Посвящается
10-летию организации
Академии наук
Республики Татарстан

V ВСЕРОССИЙСКИЙ ПОПУЛЯЦИОННЫЙ СЕМИНАР ПОПУЛЯЦИЯ, СООБЩЕСТВО, ЭВОЛЮЦИЯ

26 – 30 ноября 2001 г.
г. Казань

(ЧАСТЬ 2)

Академия наук Республики Татарстан
Институт экологии природных систем
Казанский государственный университет
Комитет природных ресурсов по Республике Татарстан
Министерства природных ресурсов Российской Федерации

V ВСЕРОССИЙСКИЙ ПОПУЛЯЦИОННЫЙ СЕМИНАР ПОПУЛЯЦИЯ, СООБЩЕСТВО, ЭВОЛЮЦИЯ

26 – 30 ноября 2001 г.
г. Казань

(ЧАСТЬ 2)

Казань
ЗАО «Новое знание»
2002

УДК 574+575
ББК 28.02+28.080
В85

Печатается по решению Президиума
Академии наук Республики Татарстан

Печатается при поддержке фонда НИОКР Республики Татарстан

Редакционная коллегия:
Н.В. Глотов, Л.А. Жукова, М.М. Гимадеев, Р.А. Шагимординов,
А.А. Колесник, А.И. Морозкин, Т.И. Артемьева, С.Н. Калимуллина

Рецензенты:
Доктор биологических наук, зам директора Института биохимии и биофизики
Российской академии наук В.Е. Чернов
Доктор биологических наук Н.Н. Максютова
(Институт биохимии и биофизики Российской академии наук)
Доктор биологических наук Л.Х. Гордон
(Казанский научный центр Российской академии наук)

В85 V Всероссийский популяционный семинар «Популяция,
сообщество, эволюция». 26-30 ноября 2001 г. г. Казань. Часть 2.
- Казань: ЗАО «Новое знание», 2002. – 260 с.

ISBN 5-89347-137-7

V Всероссийский популяционный семинар проводился 26-30 ноября 2001 г. в Казани на базе Института экологии природных систем АН Республики Татарстан.

В этом издании публикуются пленарные доклады.

Сборник материалов V Всероссийского популяционного семинара посвящен проблемам популяционной биологии, экологии, эволюции. Сборник предназначен для биологов и экологов широкого профиля, аспирантов и студентов биологических факультетов университетов и педагогических институтов.

УДК 574+575
ББК 28.02+28.080
В85

ISBN 5-89347-137-7

© Институт экологии природных систем АН Республики Татарстан, 2002
© Глотов Н.В., Жукова Л.А., Гимадеев М.М., Шагимординов Р.А., Колесник А.А.,Морозкин А.И., Артемьева Т.И., Калимуллина С.Н., редакция, 2002
© ЗАО «Новое знание», оформление, 2002

Решение V Всероссийского популяционного семинара

V Всероссийский популяционный семинар, посвященный проблематике «Популяция, сообщество, эволюция», проходил 26-30 декабря 2001 года в г. Казани в Институте экологии природных систем академии наук Республики Татарстан. Семинар проводился при поддержке гранта, выделенного АН РТ. Благодаря этому к началу работы семинара были опубликованы тезисы стендовых сообщений.

В семинаре участвовали 87 студентов, аспирантов, преподавателей, научных сотрудников из 11 городов России, представители 21 организации – университетов, педагогических, научно-исследовательских институтов, заповедников. Было зачитано 15 проблемных докладов, представленных ведущими специалистами Института биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Центра по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Института экологии растений и животных УрО РАН, Московского государственного университета им. В.М. Ломоносова, Казанского государственного университета, Нижегородского государственного университета, Пущинского государственного университета, Марийского государственного университета, Института экологии природных систем АН РТ, Волжско-Камского государственного природного заповедника, Комитета природных ресурсов по Республике Татарстан МПР России.

По сложившейся на Всероссийских популяционных семинарах традиции было проведено специальное мемориальное заседание, посвященное памяти выдающихся казанских биологов М.В. Маркова и В.А. Попова.

В сборнике трудов семинара опубликованы тезисы 113 сообщений, дающих представление о многих направлениях популяционных исследований в России. На заседаниях семинара были обсуждены 57 стендовых сообщений.

На семинаре обсуждались проблемы структуры и динамики популяций растений, грибов, животных, человека; генетики микроорганизмов и грибов; эволюции популяций и сообществ; оценки адаптации и изменений природных биосистем при антропологических воздействиях. Большой интерес вызвал перспективный подход к

характеристике фитогенного поля, развиваемый в Лаборатории биоценологии ИнЭПС АН РТ.

Участники семинара считают практику проведения Всероссийских популяционных семинаров очень эффективной. Ее следует продолжить и проводить семинары в разных городах России в разных вузах и научно-исследовательских институтах, где есть популяционные «точки роста», сочетая опыт и знания признанных исследователей с энергией и активностью молодежи, аспирантов и студентов. Оптимальными формами работы семинара, которые привлекают большее число участников, по-видимому, являются проблемные заказные доклады, доклады о конкретных исследованиях, стендовые сообщения, заочное участие в виде публикации тезисов.

Участники семинара благодарят Академию наук Республики Татарстан, подчеркивая, что лишь при ее поддержке оказались возможными проведение V Всероссийского популяционного семинара и публикация его материалов. Учитывая современные сложности организации научной работы и финансирования исследований, необходимо возможно ранее информировать потенциальных участников семинара о сроках проведения и содержании семинара. С заявками на финансирование семинаров необходимо обращаться в разные источники (министерства, РФФИ, региональные организации и территориальные органы).

Участники семинара выражают благодарность коллективу Института экологии природных систем АН РТ и особенно коллективу Лаборатории биоценологии за внимание, теплый прием и огромную организационную работу.

Участники семинара обращаются к руководству Нижнетагильского педагогического института и к кафедре ботаники института с просьбой взять на себя труд по организации очередного, VI Всероссийского популяционного семинара в любое удобное для Института время во второй половине 2002 года.

Программный комитет

ПАМЯТИ ВЫДАЮЩИХСЯ БИОЛОГОВ КАЗАНСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

ВИКТОР АЛЕКСЕЕВИЧ ПОПОВ - ОСНОВАТЕЛЬ ПЕРВОЙ В СССР КАФЕДРЫ ОХРАНЫ ПРИРОДЫ

Гаранин В.И.
Казанский Государственный Университет
420008, Казань, Кремлевская, 18

В восточном крыле главного корпуса Казанского университета размещается Зоологический музей, биологический факультет и отпочковавшийся от него экологический факультет. Здесь, на первом этаже, у входа в деканат экофака, висит на стене мемориальная доска, посвященная человеку, жизнь которого была связана со всеми этими подразделениями университета в течение полувека. На доске - его барельеф, даты: 1910-1980 и краткая запись: «Здесь в 1970-1980 гг. работал основатель первой в Советском Союзе кафедры охраны природы, заслуженный деятель науки РСФСР и ТАССР, доктор биологических наук, профессор Виктор Алексеевич Попов». Можно добавить, что он в последние 20 лет жизни был признанным главой казанской школы экологов-тетраподологов и направлял экологические исследования в Волжско-Камском крае - территории полутора десятков областей и республик, раскинувшихся от Оки до Урала.

Родился Виктор Алексеевич Попов 15 марта 1910 года в Казани, в большой семье юриста - товарища (заместителя) председателя Казанского окружного суда, действительного статского советника Алексея Захаровича Попова и домашней учительницы Веры Николаевны Поповой (урожденной Стахеевой), десятым ребенком. В возрасте 7 лет он остался без матери, а в 15 - и без отца. Ему рано - с 14 лет - пришлось работать: дворником в жилищных конторах, техническим сотрудником в Марийской энтомологической экспедиции. С 1928 года В.А. Попов стал студентом Казанского института сельского хозяйства и лесоводства, где существовал в это время кабинет (кафедра) биологии лесных птиц и зверей, созданный зав. кафедрой лесной химической технологии А.А. Першаковым. На базе этого кабинета с первого курса начинается участие В.А. в научных

ПОПОВ В.А

исследованиях, причем в широком диапазоне. Он изучает биологию и экологию хищных птиц Раифского лесничества (ныне Раифский участок Волжско-Камского заповедника, с которым более полувека была связана его научная и общественная деятельность), участвует в приписке охотничьих угодий в Татарстане, в охотничьих и комплексных экспедициях в Чувашии, в энтомологической экспедиции «Ураллеса», в экспедиции Волжско-Камской охотничье - промысловой биологической станции. Кроме учебы в Лесном институте В.А. прослушал специальные курсы и участвовал в проведении семинарских занятий по звероводству с группой студентов кафедры зоологии позвоночных университета. По поручению зав. кафедрой проф. М.Е. Макушка, впоследствии ректора Белорусского университета и академика, В.А. Попов подготовил и прочитал в своей группе курс «Охрана природы». Почти через 30 лет он будет читать специальные курсы по фенологии, краеведению и охране природы на географическом, а позднее биолого-почвенном факультетах КГУ. На последнем курсе, в 1930/1931 учебном году, В.А. ассистировал на занятиях с первым курсом охотоведов, проводимых А.А. Першаковым, после введения этой специализации в КГУ. К этому времени у него был и практический опыт, кроме работ по приписке охотничьих угодий: работал в Охотсоюзе, был сверхштатным сотрудником Волжско-Камской биостанции. Из общественных дел можно отметить работу в профсоюзной организации (а в 1960-х гг. он был членом пленума Татпрофсовета), старостой учебной группы. С последним связан один эпизод, о котором вспоминал В.А. В 1928 году в Казань приезжал В.В.Маяковский, одно из выступлений которого состоялось в Доме Красной Армии (б. Дворянском собрании). Билеты трудно было достать, и группа студентов Лесного института ждала Маяковского у входа. Когда он появился, староста группы объяснил, что студенты хотят его послушать, но не могут войти. В.В. Маяковский, выслушав студентов, сказал контролерам: «Пропустите этих охламонов!», что и было выполнено. Старостой группы, как уже понятно, был В.А. Попов.

