно-обусловленные механизмы приобретенной памяти у животных разных уровней филогенеза. За основу выбора объектов исследования были взяты животные, значительно отличающиеся по организации нервной системы (на уровне больших «шагов» – ароморфозов): донервные, с примитивной нервной системой, с зачатками цефализации, с относительно развитым и дифференцированным мозгом. Закономерности, обнаруженные при исследовании функционально-молекулярных основ памяти, выявили универсальный компонент памяти (ультраструктурные и макромолекулярные перестройки) и специфический функциональный компонент – следствие «ступеньки» эволюции.

Оказалось, что у простейших одноклеточных организмов память выражается только в неассоциативной форме – *привыкании*. У кишечнополостных появляется новое свойство привыкания – *тренированность*. У планарии индивидуальная память представлена примитивными ассоциативными реакциями. У моллюсков ассоциативные (условнорефлекторные) реакции более стабильны и приближаются к таковым у общественных насекомых и позвоночных животных. А.Н.Северцов (1914) относил индивидуальную функциональную приспособляемость (включая психическую) к высшей форме адаптации. Анализ закономерностей формирования индивидуальной памяти — конкретный путь исследования поведенческой адаптации.

Продемонстрированные конкретные функциональные механизмы, отражающие формирование индивидуальной памяти животных в естественных условиях, определяют характер их взаимодействия между особями, которые в совокупности составляют «портрет» популяции.

Тушмалова Н.А. Виды фенотипической памяти у некоторых низших беспозвоночных. В кн. Клеточные механизмы памяти. – Пущино, 1973. – С.40-52. – *Тушмалова Н.А.* Исследование некоторых механизмов памяти у животных разного уровня филогенеза. Автореферат диссертации на соискание звания доктора биологических наук. – М.: 1978. – 35 с. – *Тушмалова Н.А.* О филогенетическом возрасте условнорефлекторной памяти. //Ж. Эволюц. Биохим. и физиолог. 1980 – Т.16. – № 5. – С.506-516. – *Тушмалова Н.А., Маракуева И.В.* Сравнительно-физиологическое исследование ультраструктурных аспектов памяти. – М.: Наука, 1986. – 147 с. – *Тушмалова Н.А.* Функциональные механизмы памяти у низших беспозвоночных. – М.: Изд-во МГУ, 1986. – 108 с. – *Тушмалова Н.А.* Эволюционные механизмы памяти (функционально-молекулярный аспект) В кн. Проблемы микроэволюции. – М.: Наука, 1988. – С.140 – *Тушмалова Н.А.* Срав-

нительно-физиологический анализ как инструмент изучения эволюции механизмов памяти. В кн. Физиология ВНД животных и человека. – М.: Наука, 1990. – С.159-168. – *Козлов А.Т.*, Тушмалова Н.А. Структура и механизмы поведения беспозвоночных. – Воронеж: Квант, 1995. – 170 с.

ИЗМЕНЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ПИТАНИЯ ЛИЧИНОК ПЛОТВЫ С РОСТОМ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Фролова Л.А.
Казанский государственный университет
420008, Казань, ул. Кремлевскя, 18, lfrolova@mail.ru

Анализировалось питание личинок плотвы этапов В-Д2 в различных участках Куйбышевского водохранилища в пределах Республики Татарстан.

В ходе анализа отмечено, что с ростом личинок значительные закономерные изменения испытывают не только состав пищи и величины среднесуточных рационов, но и интенсивность питания личинок плотвы на различных этапах претерпевает существенные колебания.

Питание личинок на этапе В при переходе на экзогенное питание оценивается наиболее низкими индексами потребления, характеризующими интенсивность питания (таб.), и большим количеством пустых кишечников (31,8). Отмеченная невысокая интенсивность питания не объясняется недостатком кормовых объектов. Сопоставление сроков переходов личинок на питание зоопланктоном и степени развития кормовой базы в период исследований показывало, что личинки переходят на экзогенное питание при достаточно высокой численности и биомассе мелких форм зоопланктона – коловраток и их яиц. Соответственно низкой интенсивности питания в период освоения экзогенного корма наблюдается крайне низкая интенсивность роста личинок рыб (Кузнецов, 1978).

Изменение средних общих индексов потребления (ОИП) личинок плотвы на различных этапах

Этап развития	В	C_1	C_2	$Д_1$	$Д_2$
Средний ОИП, 0/000	1,529	5,215	11,848	6,856	15,486
Количество исследованых кишечников	35	430	425	278	102

С освоением мелких форм зоопланктона интенсивность питания на этапах C_1 –C_2 постепенно возрастает. На этапе C_1 основу питания личинок плотвы составляют коловратки и их яй-

ца. Интенсивное использование в пищу личинками этапа C_1 мелкой коловраточной части зоопланктона подтверждается наличием отрицательной корреляционной зависимости между численностью личинок и биомассой зоопланктона: при увеличении численности личинок отмечается снижение количества коловраток в результате выедания.

На этапе C_2 в питании продолжает возрастать роль мелких ветвистоусых рачков, в частности, рачков *p.Boemina*. В этот период, с полным освоением мелких форм зоопланктона, частные и общие индексы потребления значительно выше, чем на предыдущем и последующем этапах.

Однако вскоре этот корм перестает удовлетворять пищевые потребности личинок и интенсивность питания на этапе $Д_1$ вновь снижается (табл.). На этапе $Д_1$ происходит очередная смена пищевых объектов: в составе пищи увеличивается доля крупных ракообразных, возрастает значение таких рачков, как *Acantopcyclops, Microcyclope, Boemina, Scapholeberie mucronata, Leptodora kindtii,* на фоне снижения в питании роли коловраток и водорослей.

На этапе $Д_2$ при переходе на питание планктонными ракообразными интенсивность питания вновь повышается. С конца этапа $Д_2$ при полном освоении питания крупными планктонными, вслед за повышением интенсивности питания значительно повышается интенсивность роста (Кузнецов, 1978).

Таким образом, в связи с освоением и сменой кормовых объектов, интенсивность питания личинок плотвы на ранних этапах онтогенеза колеблется, что и отражается на интенсивности их роста. Наиболее высокая интенсивность питания характерна для личинок плотвы на этапах C_2, $Д_2$.

Кузнецов В.А. Особенности воспроизводства рыб в условиях зарегулированного стока реки. – Казань: Изд-во: КГУ, 1978. – 158 с.

ПРОДУКТИВНОСТЬ МАТОК КРУПНОЙ БЕЛОЙ ПОРОДЫ СВИНЕЙ РАЗНЫХ ПОКОЛЕНИЙ ПРИ СОЗДАНИИ ЗАКРЫТОЙ ПОПУЛЯЦИИ С УЧЕТОМ ГРУПП КРОВИ

Хлебов В.А.

Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина 1

В условиях Алексеевского свиноводческого комплекса ГПЗ «Алексеевский» нами проведена работа по исследованию продуктивности маток 1, 2, 3 поколений, полученных при создании

закрытой популяции крупной белой породы с учетом подбора по группам крови по 10 системам (А, В, Д, Е, F, G, Н, К, L, М). Всего были оценены результаты подбора по группам крови 203 сочетаний, в том числе исходные пары – 73, первого поколения – 68, второго – 31, третьего – 31 (табл.).

Уровень ожидаемой гетерозиготности потомства и продуктивность маток разных поколений при создании закрытой популяции крупной белой породы

Показатели	Ед. изм.	Поколения				± к исход. форм.
		F_0	F_1	F_2	F_3	
Число маток	гол.	73	68	31	31	
Уровень ожидаемой гетерозиготности в сред.		0,37	0,38	0,43	0,41	+0,04
По А системе		0,33	0,45	0,44	0,50	+0,17
По Е системе		0,66	0,57	0,60 -	0,67	+0,01
По G системе		0,52	0,54	0,47	0,55	+0,03
По Н системе		0,53	0,68	0,35	0,22	-0,31
По К системе		0,71	0,49	0,72	0,64	-0,07
По L системе		0,68	0,74	0,71	0,56	-0,12
По М системе		0,04	0,15	0,27	0,27	+0,23
Многоплодие	гол.	10,6	10,1	9,6	9,8	-0,8
Масса гнезда при рождении	кг	13,0	13,0	12,3	12,5	-0,5
В 21 день число поросят	гол.	9,6	9,3	8,5	9,2	-0,4
Молочность	кг	52,8	51,4	43,7	49,2	-3,6
При отъеме: число поросят	гол.	9,0	8,7	7,8	8,3	-0,7
масса гнезда	кг	141,5	133,6	101,4	109,5	-32,0
Масса одного поросенка	кг	15,8	15,2	13,1	13,3	-2,5

Средний уровень ожидаемой гетерозиготности (УОГ) потомства у исходных форм (F_0) составил 0,37, у потомства первого поколения – 0,38, второго – 0,43, третьего – 0,41, то есть в сравнении с исходными формами он повысился на 0,04. УОГ по А и М системам повысился соответственно на 0,17 и 0,23, тогда как по Е, G системам остался на одинаковом уровне, а по Н системе снизился на 0,31, К системе – на 0,07. У маток исходных форм по первому опоросу многоплодие было равно 10,6 голов (1 класс), молочность – 52,8 кг (элита), масса гнезда при отъеме – 141,5. Несмотря на повышение среднего уровня ожидаемой гетерозиготности и по А, и М системам от исходных форм до третьего поколения и при его одинаковым уровням по Е, G системам, многоплодие маток к третьему поколению по сравнению с исходными формами снизилось на 0,8 голов, молочность – на 3,6 кг, масса гнезда при отъеме – на 32 кг. Это связано не снижением среднего уровня гетерозиготности, а ухудшением условий кормления, о чем свидетельствует несбалансированность рационов кормления.

Матки третьего поколения по многоплодию и молочности отвечают требованиям 1 класса, а по массе гнезда при отъеме – неклассные.

Коэффициент корреляции со средним УОГ с многоплодием маток составляет у исходных форм 0,1, у первого, второго и третьего поколений соответственно – 0,17, 0,13 и 0,13. Установлена корреляция между УОГ и живой массой поросят до отьема от маток.

Отсутствие четкой положительной корреляции УОГ потомства с продуктивностью маток свидетельствует о том, что крупная белая порода в условиях ГПЗ «Алексеевский» не проявила свой генетический потенциал.

ОНТОГЕНЕЗ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *Lagotis uralensis* Schischk. НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ

Хохлова М.Г.

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, ermakov@ipae.uran.ru

Lagotis uralensis Schischk. (сем. Scrophulariaceae) – высокогорный эндемик Северного и Южного Урала, встречается в подгольцовом и горно-тундровом поясах в сообществах горных тундр и лугов. По биоморфе – короткокорневищный травянистый полурозеточный поликарпик.

Исследования проводили на Северном Урале (горный массив Денежкин Камень) в сезоны 1994, 1998-1999 гг., используя общепринятые методики популяционно-онтогенетического анализа (Диагнозы и ключи..., 1983, Ценопопуляции растений, 1988). Изучалась возрастная структура 6 цп, расположенных в двух высотных поясах (подгольцовый, горно–тундровый), в сообществах лиственично–березового криволесья и горных тундр (пятнистых дриадовых, осоково-моховых, кустарничковых) в высотном градиенте 850-1320 м н.у.м. В качестве основной счетной единицы использовали особь.

ОНТОГЕНЕЗ. В онтогенезе лаготиса уральского выделено 10 возрастных стадий, относящихся к 4 возрастным периодами: se, p, j, im, v, g1, g2, g3, ss, s. В качестве индикаторных признаков использовали параметры надземной (число базальных листьев в розетке, форма листовой пластинки, наличие генеративного побега, форма соцветия) и подземной сферы (развитость корневища, наличие главного корня, число придаточных

корней). Полный онтогенез лаготиса уральского протекает по Б-типу (Жукова, 1995): преимущественно в одном поколении с возможной старческой партикуляцией сенильных особей с неглубоким омоложением.

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА. Возрастные спектры изученных цп характеризуются двувершинной кривой с абсолютным мах на прегенеративных и относительным устойчивым на фракции g2. В возрастном спектре наименее представлены группы g3, ss, s, что связано с непродолжительностью этих стадий и их быстрой элиминацией, обусловленной, главным образом, эндогенными причинами. Большая мобильность левой половины спектров объяснима в большей степени влиянием комплекса экзогенных факторов, биотических (межвидовая конкуренция) и абиотических (орогенный фактор), нежели биологическими свойствами вида. Так, минимальная доля j группы (4,3-15,7%) отмечена в осоково-моховых тундрах (общее проективное покрытие 90-95%), расположенных у вершины высотного профиля, максимальная (до 60%) – в дриадовых (с опп = 50-65%), находящихся в его основании.

ДИНАМИКА ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ. Цп III (дриадовая тундра, 900 м н.у.м.), V (осоково-моховая тундра, 1320м) в 1994 г. и цп IV (осоково-моховая тундра, 1160 м) в 1998 г. являлись нормальными молодыми полночленными, что подтверждают показатели индекса возрастности (0,25; 0,24; 0,22 соответственно). За время наблюдений характер спектров претерпел ряд изменений: в цп V заметно выросла доля генеративной фракции в основном за счет g2 (с 19% до 40%) и снизилась доля j (с 16% до 4%), что отразилось на повышении Iв до 0,34, и переходе цп в разряд зрелых. III цп за 5 лет омолодилась за счет увеличение доли j (с 27 до 39%) и v (с 19 до 27%) групп в общей выборке. Цп IV в течение 2-х сезонов находилась в стабилизированном состоянии. По всей видимости, все цп испытывают обратимые флюктуационные изменения, при которых происходит чередование процессов старения и омоложения.

ДИНАМИКА ПЛОТНОСТИ. Наиболее динамичны погодичные изменения индекса плотности (ос/м^2) цп в осоково–моховой тундре (cv=49%), наименее – в пятнистой дриадовой (cv=1%). Такие значительные колебания плотности мы связываем с процессами рождаемости, элиминации и вторичного покоя. Заметно, что доля рождаемости в высотном градиенте падает с 31% до 4%, а доля растений элиминировавшихся и впавших в состояние вторичного покоя возрастает с 9% до 35% соответственно. По всей видимости, эти и другие адаптивные особенности

онтогенеза и позволяют виду успешно существовать в условиях высокогорий.

Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. – М.: МГПИ, 1983. – Ч.2. – 96 с. – *Жукова Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «ЛАНАР», 1995. – 224 с. – Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1988. – 236 с.

ОНТОГЕНЕЗ ЛУКА СИЗОГО (*Allium glaucum* Schrad.)

Черемушкина В.А.
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, Золотодолинская, 101

A.glaucum Schrad. 1814, Cat. Horti Goett- *A. senescens* L. *subsp. glaucum* (Schrad.) Friesen, 1987,Фл. Сибири, 4:73-л. сизый. Многолетнее поликарпическое короткокорневищное длительно вегетирующее с вынужденным зимнем покоем растение, представляет собой симподиальную систему из полурозеточных и розеточных ди-, три- и полициклических побегов. Возобновление происходит за счет почки в пазухе верхнего ассимилирующего листа. Побег возобновления закладывается весной, внутрипочечная фаза длится 1,5-2 месяца, внепочечная – 14 месяцев, генеративные органы образуются в год цветения. В первый год на дициклическом побеге развивается 7-9 плоских листьев, на второй 3-4 листа, отмирающие в фазу цветения. Цветет лук сизый в июле-августе, семена созревают осенью.