По окончании института В.А. подает заявление о приеме в аспирантуру при кафедре зоологии позвоночных. Его аспирантское дело хранится в Музее истории КГУ. В этих документах интересны две резолюции. Первая (красным карандашом): «выдвиженец Першакова.

20.IX.31», (очевидно, имя Першакова имело определенный вес). Вторая: «За превыш. %% служ. (за превышение процента служащих) отказать».

По этой причине В.А.Попов в 1931-1932 гг. работает охотинспектором, с 1932 г. становится штатным сотрудником Волжско-Камской зональной охотничье-промысловой биологической станции, сначала младшим, а с 1933 г. старшим. В следующем, 1934 году в «Работах» этой станции выходит его первая печатная работа, совместно с И.С.Башкировым, «Материалы по биологии ежа». Позднее, через четверть века, эти материалы будут использованы в монографии «Млекопитающие Волжско-Камского края» (1960). Надо отметить, что в 1932-1933 гг. были еще работы - об охотничьем хозяйстве Горьковского края (с Д.И.Асписовым) и о промысле водоплавающих в Башкирии, но они остались в рукописях.

К этому времени относится важное событие в личной жизни В.А.Попова: он женился на Татьяне Мстиславне Кулаевой, дочери врача, и вошел в новую семью. Мстислав Александрович и Нина Анатольевна Кулаевы жили на ул. Поперечно-Лядской (ныне Маяковского), почти против Школьного переулка, где жил будущий академик А.Е.Арбузов, организатор Казанского филиала Академии наук СССР, с которым В.А. довелось работать более 20 лет, в том числе и в области охраны природы.

Теща, Нина Анатольевна, заменила В.А. рано потерянную мать. Она «вела дом», и любой гость (а гости у них были часто), будь то столичный профессор или начинающий студент, встречал самое благожелательное отношение. Мухамедхан Саиб-Гиреевич Кулаев (в крещении Мстислав Александрович), башкирин по национальности, в 1896-1902 гг. был студентом медицинского факультета Казанского университета, получал стипендию Оренбургского башкирского общества (т.е. именную). По окончании университета был военным врачом, затем, демобилизовавшись, стал практикующим врачом в Казани, причем в те времена успешно лечил больных туберкулезом. После Октябрьской революции М.А.Кулаев стоял у истоков образования Башкирской республики, был председателем правительства и вместе с другими руководителями был на приеме у В.И.Ленина в Москве. В отличие от других организаторов БАССР, позднее эмигрировавших или репрессированных, Мстислав Александрович уцелел и дожил до преклонного возраста.

В.А.Попов, работая на Волжско-Камской биостанции, изучал охотничье-промысловых животных (лысуха, утиные, горностай, лисица), а с 1934 г. он участвует в работах по акклиматизации в Татарстане американской норки, завершив эти работы кандидатской диссертацией «Опыт акклиматизации американских норок (Lutreola vison (B.)) в Татарии», которая была защищена в 1939 году и опубликована в 1941 и 1949 гг. Развиваются три основных направления научной деятельности Виктора Алексеевича - охота, фауна и охрана природы, слившиеся в единое целое. С 1942 г. он был научным руководителем Волжско-Камской биостанции, а во время Великой Отечественной войны 1941-1945 гг. участвовал в работе комиссии по мобилизации пищевых и кормовых ресурсов при Биологическом отделении АН СССР.

После создания Казанского филиала АН СССР (председателем Президиума которого стал академик А.Е.Арбузов) В.А.Попов был приглашен организатором Биологического института КФАН СССР и его первым директором проф. Н.А.Ливановым возглавить группу по изучению тетрапод, позднее группа стала лабораторией. С 1946 года начинаются регулярные исследования по единой методике в Раифском лесу (Зеленодольский р-н РТ), с 1951 г. в Саралинском лесу (Лаишевский р-н РТ); оба они в 1960 г. стали участками Волжско-Камского заповедника. В исследованиях, кроме небольшого коллектива сотрудников, из которых первыми были Н.П.Воронов, Т.М.Кулаева и Ю.К.Попов, позднее защитившие кандидатские диссертации, существенное участие принимали студенты биолого-почвенного факультета КГУ. Часть из них стали аспирантами и сотрудниками лаборатории зоологии, оформившейся с 1955 года. В.А.Попов еще в 1946 г. получил ученое звание доцента, в 1949 г. - старшего научного сотрудника, а после защиты докторской диссертации (1964 г.) в 1967 г. был утвержден в ученом звании профессора.

Научными исследованиями студентов В.А.Попов начал руководить еще до войны. В этом он последовал примеру своего «учителя, старшего товарища и друга», как он назвал А.А.Першакова, умершего в 1942 году при чтении лекции студентам. В 1941 г. в сборнике студенческих работ КГУ опубликовано 2 работы (А.А.Троицкой и Е.И.Ивановой и Р.Т.Ляпина), выполненных в Раифском лесу в 1939 г. Уже в 1947 г. студенты биофака говорили мне, что здесь можно всерьез научиться у

двоих - проф. М.В.Маркова и доц. В.А.Попова. В первом послевоенном десятилетии, когда было много трудностей и материального порядка, студенты вели основную «черновую» работу на Раифском стационаре, разумеется, под контролем сотрудников, передавая свой опыт и темы «из рук в руки» от старших курсов младшим. Это была хорошая школа и работы по специальности и, что не менее важно, опыт полевой работы в коллективе, на стационарах и в экспедициях. Можно назвать многих, кто прошел эту школу в те, уже далекие, годы. Упомяну некоторых: из выпускников 1940-х гг. - Р.А.Зацепина; фронтовики Г.П.Приезжев и А.В.Попов (1950 год выпуска), Л.Х.Садекова (1951 г.), И.В.Назарова (1953 г.), И.Б.Абрахина, М.В.Тихвинская, В.А.Бойко (1955 г.), П.К.Горшков (1958 г.) и др.

Тематика лаборатории охватывала широкий круг вопросов, связанных с изучением фауны Волжско-Камского края. Первая тема проявилась рядом работ и завершилась коллективной монографией (1954), посвященной фауне ныне затопленной водохранилищами поймы Волги и Камы. Тема получила развитие в последующие десятилетия в изучении уже влияния водохранилищ на фауну и растительность прилегающих территорий. Следующая тема - изучение млекопитающих - завершилась монографией В.А.Попова «Млекопитающие Волжско-Камского края» (1960). С 1956 года лаборатория занялась изучением птиц. Впервые во главу угла была поставлена задача не прикладного характера, что проявлялось как при изучении фауны поймы, так и млекопитающих, а изучение собственно фауны. Все сотрудники лаборатории стали орнитологами; был приглашен и орнитолог ленинградской школы - Б.В.Некрасов. Усилились проводимые по единой методике наблюдения на стационарах, проводились Западная, Северная, Восточная и другие экспедиции по краю. К этим масштабным работам были привлечены орнитологи края - от Горького до Оренбурга. Было непросто из ученых и студентов университетов и институтов разного профиля, научных учреждений от академических до заповедников создать единый коллектив, работающий по одному, совместно выработанному плану. Такой коллектив был создан. И здесь надо отдать должное дипломатическим способностям В.А.Попова. Особо надо отметить умение, перешедшее, видимо, от А.А.Першакова, привлекать к работе над темой, убеждая

вначале, помогая, если надо, потом, но не подменяя, а приучая к самостоятельной работе. Не легче было убеждать и коллег - известных орнитологов. Итогом были пятилетние исследования и еще десятилетие «добора» материалов и работы над монографией «Птицы Волжско-Камского края», вышедшей в двух частях в Москве в 1977-1978 гг. Позднее вышла работа «Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края» (1983). Мечта В.А. о написании фауны позвоночных края была выполнена (кроме второй части «Млекопитающих»). На этом фаунистическая тематика лаборатории была закончена (что не означало полного прекращения изучения фауны).

На очередь встали более актуальные вопросы, связанные с экологией - теоретической основой охраны природы, и лаборатория стала переходить на экологическую тематику, тесно связанную с практикой, что тогда еще открывалось немногим, особенно в административных кругах. Широкий, биоценологический подход к исследованиям всегда отличал В.А. (как и его учителя А.А.Першакова) и воспринимался их учениками и сотрудниками. В лаборатории появляются паразитологи (аспиранты Л.Х.Садекова, выпускница КГУ, В.И.Борисова из Горьковского университета, М.И.Смирнова из Марийского пединститута), ботаник (выпускница КГУ) И.Д.Жукова (Голубева), скоро «зоологизировавшаяся»), палеозоолог (А.Г.Петренко, ныне доктор наук). Большое внимание уделяется прибрежным экосистемам. Один из прикладных вопросов перешел в комплексное изучение водоемов. Так возникли «озерные» экспедиции, занявшие 5 лет и позволившие исследовать более 2000 водоемов республики. В эти годы, с осени 1963 г. до осени 1970 г., Биологический институт был выведен из Казанского филиала Академии наук и находился в составе Казанского университета. Усилилось участие в научных исследованиях студентов, особенно гидробиологов и ботаников.

Своеобразным итогом фаунистических исследований лаборатории зоологии стала защита В.А.Поповым диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук по совокупности работ на тему: «Наземные позвоночные животные Волжско-Камского края (История формирования фауны, современное состояние, перспективы развития и использования)», состоявшаяся в МГУ в апреле 1964 г. Официальными оппонентами были виднейшие зоологи А.Н.Формозов, В.Г.Гептнер,

Н.К.Верещагин, которые дали весьма благоприятные отзывы о работе. А.Н.Формозов отметил, в частности, «оригинальность, ценность и большое научное значение огромного труда Виктора Алексеевича легко усматривается даже при ознакомлении с одним только текстом его доклада». В.Г.Гептнер, считая, что В.А.Попов «является достойным преемником» основоположников нашей экологии и зоогеографии Э.А.Эверсманна и М.Н.Богданова, отмечает: «Он сделал уже не меньше, чем они, и обещает сделать еще больше». Н.К.Верещагин подчеркнул: «Современные кадры зоологов в пределах Волжско-Камского края в значительной мере подготовлены усилиями В.А.Попова...». Так же высоко оценили деятельность В.А.Попова в других 29 отзывах известные зоологи страны - от Ленинграда до Владивостока.