После отмирания листьев базальная часть побега возобновления, как и у всех корневищных видов лука, входит в состав гипогеогенного корневища (Филимонова, 1969). Корневая система придаточная, новые корни появляются весной и осенью. Влагалища листьев сочные, содержат запасные вещества, нижняя часть влагалищ образует луковицу. Луковицы удлиненные, конически-цилиндрические. Соцветие цимозное-зонтиковидный тирс, полушаровидный или чаще шаровидный, многоцветковый. Цветоножки в 3-4 раза длиннее околоцветника с прицветничками. Листочки околоцветника розовые, широкояйцевидные.

Плод – шестигнездная коробочка. Семена обратноширокояйцевидные (2,9 см длины и 1,3 см ширины), двугранные, брюшная грань плоская, спинная – выпуклая. Поверхность черная, мелкоструктурная, ячеистая (Флора Сибири, 1987, Черемушкина и др., 1990).

Ареал *A. glaucum* охватывает Горный Алтай, Туву, Западный Саян, южную Бурятию и юго-западную часть Восточного

Забайкалья (Флора Сибири, 1987). Обычен в Монголии на сопредельных территориях (Губанов, 1996). Л. сизый – мезоксерофит, произрастает в степях и пустынно-степных долинах рек по степным каменистым склонам. Часто приурочен к солонцеватым почвам.

A.glaucum содержит стероидные сапонины и алкалоиды. В тибетской медицине используется при хронических гастроэнтеритах, неврастении, бронхитах аменорее и как глистогонное (Варлаков, 1963). Траву и семена в китайской медицине считают кровоочистительным, сердечным и тонизирующим средством (Шретер, 1975).

Материал собран в Центральном Алтае на шлейфе южного склона в долине р.Шебелик в разнотравно-люцерново-осочковой степи (*Potentilla acaulis* L. + *Medicago falcata* L. + *Carex duriuscula* C.A.MEY). Проективное покрытие надземной части травостоя 50-79%. На долю лука приходится 2-3%.

Семена прорастают без периода покоя осенью, тип прорастания надземный. Всхожесть до 61% при коэффициенте продуктивности в 21%.

Проросток имеет зеленую семядолю и один лист округлой формы 5,2 см длиной. Корневая система состоит из главного и 2-3 придаточных корней. Длительность состояния 20-25 дней.

Ювенильные растения в первый год имеют 3-4 листа и 7-8 придаточных корней, в последующие годы на годичном побеге развиваются 5-6 листьев до 11 см длиной и 10-11 корней. Главный корень отмирает на 2-3 год. Луковица не выражена. Длительность состояния 3-4 года.

Имматурные растения ветвятся, образуется первичный разветвленный побег. Материнский побег несет 5-7 листьев, побег ветвления – 3-4 листа. Корневая система общая. Длительность онтогенетического состояния 1-2 года.

У виргинильных растений формируется первичный куст 1,5-2 см в диаметре, состоящий из 3-4 моноподиально нарастающих побегов. В базальной части каждого побега формируется луковица до 1 см в длину и 0,6 см в толщину со своей корневой системой. Направление корневища меняется от косовертикального до горизонтального. Длительность состояния 4-5 лет.

Молодые генеративные особи образуют первичный куст 4-2,1 см в диаметре, состоящий из 6-8 побегов, один-два из которых цветут. После первого цветения моноподиальное нарастание сменяется симподиальным. Ежегодный прирост корневища мал и составляет 0,4 см, поэтому разрастание куста незначительное, и побеги тесно прижаты друг к другу. Длительность онтогенетического состояния 3-4 лет.

У средневозрастных генеративных растений формируется рыхлая дерновина в результате разрушения корневища с базального конца, образуется четное число партикул. Размеры дерновины колеблются от 6 до 8 см в диаметре, число цветущих побегов достигает 10, а общее число побегов – 11-13. Условный возраст партикул 8-10 лет.

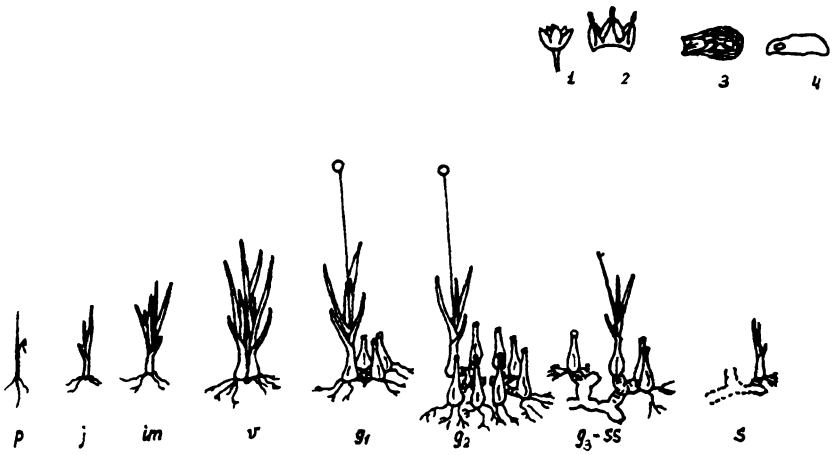

Рис. Онтогенез лука сизого: 1 – цветок; 2 – форма околоцветника; 3 – семя; 4 – форма семени на поперечном срезе; p – проросток; j – ювенильное; im – имматурное; v – виргинильное; g_1 – молодое генеративное; g_2 – средневозрастное генеративное; g_3 – старое генеративное растение; ss – субсенильное; s – сенильное растение

Старые генеративные растения представлены разветвленными партикулами, состоящими из 3-4 побегов, 1-2 из которых цветут. Луковица и годичный прирост корневища уменьшаются в размерах. Условный возраст 5-8 лет.

Субсенильные особи нарастают моноподиально и представлены слабо разветвленной партикулой, состоящей из 2-3 розеточных вегетативных побегов до 15-18 см. Корневище разрушено, живыми сохраняются только 4-7 годичных прироста.

Сенильные особи однопобеговые. На розеточном побеге развертывается 3-4 листа ювенильного типа, длина которых не превышает 10-12 см. Условный возраст партикулы 2-3 года.

Варлаков М.Н. Список растений Восточного Забайкалья, применяемых в тибетской медицине //Избранные труды. – М.,1963. – С.122-169. – *Губанов И.А.* Конспект флоры внешней Монголии (Сосудистые растения). – М.: Валанг, 1996. –

136 с. – *Филимонова З.Н.* Морфогенез корневища некоторых видов рода Allium L. //Интродукция и акклиматизация растений.- Ташкент: ФАН, 1969. – Вып.8. – С.110-116. – *Флора Сибири.* Araceae – Orchidaceae. – Новосибирск: Наука, 1987. – 246 с. – *Черемушкина В.А., Днепровский Ю.М., Судобина В.П.* Морфология семян корневищных луков Северной Азии //Бюлл. гл. ботан. сада. – 1990. – Вып.156. – С.84-93. – *Шретер А.И.* Лекарственная флора Советского Дальнего Востока. – М.: Медицина, 1975. – 398 с.

ОНТОГЕНЕЗ ЛУКА КОСОГО (*Allium obliquum* L.)

Черемушкина В.А.
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, Золотодолинская, 101

Лук косой – многолетнее поликарпическое вертикально нарастающее короткокорневищно-луковичное растение с симподиальным возобновлением, геофит, гемиэфемероид (Делова, 1959, Даева, 1969, Филимонова, 1969). Монокарпический побег полурозеточный, монодициклический. Почка возобновления закладывается в пазухе верхнего листа, внутрипочечная фаза длится 19 месяцев. Генеративная часть побега формируется в августе за 2 года до цветения. На годичном побеге развертывается один предлист с небольшой пластинкой (0,2-0,8 см), 2-3 сочных низовых и 12-14 ассимилирующих плоских листа, их влагалища образуют ложный стебель 80-90 см высотой. Листья 7-20 мм ширины, плоские, линейные, от основания к верхушке постепенно суженные. Нижняя сочная часть влагалища и чешуевидные листья формируют продолговато-яйцевидную луковицу, покрытую кожистыми оболочками (влагалища листьев прошлых лет), донце которой живет 3-4 года и входит в состав вертикального симподиального корневища. Корневая система придаточная, корни закладываются в донце побега будущего года и функционируют 2-4 года, обладают контрактильной способностью. Соцветие – зонтиковидный тирс, шаровидное, густое, многоцветковое, окружено коротко заостренным чехлом, который немного короче соцветия. Цветоножки с прицветниками, листочки околоцветника зеленовато-желтые, 4-5 мм длины (Введенский, 1935). Плод – 6-гнездная синкарпная коробочка. Семена крупные (3,4 мм длиной и 1,7 мм шириной), овальные, трехгранные с носиком у основания, вершина угловатая, трехгранная. Поверхность блестящая, черная, мелкоструктурная, гладкая (Черемушкина и др., 1990).

Ареал вида дизъюнктивный евроазиатский. Основная область распространения лежит на Алтае, Саур-Тарбагатае,

в Джунгарском Алатау и Центральном Тянь-Шане; *A.obliquum* встречается на Казахском мелкосопочнике и Южном Урале, на юге Западной Сибири и Красноярского края; найден в Иране и Монголии (Введенский, 1935). Изолированный участок ареала указывается для Заволжья, Украины (Дидух и др.,1980). *A.obliquum* – мезофит, обитает на горных лесных лугах, реже равнинных, по берегам горных рек, часто крутых сильно заросших кустарником склонах, в нижнем и среднем поясах гор. В западной части ареала он приурочен к повышенным формам рельефа и каменистым местам.

A.obliquum богат витаминами (аскорбиновая кислота,каротин), моно- и полисахаридами (Делова,1960), обладает антифунгальными и антибактериальными свойствами (Лесников, 1969).

Материал был собран на Северо-Западном Алтае (хребет Ивановский, г. Листвяжная). *A.obliquum* изучен в злаково-разнотравно-осочковом сообществе (*Stipa pennata* L.+ *Helitotrichon desertorum* (Less.) Nevski+ *Carex humilis* Leyss.) с большим участием кустарников (*Spirea media* Franz Schmidt, *Rosa pimpinellifolia* L). Общее проективное покрытие состовляет 80-100% , на долю *A.obliquum* приходится не более 2-3%.

Семена прорастают как осенью (конец августа – начало сентября) сразу же после осыпания, так и весной. Всхожесть семян 85-95%, при коэффициенте продуктивности 33,4. Прорастание надземное, начинается с роста главного корня. Затем появляется шиловидная зеленая семядоля , изогнутая в виде петли.

Проростки – растения 9-11 см высотой, имеют главный и 2-3 придаточных корня, округлую семядолю, и один настоящий полуцилиндрический лист. Длительность состояния 3-4 недели.

Ювенильные растения первого года жизни имеют 2-3 розеточных листа до 10-12 см длиной, главный корень и 4-6 придаточных. Луковица формируется за счет утолщения базальной части побега. На 2-3 год на годичном побеге развивается один чешуевидный лист, выполняющий функцию запаса, и 4-5 линейных ассимилирующих до 15-20 см в длину и 8-10 придаточных корней, главный корень отмирает. Диаметр луковицы увеличивается до 5-7 мм. К концу состояния начинает формироваться вертикальное гипогеогенное корневище. Длительность онтогенетического состояния 3-4 года.

Имматурные особи отличаются от ювенильных только количественными показателями. За вегетационный сезон развертыва-

ется 9-11 розеточных листьев до 30-40 см в длину, диаметр луковицы 1,3-1,5 см, число придаточных корней 20-26. Ткани корневища начинают отмирать с базального конца, но его морфологическая целостность сохраняется. Длительность состояния 2-3 года.

У виргинильных особей на годичном побеге насчитывается 8-9 листьев 45-60 см длиной и 1-1,5 см шириной. Луковица крупная, 2,5 см. высотой, число придаточных корней достигает 35. Корневище имеет обратноконусовидную форму. Длительность состояния 2-3 года.

Молодые генеративные растения на годичном полурозеточном монокарпическом побеге несут чешуевидный предлист и 9-10 листьев. Высота генеративной стрелки 70-75 см, луковица до 2,3 см в диаметре. Корневая система состоит из 35-40 корней. Корневище утолщается, но сохраняет обратноконусовидную форму. После первого цветения моноподиальное нарастание сменяется симподиальным. Длительность онтогенетического состояния – 2-4 года.

У средневозрастных генеративных растений на монокарпическом побеге развертывается 2-3 чешуевидных сочных листа и 12-14 зеленых. Высота растения достигает 85-95 см. Луковица 3,4 см в высоту и 2,8 см в ширину, прикрыта сухими кожистыми влагалищами листьев прошлых лет. Корневая система мощная: из 70-75 корней, ветвящихся до второго, редко третьего порядка. Корневище разрушается с базального конца и становится одинаковым по диаметру (1,1 см). Условный возраст особей 5-7 лет. У наиболее мощных особей начинается ветвление. Боковой побег – розеточный, моно- или дициклический. Сначала формируется куст, а после многократного ветвления и постепенного отмирания косовертикального корневища рыхлая дерновина, состоящая из 5-8 побегов. Определить длительность состояния невозможно.

Старые генеративные растения имеют луковицу, покрытую большим количеством прошлогодних остатков, корневище трухлявое, сильно разрушено, конусовидной формы. На монокарпическом побеге развертывается 1-2 чешуевидных и 9-10 зеленых листьев.

Генеративная стрелка до 70 см в длину. Условный возраст особей – 3-4 года. Субсенильные растения нарастают моноподиально. Высота их листьев не превышает 41 см. Растения характеризуются маленькой луковицей (0,5-0,7 см в диаметре), окруженной большим количеством отмерших остатков. На побеге

развертывается 4-5 листьев имматурного типа. Число придаточных корней сокращается до 8-10. Корневище приобретает форму усеченного конуса и уменьшается в диаметре.

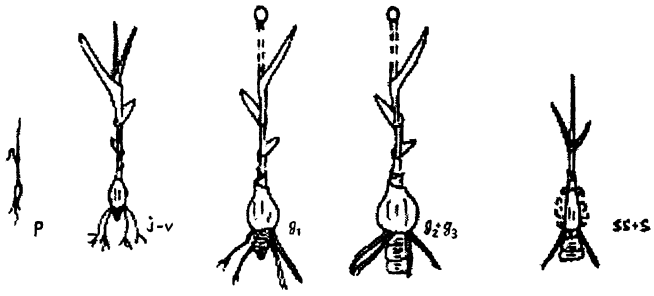

Рис. Онтогенез лука косого
1 – цветок; 2 – форма околоцветника; 3 – семя; 4 – форма семени на поперечном срезе; p – проросток; j – ювенильное; im – имматурное; v – виргинильное; g_1 – молодое генеративное; g_2 – средневозрастное генеративное; g_3 – старое генеративное растение; ss – субсенильное; s – сенильное растение

Сенильные особи встречаются очень редко и характеризуются луковицей с большим числом покровов и сильно разрушенным корневищем. Число корней сокращается до 16, а листьев до 2-3, длина последних не превышает 30 см. Условный возраст особи 1-2 года.

Введенский А.И. Род Allium L. //Флора СССР. – Л.: Наука, 1935. – Т.4. – С.112-199. – *Даева О.В.* Жизненный цикл некоторых алтайских видов лука //Бюлл.гл. бот. сада АН СССР. – 1967. – Вып. 67. – С.61-67. – *Делова Г.В.* Сравнительное изучение некоторых дикорастущих луков Алтая с целью введения их в культуру //Труды Ботанического института АН СССР. – Л.: Наука. – 1959. – Сер.6. – Вып.7. – С.139-141. – *Делова Г.В.* Интродукция лука гигантского в Центральном сибирском ботаническом саду //Интродукция и акклиматизация растений. – Новосибирск: Наука, 1960. – Вып.4. – С.39-42. – *Дидух Я.П., Камелин Р.В., Куковица Г.С.* Allium obliquum L.(Alliaceae) – новый вид для флоры Украины //Бот. журн. – 1982. – Т.67. – №4. – С.547-549. – *Лесников Е.П.* Антифунгальные свойства высших растений //Антифунгальные свойства высших растений. – Новосибирск: Наука, 1969. – С.7-194. – *Филимонова З.Н.* Морфогенез корневища некоторых видов рода Allium L. //Интродукция и акклиматизация растений. – Ташкент: ФАН, 1969. – Вып.5. – С.110-116. – *Черемушкина В.А., Днепровский Ю.М., Судобина В.П.* Морфология семян корневищных луков Северной Азии //Бюлл. гл. бот. сада. – 1990. – Вып.156. – С.105-111.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И БИОТОПИЧЕСКАЯ ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИТАЛЬЯНСКОГО ЩИТНИКА *Graphosoma lineatum* L. (Heteroptera; Pentatomidae) В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕРУССКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Шкиль Ф.Н.

Институт биологии развития им. Н.К.Кольцова РАН
117808, Москва, ул. Вавилова, 26, anzuz@glas.apc.org

Целью этой работы является попытка анализа географической (связанной с пространственной удаленностью) и биотопической (связаной с различием в условиях обитания) изменчивости.

В качестве объекта исследований был взят итальянский щитник как массовый, эвритопный и широко распространенный в условиях сренерусской лесостепи вид.

Сбор материала проводился в пяти точках, различающихся по пространственной удаленности и биотопическим особенностям, на территории Воронежской и Липецкой областей. В заповеднике Галичья гора были выбраны три близкорасположенные точки (удаленность не более 20 км):

1) на разнотравно-злаковых лугах левобережной поймы р. Дон, граничащих с нагорной дубравой;

2) в разнотравно-осоковых ассоциациях на остепненных склонах и дне балки «Сухая лубна».

3) в крапивной ассоциации, расположенной на поляне нагорной дубравы. Две другие выборки взяты из значительно более удаленных точек.

4) на разнотравно-злаковых лугах заболоченной правобережной поймы р. Воронеж, граничащих с нагорной дубравой (в 40 км южнее 1-3).

5) на зонтичных, входящих в состав ксерофильной рудеральной растительности опушки сосновых лесонасаждений (в 80 км южнее 4).

С помощью анализа растительных ассоциаций определены наименее (5) и наиболее (4) увлажненные биотопы.

Выборки сравнивались по одиннадцати признакам жилкования и пигментации надкрыльев, с использованием показателя сходства популяций (r) и критерия идентичности (I) (Животовский, 1982). Оценка значимости различий частот отдельных признаков проводилась с помощью φ-критерия Фишера.

Попарное сопоставление показало, что выборки 1-3 объединяются в одну группу и значимо отличаются от выборок 4 и 5,

что говорит о фенотипической разнородности исследуемых групп особей, возрастающей при увеличении дистанции. При сравнении частот получены статистически значимые различия по трем признакам между выборками из наиболее влажного (4) и наиболее сухого (5) биотопов.

Таким образом, проведенный анализ показал, что на исследуемом участке общая картина фенотипического сходства-различия в большей степени зависит от пространственной удаленности сравниваемых группировок. В то же время частоты отдельных признаков обусловлены биотопическими особенностями пунктов сбора. В ходе дальнейшей работы планируется проведение такого анализа на значительно большем участке ареала данного вида.

РАБОТЫ СТУДЕНТОВ

К ИНВЕНТАРИЗАЦИИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ СОТНУРСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

Бахтина Т.А.
Научный руководитель – к.б.н.,
ст. преподаватель Бедова П.В.
Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1

Беспозвоночные животные служат фундаментом всей растительной и животной жизни на планете. Их разнообразие и биомасса намного превышают таковую позвоночных и определяют устойчивость биоценозов. Вездесущность и быстрая реакция беспозвоночных на внешние раздражители в сочетании с постоянной доступностью многих для наблюдения и сбора обусловливает возможность их использования в качестве чувствительных биоиндикаторов загрязненности среды. Они способствуют систематизированной информации об экологической обстановке на определенной территории, что важно при составлении экологического паспорта промышленных и сельскохозяйственных предприятий. Возникает необходимость составления кадастровых сводок по беспозвочным животным (Малоземов, Малоземова, 1998).

Все это требует знания беспозвоночных в конкретных биогеоценозах. Знать научные названия и систематическое положение животных важно также и при других исследованиях в природе, например, при решении природоохранных, рыбохозяйственных, санитарно-гигиенических и экспертных вопросов. Поскольку инвентаризация фауны является необходимым условием для любых зоологических и экологических исследований самых разных направлений, целью нашей работы было изучение видового состава беспозвоночных животных некоторых провальных озер Сотнурской возвышенности и их окрестностей.

Эти озера отличаются по характеру окружающего ландшафта, по глубокой котловине, в которой расположено озеро, и по отвесным крутым берегам, где хорошо прослеживаются выходы известняков. По форме они могут быть круглые или продолговатые и обычно очень глубокие, до 30 метров и более. Дно таких озер волнистое и с небольшим отложением ила. Водная растительность бедная. Питают их мелкие ключи или небольшие речки (Ефремов, Балдаев, 1971).

Исследования проводились в летний период 1999 г., на озерах Морской глаз, Утумер, Килоер. Они находятся на краю северного уступа Сотнурской возвышенности в восточной части республики. В озерах был сделан качественный анализ зообентоза. Для взятия проб использовали дночерпатель и водный сачок, затем грунт промывали через сито. Наземные беспозвоночные животные отлавливались с помощью энтомологического сачка, также применялся ручной сбор.

В результате камеральной обработки собранного материала в озере Утумер был зарегистрирован 21 вид организмов зообентоса. Наибольшим видовым разнообразием отличались личинки стрекоз и моллюски, соответственно 6 и 5 видов. Пиявки, клопы, двукрылые были представлены тремя видами, плоские черви обнаружены только в озере Утумер и представлены одним видом *Polycelis nigra*.

В озере Килоер обнаружено 23 вида зообентоса. Моллюски здесь также отличались наибольшим видовым разнообразием, обнаружено 9 видов, а вот двукрылые были представлены всего одним видом из семейства мух-львинок.

Озеро Морской глаз несколько отличается от выше описанных озер по характеру грунта и растительности. Здесь зарегистрировано больше групп бентосных животных, чем в предыдущих озерах, но количество видов в группах меньше. По одному виду представлены такие группы, как ракообразные, клопы, поденки, стрекозы, паукообразные. Больше всего видов моллюсков.

Общность видового состава (коффициент Съеренсена) изучаемых озер колеблется от 27 до 36%.

В окресностях исследованных озер зарегистрировано 64 вида насекомых. Из них 7 видов стрекоз (в период исследований был массовый лет стрекоз из семейства Коромысла), 20 видов чешуекрылых, 12 видов жесткокрылых, 5 видов двукрылых, 7 видов перепончатокрылых, 7 видов клопов, 5 видов прямокрылых и один представитель отряда уховертки-*Forficula auricularia* L.

Среди обнаруженных нами видов насекомых редкими для нашей республики являются чешуекрылые *Vanessa atalanta* L. и *Papilio machaon* L.

По результатам проведенных исследований составлены систематические списки видов, обитающих на территории восточной возвышенной части Республики Марий Эл.

Ефремов П.Г., Балдаев Х.Ф. Рыбы рек и озер Марийской АССР.-Йошкар-Ола, 1971. – 115 с. – *Малоземов Ю.А., Малоземова Л.А.* О новой монографии по беспозвоночным животным Среднего Урала //Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий. – Курган, 1998. – С.361-363.

ОСОБЕННОСТЬ СЕМЕННОГО САМОПОДДЕРЖАНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ НА ПОЙМЕННОМ ЛУГУ РЕКИ М. КОКШАГА

Богданова Н.Е.
Научные руководители:
д-р б.н., проф. Л.А.Жукова, д-р б.н., проф. Н.В.Глотов,
ст. преподаватель С.Е.Королев
Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1, botanica@marsu.ru

Необходимым условием существования экосистемы является сохранение флористического разнообразия. В настоящее время луговые фитоценозы испытывают сильное антропогенное воздействие в связи с интенсивным выпасом скота и сенокошения. Поэтому все более остро встает проблема восстановления структуры естественных растительных сообществ. Восстановление растительности может происходить за счет семян, которые поступают извне или содержатся в почвенном банке растительного сообщества.

Почвенный запас жизнеспособных семян является неотъемлемой частью ценопопуляций любых растительных сообществ и рассматривается как инициальная популяция (Работнов, 1981). ПБС является резервом восстановления сообществ в естественных условиях, в том числе и на нарушенных территориях.

Характеристика банка семян (видовой состав, численность семян, особенности их распределения в почве) могут служить для оценки способности сообществ к самовосстановлению.

Целью исследования явилось изучение особенности семенного самоподдержания ценопопуляций луговых растений в пойме р. Малая Кокшага. В работе использован метод «проращивания

семян в почве» (Работнов, 1982; Петров, 1988). Исследования проводились в луговом фитоценозе центральной части поймы р. Малая Кокшага в окрестностях г.Йошкар-Олы при интенсивном пастбищном использовании.

В почве изученного лугового сообщества обнаружены живые семена в 1997-1998 гг. – 38 видов и в 1998-1999 гг. – 21 вид растений.

Общая численность жизнеспособных семян в почве этого фитоценоза в пересчете на 1 $м^2$ и объем 25 $см^3$ составляет в 1997-1998 гг. – 2373 семян и в 1998-1999 гг. – 2022 семян.

По числу видов растений, представленных в почвенном банке семян, абсолютно преобладают двудольные (12 семейств) и 32 вида, составляет 80%. Из однодольных было зарегистрировано 8 видов (20%) и 3 семейства (ситниковые, осоковые, злаковые).

Наибольшее количество семян оказалось в верхнем (0-10 см) слое почвы. В более глубоких слоях (10-15 см) наблюдается уменьшение количества всхожих семян.

Коэффициент общности видов, равный 0,4 в 1997-1998 гг. и 0,3 в 1998-1999 гг., доказывает значительную степень автономности ПБС и высокий уровень антропогенной нагрузки, способствующей исчезновению ценопопуляций ряда видов.

В результате исследований было установлено, что наибольшее таксономическое биоразнообразие проростков приходится на 1-3 недели после наступления благоприятных условий.

При рассмотрении видового состава жизнеспособных семян по хозяйственным группам, оказалось, что большинство семян относится к растениям разнотравья (53,1% и 67,0%), и злакам (44,3% и 33,1%), бобовые не обнаружены.

Если сравнить ПБС лесных и луговых фитоценозов, то его флористическое богатство колеблется в лесах от 4 до 20-30 видов, а в исследуемом нами луговом фитоценозе оно составляет в разные годы от 30 до 40 видов, что подтверждает их более высокое флористическое богатство.

Таким образом, можно сказать, что эффективность семенного самоподдержания зависит от множества факторов и, в первую очередь, от условий произрастания, от биологических свойств самих семян, глубины их залегания, срока нахождения их в почве и влияния различных почвенных деструктивных факторов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 98-04-49294.

ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК У БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (*Betula pendula* Roth.).

Вострикова Т.В.
Научный руководитель – д-р б.н., проф. Буторина А.К.
Воронежский государственный университет
394693, Воронеж, Университетская пл., 1, bs gen 185@main.vsu.ru

Изучение изменчивости цитогенетических характеристик у березы повислой проводилось в целях проведения мониторинга состояния окружающей среды в условиях антропогенного загрязнения различной интенсивности города Воронежа. Для этого была использована корневая меристема проростков семян деревьев *B. pendula* из экологически «чистого» (ул.Орджоникидзе) и загрязненного (вблизи завода синтетического каучука) районов. Основными загрязнителями являлись выхлопные газы автотранспорта и промышленные выбросы завода синтетического каучука (СК): SO_2, CO, NO_2, формальдегид и др. Проведенный анализ митотической активности (МА) у проростков семян *B. pendula* показал следующее. МИ в контроле составил 7,7 ± 0,4%(с учетом профазы) и 5,5 ± 0,5% (без учета профазы). МИ (с учетом профазы) у семенного потомства достоверно отличался от контрольного и составил: 2 ряд 1 дерево – 7,3 ± 0,4%, 3 ряд 6 дерево – 10 ± 0,2% ($P<0,001$) и 3 ряд 7 дерево – 9,5 ± 0,3% ($P<0,01$). МИ без учета профазы имел различие с контролем только в одном случае: 2 ряд 1 дерево – 5 ± 0,3%; 3 ряд 6 дерево – 6,7 ± 0,2% ($P<0,05$) и 3 ряд 7 дерево – 5,1 ± 0,2%.

Было показано, что количество клеток на стадии профазы составило: 2 ряд 1 дерево – 31,2±2,1%; 3 ряд 6 дерево – 32,7±1,9%; 3 ряд 7 дерево – 39,2 ± 5,7%, практически не отличались от контрольного (28,6 ± 4,7%).

Увеличение МА может быть связано, например, с действием малых доз радиации в сочетании с химическими поллютантами, которые способны вызвать стимуляционный эффект. При исследовании МА у проростков семян деревьев, произрастающих вблизи завода СК, не отмечалось повышения МИ по сравнению с контролем. Он составил: 1 дерево – 6,9 ± 0,3%; 2 дерево – 7,5 ± 0,4%; 4 дерево – 7,6 ± 0,2%; 5 дерево – 6,7 ± 0,2% (с учетом профазы) и 1 дерево – 4,6 ± 7,6%; 2 дерево – 6,3 ± 0,3%; 4 дерево – 6,0 ± 0,2%; 5 дерево – 4,9 ± 0,2% (без учета профазы).

При анализе патологии митоза (ПМ) было выявлено, что у потомства одного из деревьев (2 ряд 1 дерево) по улице Орджо-

никидзе количество нарушений (с учетом профазы) достоверно отличается от контрольного (0,7 ± 0,7%) и составляет 3,2 ± 0,5% (P<0,05). У остальных деревьев уровень ПМ: 3 ряд 6 дерево – 5,1 ± 0,8% (P<0,001); 3 ряд 6 дерево – 3,2 ± 0,6% (P<0,001); 3 ряд 7 дерево – 4,8 ± 0,8% (P<0,001). В связи с тем, что на стадии профазы трудно уловить какие-либо нарушения деления, наиболее объективную информацию о ПМ можно получить не учитывая эту стадию. В то же время, профазу необходимо учитывать при подсчете МИ для оценки ее продолжительности, а также для нахождения причин увеличения МИ и числа клеток на этой стадии. Повышение уровня ПМ в клетках корневой меристемы в сочетании с увеличением МИ может служить подтверждением влияния малых доз радиации с химическими загрязнителями, в частности, изгарью свинца, образующейся в небольших количествах на предприятиях данного района. При анализе ПМ у семенного потомства деревьев, произрастающих вблизи завода СК было обнаружено, что процент отклонений отличался от контрольного: во всех случаях как с учетом, так и без учета профазы. 1 дерево – 8,5 ± 0,5% (P<0,001); 2 – 5,1 ± 0,7% (P<0,01); 4 – 4,9 ± 0,3% (P<0,01); 5 – 5,7 ± 0,3% (P<0,001).