Как уже упоминалось, с 1959 г. В.А.Попов читает лекции по спецкурсу «Фенология и краеведение», связанному и с охраной природы, на географическом факультете, а позднее - курс «Охраны природы» на биолого-почвенном факультете КГУ. С послевоенных лет он был членом Совета и затем Президиума Татарской республиканской организации Всероссийского общества охраны природы. В 1950-е гг. При Президиуме Казанского филиала АН СССР существовала Комиссия по охране природы, председателем которой был акад. А.Е.Арбузов, а его заместителем - В.А.Попов. Эти общественные организации и научные учреждения Казани добились создания в 1960 г. Волжско-Камского государственного заповедника с двумя участками - в Раифском лесу и в устье Камы. Заповедник был сохранен в период второй волны ликвидации заповедников в 1961 г. Роль В.А.Попова в этих делах трудно переоценить.

Надо отметить еще удивительную «контактность» В.А., умение находить общий язык с рыбаком и охотником, профессором и студентом, чиновником и партийным работником, соотечественником и иностранцем. Он мог доступно раскрыть научную проблему или отдельный вопрос: недаром он часто и до конца жизни выступал с лекциями в различных аудиториях - от средних школ до военных училищ, организовал специальные передачи о природе («Природа и человек») на телевидении Татарстана и сам провел более 100 передач, привлекая к ним специалистов от приезжавших в Казань крупных ученых до студентов из дружин охраны природы. Умел В.А.Попов довести важность того или иного дела до

представителей власти, в том числе и в Москве. Под его влиянием экологизировалось тогдашнее руководство Республики Татарстан, в том числе председатель Президиума Верховного Совета С.Г.Батыев, первый секретарь обкома КПСС Ф.А.Табеев. Началось это с 1962 года, когда на сессии Верховного Совета ТАССР впервые обсуждался доклад С.Г.Батыева о задачах в области охраны природы и было принято соответствующее постановление. Именно тогда «лед тронулся». Еще через 10 лет, в 1972 году, уже по представлению кафедры охраны природы КГУ, были утверждены первые 14 памятников природы Татарстана.

Во второй половине XX века ощущается нехватка специалистов-экологов широкого профиля, которых в нашей стране нигде не готовили, а важные хозяйственные вопросы решались односторонне, без учета состояния природных комплексов и прогнозирования их изменений. Такой подход, особенно проявившийся в период лысенковщины, когда в ходу был неверно понятый тезис «не ждать милостей от природы, а взять их у нее», уже тогда, треть века назад, вызывал опасения, которые оправдались в конце XX века, при появлении элементов неолысенковщины. В.А.Попов выступил с предложением создать на биофаке КГУ межкафедральную специализацию по биоценологии и охране природы. Предложение было поддержано ректором профессором М.Т.Нужиным, но в министерстве решили по-другому. 1 августа 1969 года вышло решение организовать в Казанском университете не специализацию, а кафедру охраны природы, произведя первый набор студентов с 1969/1970 учебного года, когда прием в университет уже шел. В январе 1970 г. В.А.Попов был назначен заведующим этой кафедрой по совместительству и на общественных началах. Он едет в Москву для обсуждения учебных планов по новой специализации. Осенью на кафедру набирается следующая группа, с апреля-сентября начинается формирование штата кафедры. Составляются учебные планы, программы специальных и общих курсов; пример взять не с кого, поскольку такая кафедра в Советском Союзе первая. В ноябре того же года Биологический институт возвращается в состав филиала Академии наук, а В.А.Попов остается заведующим лабораторией зоологии, но уже вне университета. В декабре на кафедру охраны природы переводится из Казанского пединститута доцентом, а вскоре становится профессором крупный лесной ботаник Вассиан Сергеевич Порфирьев, который

развивает ботаническое направление. С 1973 г. В.А.Попов переходит полностью на кафедру охраны природы, которой руководит оставшиеся 7 лет. Он развивает настолько активную научную, учебную и общественную деятельность, что в голову приходит сравнение с бегуном на длинной дистанции, к которому приходит «второе дыхание». Он ведет на кафедре основные и специальные курсы, руководит курсовыми и дипломными работами студентов, подготовкой аспирантов, читает лекции на других факультетах, оппонирует на защитах диссертаций, пишет отзывы на диссертации, читает лекции по охране природы и экологии в других организациях, выступает на конференциях, включая всесоюзные и международные, участвует в работе проблемных советов, состоит членом всесоюзных комитетов: зоогеографического, териологического, орнитологического, герпетологического (при его создании) и др. В 1962-1977 гг. он побывал 13 раз в зарубежных поездках в 11 странах Европы (Польша, Венгрия, Болгария, Финляндия, Швеция, Франция), Азии (Индия), Африки (Кения, Уганда), Америки (Канада, США), до 30 раз в Москве, 10 раз в Ленинграде, в 7 столицах союзных республик и многих областных центрах от Львова до Томска. В те же годы он выезжал на стационары, участвовал в экспедициях, хотя бы частично, сам продолжал заниматься научными исследованиями. Достаточно сказать, что из 150 печатных работ, принадлежащих В.А., 60 опубликованы в 1970-1979 гг., из них 7 в международных изданиях, под его редакцией вышло 2 монографии (3 книги), в одной из них его перу принадлежит 13 статей; 6 работ вышли посмертно в 1980-1988 гг.

Виктор Алексеевич Попов умер 20 сентября 1980 года, отметив в марте этого года свое 70-летие. Умер скоропостижно, на своем рабочем месте, как и его учитель. На лекции почувствовал себя плохо: у него было больное сердце. Извинился, отпустил студентов. Пришел в свой кабинет, сел в кресло, принял лекарство, попросил воды. Когда сотрудник пришел из соседней комнаты со стаканом воды, пришлось вызывать «скорую помощь». Но было уже поздно. Ректор профессор А.И.Коновалов сказал на похоронах: «Его жизнь оборвалась как туго натянутая струна».

В 1954 г. В.А.Попов награжден орденом «Знак Почета», в 1970 г. он получил медаль «За доблестный труд В ознаменование 100-летия со дня рождения Владимира Ильича Ленина»; в последующем, когда были

отмечены правительственными наградами видные деятели страны в области охраны природы, В.А. получает орден Трудового Красного Знамени, а в 175-летний юбилей КГУ - Почетную грамоту Президиума Верховного Совета Российской Федерации. Он был Почетным членом Всероссийского общества охраны природы.

В Казанском университете ежегодно проводятся Чтения памяти проф. В.А.Попова, издано 2 сборника материалов «Чтений». Память о нем осталась в его книгах и статьях, актуальных и сейчас, в организованных при его участии Волжско-Камском заповеднике, первой в СССР кафедре охраны природы в КГУ и возникшем на базе этой кафедры экологическом факультете - тоже первом, в государственном органе РТ по охране природы, о котором он мечтал, - Министерстве экологии и природных ресурсов. Но главная память об ученом и человеке - его ученики - першаковцы второго и следующего поколений, - работающие в разных концах великой страны и продолжающие его дело, важнее которого нет ничего, - охрана природы, сохранение биосферы, т.е. жизни на Земле.

МИХАИЛ ВАСИЛЬЕВИЧ МАРКОВ

Туганаев В.В.
Удмуртский государственный университет
426034, Ижевск, ул. Университетская, 1

Жизнь Михаила Васильевича пришлась на самый сложный период истории нашего Отечества. Родился он в период, когда российские социал-демократы, пока еще не во главе с В.И. Лениным, сделали первый шаг своего становления. Гимназистские годы совпали с годом ленинской революции и кровавой бойни между белыми и красными, со временем - безжалостного уничтожения царской семьи и всех так называемых эксплуататоров. Михаил Васильевич оказался в омуте политических и военных событий, и его интеллигентный род, конечно же, не мог быть на стороне тех, кто в духе разинско-пугачевских времен рвался к власти. Но со временем буря улеглась, и Михаилу Васильевичу удалось найти место в жизни. Блестящая школа, пройденная в гимназии, еще не уничтоженные и идеологически не подавленные учителя дали ему исключительно хорошие по тем временам знания. Со временем он становится одним из ведущих геоботаников страны. Но в эти же годы ботаническая наука становится ареной ожесточенной идеологической борьбы. Господствующим мировоззрением становится упрощенный ламаркизм, замаскированный дарвинизмом. Позже это направление получило название лысенкоизм. Сколько биологов пострадало в это время! Это не только Вавилов, Жебрак, Карпеченко, Сабинин, их единомышленники и сторонники, но и вся прогрессивная часть биологов. Трудно пришлось таким принципиальным людям, как Михаил Васильевич, и он всеми силами старался уходить от открытой конфронтации, занимаясь проблемами взаимоотношения леса и степи в пределах Закамья Татарии. Но совсем уйти от горячих дискуссий было невозможно, и в работах М.В. Маркова мы находим то осторожное несогласие с догматизмом Лысенко и его приверженцев, то проскальзывает голословная поддержка некоторых утверждений «дарвинистов». Последнее было лишь формой своеобразной самозащиты, в отличие от многих биологов-марксистов того времени Михаил Васильевич сохранил себя как подлинный ученый и его совесть осталась незапятнанной. И вступление его в партию, я полагаю, было вынужденной

МАРКОВ М.В

мерой. В сорок лет, когда позади были ужасы ленинской революции и гражданской войны, продразверстка, неоднократный голод, борьба с религией, уничтожение кулаков и прочих «врагов народа», он, конечно, отлично понимал, где правда, где ложь, и вряд ли верил в победу коммунизма, но, тем не менее, стал коммунистом. Иной путь не позволил бы ему заниматься наукой.

Смерть унесла М.В. Маркова из жизни неожиданно. Отечественная наука потеряла одного из квалифицированных специалистов, большого труженика, интересного мыслителя, честного ученого. Если бы меня спросили, какая черта Михаила Васильевича была наиболее характерной, я бы ответил: порядочность. Он мог спорить, не соглашаться, мог, в конце концов, промолчать, но никогда ничего не делал за спиной, никогда не фальшивил в науке, упорным трудом добывал научные факты, поэтому каждому в его работах сведению, каждому факту следует верить. В жизни он был скромным, порой до чрезвычайной степени, человеком. Уже в пожилом возрасте, в семьдесят лет, мужественно переносил экспедиционные невзгоды, и всегда рядом с ним была его замечательная супруга Серафима Александровна.

Со временем, когда из жизни ушел юбиляр, прошло двадцать лет и многое в науке устоялось, имена одних стали достоянием лишь узкого круга коллег, значимость других возрастает от года к году. М.В.Марков, вне всякого сомнения, относится к числу последних и входит в плеяду крупнейших ботаников уходящего столетия. Своими исследованиями Михаил Васильевич внес заметную лепту в изучение флоры и растительности Востока Европейской России, развил идеи основоположников Казанской геоботанической школы, основал и возглавил новые направления в геоботанике. как прекрасный педагог воспитал большое число ботаников, которые успешно продолжают традиции Казанской геоботанической школы в разных уголках России и стран СНГ.

Коллег и просто собеседников в Михаиле Васильевиче привлекали исключительная эрудиция, умение просто, доступно, а главное убедительно излагать свои идеи. Эти черты личности будущего ученого сформировались во многом благодаря родителям, их отношению к детям и принципам воспитания, которых придерживались в семье Марковых.

Родители всегда мечтали дать детям хорошее образование, и когда подошло время осуществить эту мечту, отец Михаила Васильевича, Василий Алексеевич Марков, принял решение перевезти семью в Казань - город, уже в то время славившийся своим университетом и другими учебными заведениями. Дело в том, что в Царицыне (ныне Волгоград), где жила семья и где 27 ноября 1900 года родился Михаил Васильевич, возможности дать детям основательное образование не было. Будучи ребенком от природы талантливым и любознательным, Михаил Васильевич успешно прошел гимназический курс и окончил гимназию с золотой медалью. Ему не составило особого труда поступить одновременно в Казанский университет (естественное отделение физико-математического факультета) и Казанский институт сельского хозяйства и лесоводства. Кстати, его будущий научный руководитель А.Я. Гордягин вел занятия как в том, так и в другом вузе, и для творческого контакта учителя и ученика имелись самые благоприятные условия. Учитель был рад тому, что его ученик обладал выдающейся работоспособностью и в годы учебы «достиг таких результатов, какие обыкновенно не достигаются студентами при прохождении ими курса» (из характеристики, данной А.Я. Гордягиным). Студент Марков был постоянным участником ботанических экспедиций, организуемых А.Я. Гордягиным, проявлял скрупулезность в освоении методики геоботанических исследований. Круг ботанических интересов у него был достаточно широк - от экологии и биологии отдельных видов до фитоценологии лугов, лесов и посевов сельскохозяйственных культур. Бытует точка зрения, что все, что закладывается в сознание и подсознание в годы юности и становления личности, является своеобразной программой деятельности до глубокой старости. Применительно к Михаилу Васильевичу этот тезис полностью оправдал себя: до конца жизни он сохранил и широту научных интересов, и скрупулезность в сборе и объяснении научных фактов, и верность объектам исследования.

В сентябре-октябре 1924 года Михаил Васильевич получает дипломы об окончании Казанского университета и института сельского хозяйства и лесоводства. Трудовая биография ученого начинается с должности научного сотрудника кафедры ботаники КГУ. На первом этапе его творческой деятельности огромную роль в выборе направления

исследований играли рекомендации А.Я. Гордягина. Научную карьеру в ранге сотрудника университета он начинает с исследований растительного покрова Чистопольского кантона Татарии (кантонами в то время называли районы). Выбор территории и объекта исследований был продиктован, по-видимому, стремлением глубже понять состояние современной местной растительности и, что самое главное - вскрыть факторы ее остепнения. В отечественной геоботанической науке тех лет шла дискуссия о «борьбе» леса и степи, поэтому неудивителен интерес, который проявил Михаил Васильевич к степным и лесным сообществам. В отличие от своего коллеги С.И. Коржинского, А.Я. Гордягин закономерности многовековой динамики растительности и флоры связывал с влиянием хозяйственного воздействия человека, и М.В. Маркову следовало собрать необходимый фактический материал, подтверждающий эту идею. То, что молодой ученый справится с задачей, учитель не сомневался, поскольку Михаил Васильевич не только имел основательную теоретическую подготовку, но и был хорошим знатоком флоры, владел методикой фитоценотических и экологических исследований. В ходе обследования Чистопольского кантона проведены сборы растений на склонах южной экспозиции, собран богатый материал по степной травянистой и древесно-кустарниковой растительности. По материалам исследований был написан ряд статей, а в 1926 году сделан доклад на II Всесоюзном съезде ботаников на тему «Некоторые данные о лесах Чистопольского кантона Татарской республики». В этом же году Михаил Васильевич стал аспирантом и одновременно, по совместительству, ассистентом в Казанском сельскохозяйственном институте. Научная, педагогическая, а впоследствии и общественная работа стали для него нормой жизни: с 1928 по 1947 год Михаил Васильевич заведовал кафедрой ботаники сельскохозяйственного института, одновременно работал и на кафедре ботаники КГУ; с 1945 по 1974 год он - заведующий кафедрой ботаники КГУ; девять лет был в университете проректором по учебной работе; одиннадцать лет - бессменный декан биолого-почвенного факультета; с 1948 года возглавлял общество естествоиспытателей при Казанском университете, а позднее до 1974 года был председателем Казанского отделения Всесоюзного ботанического общества; с 1974 по 1981 год - профессор-консультант кафедры ботаники КГУ.

М.В. Марков был любознателен и честолюбив. Быть вторым в своей среде он не мог и использовал любую возможность для совершенствования своих знаний и умений. В то время страна предоставляла широкие возможности для учебы, и Михаил Васильевич неоднократно выезжал в командировки в Ленинград для изучения специальной литературы и освоения новейшей методики геоботанических исследований, работал в Гербарии Ботанического института. В одну из творческих командировок он осваивает методику споро-пыльцевого анализа и близко сходится с научным руководителем лаборатории болотоведения Ленинградской лесотехнической академии, будущим известным академиком В.Н.Сукачевым. С тех пор Михаил Васильевич не теряет связи с этим маститым ученым. В лаборатории болотоведения в Ботаническом институте Академии наук СССР под руководством Л.И. Савич он осваивал методику определения мхов. Командировки в Ленинград проходили в зимние месяцы, а летом он продолжал геоботаническое изучение закамских кантонов. Отряд под началом Михаила Васильевича обследует Бугульминский, Мензелинский и Челнинский кантоны. Результатом исследований явились богатейшие материалы, позволившие охарактеризовать практически все типы растительности (кроме сообществ водной и прибрежно-водной растительности). По материалам исследований он делает в 1928 году доклад на III Всесоюзном ботаническом съезде и тем самым заявляет о себе как о сложившемся и перспективном ботанике. Статья «Сорно-полевая растительность Закамья Татарской АССР» была первой из серии обобщающих геоботанических работ, но она сохранилась лишь в виде рукописи, только небольшая ее часть была включена в книгу «Борьба с сорной растительностью как мера борьбы с засухой». Геоботанический обзор широколиственных лесов Закамья Михаил Васильевич подготовил в форме кандидатской диссертации, которую успешно защитил в 1937 году в Ленинграде, а обзор хвойных лесов был напечатан в «Ученых записках КГУ». С 1932 года исследования на кафедре ботаники КГУ получили более прикладное направление. В течение короткого времени, за два года, была проведена инвентаризация лугов Татарской АССР и составлена карта сенокосов и пастбищ в масштабе четыре версты в дюйме. Но лишь в 1946 году ему удалось свести воедино результаты многолетних исследований

лугов в виде объемной работы под названием «Луга ТАССР (сенокосы и пастбища)».

В мае 1939 года Михаил Васильевич блестяще защищает докторскую диссертацию. Интересно отметить, что Михаил Васильевич почти одновременно получает степень доктора наук как по утверждению ВАКом, так и без защиты за совокупность работ. В 1940 году его утвердили в звании профессора по кафедре ботаники КГУ.

В военное время еще более усиливается прикладной аспект в работе ученых. Михаил Васильевич участвует в экспедиции, организованной Главным Ботаническим садом. Результатом этих исследований стала объемная статья «Шиповник в пойме р. Волги». Кроме того, в годы войны им были написаны статьи о дикорастущих лекарственных и сорных растениях Татарии.

В 1944 году Михаил Васильевич формирует новую учебно-научную структуру - кафедру геоботаники и создает работоспособный коллектив единомышленников. Именно в это время были определены задачи и принципы, которыми следует руководствоваться в исследованиях: глубокая разработка всех положений геоботаники; тщательное изучение причин, определяющих структуру и состав растительного сообщества; изучение отношений растений друг с другом; методику исследований увязывать с постановкой целей и задач; исследовательская работа должна иметь тесную связь с практикой.

В 1944-48 годах развертываются работы по изучению флоры и растительности пойм рек Волги и Камы в пределах ТАССР. Тема исследований была предложена производственниками в связи с начинавшимся строительством Куйбышевской ГЭС и созданием Куйбышевского водохранилища. Возникла насущная необходимость прогноза изменения растительного покрова в новых условиях. Михаил Васильевич с сотрудниками активно включился в эту работу. Три года продолжались интенсивные исследования, и обработка материалов потребовала много времени. Наконец, в 1955 году появилась коллективная монография «Флора и растительность поймы рек Волги и Камы в пределах ТАССР». В научных кругах этот двухтомный труд получил самую высокую оценку. Рецензент С.А. Никитин отметил, что в отечественной науке еще не было столь обстоятельного труда по пойменной флоре и

растительности. Задачи, поставленные Михаилом Васильевичем перед коллективом исследователей, были выполнены.

После издания коллективной монографии Михаил Васильевич поставил перед кафедрой новую задачу: исследовать влияние подтопления на луговые травы, деревья и кустарники. После завершению работ по изучению растительного покрова пойм и влияния отдельных (ведущих) факторов на луговую и древесно-кустарниковую растительность кафедра ботаники включилась в разработку проблемы «Взаимоотношения растений в растительном сообществе».