Спектр патологии был представлен: остаточным ядрышком в метафазе, преждевременным отхождением хромосом, фрагментацией, отставанием хромосом в анафазе и агглютинацией хроматина в профазе. Повышение уровня МА у изучаемых деревьев сочеталось с меньшим количеством нарушений в митозе. И, наоборот, высокий уровень патологии – с небольшой МА. Однако корреляционных взаимоотношений между уровнем ПМ и МА не было выявлено. Наблюдается увеличение уровня ПМ в клетках корневой меристемы *B. pendula* в 1998 году по сравнению с 1997 годом. Полученные данные по МА и уровню ПМ свидетельствуют об увеличении загрязнения указанных территорий в 1998 году.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ И ФОРМИРОВАНИЯ ПЛОДОВ У ЛИП В ИСКУССТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Гаврилов И.А.
Научный руководитель – д-р б.н., проф. Буторина А.К.
Воронежский государственный университет
394693, Воронеж, Университетская пл., 1, bs gen 185@main.vsu.ru

Различные виды лип занимают ведущее место в городских озеленительных посадках. В связи с этим важным является во-

прос о получении полноценных семян различных видов и форм лип, в том числе гибридных. Здесь возникают значительные трудности, так как плодоношение лип крайне нерегулярно по годам, а многие формы вообще не дают полноценных семян. При этом современные сведения по эмбриологии и различным аспектам семенного размножения, включая микроспорогенез и развитие мужского гаметофита рода *Tilia* в целом и отдельных его видов весьма не полны, а для многих видов отсутствуют полностью.

Нами изучались следующие виды лип: *Tilia tomentosa* Moench (2 дерева), *T. europaea* L. (2 дерева), *T. platyphyllos* Scop. (3 дерева) и *T.cordata* Mill. (4 дерева) в искусственных посадках Воронежа в 1998-1999 гг.

Для всех рассмотренных видов характерно асинхронное протекание мейоза: в каждом соцветии имеются бутоны различной степени зрелости, а в каждом бутоне разновозрастные пыльники. Таким образом, в одном бутоне можно найти пыльники, в которых присутствуют и материнские клетки микроспор, и распадающиеся тетрады. Внутри одного пыльника также встречаются клетки на разных стадиях мейотического деления.

Показана возможность различной ориентации веретен метафазы 2 друг относительно друга.

В клетках тапетума выражена многоядрышковость; встречаются также клетки с 2-4 ядрами. Образование микроспор у всех видов происходит симультанно. У отдельных деревьев обнаружены значительные отклонения от нормальной морфологии пыльцы. Так, встречаются пыльцевые зерна с 1,2,4,5 и 6 порами, с резко увеличенными или уменьшенными размерами, неправильной формы. Нарушения можно связать как с возможным гибридным происхождением отдельных деревьев, так и с действием антропогенных факторов в городских условиях.

Для всех 4-х видов установлена зависимость между размерами бутонов и стадией развития пыльников, определено также время протекания гаплоидного митоза (индивидуальное для разных видов и форм).

У всех изученных деревьев выявлены различные аномалии формирования плодов: образование бессемянных плодов (партенокарпия), образование семян без эндосперма, со слабо развитым эндоспермом, без зародыша или с недоразвитым зародышем. Для *T. cordata* показаны различные варианты положения зародыша внутри семени, возможность образования 2-х, 3-х, 4-х семянных плодов.

Для *Tilia tomentosa* показана возможность образования плодов при самоопылении (примерно в 5% случаев).

ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ НИТРАТОВ В РАСТЕНИЯХ ЖЕЛТУШНИКА ЛЕВКОЙНОГО В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЯ

Голикова Г.В., Воскресенская А.А.
Научный руководитель – к.б.н., доц. Н.П.Грошева
Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл.Ленина, 1, botanica@marsu.ru

Роль биологического азота, являющегося результатом азотфиксации почвенными микроорганизмами, особенно возросла в связи с проблемами экологии, с загрязнением окружающей среды, особенно нитратами.

Нитраты и нитриты чрезвычайно опасны для здоровья человека. Это обстоятельство необходимо учитывать при внесении удобрений в почву, чтобы предупредить накопление в растениях излишков соединений азота. Поэтому для получения более качественного лекарственного сырья следует учитывать место и время сбора растений.

Объектом исследований является желтушник левкойный (*Erysimum cheirahtodes* L.). Целью работы было выявление местообитаний желтушника левкойного, которые были бы оптимальными для сбора в качестве лекарственного сырья. Определялось содержание нитратов в различных частях и органах растений желтушника левкойного у средневозрастных и старых генеративных растений.

Для выявления концентраций нитратов в растениях этой возрастной группы использовали калометрический метод определения нитратов с помощью дифениламина.

Результаты исследований показали, что максимальное накопление нитратов происходит в стенках плодов (стручках), корнях и верхушечной части побега. Высокое содержание нитратов в стручках растения обусловлено способностью створок плода к накоплению нитратной формы азота, поскольку опыт с семенами растения показал полное отсутствие в них нитратионов. Нитраты отсутствовали в цветках и семенах растения.

Исследования выявили также, что у старых генеративных растений желтушника левкойного содержание нитратов по сравнению с растениями в средневозрастном состоянии гораздо выше. Особенно наглядно это наблюдается в верхушечной части стебля и корня.

Большая концентрация нитратов была обнаружена в растениях желтушника левкойного, которые произрастали на терри-

ториях, подверженных влиянию антропогенной деятельности человека: участок обочины дороги и садовый участок.

Для сбора растений желтушника левкойного в лекарственных целях рекомендуют средневозрастные генеративные растения в ненарушенных местообитаниях.

ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ ДЛЯ ЦЕЛЕЙ БИОМОНИТОРИНГА СОСТОЯНИЯ СРЕДЫ

Дорошев С.А.
Научный руководитель – д-р б.н., проф. Буторина А.К.
Воронежский государственный университет
394693, Воронеж, Университетская пл., 1, bsgen185@main.vsu.ru

Цитогенетический мониторинг состояния среды в густонаселенном районе г. Воронежа – Юго-Западном – проводился с 1998 по 1999 гг. при использовании в качестве тест-объекта сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающей в парковом насаждении вдоль оживленной городской автомагистрали – улицы Южно-Моравской. Сбор семян с 10 деревьев проводили в декабре. Свежесобранные семена проращивали в чашках Петри. Проростки с корешками длиной 0,5-1 см фиксировали в 9 ч. утра (по зимнему времени) в ацетоалкоголе (1:3), окрашивали гематоксилином и готовили давленые микропрепараты из кончиков корешков. В качестве контроля использовали семена из Воронежского мехлесхоза, собранные лично автором с фенотипически нормальных деревьев на экологически чистой территории Воронежской области – Учебно-научного центра ВГУ – Веневитиново, и семена производственного сбора из Усманского бора, предоставленные проф. ВГЛТА А.И.Чернодубовым. В качестве критериев цитогенетического мониторинга использовали: митотический индекс (МИ), число и спектр патологий митоза (ПМ), ядрышковую активность (ЯА), микроядерный тест. Преобладающим типом митотических аномалий во всех вариантах были: запаздывания, выбросы и забегания хромосом, простые мосты, фрагменты мостов. Исследования показали, что контрольные варианты достоверно отличались по ряду цитогенетических характеристик. По критерию МИ между потомством сосны из Веневитиново (МИ=8,33±0,29%) и Усманского лесхоза (МИ=6,54±0,45%). По ПМ достоверные различия наблюдались между потомством сосны из Веневитиново (ПМ=3,05±0,76%)

и Усманского лесхоза (ПМ=9,7±1,96%). У собранного материала из Усманского лесхоза наблюдали небольшое число клеток с микроядрами, 0,09±0,05%, присутствие которых возможно связано со снижением МИ и нарушениями митоза. В Усманском лесхозе по сравнению с Веневитиново нами наблюдалось повышение ЯА.

Это свидетельствует о необходимости строгого выбора контрольного варианта, цитогенетические показатели которого отражали бы только уровень спонтанного мутационного процесса без накладки отрицательного влияния мутагенных факторов среды или мутантной природы используемых объектов. Последнее возможно при выборе деревьев для производственных сборов семян по принципу доступности без применения технических средств, то есть с низкорослых или опушечных. Семена сосны, собранные в Веневитиново, более подходят для использования в качестве контроля. Сравнение цитологических показателей семенного потомства сосны, произрастающей в Веневитиново и Юго-Западном районе г. Воронежа позволило установить достоверные различия между ними по МИ=4,67±0,43%, по ПМ=9,61±2,08%. У потомства сосны из Юго-Западного района наблюдали незначительное число клеток с микроядрами – 0,07±0,04%, повышение ЯА.

Полученные данные свидетельствуют о не вполне благополучной экологической ситуации в Юго-Западном районе г. Воронежа.

ПОЧВЕННЫЙ БАНК СЕМЯН ЛУГОВОГО ФИТОЦЕНОЗА ПРИРУСЛОВОЙ ЧАСТИ ПОЙМЫ РЕКИ МАЛАЯ КОКШАГА

Иванова Т.В.
Научные руководители:
д-р б.н., проф. Жукова Л.А., д-р б.н., проф. Глотов Н.В.,
ст. преподаватель Королев С.Е
Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1, botanica@marsu.ru

Запас жизнеспособных семян в почве – один из наиболее важных и неотъемлемых компонентов популяций любого вида семенных растений, совокупность которых именуют почвенным банком семян (ПБС). ПБС представляет собой скрытый резерв, создающий за счет постепенного прорастания возможность пополнения ценопопуляций семенным подростом и поддержание уровня их численности. Характеристика банков семян (видовой

состав, численность, особенности горизонтального и вертикального распределения) на нарушенных территориях может служить для оценки сообществ к самоподдержанию.

Целью работы является изучение особенности структуры ПБС лугового фитоценоза прирусловой части поймы р. Малая Кокшага. В работе использовался метод проращивания семян в почве (Работнов, 1982; Петров, 1988).

Исследования проводились в луговом фитоценозе прирусловой части поймы р. Малая Кокшага в окрестностях г.Йошкар-Олы слабого пастбищного использования с элементами сенокошения в течении 1997-1999 гг.

В количественном отношении запас жизнеспособных семян достаточно велик и составлял в исследуемом фитоценозе 3917 шт./м^2 и 3216 шт./м^2 в 1997 и 1998 гг. соответственно (табл.). При этом наибольшее количество принадлежало семенам таких видов, как *Barbarea vulgaris* R. Br (111-271 шт./м^2), *Plantago major* L. (461-652), *Juncus bufonis* L. (318-668).

Динамика качественного и количественного состава ПБС

Год	Количество семян, шт.	Флористическое богатство
1997-1998	3917	36
1998-1999	3216	27

Видовой состав ПБС (36 и 27 видов в 1997-1998 гг.) оказался несколько беднее по сравнению с флористическим составом современного лугового фитоценоза (табл.). Флора последнего включает 49 видов растений. Качественное несоответствие ПБС и флоры исследуемого участка проявляется в низких значениях коэффициента Жаккара (Кj 0,3 и 0,23), при этом в фитоценозе отсутствовали 10 видов растений, семена которых проросли из почвенных образцов (мятлик болотный, подмаренник болотный, лапчатка серебристая, л. промежуточная, осот полевой, желтушник левкойный, жерушник болотный, качим постенный, мшанка лежачая, сушеница топяная, ситник жабий).

При распределении семян по группам кормовой ценности основная часть ПБС (69,9% и 83,6%) принадлежит семенам разнотравья, злаки (30,0% и 16,4%), бобовые отсутствуют.

В результате мониторинга за динамикой прорастания семян установлено, что наибольшее количество их появляется в первые три недели после начала проращивания. По динамике прорастания семена могут быть разделены на 3 группы:

1. Семена прорастают сразу после наступления благоприятных условий (*Veronica beccabungo* L., *Ranunculus acer* L., *Festuca pratensis* L.).

2. Семена прорастают на протяжении всего вегетационного периода (*Juncus bufonus*, *Barbarea vulgaris*, *Plantago media* (L.) Viel.).

3. Семена прорастают после продолжительного действия положительных факторов (*Leontodon autumnalis* L., *Medicago officinalis* L.).

В ходе проращивания почвенных образцов нами наблюдались различия в содержании жизнеспособных семян по глубине залегания. Наибольшее количество семян 78,7% и 80,0% содержится в верхнем (0-10 см) слое почвы. В более глубоких слоях (10-15 см) наблюдалось уменьшение количество всхожих семян, единичные экземпляры обнаруживались на глубине до 25 см.

Высокий уровень количественного содержания жизнеспособных семян и достаточное флористическое богатство ПБС может обеспечить восстановления биоразнообразия пойменных лугов при рациональных способах их эксплуатации.

Работа выполнена при поддержке гранта «Российский фонд фундаментальных исследований» № 98-04-49294.

ВЛИЯНИЕ ТУРИЗМА И ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НА ПОПУЛЯЦИИ ЗМЕЙ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «МАРИЙ ЧОДРА»

Казимов С.В.
Научный руководитель – куратор Школы Дикой Природы Ганицкий И.В.
Московский государственный университет
119899, Москва, Воробьевы Горы, МГУ,
факультет фундаментальной медицины

Цель работы: оценить, каким образом и в какой мере деятельность человека влияет на популяции змей в окрестностях озер Яльчик, Глухое и Мушаньер, имеющих разные уровни антропогенной нагрузки.

Задачи: 1. Определить видовой состав и морфологические особенности змей в окрестностях вышеозначенных озер НП «Марий Чодра»; 2. Рассчитать встречаемость змей вокруг водоемов; 3. Получить результаты в зоне без антропогенного воздействия; 4. Разработать компьютерную программу-справочник «Змеелов».

Для сравнения полученных данных с аналогичными в дикой природе на предварительном этапе проводились исследования в окрестностях озера Малое Лебединое Природного Парка «Заволжье», которое было выбрано *контрольным*. Помимо ранее предложенных, определились дополнительные задачи:

1. Изучение биотопических предпочтений змей при отсутствии антропогенного влияния; 2. Определение процентного соотношения в дикой природе ужей по морфометрическому показателю m/l и гадюк по окраске; 3. Хронометраж бюджета времени ужа (*Natrix natrix*); 4. Изучение пищевых предпочтений змей; 5. Рассчет встречаемости ужей по температурным показателям дней; 6. Инвестигация защитных приспособлений змей.

Видовой состав, встречаемость и биотопические предпочтения змей определялись *методом учетных маршрутов* – по два маршрута для каждого водоема: I – по побережью озера, II – в недалеких окрестностях. Исследование *бюджета времени* ужа производилось *хронометражем* на контрольных группах с учетом морфометрических особенностей. *Кормовая база* змей изучалась промыванием желудков и визуальными наблюдениями за процессом охоты. *Пищевые предпочтения* ужа определялись учетами на трех экспериментальных площадках. *Защитные приспособления* определялись визуально, была проведена одиночная попытка изучения опасности укуса гадюки (*Vipera berus*) и воздействия его на психику среднестатистического юнната.

На всех обследованных территориях обитают три вида змей: уж обыкновенный (*Natrix natrix*), медянка (*Coronella austriaca*) и гадюка обыкновенная (*Vipera berus*), причем как видовое разнообразие, так и встречаемость их уменьшается в ряду возрастания антропогенного воздействия (туризма, хозяйственной деятельности и общей шумовой нагрузки, создающей инфразвуковой фон) на территории водоемов: М.Лебединое – Мушаньер – Глухое – Яльчик. Таким образом, хозяйственная деятельность в окрестностях озер НП «Марий Чодра» (в особенности оз.Яльчик) ведется в ущерб сохранению природы (на примере змей). Средняя встречаемость змей по биотопам (особи/км) представлена в таблице:

Биотопы	Берег озера	Сосновая вырубка	Сосново-березовый лес	Молодой сосняк лишайниково-мшистый	Сырой луг	Березняк лишайниковый	Поляна суходольная
Пройдено км	32.0	28,3	18,5	17,6	8.0	4,9	3,8
Уж	4,31	0,07	0,16	0,18	1,0	-	0,38
Медянка	-	-	0,17	0,17	0,13	-	-
Гадюка	0,09	0,03	0,04	0,17	0,38	0,21	0,81

В дни с высокими температурами воды и воздуха встречаемость ужей выше, чем в дни с низкими.