В феврале 1962 года в Казани, в университете, по инициативе М.В. Маркова была проведена Всесоюзная конференция по вопросам экспериментальной геоботаники. Конференция приняла программу, в которой указано, что все основные проблемы, подлежащие разработке с помощью эксперимента и других точных методов исследования, должны объединяться вокруг ведущей теоретической проблемы геоботаники - проблемы взаимоотношений между организмами в растительном сообществе.

Излюбленным объектом исследований Михаила Васильевича, особенно в последний период творчества, были агрофитоценозы. Он является одним из основоположников нового направления в геоботанике - агрофитоценологии. Еще в 1924-33 годах он изучал посевы закамских районов ТАССР геоботаническими методами. В 1942 году в статье «Борьба за существование между растениями и урожай» он также рассматривает посевы как фитоценозы. Агрофитоценологию он включает в крупный раздел геоботаники, именуемый им и другими исследователями культурфитоценологией.

В апреле 1967 года по инициативе М.В. Маркова в Казанском университете созывается Первое межвузовское совещание по вопросам агрофитоценологии. Совещание показало, как быстро расширяется география и программа исследований полевых сообществ в нашей стране. В 1969 году был выпущен сборник с материалами совещания, где Михаил Васильевич поместил несколько своих работ.

С этого времени межвузовские совещания по вопросам агрофитоценологии проходили достаточно регулярно, и Михаил

Васильевич неизменно принимал в них участие, входя в состав оргкомитетов, выступая с проблемными докладами.

Михаил Васильевич был не только прекрасным руководителем и организатором всех экспедиционных, полевых и лабораторных исследований, но всегда сам принимал в них непосредственное и деятельное участие. Это имело большое воспитательное значение и помогло создать дружный коллектив ученых-геоботаников. Своей энергией, энтузиазмом и исключительной преданностью любимому делу он увлекал учеников и коллег. Михаил Васильевич всегда очень бережно относился к идеям и трудам своих предшественников и старался привить это ученикам, свято храня и развивая традиции казанской ботанической школы, заложенные Коржинским, Крыловым и Гордягиным. Доказательством этого является одна из его последних работ «Ботаника в Казанском университете за 175 лет», вышедшая в свет в 1980 году.

Дополнительная литература о М.В. Маркове

А.С. Казанцева, В.В. Туганаев «Михаил Васильевич Марков (к 70-летию со дня рождения)» // «Ботанический журнал», т. 57, № 5, 1972. С. 565-568. - В.В. Туганаев. Имя с возрастающей значимостью во времени // В кн. «М.В. Марков. Избранные труды». Казань, 2000. С. 5-9. - В.В. Туганаев. Фигура, укрупненная временем // Казань, № 10, 2000. С. 38-40. - М.В. Марков. Список опубликованных трудов // В кн. «М.В. Марков. Избранные труды». Казань, 2000.

ПЛЕНАРНЫЕ ДОКЛАДЫ

АДАПТИВНЫЙ МУТАГЕНЕЗ

Барабанщиков Б.И.
Казанский государственный университет, кафедра генетики,
420008, Казань, Кремлевская, 18

Мутации в большинстве своем возникают случайным образом и носят ненаправленный характер. В последние годы было обнаружено, что у микроорганизмов в некоторых случаях мутации появляются только в селективных условиях, т.е. носят неслучайный характер. Подобные мутации получили не совсем удачное название "адаптивных". Обсуждаются возможные механизмы адаптивного мутагенеза.

Один из постулатов синтетической теории эволюции утверждает, что материалом для эволюции служат дискретные зменения наследственности - мутации, и что мутационная
изменчивость носит случайный характер (Воронцов, 1999). Это означает, что наследственные изменения, имеющие адаптивный характер, возникают случайным образом, вне зависимости от селективных факторов среды, т.е. мутации носят преадаптивный характер. Это положение убедительным образом было доказано при анализе генетической структуры природных популяций (Четвериков, 1926), показавшем, что популяции буквально насыщены большим числом самых разнообразных рецессивных мутаций, находящихся в гетерозиготном состоянии. Этот пул рецессивных мутаций служит "мобилизационным резервом" для эволюции популяций (Гершензон, 1983).

Среди микробиологов, однако, долгое время бытовало мнение, что микроорганизмы приспосабливаются к различным факторам внешней среды только в результате прямого контакта с ними. Об этом, на первый взгляд, свидетельствовала быстрая приспособляемость
бактерий к меняющимся условиям среды. Наличие у бактерий индуцибельных ферментов рассматривалось одними авторами как доказательство прямого приспособления, другие же пытались объяснить индукцию ферментов через отбор клеток, способных синтезировать эти ферменты (Поллок, 1956). Вопрос о том, возникают ли такие клетки только

в ответ на действие селективного агента или же мутации у бактерий, также как и мутации у высших организмов, носят преадаптивный характер долгое время оставался нерешенным.

Разработка "флуктуационного теста" (Luria, Delbruck, 1943) позволила доказать, что мутации E. coli, устойчивые к фагу T1, возникают до контакта бактериальных клеток с фагом, т.е. носят преадаптивный характер. Суть эксперимента сводилась к тому, что подсчитывалось число клеток, устойчивых к фагу, в серии независимых культур, содержащих одинаковый объем питательного бульона и, следовательно, приблизительно одинаковое число клеток. Оказалось, что число устойчивых к фагу клеток в разных культурах сильно колеблется. Такие резкие отклонения от среднего арифметического были названы флуктуациями, а распределение такого типа - jackpot распределением. Если бы мутации устойчивости возникали только после контакта с фагом, их число было бы приблизительно одинаковым в разных культурах, а их распределение носило бы характер пуассоновского. Позднее преадаптивный характер возникновения мутаций устойчивости к фагу или антибиотикам был подтвержден с помощью метода "перераспределения колоний" - теста Ньюкомба (Newcombe, 1949) и метода "отпечатков" (Lederberg, Lederberg, 1952).

Казалось, что эти эксперименты доказывали случайный и ненаправленный характер возникновения мутаций, которые не зависят от условий, в которые попадает организм. Однако, как остроумно заметил Р.Левонтин, правда по другому поводу, мы в данном случае получили "правильный ответ на неправильно поставленный вопрос". Дело в том, что указанные авторы имели дело с факторами, оказывающими летальное действие на клетки. Мутации устойчивости к фагу и антибиотикам, возникающие после контакта с селективным агентом, не могли быть выявлены в данных экспериментах, так как они требуют определенного времени для фенотипического проявления.

Используя другие мутационные модели, в частности, реверсии к прототрофности, либо способности использовать определенные углеводы в качестве единственного источника энергии и углерода, ряд авторов получил данные, показывающие скорее пуассоновское распределение числа мутаций, что свидетельствовало об адаптивной природе их

возникновения (Hinschelwood, 1950; Ryan, 1952; Shapiro, 1984). На существование определенной специфичности мутационных событий указывает В.И.Корогодин. На штаммах дрожжей Saccharomyces cerevisiae, ауксотрофных по аденину, было обнаружено, что частота Ade+ реверсий зависит от концентрации селективного фактора - аденина. На среде без аденина реверсии возникали с частотой в 100 раз большей, чем при добавлении небольших количеств аденина (Корогодин и др., 1984).

Большую дискуссию вызвала работа Кэрнса и др. (Cairns et al., 1988), в которой авторы, используя флуктуационный тест, высевали клетки Lac- мутанта E. coli на чашки с минимальным количеством лактозы в качестве единственного источника энергии. Распределение возникающих мутантных клонов Lac+ в этих экспериментах имело промежуточный характер между jackpot и пуассоновским. С увеличением времени инкубации оно все более приближалось к пуассоновскому. Авторы сделали вывод, что большая часть мутантов Lac+ возникает после того, как клетки были помещены в селективные условия.

Сходные результаты на других мутационных моделях были получены затем в целом ряде лабораторий (обзоры: Cairns, 1998; Foster, 1993: 1999).

Я остановлюсь подробнее на работах, проведенных на кафедре генетики КГУ (Гизатуллин,Бабынин,1996; Гизатуллин и др., 1993; 1995; Gizatullin, Babynin, 1996). В качестве мутационной модели эти авторы использовали штаммы Salmonella typhimurium, несущие различные мутации в гене his G. Эти мутации приводят к ауксотрофности бактериальных клеток по гистидину. Используя флуктуационный тест, авторы определили распределение числа His+ ревертантов у штамма, несущего мутацию his G46. Во всех случаях оказалось, что отношение среднего арифметического числа ревертантов к дисперсии близко к единице, что характерно для пуассоновского распределения. Инкубация культуры на чашках с селективной средой (т.е. без добавления гистидина) проводилась в течение двух недель. Ревертанты появлялись на чашках на протяжении 5-7 суток после засева. Поздно появляющиеся колонии ревертантов не изменяли характер первоначального распределения. Полученные данные свидетельствовали о том, что ревертанты отсутствуют в богатой среде и что голодание по гистидину выступает как фактор, вызывающий появление His+ ревертантов.

Сходные результаты были получены при изучении возникновения реверсий у штамма, несущего мутацию his G428. Эта мутация связана с появлением терминирующего охра-кодона (TAA) в структурной части гена. Реверсия к прототрофности в этом случае может происходить с помощью замен пар оснований внутри мутантного кодона или за счет внегенных охра-супрессоров. Поскольку внегенные супрессоры не способны поддерживать нормальный уровень ферментов гистидинового биосинтеза, они оказываются чувствительными к аналогу гистидина - триазоаланину. Используя различную чувствительность к триазоаланину, можно различить внутригенные и внегенные супрессоры мутантной аллели his G428. Оказалось, что среди His+ ревертантов, возникающих у данного штамма, около 70% приходится на долю внегенных супрессоров. Распределение числа возникающих ревертантов в этом случае также носило характер пуассоновского, что свидетельствует о том, что и внегенные супрессоры возникают в ответ на гистидиновое голодание. С помощью модифицированного теста Ньюкомба удалось показать, что ревертанты начинают появляться через 2 часа после переноса клеток в селективные условия. Подобное быстрое появление ревертантов в ответ на голодание указывает на индуцибельный характер их возникновения. Основная масса ревертантов (60-70%) появляется в первые сутки после переноса клеток в голодные условия. Затем появление ревертантов постепенно замедляется и прекращается на пятые сутки. Таким образом, в динамике возникновения His+ ревертантов можно выделить два периода: "ранний", который занимает первые сутки и в течение которого возникает основная масса ревертантов, и "поздний", протекающий с низкой эффективностью.

Влияет ли голодание по гистидину на частоту возникновения мутаций в других локусах? Использованный в работе штамм нес дополнительную мутацию ara D531, которая не только блокирует утилизацию L-арабинозы как источника углерода, но также ведет к накоплению токсических интермедиатов. Некоторые мутации позволяют утилизировать арабинозу и ara D клетки получают устойчивость к L-арабинозе. Оказалось, что увеличения числа Ara r мутантов в течение начальных часов гистидинового голодания не происходит. Кроме того, определяли частоту His+ реверсий во время голодания по другой аминокислоте. С этой целью

использовали штамм, содержащий аллель his G46 и вставку транспозона Tn10 в гене thr (Andreeva et al., 1990). Голодание по треонину не увеличивало частоту His+ реверсий. Полученные результаты свидетельствуют о специфичности гистидинового голодания, под действием которого возникают только His+ реверсии. Специфичность является критерием адаптивного мутагенеза (Foster, 1993; Lensky, Mittler, 1993).

Для объяснения феномена адаптивного мутагенеза было предложено несколько гипотез. Cairns et al. (1988) исходили из того, что в процессе жизнедеятельности клетка производит большое количество мРНК. Качественный и количественный состав внутриклеточного пула мРНК отражает состояние метаболизма, а также набор тех потребностей, в которых нуждается клетка в данный момент. Индукторами, которые запускают те или иные активности, являются факторы внешней среды. В условиях, когда возникает необходимость в функционировании какого-либо гена, начинается накопление большого количества соответствующих мРНК. В мутантных клетках такие мРНК не способны восстановить нормальный метаболизм, но при этом, однако, может увеличиваться вероятность того, что возникнет мРНК, способная вывести клетку из состояния голода. С помощью обратной транскрипции благоприятная мутация в мРНК фиксируется в генотипе. Основное затруднение этой гипотезы состоит в том, каким образом обратная транскриптаза узнает удачную матричную РНК. Эта гипотеза не может также объяснить появление ревертантов за счет дополнительной мутации в тРНК (внегенные супрессоры).

Hall (1990) выдвигает гипотезу о существовании у бактерий особого гипермутабильного состояния. Во время голодания отдельные клетки популяции получают обширные повреждения ДНК, что приводит к возникновению множественных мутаций. Только в том случае, если клетка получает необходимую мутацию, она возвращается к нормальному росту и выходит из этого критического состояния. В противном случае клетка погибает. Количество клеток, вступивших в гипермутабильное состояние незначительно по сравнению с общим размером популяции, и поэтому это не отражается на общей жизнеспособности. Гибель клеток, не получивших

селектируемый генотип, приводит к тому, что мы не можем зафиксировать общее, неспецифическое повышение уровня мутагенеза.

Сталь (Stahl, 1988) выдвинул гипотезу об участии репликации в возникновении адаптивных мутаций. Он предположил, что в условиях голодания клетки способны сохранять некоторый метаболизм. Благодаря этому, у них может происходить процесс репликации, но из-за недостатка энергии процесс репарации вновь синтезируемой ДНК будет идти медленнее. В результате синтез ДНК в глодающих клетках будет сопряжен с большой долей ошибок. Возникающие в этих условиях мутации могут сохраняться достаточно долго, чтобы транскрибироваться и транслироваться. Если продукт мутировавшего гена позволит клетке решить ее проблему, то репликация может пройти через сайт мутации и зафиксироваться в ДНК. Позднее он конкретизировал свою гипотезу на основании открытия так называемой стабильной репликации (Stahl, 1992). Было обнаружено, что под действием УФ-облучения, тиминового голодания или при добавлении налидиксовой кислоты в клетках E. coli запускается особая форма репликации, которая нечувствительна к присутствию хлорамфеникола и, следовательно, в отличие от нормальной репликации не требует синтеза белка (Kogoma, Lark, 1992). Согласно гипотезе Сталя, стабильная репликация не способна обеспечить полную репликацию бактериальной хромосомы. Поскольку в этом случае репликация идет с дополнительных ориджинов, полноценная репликационная вилка не образуется, и синтез происходит только по одной цепи. Начавшаяся репликация может быть завершена только в том случае, если во вновь синтезированной ДНК возникла благоприятная в данных условиях мутация. Если этого не произойдет, новая нить ДНК деградирует. Деградация "неудачных" вариантов уничтожает мутации, не являющиеся полезными в данных условиях. Подобная локализованная репликация и деградация придают случайному в своей основе процессу направленность.

Механизм, в результате которого возникают адаптивные мутации, пока остается не ясным. Но уже сейчас можно предполагать, что к этому причастен синтез ДНК в голодающих клетках, который отличается от нормальной репликации бактериальной хромосомы. Можно сделать одно важное заключение: у бактерий мутации могут накапливаться не только в растущей культуре, но и в условиях, когда их рост подавлен. В природе

бактериальным клеткам часто приходится сталкиваться с условиями, в которых они не могут расти по тем или иным причинам. По всей видимости, мутации, которые возникают в нерастущей культуре, играют важное значение в эволюции микроорганизмов.

Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии - М.: Прогресс-Традиция, 1999. - 640 с. - Гершензон С.М. Основы современной генетики - Киев: Наукова Думка, 1983. - 558 с. - Гизатуллин Ф.Ш., Бабынин Э.В. Специфичность и время возникновения His+ реверсий, индуцированных гистидиновым голоданием, у Salmonella typhimurium //Генетика.-1996.-Т.32.- С.1333 - 1340. - Гизатуллин Ф.Ш., Лезин Г.Т., Ломовцева Е.Ю., Бабынин Э.В. К природе возникновения His+ ревертантов у Salmonella typhimurium // Генетика. - 1993. - Т. 29. - С. 423 - 429. - Гизатуллин Ф.Ш., Лезин Г.Т., Бабынин Э.В. Индуцированный голоданием мутагенез у Salmonella typhimurium // Генетика. - 1995. - Т. 31. - С. 1380 - 1385. Корогодин В. И., Корогодина В. Л., Файси Ч. Функциональная концепция мутагенеза // Природа. 1990. N 2. с. 5-12. - Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биологии. Сер. А. - 1926. - Т. 2. - С. 3 - 54. - Andreeva I.V., Russina O.Y., Mirskaya E.E., Skavronskaya A.G. The effect of plasmid pKM101 on umuDC gene function enhancing precise excision of transposons // Mutation Res.- 1990. - V. 230. - P. 55 - 60. - Cairns J. Mutation and Cancer: The antecedents to our studies of adaptive mutation//Genetics.-1998.-V.148.- P.1433 - 1440. - Cairns J., Overbaugh J. and Miller S. The origin of mutants // Nature. - 1988. - V. 335, N 6187. - P. 142 - 145. - Foster P.L. Adaptive mutation: The uses of adversity // Annu. Rev. Microbiol. - 1993. - V. 47. - P. 467 - 504. - Foster P.L. Mechanisms of stationary phase mutation: A decade of adaptive mutation // Annu.Rev.Genet.-1999.-V.33.- P.57-88. - Gizatullin F.S., Babynin E.V. The selection-induced His+ reversion in Salmonella typhimurium // Mutation Research. - 1996. - V. 357. - P. 43 - 56. - Hall B. G. Adaptive evolution that requires multiple spontaneous mutations. I. Mutations involving an insertion sequence // Genetics. 1988. Vol. 120. N 11. P. 887-897. - Hinshelwood C. N. Chemistry and bacteria // Nature. - 1950. - V. 166. - P. 1089 - 1091. - Kogoma T., Lark K. G. Characterization of the replication of Escherichia coli DNA in the absence of protein synthesis: stable DNA replication//J.Mol.Biol.-1992-V.94.- P.243-256. - Lederberg J., Lederberg E.M. Replica plating and indirect selection of bacterial mutants // J. Bacteriol. - 1952. - V. 63. - P. 399 - 409. - Lenski R. E., Mittler J. E. The directed mutation controversy and neo-Darvinism // Science. - 1993. - V. 259. - P. 188 - 194. - Luria S.E., Delbruck M. Mutation of bacteria from virus sensitivity to virus resistance // Genetics. - 1943. V. 28. - P. 491 - 511. - Newcombe H. B. Origin of bacterial variants // Nature. - 1949. - V.164, N 4160. - P. 150 - 151. - Ryan F. J. Spontaneous mutation in non-dividing bacteria // Genetics. - 1955. - V. 40. - P. 726 - 738. - Shapiro I. A. Observation on the formation of clones containing araB-lacZ cistron fusions // Mol. and Gen. Genetics. - 1984. - V. 194. - P. 79 - 90. - Stahl F. W. A unicorn in the garden // Nature. - 1988. - V. 335. - P.112 - 113. - Stahl F. W. Unicorns revisited//Genetics.-1992.-V.132.-P.865-867.

МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ В БИОГЕОХИМИЧЕСКИХ ЦИКЛАХ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ

Безель В.С., Мухачева С.В.
Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург
620144, Екатеринбург, ул. 8 марта, 202

Согласно современным представлениям биота формирует и контролирует в биосфере потоки вещества и энергии, обеспечивая постоянство параметров окружающей среды. Однако, в настоящее время роль животных в этих процессах изучена крайне недостаточно (см. например, Криволуцкий, Покаржевский, 1974; Покражевский, 1985). Это в полной мере относится к такому важному звену наземных экосистем, как популяции млекопитающих, влияние которых на биогенный круговорот химических элементов сложно и многогранно. (Покаржевский, Исаев, 1977) Можно говорить о следующих аспектах геохимической экологии позвоночных:

- Миграция химических элементов в результате трофической деятельности животных (биогенная миграция), осуществляемая за счет преодоления биологических и экологических барьеров (своеобразие пищевых рационов животных различных трофических уровней, усвоение элементов в желудочно-кишечном тракте (ЖКТ), их накопление и выведение из организма и т.д.).