Процентное соотношение между маленькими, средними и большими ужами составляет соответственно 31%, 56% и 13%. Коэффициенты m/l равны соответственно 0,35, 0,46 и 0,615 г/см.

Ужи (как вид в целом) около трети (32%) всего времени отдыхают на выступающих частях водных растений; 11% времени отдыхают, замерев на поверхности водоема; 17% времени плавают на поверхности и 15% – в толще водоема; 21% времени ужи охотятся и 4% – ползают или лежат на сапропеле, но эти показатели варьируют в разных морфометрических группах.

На контрольной территории процентное соотношение между черными, серыми и коричневыми гадюками равно соответственно 20% : 40% : 40%.

Гадюки способны к сложному охотничьему поведению с элементами возвращения на место прошлой кормежки, где еще осталась пища (на гнездо с двухсуточными птенцами садовой славки).

Работа проведена без нанесения вреда природе, так как все изучаемые обекты были возвращены на место отлова.

На основе данных и методик проводимой работы, а также других источников разрабатывается обучающая компьютерная программа-справочник «Змеелов».

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ У ДЕТЕЙ НА АНТРОПОГЕННОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ В Г.ВОРОНЕЖЕ

Карпова С.С.
Научный руководитель: преподаватель Калаев В.Н.
Воронежский государственный университет
394693, Воронеж, Университетская пл., 1, bs gen 185 @main.vsu.ru

Особенно сильно воздействию вредных факторов среды подвержены дети из-за недостаточного развития у них форм адаптивности. В связи с этим сроки проявления неблагоприятных эффектов у них короче, чем у взрослых. Учитывая также, что дети больше «привязаны» к территории, на которой они живут, в меньшей степени подвержены внутригородской миграции по сравнению со взрослым населением, не подвержены непосредственному влиянию профессиональных вредностей и вредным привычкам (курение и т.п.), можно сказать, что дети представляют собой приоритетную группу для прове-

дения мониторинга антропогенного загрязнения в популяциях человека.

Однако известно, что приспособительные возможности детского организма в различные возрастные периоды неодинаковы. Такое варьирование может негативно сказаться на интерпретации данных цитогенетического мониторинга с использованием микроядерного теста. В связи с этим нами была предпринята попытка оценить влияние возраста детей на частоту встречаемости микроядер в клетках слизистой оболочки ротовой полости, так как уровень микроядер может свидетельствовать о гомеостатичности развития организма.

Нами было обследовано 48 детей в возрасте 3-7 лет с нормальным иммунным и гормональным статусом, проживающих в г.Воронеже. Собранные шпателем с внутренней стороны щеки соскобы слизистого эпителия фиксировали в ацетоалкоголе (3 части этанола, 1 часть ледяной уксусной кислоты). Окрашивание материала производили ацетоорсеином. Приготовленные временные давленые микропрепараты анализировали на микроскопе LABOVAL-4 при увеличении 40x1,5x10 и 100x1,5x10. Статистическая обработка данных проводилась на IBM PC/AT с использованием пакета статистических программ «Stadia». Для измерения корреляционной зависимости использовался коэффициент корреляции Пирсона. Влияние фактора возраста на частоту встречаемости микроядер оценивали с использованием однофакторного дисперсионного анализа.

В результате проведенных исследований установлена отрицательная корреляция между частотой встречаемости микроядер и возрастом детей (r_s =-0,48, P<0,05). Однофакторный дисперсионный анализ также выявил, что влияние фактора возраста на частоту встречаемости микроядер достоверно (P<0,05) и незначительно (сила влияния фактора по Снедекору – 8,1%). Такую связь количества микроядер с возрастом детей можно объяснить тем, что в младшем возрасте активно идут клеточные деления, обеспечивающие ростовые процессы. Делящиеся клетки сильнее подвержены действию мутагенных факторов, что и приводит к возникновению клеток с микроядрами.

Возрастные изменения в частоте встречаемости микроядер также зависят от состояния эндокринной и иммунной систем детского организма. К 6-7 годам происходит становление иммунной системы; число Т-лимфоцитов и иммуноглобулинов в крови детей этого возраста по сравнению с другими этапами онтогенеза максимально, высока также фагоцитарная активность нейтрофилов, что способствует элиминации клеток с микроядрами.

Другой причиной, объясняющей снижение уровня микроядер к 7 годам, возможно, является симпато-адреналовая система, вырабатывающая катехоламины – адреналин, норадреналин. Синтез катехоламинов усиливается в 6-7 лет, что обеспечивает более длительное активирование всех функций организма, в том числе и иммунных. Повышение уровня катехоламинов в крови рефлекторно усиливает синтез и активацию кортикостероидов, играющих важную роль в стимуляции клеточного и гуморального иммунитета, что приводит к снижению числа цитогенетически аберрантных клеток.

В связи с этим можно говорить, что значительную роль в уменьшении числа клеток с цитогенетическими нарушениями, возникающими под воздействием стрессовых факторов среды на детский организм, играет поэтапное и взаимосвязанное становление иммунной и эндокринной систем. Поэтому, принимая во внимание указанный факт, при планировании цитогенетического мониторинга можно рекомендовать исследование детей в возрасте трех лет.

ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ ХРОНИЧЕСКОГО ОБЛУЧЕНИЯ МАЛЫМИ ДОЗАМИ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ НА ПОПУЛЯЦИИ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (*Betula pendula* L.)

Кормилицына Е.В.
Научный руководитель: д-р б.н., проф. Буторина А.К.
Воронежский государственный университет
394693, Воронеж, Университетская пл., 1,, bs gen 185 @main.vgu.ru

Нами проводился цитогенетический мониторинг в популяциях березы повислой (*Betula pendula* L.) из тридцатикилометровой зоны Нововоронежской атомной станции в целях возможного выявления действия хронического облучения малыми дозами ионизирующей радиации на хромосомный аппарат клеток.

С учетом предварительной оценки экологической ситуации (использовались данные розы ветров за 1997 г.), для исследования была выбрана территория наиболее вероятного радиоактивного загрязнения – трехкилометровая зона к югу от НВ АЭС. Из проростков *B. pendula* (семена сбора 1998 г.) готовили временные давленые микропрепараты для изучения протекания митоза в меристеме кончиков корней.

Статистическая обработка результатов анализа микропрепаратов из опытной и контрольной, экологически чистой, зоны (станция Тресвятская, 50 км на северо-восток от НВ АЭС) выявила:

1. Значительное повышение митотической активности у проростков семян березы повислой из опытной зоны (по сравнению с нормой), то есть наблюдался так называемый стимуляционный эффект (митотическая активность в опытном варианте 14,6±0,73%; в контроле 8,6±0,22%).

2. Повышенную частоту встречаемости патологий митоза у проростков из трехкилометровой зоны НВ АЭС (в опытном варианте 15,7±1,39%; в контроле 4,1±0,28%). Среди аномалий протекания митоза чаще всего встречались микроядра, мосты, фрагментация хромосом. Необходимо также отметить высокий процент обнаружения так называемых остаточных ядрышек на стадиях метафазы-телофазы митоза (7,3% от числа этих клеток). Вероятно, это явление можно рассматривать как специфический пуффинг хромосом на этих стадиях, отражающий состояние транскрипционной активности их отдельных участков при нарушении под влиянием ионизирующей радиации взаимодействия ДНК-белок в районах ядрышковых организаторов.

Таким образом, цитогенетический анализ популяций *B. pendula* из опытной зоны показал значительные отклонения от нормального протекания митоза в ходе онтогенеза (Отличия между опытным вариантом и контролем статистически достоверны на высоком уровне значимости, $P<0,01$). Эти отклонения, видимо, являются реакцией популяции на хроническое облучение малыми дозами ионизирующей радиации от НВ АЭС. Полученные результаты дают основание считать, что экологическая обстановка в трех километрах к югу от НВ АЭС по сравнению с контрольной (экологически чистой) зоной менее благополучна.

КАРОТИНОИДНЫЕ ПИГМЕНТЫ И УСТОЙЧИВОСТЬ ПРЕСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ К ЗАГРЯЗНЕНИЮ

Мертвищева И.В.
Научный руководитель – к.б.н., ст. преподаватель Бедова П.В.
Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1

Для наблюдения и прогнозирования изменений в окружающей среде применяют различные методы экологического мониторинга наземных и водных экосистем. Разработка методов оценки качества вод принадлежит к числу наиболее актуальных задач в проблеме охраны водоемов. Биологическая индикация играет особую роль в охране окружающей среды и является одним из наиболее перспективных направлений в этой области.

Для контроля за качеством природной среды выбирают наиболее чувствительные, типичные для данной среды обитания виды биоты-биоиндикаторы. Они служат важным средством для оценки комплексного эффекта различных факторов загрязнения окружающей среды несколькими веществами.

Одной из наиболее перспективных групп видов-индикаторов являются моллюски. Для биоиндикации водоемов используют как отдельные их виды, так и проводят изучение всей малакофауны, так как при изменении состояния водоемов происходит смена доминантных видов.

При проведении исследований на морских моллюсках было установлено, что виды с высоким содержанием каротиноидов в тканях доминируют в составе биоценозов сильно загрязненных бухт, в то время как виды моллюсков с низким содержанием каротиноидов характерны для чистых бухт и шельфовых зон. В.Н.Карнаухов (1988) рассматривал увеличение содержания каротиноидов в тканях животных как результат адаптации их к уменьшению скорости поступления к ним кислорода.

С целью изучения влияния загрязнения поверхностных вод на содержание каротиноидов у пресноводных моллюсков было проведено определение удельной концетрации этих пигментов в тканях животных, обитающих в водоемах с разным уровнем загрязнения.

Исследования проводились в летний период 1998-1999 гг. Изучали два участка реки Ярань, протекающей по территории Кировской области. Участок реки Ярань, выше сброса очистных сооружений города Яранска, является относительно чистым. Участок реки, ниже сброса очистных сооружений, наиболее подвержен антропогенной нагрузке и, по данным отдела санитарно-эпидемиологической службы Яранского района Кировской области, вода здесь относится к классу загрязненных. Пробы гидробионтов отбирали при помощи водного сачка.

Для проведения биохимических исследований были взяты 4 вида: *Lymnaea stagnalis* L., *Viviparus viviparus* L., *Anodonta cygnea* L., *Unio pictorum* L., различающихся по ряду морфофизиологических показателей. Содержание каротиноидов определяли непосредственно после доставки животных в лабораторию по методике Карнаухова (1988), основанной на экстракции этих пигментов, с последующим спектрофотометрическим анализом.

Данные проведенных исследований, показали, что содержание каротиноидных пигментов в тканях пресноводных моллюсков возрастает при повышении степени загрязнения среды обитания. Так, в 1999 году у *U. pictorum* на относительно чистом участке реки зарегистрирована концентрация каротиноидов 0,10±0,01 мг/100г сырого веса. У этого же вида, обитающем на за-

грязненном участке, этот показатель составлял 0,37±0,02 мг/100г сырого веса. У *A.cygnea* соответственно 0,20±0,01 и 0,46±0,02 мг/100г сырого веса. Для *V.viviparus* 0,51±0,02 и 1,00±0,04 мг/100г сырого веса. У *L.stagnalis* 0,83±0,05 и 1,25±0,08 мг/100г сырого веса. Для всех исследованных видов различие сравниваемых показателей по водоемам достоверны при $P<0,01$.

Результаты исследований также показали, что легочные брюхоногие моллюски, являясь более устойчивыми к загрязнению видами, имеют более высокое содержание каротиноидов в тканях, чем пластинчатожаберные. Независимо от водоема наибольшая концентрация каротиноидов зарегистрирована в тканях прудовиков *L. stagnalis*, а наименьшая – в тканях перловиц *U.pictorum*.

Таким образом, исследование каротиноидных пигментов у пресноводных моллюсков, находящихся в условиях неодинаковой концентрации загрязняющих веществ, показало, что наибольшим содержанием каротиноидов характеризуются животные, обитающие на загрязненной территории, по сравнению с этими же видами, живущими в относительно чистых водоемах. У брюхоногих моллюсков, занимающих доминирующее положение в загрязненных водоемах, концентрация каротиноидов в тканях значительно выше, чем у пластинчатожаберных.

Карнаухов В.Н. Биологические функции каротиноидов/ АН СССР, Ин-т биол.физики. – М.: Наука, 1988. – 241 с.

ПРОГРАММНЫЕ СРЕДСТВА ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ РАСТЕНИЙ В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ

Михайлов А.В.
Научный руководитель – к.б.н. Комаров А.С.
Пущинский государственный университет
142292, Пущино Московской обл., пр. Науки, 3

Разработана программа «Plants onto», реализующая алгоритмы количественного анализа онтогенетического поведения растений в ценопопуляциях. Программа использует данные по постоянным пробным площадкам с маркированными особями, где наблюдения формализованы в виде последовательностей кодов, определяемых в разные сроки возрастных состояний. Программа позволяет строить возрастные спектры, матрицы вероятностей переходов между возрастными состояниями, определять пути онтогенеза, длительности онтогенетических со-

стояний, анализировать динамическую поливариантность онтогенеза в ценопопуляции и др. Программа работает в среде Windows 95 и выше. Результаты можно экспортировать в формат Excel. Программа тестирована на данных Л.А.Жуковой, И.М.Ермаковой и В.Г.Онипченко (Ермакова, Жукова, 1985; Комаров, Жукова, 1987; Жукова, Комаров, 1991; Онипченко, Комаров, 1997).

На примере *Plantago major* L. выявлена взаимосвязь между плотностью ценопопуляции и количеством путей онтогенеза. С увеличением плотности посадки увеличивается относительное количество путей онтогенеза. Выявлена неравномерность по темпам развития растений в посевах *Dactylis glomerata* L. и *Festuca pratensis* Huds. в ценопопуляциях с разным уровнем азотного питания. Отмечено различие в соотношении классов динамической поливариантности в природных и искусственных фитоценозах. Так, в природных ценопопуляциях *Anemone speciosa* Adam ex G. Pritz, *Campanula tridentata* Schreb., *Carum caucasicum* (Bieb.) Boiss Тебердинского заповедника соотношение классов динамической поливариантности было относительно стабильно.