- Литогенная миграция, выраженная через интенсификацию биогенного обмена химических элементов в результате жизнедеятельности животных (увлажнение почвы, роющая деятельность, гнездостроительство и т.д.), способствующей стимуляции или угнетению фитоценозов и тем самым влияющая на включение химических элементов в биогенные циклы. Отметим сразу, что роль подобной литогенной миграции в общем биогенном обмене трудно поддается количественной оценке.

Актуальное в настоящее время химическое загрязнение природной среды имеет следствием повышенное поступление токсических веществ в природные экосистемы, что вызывает изменение исходного фонового распределения химических элементов, отражая тем самым и деформацию биогенных потоков, контролируемых млекопитающими. Функционирование в этих условиях популяций этих видов ведет к включению в биогеохимические циклы загрязняющих веществ как в результате их накопления в биомассе животных организмов, так и за счет вовлечения химических элементов в транзитные потоки через ЖКТ.

Важно, что интенсивность контролируемых популяциями животных биогенных потоков химических элементов зависит не только от уровня токсического загрязнения пищевых рационов, но и в значительной мере - от состояния основных популяционных параметров. Химическое загрязнение, вызывающее токсическую деградацию среды обитания и тем самым влияющее на продукционные процессы в популяциях животных, отражается на интенсивности упомянутых биогенных потоков.

В настоящем сообщении рассмотрено участие в биогеохимических циклах мелких млекопитающих. Большинство этих видов, в качестве фитофагов, выступает в роли биокатализаторов, пропуская транзитом через ЖКТ потребляемую первичную продукцию и способствуя тем самым более полному и интенсивному включению химических элементов в биогенный обмен. Будучи активными концентраторами кальция и его химических аналогов, они играют видную роль в биогеохимических циклах. В условиях химического загрязнения среды участие млекопитающих в подобных обменных процессах может быть сведена к следующему:

- Повышенное накопление в организмах животных химических элементов и последующий «животный опад» способствует более

активному включение последних в биогеохимический обмен (Покаржевский, 1985).

• В результате химической деградации природных биогеоценозов возможно нарушение качества среды обитания животных, что влияет на их пространственно-функциональную структуру и численность популяций, а через эти параметры на участие этой группы организмов в биогеоценотических циклах.

Подобная постановка проблемы рассмотрена нами на примере популяций рыжей полевки, доминирующего вида в условиях подзоны южной тайги на участках, подверженных различному уровню загрязнения тяжелыми металлами (Безель, Мухачева, 1995, Мухачева, Безель 1995; Безель и др., 1998). Исследование проведено на Среднем Урале в зоне аэрального загрязнения среды крупным комбинатом цветной металлургии.

В течение 1990-1997 гг в градиенте химического загрязнения среды (фоновая, буферные и импактная зоны) линиями ловушек Геро проводили отлов рыжих полевок с оценкой их обилия, выраженной в количестве особей на 100 ловушко-суток. с последующим расчетом их абсолютной численности.

Методом атомной адсорбции в организмах животных и содержимом (ЖКТ) определяли содержание тяжелых металлов (цинка, меди, свинца и кадмия).

В течение ряда лет проводили анализ видового состава населения мелких млекопитающих в зонах различной токсической нагрузки. Показано, что независимо от уровня химического загрязнения среды, доминирующим видом на всех участках была рыжая полевка (*Clethrionomys rutilus* (Pallas, 1779)) , доля которой в отловах в разные годы, выраженная через количество пойманных особей на 100 ловушко-суток, составляла от 40 до 60%. Остальные виды в основном представлены красными полевками (*C.glareolus* (Schreber, 1780)) , лесными мышами

(*Apodemus sylvaticus* (L. 1758)) и бурозубками (*Sorex* spp.). Это позволяет рассматривать рыжих полевок в качестве вида-диминанта, в значительной мере определяющего вовлечение мелкими млекопитающими химических элементов в биогеохимический обмен.

Поскольку интенсивность этих процессов зависит от абсолютной численности зверьков, обитающих на участках, то подобный пересчет для рыжих полевок проведен по методике Бернштейн и соавторов (1995).

1. Динамика численности вида и ее влияние на интенсивность биогеохимических циклов химических элементов

Связь обилия мелких млекопитающих и интенсивности обменных процессов в природных биогеоценозах можно проследить по динамике численности рыжей полевки. В течение 8 летнего периода трехкратно наблюдали годы подъема обилия зверьков, остальные годы можно отнести к депрессии численности.

В табл.1 приведены средние значения концентраций металлов в почвах и организмах полевок.

Среднее за все годы наблюдений содержание свинца в популяциях рыжих полевок на максимально загрязненных участках составляло 109,9±66,6 мкг/га, на фоновых 460,6±210,9 мкг/га. Для кадмия эти значения 19,65±12,0 и 69,1±31,6 мкг/га. Для цинка и меди на фоновых территориях соответственно на 2901±1328 и 150 ±68,5; на импактной зоне 292,5 ± 178,7 и 18,6 ± 11,4 мкг/га. На рис.1 приведена зависимость содержания кадмия в популяциях рыжих полевок, обитающих на различном расстоянии от источника выбросов. Подобная же зависимость отмечена для всех металлов. Естественно предполагать, что объем вовлекаемых животными в биогенный обмен металлов должен зависеть от уровня загрязнения территории. Приводимые на рис.2 данные показывают, что по мере увеличения концентрации свинца в почвах суммарное количество элемента содержащегося в организмах полевок снижается.

Такой характер зависимости может быть прежде всего связан не с накапливаемым в организмах зверьков количеством металлов, а с различием их численности на рассматриваемых участках

Таблица 1

Содержание металлов в почвах (Воробейчик, 1995), обилие рыжих полевок на участках, концентрации тяжелых металлов в организмах животных.

№ №	Показатели	Расстояние до источника выбросов, км			
		1	2	4	20
1.	Содержание металлов в почве, мкг/г				
	медь	134-177	137-177	86-164	16-45
	свинец	187-325	106-230	30-195	16-27
	кадмий	6- 22	9-24	3-10	1-2
2.	Обилие рыжих полевок за все годы:				
	на 100 лов.сут	0-3.43	0-7.59	0.45-4.90	0.25-18.2
	шт./га	0-4.34	0.- 12.5	0.32-6.87	0.15-38.5
3.	Среднее содержание металлов в организмах рыжих полевок, мкг/особь:				
	медь	22.2			14.9
	цинк	348.3			288.5
	свинец	90.7	108.5	90.6	24.2
	кадмий	25.6	21.8	19.7	3.6

Очевидно, что динамика обилия животных должна существенно влиять на интенсивность биогенных циклов. В годы низкой численности на наиболее загрязненном участке рыжая полевка практически отсутствовала в отловах. При максимальном обилии рыжих полевок в них содержится до 200 мкг/га свинца и до 100 мкг/га кадмия. На фоновом участке в зависимости от фазы динамики численности количество

Рис.1 Среднее за 8 лет содержание кадмия в популяциях рыжих полевок, мкг/га. Коэффициенты вариации CV

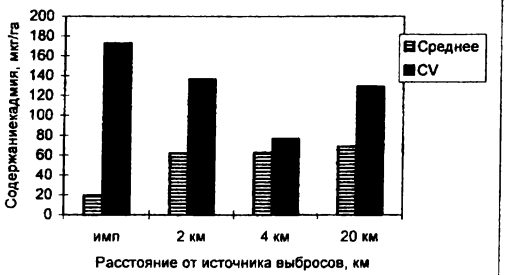
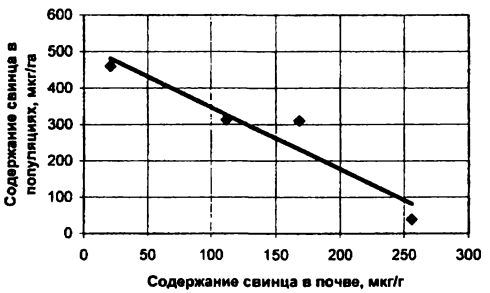


Рис.2 Содержание свинца в популяциях рыжей полевки в зависимости от загрязнения почв



металлов, содержащихся в популяции этих зверьков изменялось для свинца от 7 до 1765 мкг/га, аналогично для кадмия - от 1,0 до 260 мкг/га.

Влияние численности полевок на интенсивность биогенных циклов иллюстрируют рис.3-4, из которых следует, что на максимально загрязненной и фоновой территориях в равной мере четко проявляется роль обилия зверьков в накоплении химических элементов популяциями полевок. Полученная закономерность характерна для всех элементов и аппроксимируется единой степенной функцией. Это подтверждает то, что именно численность зверьков, а не накапливаемые в их организмах уровни металлов определяют участие этого компонента наземных биоценозов в биогеохимических циклах. Несколько иначе накапливают популяции полевок кадмий (рис.4). Зависимость от обилия зверьков на импактной территории отлична здесь от таковой на фоновом участке: при равной численности зверьков количество кадмия в популяциях накапливается в первом случае выше, чем на незагрязненных территориях. Отметим также, что вариабельность потоков металлов, содержащихся в популяциях рыжей полевки также максимальна на импактных участках (рис.1). Это значит, что основной вклад в накопление токсикантов природными популяциями мелких млекопитающих вносит не содержание химических элементов в организмах животных, а их обилие, изменчивость которого по нашим данным на участках под влиянием химической деградации среды обитания значительно превышает таковую для накапливаемых зверьками.

Подчеркивая ведущую роль в биогенном обмене металлов динамики численности, отметим, что последняя прямо связана с изменением функционально-возрастной структурой популяции. В собранном нами материале выделено три субпопуляционные группировки рыжих полевок: перезимовавших особи, половозрелые и неполовозрелые сеголетоки.