Ермакова И.М., Жукова Л.А. Типы функционирования ежи сборной и овсяницы луговой в луговых агрофитоценозах /Динамика ценопопуляций. – М.: Наука, 1985. – С.110-126. – *Жукова Л.А., Комаров А.С.* Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадок. Биол. науки, 1991. – №8. – С.51-66. – *Комаров А.С., Жукова Л.А.* Популяционно-онтогенетические аспекты изучения агроценозов /В сб.: Комплексное изучение продуктивности агроценозов. Пущино: ОНТИ
ченко В.Г., Комаров А.С. Длительность жизни и динамика популяций растений в высокогорьях: опыт оценки на примере трех альпийских видов северо-западного Кавказа. – Журн. общ. биологии, 1997. – Т.58. – №6. – С.64-76.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И ЭЛЕКТРОФОРЕТИЧЕСКИХ СПЕКТРОВ БЕЛКОВ В ПОПУЛЯЦИИ *Stereocaulon paschale* (L.) Hoffm. НА КРАЙНЕМ СЕВЕРЕ

Плюснин С.Н.
Научные руководители:
к.б.н., ст.н.с. Лавриненко О.В., к.б.н., доц. Орловская Н.В.
Сыктывкарский государственный университет
167005, Сыктывкар, ул.Петрозаводская, 120, lavrinenko@ib.ksc.komi.ru

Изучение вопросов популяционной организации у лишайников в настоящее время можно отнести к пионерным направлениям лихенологических исследований. Наибольшую сложность в

этом вопросе вызывает симбиотическая природа талломов этих организмов и преобладание процессов вегетативного размножения, часто с полной редукцией полового процесса. Семейству Stereocaulaceae принадлежит одно из ведущих мест в лихенофлоре восточно-европейских тундр, а виды рода *Stereocaulon* являются одними из основных азотфиксаторов тундровых сообществ.

Целью работы было изучение изменчивости морфологических признаков и электрофоретических спектров легкорастворимых белков и ряда ферментов в популяции *Stereocaulon paschale* (L.) Hoffm. на территории восточно-европейских тундр.

Материал был собран в 1999 г. в четырех географических точках тундровой зоны северо-востока европейской части России: бассейн р.Лек-Воркута (юго-восток Большеземельской тундры, подзона южных гипоарктических тундр), бассейн р.Ортина (запад Большеземельской тундры, южные гипоарктические тундры), окрестности мыса Болванский (северо-запад Большеземельской тундры, северные гипоарктические тундры) и бассейн р.Хабуйка (северо-восток Малоземельской тундры, северные гипоарктические тундры).

Вид имел довольно широкую экологическую амплитуду и был найден в девяти типах растительных сообществ. Типичные образцы стереокаулона росли либо отдельными подециями, либо образовывали рыхлые дерновинки, не прикрепленные, или слабо прикрепленные к субстрату, среди листостебельных и печеночных мхов, других видов лишайников и кустарничков. На открытом суглинистом, глинистом или реже песчаном грунте псевдоподеции из прямостоячих становились несколько дорсивентральными, а дерновинки приобретали вид довольно плотных. Синузии *S.paschale* были приурочены, в основном, к открытым местообитаниям, условия увлажнения варьировали от мезогигрофитных до ксерофитных.

Для анализа морфологической изменчивости *S.paschale* были взяты следующие признаки: высота псевдоподециев, толщина стволика псевдоподеция у основания, масса псевдоподеция в воздушно-сухом состоянии, число боковых веточек, обилие цефалодиев и обилие войлочка. Для каждой изученной группировки лишайников были найдены средние значения данных признаков. Затем по нормированным средним был проведен кластерный анализ, который позволил на основании сходства морфологических признаков выделить четыре морфотипа *S.paschale*. Морфотип I имел наибольшую частоту встречаемости в басс. р.Ортина и был приурочен к местообитаниям с мезофитными и мезоксерофитными условиями. Наибольшее распространение морфотипа II отмечено в бассейне р.Лек-Воркута,

где он был, в основном, приурочен к моховому покрову, мезофитным условиям и имел наибольшую частоту встречаемости в мелкоерниковых мохово-лишайниковых тундрах. Морфотип III был приурочен к ерникам кустарничково-моховым и наибольшую встречаемость имел на мысе Болванский. Морфотип IV был обнаружен только в бассейне р.Лек-Воркута и приурочен к гигромезофитным условиям, открытому суглинистому грунту и имел набольшее распространение в пятнистых ерниковых мохово-лишайниковых тундрах.

Нами показано, что в экстремальных для *S.paschale* экологических условиях наблюдается усиление жесткости корреляционной структуры морфологических признаков, которое выражается в увеличении числа значимых (при $P<0,05$) значений коэффициентов корреляции изученных признаков, в оптимальных для вида условиях происходит снижение амплитуды изменчивости. При этом сила отдельных коррелятивных связей возрастает не только в экстремальных условиях, но и в благоприятных, что, по всей видимости, обусловлено усилением конкуренции между особями в биотопах с оптимальными условиями.

Исследования, выполненные методом электрофореза белков и ферментов в полиакриламидном геле, показали гетерогенность популяции *S.paschale* по электроморфам буферорастворимых белков и неспецифических эстераз. Хотя фракции супероксиддисмутазы были мономорфны, наблюдалась изменчивость фракций, преимущественно принадлежащих фотобионту, по ширине и интенсивности окраски. На основании изученных электрофоретических спектров белков и ферментов выявлен ряд электрофоретических фенотипов *S.paschale* и определена частота их встречаемости в различных типах местообитаний.

Таким образом, показано, что *S.paschale* достаточно полиморфный вид и полиморфизм его связан, в основном с условиями местообитания.

ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОДХОД В ЛЕСОВОССТАНОВЛЕНИИ

Сидоркина Н.А.
Научный руководитель – д-р б.н., проф. Каверин А.В
Мордовский государственный университет
430000, Саранск, Большевистская, 68

Экосистема – высший уровень биологической сложности и единства. В иерархии экосистем лесу отводится особое место. Лесные экосистемы составляют энергетическую основу биосферы, являются мощным стабилизатором среды.

Современное лесопользование ведет к серьезным нарушениям природного равновесия. В условиях антропогенного изменения среды лес утрачивает свои средообразующие функции, изменяются видовой состав, структура и экологические связи в биоценозах. В большинстве регионов России, где экологическая обстановка особенно сложна, даже временная утрата стабилизирующих возможностей леса может оказаться трагической для других экосистем. Леса этих территорий приобретают особый статус. На первое место по значению выходит не экономическое, а экологическое и социальное значение лесов.

В решении проблемы воспроизводства лесных ресурсов и повышения устойчивости лесов значительное место отводится искусственному созданию лесов. Замещение вырубленных лесов, если оно происходит, осуществляется посадками ценных в техническом отношении древесных пород. Таким образом, эволюционно-сложившаяся устойчивая экосистема сменяется на одновидовые насаждения с соответственно упрощенной структурой. Это определяет их малую устойчивость к неблагоприятным влияниям.

Остро стоит вопрос о необходимости повышения эффективности лесовосстановительных работ. Основную причину неустойчивости лесных культур многие экологи видят в «неэкологичности» лесовосстановления, то есть в создании слишком упрощенных по сравнению с естественными молодняками экосистем – по схемам часто не отвечающим экологическим особенностям культивируемых пород.

Почвенно-ландшафтный и популяционный подходы должны получить необходимое развитие и внедрение в лесохозяйственное производство.

Проведение любых мер по регулированию численности «полезных» и «вредных» организмов должно предворяться определением границ природных популяций этих видов. Это требование не выполняется, что является одной из главных причин неэффективности проводимых мероприятий. Во многих случаях почвенно-ландшафтный подход является единственно реальной возможностью создания устойчивых лесных культур (в том числе устойчивых к корневой губке).

Ландшафтный, типологический и популяционный подходы имеют единую экологическую основу и должны сочетаться при решении лесохозяйственных задач.

Ландшафтная структура определяет многие стороны динамических процессов, происходящих в лесах, и может служить надежной основой для их изучения. Ландшафтный подход ока-

зался перспективным при создании устойчивых к корневой губке насаждений сосны в зоне водно-ледниковых отложений, характеризующихся в разных ландшафтах большой пестротой почв. Эффект обеспечивает создание насаждений, аналогичных коренным, типам леса, породный состав которых формируется в зависимости от глубины подстилающей породы – глинистой морены. Ландшафтный подход может стимулировать применение в лесовосставнолении методов популяционной экологии.

Ареалы популяций и микропопуляций многих видов животных и растений, а также стациональная структура мест обитания соответствуют и вписываются в определенные элементы ландшафтной структуры. Следовательно, ландшафтная структура может служить ориентиром для поиска границ популяционных ареалов.

Закономерное распределение особей в пространстве является основой всех форм нормального функционирования популяции. Прежде всего, пространственная структурированность определяет наиболее эффективное использование ресурсов среды, открывается возможность поддержания высокого уровня, биологической активности вида. Это укрепляет позиции популяции в ее взаимоотношениях с другими видами биоценоза и повышает вероятность ее устойчивого существования. Этот принцип часто игнорируется и на огромных площадях создавались и создаются защищенные сосновые, дубовые или еловые культуры, малоустойчивые к лесопатогенным факторам.

Конкурентная напряженность в искусственных насаждениях ввиду их ослабленной дифференциации всегда выше, чем в естественных. Для создания биоценозов оптимальной структуры необходимо учитывать не только видовые, но и индивидуальные особенности организмов популяции. Фитогенное поле деревьев динамично изменяется в соответствии с онтогенезом и сезонным ритмом развития.

Этот факт необходимо учитывать при проектировании и прогнозировании состояния лесных культур. На уровне популяции, в целом, важное значение имеет неоднородность возрастного состава. Для нормального существования целостной ценопопуляции необходим полный набор разновозрастных особей, их неоднородность и ассинхронность развития представляют основу устойчивости ценопопуляций.

Для применения популяционного подхода в создании устойчивых биоценозов необходимы детальные исследования популяционной структуры и индивидуальных особенностей развития видов населяющих лесные биоценозы.

К сожалению, даже у самых широко распространенных и общеизвестных видов не определены границы популяций на относительно небольших и обозримых территориях.

ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ СТРЕЛОЛИСТА СТРЕЛОЛИСТНОГО

Силкина О.В., Тимошенко Н.В.
Научный руководитель – к.б.н., доц. Воскресенская О.Л.
Марийский государственный университет
424001, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1, botanica@marsu.ru

Целью нашей работы было определение содержания различных элементов минерального питания в ходе онтогенеза. Задачи: 1. Определить содержание N, P, S, Fe в растительных тканях стрелолиста стрелолистного. 2. Сопоставить содержание данных элементов в различных частях растений.

Объект исследования – стрелолист стрелолистный (*Sagitaria sagitifolia* L.) вегетативный однолетник с мочковатой корневой системой и длинными подземными столонами, несущими апикальный клубень. Для этого растения характерен неполный онтогенез, так как в природе численность ценопопуляций поддерживается за счет вегетативного размножения. В качестве вегетативных диаспор выступают клубни, которые могут образовываться даже у ювенильных растений.

В этой работе использовались следующие методы: определение общего азота с помощью реактива Несслера; фосфора – по «синему» фосфорно-молибденовому комплексу; определение серы основано на способности сульфат-ионов образовывать с барием нерастворимый белый осадок; железо – метод, основанный на реакции взаимодействия ионов Fe с роданидом аммония.

В ходе исследования нами было отмечено, что содержание основного биогенного макроэлемента – азота у стрелолиста стрелолистного в ходе онтогенеза увеличивается при переходе от ювенильного состояния к молодому генеративному и снижается в результате физиологического старения. Концентрация азота в листьях молодых генеративных растений по сравнению с ювенильными увеличивается на 85%. Это объясняется, по-видимому, накоплением этого элемента за счет увеличения фотосинтетической активности у молодых генеративных растений, листья которых по сравнению с ювенильными и виргинильными находятся, в основном, над водной поверхностью и доступны

источникам света, а так же накоплением биомассы для перехода в фазу бутонизации и развития семян. Значительное (до 50%) уменьшение азота в g_2 и g_3 возрастных состояниях обусловлено снижением интенсивности физиологических процессов у стареющих растений. Несмотря на высокий процент надводных листьев, активного запаса биогенных элементов в ходе фотосинтеза не происходит и большая часть ассимилятов оттекает в корневую часть, что подтверждается и нашими исследованиями: у g_3 растений накопление азота в корнях было в два раза выше. Наблюдения за динамикой содержания неорганического фосфора показали, что в растительных тканях виргинильных особей концентрация этого элемента уменьшается в 1,5 раза по сравнению с ювенильными растениями, но уже в g_1 состоянии отмечался резкий скачок, и уровень фосфора возрос в 2 раза. Однако у растений g_2 и g_3 состояний наблюдалось снижение содержание этого элемента. По-видимому, особый всплеск содержания фосфора в вегетативных органах приходится на начало генеративного периода вследствие активизации всех метаболических процессов. При дальнейшем развитии растения уровень этого элемента уменьшается, так как растение переходит в фазу физиологического старения. Если рассматривать корневую часть растений, то можно сделать вывод, что в ходе возрастной динамики содержание фосфора в корнях уменьшается. Наблюдая за изменением содержания серы в надземной массе стрелолиста стрелолистного, мы обнаружили, что в прегенеративном периоде онтогенеза количество серы практически не изменяется, но при переходе в g_1 состояние содержание серы возросло в 1,3 раза по сравнению с виргинильными особями. Максимальное накопление этого элемента у g_2 растений (увеличивается на 40%). Далее у g_3 растений наблюдалось снижение серы в 1,8 раза. По-видимому, это объясняется оттоком питательных веществ в корневую часть в связи с началом нового этапа вегетации. Анализируя изменение содержания серы в корнях стрелолиста стрелолистного, следует отметить, что в процессе онтогенеза наблюдается постепенное увеличение ее количества. Из исследованных нами микроэлементов особое значение в жизни растения имеет железо. Перенос железа в тканях затруднен, его недостаток проявляется в молодых частях. Это было хорошо проиллюстрировано нашими опытами: его максимальное значение отмечено в листьях старого генеративного состояния. Исследование содержания Fe в корнях стрелолиста стрелолистного в прегенеративном периоде показало, что при переходе в более взрослое возрастное состояние так же происходило его накопление, и концентрация увеличилась в 1,6 раза.

Таким образом, в прегенеративном периоде происходит увеличение всех элементов минерального питания. В генеративном периоде наблюдается снижение азота, фосфора и серы. В процессе всего онтогенеза концентрация железа увеличивается.

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ РАЗНЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ КАТЕГОРИЙ

Смородинова В.А.
Научный руководитель – д-р б.н., проф. Буторина А.К.
Воронежский государственный университет
394693, Воронеж, Университетская пл., 1, bs gen 185 @main.vsu.ru

Селекция на гомеостаз, т.е. устойчивое развитие, в настоящее время становится главным направлением селекции, в т.ч. и видов лесных древесных растений. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) относится к основным лесообразующим видам России и от того, какие семена будут использованы для лесовосстановительных работ и создания защитных лесонасаждений, будет зависеть качество лесов будущего.

О жизнеспособности семян плюсовых деревьев судят обычно по всхожести и энергии их прорастания, но значительную информацию об их генетической природе позволяет получить изучение состояния их генетического аппарата по цитологическим характеристикам клеток меристемы корней или хвои проростков, таким как структура кариотипа, митотическая активность, регулярность митоза и др.

Нами в течение 1998-1999 гг. были выполнены цитогенетические исследования потомства плюсовых деревьев (примерно 70-летнего возраста) из Сомовского лесхоза (сосна №12), Воронежского государственного заповедника (ВГЗ) – дерево №3-16. У них проводился анализ митотического индекса в пик активности деления клеток, спектра и частоты патологий митоза, ядрышковой активности и велся также учет встречаемости микроядер. Митотический индекс у исследованных деревьев составил 6,8±0,3%, 7,6±0,4%, соответственно. Как показатель степени митотической активности митотический индекс отражает и уровень метаболических процессов в клетках, обеспечивающих, в частности, рост растения и темпы его развития. Частота патологий митоза – 1,6±0,4%, 1,2±0,2%, соответственно. Из наблюдающихся типов нарушений преобладали мосты (в том числе и множественные), а также отставание хромосом в метакинезе и

анафазе. Во всех исследованных вариантах ядрышки встречались преимущественно в 2-3 парах хромосом. Микроядра, как известно, возникают как следствие различного рода нарушений процессов деления: обособления фрагментов, отдельных хромосом или их групп, потерявших связь с веретеном, или фрагментации ядер. Такого рода нарушения либо элиминируются или, в случае совмещения с жизнью, будут способствовать снижению жизнеспособности последующих поколений. Появление микроядер может быть связано, в первую очередь, с отрицательным влиянием факторов окружающей среды, т.е. служить индикатором экологического неблагополучия.

Проводя сравнительный анализ всех исследованных критериев в выборке, представленной в среднем 2000 клеток по каждому дереву, можно констатировать, что плюсовые деревья из Сомовского лесхоза и Воронежского государственного заповедника имеют сходные показатели (в пределах нормы для сосны) митотического индекса. Частота патологий митоза у них не превышала 2%. Микроядра у потомства дерева из Сомовского лесхоза не были обнаружены вообще, из ВГЗ они встречались лишь в единичных случаях. На основании полученных данных можно сделать вывод о перспективности использования этих деревьев в качестве материнских для получения от них генетически полноценного семенного потомства.

В качестве контроля при цитогенетическом изучении потомства плюсовых деревьев из Воронежского мехлесхоза использовались семена производственного сбора. Митотический индекс (средний по выборке семян) достоверно отличался от такового у исследованных плюсовых деревьев из того же лесхоза (5,3±0,4% производственный сбор и 7,6±0,4% плюсовые деревья) и можно говорить об ингибировании в этом случае митотической активности. Достоверно выше было число патологий митоза (7,7±1,6% производственный сбор и 1,2±0,2% плюсовые деревья). Частота встречаемости микроядер также была вдвое выше, чем у потомства плюсовых деревьев из ВГЗ (0,01±0,01% производственный сбор и 0,02±0,01% плюсовые деревья). Это, на наш взгляд, можно объяснить тем, что при отсутствии средств и приспособлений для производственного сбора семян по инструкции (с фенотипически нормальных деревьев в центре насаждения) семена собирали с доступных для этих целей низкорослых деревьев и опушечных, в наибольшей степени подвергающихся антропогенному стрессу, что нередко происходит на практике.

Полученные результаты позволяют сделать вывод о том, что, в соответствии с наблюдающимися цитогенетическими ха-

рактеристиками у исследованных плюсовых деревьев из Сомовского лесхоза и ВГЗ, эти деревья можно рассматривать как геноисточники для комплекса хозяйственно ценных признаков. Их потомство следует использовать для создания устойчивых и продуктивных насаждений. Производственные сборы следует проводить по инструкции и с проверкой семян по их цитологическим характеристикам.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕСНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ГОРОДАХ

Тарасова О.Ю.
Научный руководитель – д-р б.н., проф. Каверин А.В.
Мордовский государственный университет
430000, Саранск, Большевистская, 68

Главные функции зеленых насаждений современного города – санитарно-гигиеническая, рекреационная, структурно-планировочная, декоративно-художественная. К общегородским зеленым насаждениям относятся парки, скверы, бульвары, зеленые насаждения зеленых кварталов, улиц, магистралей, дорог, учебных заведений и больниц. Они являются неотъемлемой частью единой городской экосистемы.

Абиотические условия обитания городских популяций во многом отличаются от естественной неизмененной природы. Учитывая это, для озеленения городов рекомендуются виды наиболее устойчивых к воздействию антропогенных факторов. Н.Десслер (1987), исследуя популяции зеленых насаждений на газоустойчивость, пришел к выводу, что наиболее устойчивы популяции дуба черешчатого, черемухи виргинской, клена ясенелистного и полевого, черемухи обыкновенной, ольхи черной, рябины обыкновенной, ясеня обыкновенного, березы бородавчатой и различных видов тополей.

В работах Н.М.Тюльпанова, В.П.Чижовой, И.В.Тарана, Р.В.Боброва, В.М.Лукьянова рассмотрена устойчивость популяций различных видов растений к вытаптыванию. На основе исследований указанных выше авторов нами составлена следующая обобщенная схема, в которой лесообразующие породы мы расположили по восходящей, т.е. от менее к более устойчивым к вытаптыванию породам:

ольха черная→ель, пихта→ольха серая→сосна обыкновенная, лиственница, кедр→дуб, клен остролистный, ясень→осина, тополь→береза→липа, вяз.

Популяция зеленых насаждений, используемые для рекреации, с точки зрения их стабильности или динамичности относятся к сукцессионным экосистемам антропогенных модификаций. Действие рекреации бывает как импульсное, так и хроническое. После импульсного воздействия биоценоз возвращается к исходному климаксовому состоянию, а при хроническом воздействии – перестраивается для стабильного состояния, но не для прежнего, а для нового, которое соответствует новому состоянию абиотической среды, т.е. происходит экзогенная сукцессия.

Сукцессионные процессы являются одновременно и причиной изменения структуры, а так же видового состава всех ярусов лесной растительности и условием их стабилизации. Проанализировав особенности действия рекреации на зеленые насаждения и учитывая закономерности экологии растений, можно сказать, что депрессия и деградация зеленых насаждений под влиянием рекреационных нагрузок является закономерными, так как они подтверждаются не отвергаемыми фактами.

Если проследим реакцию отдельных популяций в течение всего периода жизни, то увидим, что различные виды реагируют на рекреационное давление весьма различно в зависимости от параметров их экологической ниши, а также адаптивной способности вида. Одни виды полностью исчезают, другие сохраняются, но оскудевают в антропогенной среде, третьи, наоборот, распространяются, улучшается их рост и жизнеспособность.

При интенсивном лесопользовании видовой состав живого покрова различных типов леса становится сходным. Следовательно, в процессе рекреационной депрессии, ведущей к образованию новых ассоциаций, происходит конвергенция различных типов леса по их травяно-кустарниковому покрову.

Согласно определению типа леса по В.Н.Сукачеву (1931), все стадии депрессии следовало бы считать определенными типами леса, так как они характеризуются различными по своему комплексу признаками. С.П.Каразия (1983) признает, что не каждое изменение состава фитоценоза, тем более его части, может послужить причиной выделения нового типа леса, но сильное изменение биоценоза приводит к образованию нового типа леса. При слабом рекреационном воздействии, когда изменяется лишь соотношение видов в структуре фитоценоза, но эдафические факторы сильно не изменяются, и мы имеем дело лишь с депрессивными ассоциациями того же исходного типа леса. Мы не можем достоверно судить о направлении сукцессионного

процесса. Лишь когда нагрузки превышают предельно допустимые, разрушаются гомеостатические связи популяций зеленых насаждений. Это приводит к преждевременному отмиранию и гибели зеленых насаждений как экосистемы.

Для того чтобы решить проблему сохранения популяций лесных видов растений в городах необходимы комплексное исследование сложившейся ситуации и обеспечение естественного хода сукцессионных процессов.

Бобров Р.В. Лесная эстетика. – М.: Агропромиздат, 1987. – 192 с. – *Лукьянов В.М.* Зеленая зона населенных пунктов Нечерноземья. – М.: Агропромиздат, 1987. – 206 с. – *Репшас Э.* Оптимизация лесопользования (на примере Литвы). – М.: Наука, 1994. – 210 с.

УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ

Александров Ю.А. 51
Апаева Н.Н. 132
Артемьев Ю.Т. 53
Балахонов С.В. 95
Барабанщикова Н.С. 55
Баранова А.Н. 167
Баталов А.Е. 57
Батыгин Н.Ф. 21
Бахтина Т.А. 192
Бедова П.В. 192, 208
Бекмансуров М.В. 59
Беляев А.Н. 62
Богданова Н.Е. 194
Буторина А.К. 63, 196, 197, 200, 207, 218
Бушков Н.Т. 173
Ведерникова О.П. 92
Вейцман Л.Н. 65
Вечканов В.С. 114
Виноградова М.Ю. 76
Водолажская Т.И. 68
Вознова Г.В. 130
Воскресенская А.А. 199
Воскресенская О.Л. 167, 216
Вострикова Т.В. 196
Гаврилов И.А. 197
Ганицкий И.В. 203
Гилева Э.А. 17
Гинтер Е.К. 19
Глазырина Г.В. 132
Глотов Н.В. 194, 201
Годин В.Н. 70
Голикова Г.В. 199
Головенкина И.А. 92
Гринько Р.А. 72, 87
Гриценко В.В. 74
Гриценко Л.А. 74
Грошева Н.П. 76, 199
Далькэ И.В. 78
Димитриев А.В. 80
Долгова Л.Н. 107
Дорогова Ю.А. 82
Дорошев С.А. 200
Егоров Ю.Е. 84
Есипова Е.С. 98
Жданова Н.П. 85
Жеребцов А.К. 72, 87
Жигальский О.А. 118
Жуйкова Т.В. 89
Жукова Л.А. 92, 95, 194, 201
Закамская Е.С. 92
Замалетдинов Р.И. 97
Замятин С.А. 132
Заугольнова Л.Б. 98
Иванов В.И. 6
Иванова Т.В. 201
Ильичев Ю.Н. 173
Илюшечкина Н.В. 95
Каверин А.В 100, 213, 220
Казимов С.В. 203
Калаев В.Н. 63, 205
Карасев В.Н. 107
Карасева М.А. 107
Карпова С.С. 205
Князева И.В. 102
Комаров А.С. 210
Комова Ю.К. 132
Копылов П.В. 104
Кормилицына Е.В. 207
Корнеев В.А. 105
Королев С.Е. 194, 201
Корона В.В. 32
Кречетова Н.В. 107
Кряжева Н.Г. 109
Кузнецов В.А. 111, 114
Кузнецова Н.Ф. 116
Кшнясев И.А. 118
Лавриненко О.В. 211
Лежнина Е.А. 123
Леонова Н.А. 125
Мазуркин П.М. 127
Малков А.И. 132
Мансуров А.Ф. 129
Марков М.В. 130
Мартынова Г.П. 132
Марьин Г.С. 132
Мертвищева И.В. 208
Мещеряков В.В. 135
Микляева Т.В. 95, 141
Михайлов А.В. 210
Михайлова Н.В. 137
Морозкин А.И. 139
Налимова Н.В. 143
Новоселов Г.Н. 145
Окулова С.М. 62
Олимпиев П.Э. 68
Орловская Н.В. 211
Османова Г.О. 92
Перевозчиков А.И. 147
Петрова И.В. 149, 151
Пигулевская Т.К. 102, 158
Пичушкина Е.В. 159
Плюснин С.Н. 211
Полевщиков А.В. 153

Полянская Т.А. 154
Попов В.В. 156
Прищепенкова Н.В. 92, 158
Прокопьева Л.В. 159
Ручин А.Б. 114
Рязанова Л.А. 161
Санников С.Н. 149, 151
Свинина О.Г. 132
Сидоркина Н.А. 213
Сидуков Н.Е. 163
Сизов И.Е. 165
Силкина О.В. 216
Скочилова Е.А. 158
Смородинова В.А. 218
Соловьева Е.В. 167
Соловьева Н.В. 169
Сунгатуллов Н.И. 171
Сушенцова Л.Н. 102
Тарабукина Г.С. 105
Тараканов В.В. 173
Тараканов И.Г. 175
Тарасова О.Ю. 220
Терентьева Л.И. 95
Тимошенко Н.В. 216
Тушмалова Н.А. 176
Филиппова Т.В. 151
Фролов Ю.М. 78
Фролова Л.А. 178
Хлебов В.А. 179
Хохлова М.Г. 181
Черемушкина В.А. 183, 186
Чистякова Е.К. 109
Шемсетдинов Э.Ш. 171
Шестакова Э.В. 95
Шкиль Ф.Н. 190

СОДЕРЖАНИЕ

К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ Н.В.ТИМОФЕЕВА-РЕСОВСКОГО 5

Иванов В.И.
НАУЧНОЕ НАСЛЕДИЕ НИКОЛАЯ ВЛАДИМИРОВИЧА ТИМОФЕЕВА-РЕСОВСКОГО 6

Гилева Э.А.
ПАМЯТИ Н.В.ТИМОФЕЕВА-РЕСОВСКОГО 17

Гинтер Е.К.
НЕСКОЛЬКО СЛОВ О НИКОЛАЕ ВЛАДИМИРОВИЧЕ ТИМОФЕЕВЕ-РЕСОВСКОМ 19

ЛЕКЦИИ 21

Батыгин Н.Ф.
ПОЧВА КАК СИСТЕМА 21

Корона В.В.
ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ 32

СООБЩЕНИЯ 51

Александров Ю.А.
ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ИММУНОБИОЛОГИЧЕСКОЙ РЕАКТИВНОСТИ ОВЕЦ ПОРОДЫ ПРЕКОС 51

Артемьев Ю.Т.
К РАЗВИТИЮ ИДЕЙ РУССКОЙ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ШКОЛЫ 53

Барабанщикова Н.С.
ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ ГАМЕТОФИТОВ КОЧЕДЫЖНИКА ЖЕНСКОГО *Athyrium filix-femina* (L.) Roth. И ЩИТОВНИКА ИГОЛЬЧАТОГО *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P.Fuchs В СМЕШАННЫХ ЛЕСАХ ПОДМОСКОВЬЯ 55

Баталов А.Е.
ГЕМИПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОДХОД ПРИ ИЗУЧЕНИИ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ 57

Бекмансуров М.В.
ДИНАМИКА ВИДОВОГО СОСТАВА КОНСОРТОВ *Plantago lanceolata* L. В ХОДЕ ОНТОГЕНЕЗА ДЕТЕРМИНАНТА КОНСОРЦИИ 59

Беляев А.Н., Окулова С.М.
К ВОПРОСУ О СВЯЗИ ПОКАЗАТЕЛЕЙ РАЗМНОЖЕНИЯ И СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ В РАЗНЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ ЛЕСОПАРКОВОЙ ЗОНЫ г. КАЗАНИ 62

Буторина А.К., Калаев В.Н.
ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ ПРОЛИФЕРАТИВНОГО ПУЛА КЛЕТОК КОРНЕВОЙ МЕРИСТЕМЫ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО К АНТРОПОГЕННОМУ ЗАГРЯЗНЕНИЮ 63

Вейцман Л.Н.
ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПРОЦЕССЕ ДОМЕСТИКАЦИИ ЦЕСАРОК 65

Водолажская Т.И., Олимпиев П.Э.
СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ СОКОЛООБРАЗНЫХ ПТИЦ ЗАКАМЬЯ В РЕЗУЛЬТАТЕ ИХ ГИБЕЛИ НА ЛЭП 68

Годин В.Н.
ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *Potentilla fruticosa* 70

Гринько Р.А., Жеребцов А.К.
ПОПУЛЯЦИИ ЖУЖЕЛИЦ ОСТРОВА И ПРИБРЕЖНОЙ МАТЕРИКОВОЙ ПОЙМЫ: ВЛИЯЕТ ЛИ ПАВОДКОВЫЙ РЕЖИМ НА МОРФОМЕТРИЧЕСКУЮ И ПОЛОВУЮ СТРУКТУРУ? 72

Гриценко Л.А., Гриценко В.В.
ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ В ДАГЕСТАНСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ ДИКОРАСТУЩЕЙ АЛЫЧИ (*Prunus divaricata* Led.) 74

Грошева Н.П., Виноградова М.Ю.
ПОКАЗАТЕЛИ ВОДНОГО РЕЖИМА В ОНТОГЕНЕЗЕ ЖЕЛТУШНИКА ЛЕВКОЙНОГО В ПОПУЛЯЦИОННЫХ ЛОКУСАХ РАЗНОЙ ПЛОТНОСТИ 76

Далькэ И.В., Фролов Ю.М.
ОСОБЕННОСТИ ДЫХАНИЯ СЕМЯН *Rhodiola rosea* L. С РАЗНЫМ ТИПОМ ПОКОЯ 78

Димитриев А.В.
О ПОПУЛЯЦИОННОЙ АГРЕССИИ АМБРОЗИИ МНОГОЛЕТНЕЙ 80

Дорогова Ю.А.
ВЛИЯНИЕ РЕЛЬЕФА МЕСТНОСТИ НА ВОЗРАСТНУЮ СТРУКТУРУ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЛИПЫ СЕРДЦЕВИДНОЙ (*Tilia cordata* Mill.) В ЛЕСНОЙ КАТЕНЕ РЕКИ КУЯРКИ 82

Егоров Ю.Е.
РОЛЬ СЛУЧАЙНОЙ ЭЛИМИНАЦИИ СТАБИЛИЗАЦИИ ОНТОГЕНЕЗА 84

Жданова Н.П.
ОЦЕНКА СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ (*Lacerta agilis* L.) ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ 85

Жеребцов А.К., Гринько Р.А.
ЯВЛЯЕТСЯ ЛИ АВТОМОБИЛЬНОЕ ШОССЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИМ БАРЬЕРОМ ДЛЯ ГЕРПЕТОБИОНТОВ? 87

Жуйкова Т.В.
ЭКОЛОГО-ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *Taraxacum officinale* s.l. В УСЛОВИЯХ ТОКСИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ 89

Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Закамская Е.С., Османова Г.О., Прищепенкова Н.В., Головенкина И.А.
ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА И ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ КОРОТКОКОРНЕВИЩНЫХ РАСТЕНИЙ 92

Жукова Л.А., Шестакова Э.В., Илюшечкина Н.В., Балахонов С.В., Микляева Т.В., Терентьева Л.И.
ОНТОГЕНЕЗ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ КИСТЕКОРНЕВЫХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ 95

Замалетдинов Р.И.
ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ЗЕЛЕНЫХ ЛЯГУШЕК НА ПРИМЕРЕ ЛЕСОПАРКА «ЛЕБЯЖЬЕ» (г.КАЗАНЬ) 97

Заугольнова Л.Б., Есипова Е.С.
ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГИС ДЛЯ АНАЛИЗА ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ДЕРЕВЬЕВ (НА ПРИМЕРЕ ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОГО ЗАПОВЕДНИКА) 98

Каверин А.В.
ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ МИНИМАЛЬНОГО РАЗМЕРА ПОПУЛЯЦИЙ И ПРИРОДНЫЕ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫЕ ТЕРРИТОРИИ 100

Князева И.В., Пигулевская Т.К., Сушенцова Л.Н.
ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО ДЕФИЦИТА НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ДВУХ ПОДВИДОВ *Plantago major* L. В РАЗНЫЕ ПЕРИОДЫ ОНТОГЕНЕЗА 102

Копылов П.В.
ПОЛОВАЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ТЕТЕРЕВИНЫХ ПТИЦ ЗАПОВЕДНИКА «БОЛЬШАЯ КОКШАГА» 104

Корнеев В.А., Тарабукина Г.С.
ВЛИЯНИЕ ЗИМНЕГО РАЗМНОЖЕНИЯ НА СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) 105

Кречетова Н.В., Карасева М.А., Карасев В.Н., Долгова Л.Н.
ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕПРОДУКТИВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ 107

Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К.
ИЗМЕНЕНИЕ СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (*Betula pendula* Roth.) В СВЯЗИ С ГЕОГРАФИЧЕСКИМ ПРОИСХОЖДЕНИЕМ И В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ ПРОИЗРАСТАНИЯ 109

Кузнецов В.А.
РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТЬ И ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИФФЕРЕНЦИРОВКА РЫБ В УСЛОВИЯХ РАВНИННЫХ ВОДОХРАНИЛИЩ 111

Кузнецов В.А., Вечканов В.С., Ручин А.Б.
ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ БЕСХВОСТЫХ ЗЕМНОВОДНЫХ ПРИ ИЗМЕНЕНИИ pH И ОСВЕЩЕННОСТИ 114

Кузнецова Н.Ф.
РЕПРОДУКТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ 116

Кшнясев И.А., Жигальский О.А.
РОЛЬ ПОЛИВАРИАНТНОСТИ ОНТОГЕНЕЗА В РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК 118

Лежнина Е.А.
ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЛУГОВИКА ДЕРНИСТОГО (*Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.) 123

Леонова Н.А.
ВЛИЯНИЕ ЭКОТОПА НА РАЗВИТИЕ И СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ *Ulmus glabra* Huds 125

Мазуркин П.М.
МОДЕЛИРОВАНИЕ БИОТЕХНИЧЕСКИМ ЗАКОНОМ 127

Мансуров А.Ф.
ПОЛОВАЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ЛОСЯ В ЗАПОВЕДНИКЕ «БОЛЬШАЯ КОКШАГА» 129

Марков М.В., Вознова Г.В.
О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ СТОЛОНООБРАЗУЮЩЕГО ОДНОЛЕТНИКА *Limosella aquatica* L. (Scrophulariaceae) 130

Мартынова Г.П., Марьин Г.С., Замятин С.А., Глазырина Г.В., Апаева Н.Н., Свинина О.Г., Малков А.И., Комова Ю.К.
ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ МИКРОМИЦЕТОВ 132

Мещеряков В.В.
РЕДКИЕ ПТИЦЫ МОРДОВИИ И НЕКОТОРЫЕ ПУТИ РЕШЕНИЯ ПРОБЛЕМЫ ИХ СОХРАНЕНИЯ 135

Михайлова Н.В.
ПОСТРОЕНИЕ МАТРИЧНЫХ МОДЕЛЕЙ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ, СГРУППИРОВАННЫХ ПО ВОЗРАСТНЫМ СТАДИЯМ 137

Морозкин А.И.
К ВОПРОСУ ОЦЕНКИ УСТОЙЧИВОСТИ ОТДЕЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ В РАЙОНЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ НИЖНЕКАМСКОГО ПРОМЫШЛЕННОГО КОМПЛЕКСА (СЕВЕРО-ЗАПАД ЗАКАМЬЯ) 139

Микляева Т.В.
ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ СИНЮХИ ГОЛУБОЙ 141

Налимова Н.В.
НАХОДКИ НОВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ЧУВАШСКОЙ РЕСПУБЛИКЕ 143

Новоселов Г.Н.
ПОВЕДЕНИЕ РАДИОНУКЛИДОВ В ЭКОСИСТЕМЕ ВЕРХОВОГО БОЛОТА 145

Перевозчиков А.И.
УЧАСТИЕ СЕВЕРНЫХ КОРОТКОХВОСТЫХ ОВЕЦ В СОЗДАНИИ НОВЫХ ПОРОД И ПОРОДНЫХ ГРУПП ОВЕЦ 147

Петрова И.В., Санников С.Н.
СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ *Pinus sylvestris* L. НА ЕВРАЗИАТСКОЙ ТРАНСЕКТЕ ОТ СКАНДИНАВИИ ДО ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ 149

Петрова И.В., Филиппова Т.В., Санников С.Н.
О ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ И НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ 151

Полевщиков А.В.
ХАРАКТЕРИСТИКА ПОДРОСТА ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗОВАТЕЛЕЙ В ПОЙМЕ РЕКИ БОЛЬШАЯ КОКШАГА 153

Полянская Т.А.
РИТМОЛОГИЧЕСКАЯ ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ЦВЕТЕНИЯ И ПЛОДОНОШЕНИЯ ТАЕЖНЫХ ВИДОВ В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «МАРИЙ ЧОДРА» 154

Попов В.В.
ГЕТЕРОЗИГОТНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ И ГЕННЫЕ ЧАСТОТЫ В ПОПУЛЯЦИИ СОБАК 156

Прищепенкова Н.В., Скочилова Е.А., Пигулевская Т.К.
АДАПТАЦИЯ ПИГМЕНТНОГО АППАРАТА *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. И *Chelidonium majus* L. К УСЛОВИЯМ РАЗНОЙ ОСВЕЩЕННОСТИ 158

Прокопьева Л.В., Пичушкина Е.В.
ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПОЛИЦЕНТРИЧЕСКИХ ОСОБЕЙ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ БРУСНИКИ (*Vaccinium vitis-idaea* L.) 159

Рязанова Л.А.
ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ ФОРМЫ ЛИСТА У КАРАГАНЫ ЖЕЛТОЙ В ЗОНЕ АНТРОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ 161

Сидуков Н.Е.
ЖИВАЯ МАССА И МЯСО-САЛЬНЫЕ КАЧЕСТВА СВИНЕЙ КРУПНОЙ БЕЛОЙ ПОРОДЫ ПРИ ЧИСТОПОРОДНОМ РАЗВЕДЕНИИ И ПРОМЫШЛЕННОМ СКРЕЩИВАНИИ С УЧЕТОМ ГРУПП КРОВИ 163

Сизов И.Е.
АНАЛИЗ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ТРЕХ АЛЬПИЙСКИХ ВЕГЕТАТИВНО-НЕПОДВИЖНЫХ ТРАВЯНИСТЫХ ПОЛИКАРПИКОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА 165

Соловьева Е.В., Баранова А.Н., Воскресенская О.Л.
ПОКАЗАТЕЛИ ВОДНОГО РЕЖИМА И АКТИВНОСТИ КАТАЛАЗЫ У РАЗЛИЧНЫХ ДЕКОРАТИВНЫХ ФОРМ ТУИ ЗАПАДНОЙ 167

Соловьева Н.В.
РИТМИКА ЦВЕТЕНИЯ *Betula pendula* Roth. В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ 169

Сунгатуллов Н.И., Шемсетдинов Э.Ш.
ОСОБЕННОСТИ РОСТА И ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ РЕМОНТНЫХ ТЕЛОК ЧЕРНО-ПЕСТРОЙ ПОРОДЫ РАЗНЫХ ГЕНЕАЛОГИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ 171

Тараканов В.В., Ильичев Ю.Н., Бушков Н.Т.
ДИНАМИКА РОСТА ДЕРЕВЬЕВ РАЗЛИЧНЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ КАТЕГОРИЙ В ПОПУЛЯЦИИ СОСНЫ 173

Тараканов И.Г.
К ИЗУЧЕНИЮ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМОВ ОБЕСПЕЧЕНИЯ ПОЛИВАРИАНТНОСТИ ОНТОГЕНЕЗА ОСОБЕЙ В ПОПУЛЯЦИИ 175

Тушмалова Н.А.
ИНДИВИДУАЛЬНО-ПРИОБРЕТЕННАЯ ПАМЯТЬ КАК ФЕНОМЕН ПОВЕДЕНЧЕСКОЙ АДАПТАЦИИ (ПОПУЛЯЦИОННЫЙ АСПЕКТ) 176

Фролова Л.А.
ИЗМЕНЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ПИТАНИЯ ЛИЧИНОК ПЛОТВЫ С РОСТОМ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ 178

Хлебов В.А.
ПРОДУКТИВНОСТЬ МАТОК КРУПНОЙ БЕЛОЙ ПОРОДЫ СВИНЕЙ РАЗНЫХ ПОКОЛЕНИЙ ПРИ СОЗДАНИИ ЗАКРЫТОЙ ПОПУЛЯЦИИ С УЧЕТОМ ГРУПП КРОВИ 179

Хохлова М.Г.
ОНТОГЕНЕЗ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *Lagotis uralensis* Schischk. НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ 181

Черемушкина В.А.
ОНТОГЕНЕЗ ЛУКА СИЗОГО (*Allium glaucum* Schrad.).....183

Черемушкина В.А.
ОНТОГЕНЕЗ ЛУКА КОСОГО (*Allium obliquum* L.).....186

Шкиль Ф.Н.
ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И БИОТОПИЧЕСКАЯ ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИТАЛЬЯНСКОГО ЩИТНИКА *Graphosoma lineatum* L. (Heteroptera; Pentatomidae) В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕРУССКОЙ ЛЕСОСТЕПИ.....190

РАБОТЫ СТУДЕНТОВ.....192

Бахтина Т.А.
К ИНВЕНТАРИЗАЦИИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ СОТНУРСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ.....192

Богданова Н.Е.
ОСОБЕННОСТЬ СЕМЕННОГО САМОПОДДЕРЖАНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ НА ПОЙМЕННОМ ЛУГУ РЕКИ М. КОКШАГА.....194

Вострикова Т.В.
ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК У БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (*Betula pendula* Roth.).....196

Гаврилов И.А.
НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ И ФОРМИРОВАНИЯ ПЛОДОВ У ЛИП В ИСКУССТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ.....197

Голикова Г.В., Воскресенская А.А.
ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ НИТРАТОВ В РАСТЕНИЯХ ЖЕЛТУШНИКА ЛЕВКОЙНОГО В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЯ.....199

Дорошев С.А.
ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ ДЛЯ ЦЕЛЕЙ БИОМОНИТОРИНГА СОСТОЯНИЯ СРЕДЫ.....200

Иванова Т.В.
ПОЧВЕННЫЙ БАНК СЕМЯН ЛУГОВОГО ФИТОЦЕНОЗА ПРИРУСЛОВОЙ ЧАСТИ ПОЙМЫ РЕКИ МАЛАЯ КОКШАГА 201

Казимов С.В.
ВЛИЯНИЕ ТУРИЗМА И ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НА ПОПУЛЯЦИИ ЗМЕЙ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «МАРИЙ ЧОДРА» 203

Карпова С.С.
ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ У ДЕТЕЙ НА АНТРОПОГЕННОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ В Г.ВОРОНЕЖЕ 205

Кормилицына Е.В.
ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ ХРОНИЧЕСКОГО ОБЛУЧЕНИЯ МАЛЫМИ ДОЗАМИ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ НА ПОПУЛЯЦИИ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (*Betula pendula* L.) 207

Мертвищева И.В.
КАРОТИНОИДНЫЕ ПИГМЕНТЫ И УСТОЙЧИВОСТЬ ПРЕСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ К ЗАГРЯЗНЕНИЮ 208

Михайлов А.В.
ПРОГРАММНЫЕ СРЕДСТВА ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ РАСТЕНИЙ В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ 210

Плюснин С.Н.
ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И ЭЛЕКТРОФОРЕТИЧЕСКИХ СПЕКТРОВ БЕЛКОВ В ПОПУЛЯЦИИ *Stereocaulon paschale* (L.) Hoffm. НА КРАЙНЕМ СЕВЕРЕ 211

Сидоркина Н.А.
ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОДХОД В ЛЕСОВОССТАНОВЛЕНИИ 213

Силкина О.В., Тимошенко Н.В.
ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ СТРЕЛОЛИСТА СТРЕЛОЛИСТНОГО 216

Смородинова В.А.
ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ РАЗНЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ КАТЕГОРИЙ.....218

Тарасова О.Ю.
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕСНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ГОРОДАХ.....220

УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ.....223

СОДЕРЖАНИЕ.....225

ОНТОГЕНЕЗ И ПОПУЛЯЦИЯ

Сборник материалов
III Всероссийского популяционного семинара

Литературный редактор
Смоляр Е.Г.

Компьютерная верстка
Токмакова С.В.

Лицензия ЛР № 020270 от 12 ноября 1996 г.

Тем. план 2001 г. № 110.
Подписано в печать 20.11.2001 г. Формат 60x84/16.
Уч.-изд.л. 9,18. Усл. печ. л. 13,72. Тираж 200. Заказ № 3737.

Оригинал-макет подготовлен к печати в РИО и отпечатан ООП
Марийского государственного университета.
424001, г. Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1