Вклад каждой из выделенных групп в общее содержание металлов в популяции, с одной стороны, определяется длительностью контактов

Рис. 3 Содержание свинца в популяциях рыжих полевоок в зависимости от обилия особей

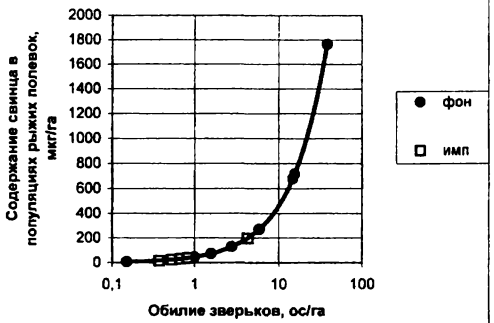
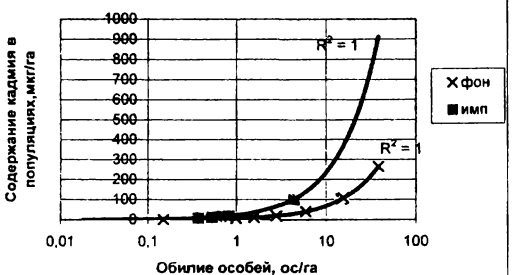


Рис. 4 Зависимость содержания кадмия в популяциях рыжей полевки от обилия особей



животных с загрязненной средой, т.е. возрастом зверьков. С другой, долей каждой группировки в общем обилии и их зависимостью от фазы динамики численности. Сочетанное влияние этих факторов определяет в конечном счете вклад отдельных компонент пространственно-функциональной структуры популяции в общий уровень содержащихся в ней металлов.

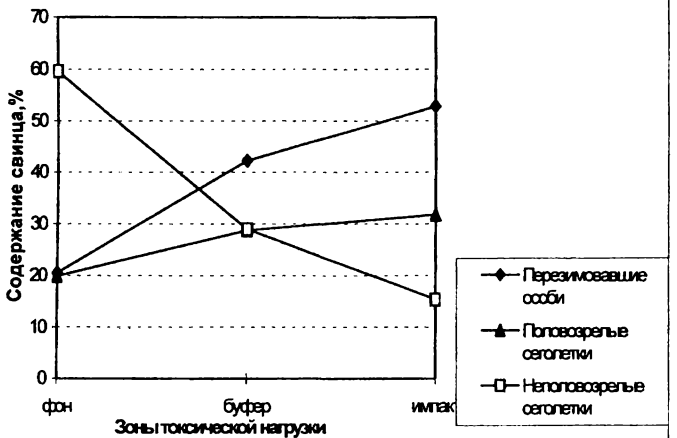
Так при максимальной численности зверьков накопление рыжими полевками свинца на фоновых территориях на 60% обусловлено неполовозрелыми сеголетками. Примерно равный вклад (около 20%) приходится на долю половозрелых сеголеток и перезимовавших особей (рис. 5). Иной характер имеет распределение этого металла на загрязненных территориях, где вклад неполовозрелых зверьков снижается до 15.5% и возрастает роль перезимовавших особей (свыше 50%). Аналогичные закономерности отмечаются и при накоплении других химических элементов.

Таким образом, общее количество химических элементов, содержащихся в популяциях рыжей полевки, зависит не только от уровня токсического загрязнения среды и фазы численности, но и формируется за счет различного вклада отдельных функциональных группировок животных.

В условиях депрессии численности вида-доминанта основную роль в формировании биогенных потоков берут на себя популяции других видов мелких млекопитающих. К сожалению, мы не располагаем методом оценки абсолютной численности прочих видов, а правомерность

использования метода Бернштейн и соавторов для других видов мелких млекопитающих требует дополнительного изучения (Бернштейн и др.,1995). Сознавая условность подобной экстраполяции, мы сочли возможным этим же методом оценить абсолютную численность остальных

Рис.5 Вклад популяционных группировок в общее содержание свинца в популяциях рыжих полевок, %



видов, предполагая, что подобные оценки для малочисленных видов носят лишь качественный характер.

При этих допущениях показано, что уровни металлов, содержащихся в популяциях мелких млекопитающих также как транзитный поток через них токсических элементов, зависят от двух факторов: загрязненности участков и годовой динамики численности животных. Сочетанное влияние этих факторов приводит к тому, что количество химических элементов, содержащихся в популяциях мелких млекопитающих на фоновом участке в отдельные годы превышали таковой на загрязненных (табл 2). В наибольшей степени это характерно в годы максимальной численности зверьков (главным образом рыжей полевки). При депрессии это соотношение меняется на обратное. Исключение составляет кадмий, содержание которого в популяциях на импактном участке во все годы превышает таковой на фоновом.

Из анализируемых металлов максимальные содержания в популяциях мелких млекопитающих, достигающие более 12000 мг/га, характерны для цинка. Меньше содержится меди и свинца (до 700 и 1160 мкг/га соответственно). Минимальные уровни отмечены для кадмия (не более 220 мкг/га).

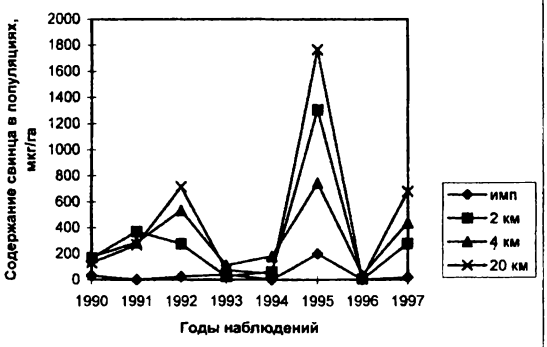
Таблица 2

Суммарное содержание химических элементов в популяциях мелких млекопитающих на фоновых и максимально загрязненных участках, мкг/га

Участки	Цинк	Медь	Свинец	Кадмий
фон	450 - 12530	17 – 690	30 - 1160	5,0 – 200,0
импакт	450 - 3100	30,0 - 200,0	130 - 880	37,0 - 220,0

На рис. 6 в качестве примера представлена годовая динамика накопления свинца и кадмия общим населением мелких млекопитающих, обитающих на различном расстоянии от источника токсических выбросов.

Рис. 6 Содержание свинца в популяциях мелких млекопитающих



Ранее для свинца и других металлов показано, что на наиболее загрязненных участках их концентрации в организмах животных максимальны (Мухачава, Безель,1995). Несмотря на это, в отдельные годы (1992, 1997 и особенно 1995) содержание металлов в общем населении мелких млекопитающих на фоновом участке во много раз превышает таковой на загрязненных. При этом уровень загрязнения природной среды, а значит и концентрации этих элементов в организмах животных на разных участках имеют иную тенденцию и в наблюдаемый период не могли варьировать в столь широких пределах.

2.Включение в биогеохимический обмен химических элементов популяциями мелких млекопитающих.

Роль популяций мелких млекопитающих в биогеохимических циклах химических элементов не сводится только к их накоплению в организмах животных. Транзит пищи через ЖКТ животных-фитофагов ускоряет минерализацию растительности, способствуя высокой эффективности потребления первичной продукции и интенсификации биогеохимических циклов. При химическом загрязнении среды эти процессы ведут к более полному включению элементов-токсикантов в естественный биогеохимический обмен. Для оценки этих потоков необходимо знать:

- суточный объем потребляемой растительного корма;
- содержание в пищевом рационе химических элементов;
- численность животных на единице площади изучаемых участков.

Наряду с измерением уровня химических элементов в организмах рыжих полевок в анализ брали содержание желудочно-кишечного тракта для определения концентрации элементов в пищевых рационах зверьков. Получены состав пищевых рационов рыжих полевок и литературные данные по суточному потреблению ими растительного корма (табл.3).

Таблица 3

Средние концентрации химических элементов в содержимом желудочно-кишечного тракта рыжих полевок и лесных мышей (мкг/г) и суточное потребление ими растительного корма в г.сух веса/сут. на особь (по Кулюкиной Н.М.,1974, и Пантелееву П.А.,1983).

Элемент	Зоны Отлова	Рыжие полевки	Лесные мыши
Свинец	Фон	8.04	6.68
	Импакт	18.82	11.48
Кадмий	фон	1,38	0,74
	импакт	3,93	2,15
Медь	фон	19,55	25,7
	импакт	73,96	75,6
Цинк	фон	101,5	126,2
	импакт	152,2	176,9
Суточная потребность в рационе г.сух.веса на особь		2,30	1,56

По нашим оценкам на ненарушенных территориях каждые сутки через это звено биоценоза в годы максимальной численности зверьков транзитом проходит до 1700 мкг/га меди, 9000 мкг/га цинка, 300 мкг/га свинца и свыше 100 мкг/га кадмия. Эти потоки металлов превышают их содержание в природных популяциях этого вида более чем в 3 раза на фоновых участках и почти в 8 раз в условиях интенсивного загрязнения.

Таким образом, в условиях химического загрязнения участие мелких млекопитающих в биогеохимических процессах осуществляется главным образом путем транзита потоков металлов через популяции мелких млекопитающих.

С точки зрения стабильности биогеохимических циклов важно то, в какой мере в условиях химической деградации природных экосистем деформируется интенсивность контролируемого мелкими млекопитающими биогенного обмена химических элементов. Если в качестве показателя меры подобной деформации принять отношение потока химических элементов через популяции мелких млекопитающих на загрязненных участках к таковому на фоновых территориях (Qимп/Qфон), то четко проявится зависимость этого показателя от обилия животных. Характерный вид подобной зависимости для меди и цинка представлены на рис.7,8.

При депрессии численности независимо от уровня загрязненности участков, количество химических элементов, переходящих через популяции животных зависит главным образом от концентрации металлов в пищевых рационах и в соответствии с этим величина Qимп превышает таковую на фоновых участках для рассмотренных элементов в 2-5 раз.

Увеличение обилия зверьков ведет к более интенсивному включению химических элементов в обмен. Возросшая роль численности зверьков особенно выражена на фоновых участках. Так, вовлечение в обмен цинка на фоновых участках превышает таковой на загрязненных уже при численности свыше 2 особей на га. С другой стороны, такой более интенсивный обмен меди на фоновом участке по сравнению с импактным может быть при значительном обилии зверьков, превышающем 16-20 особей /га.

Выводы

1. В результате количественных оценок роли популяций мелких млекопитающих в формировании биогенного обмена химических элементов при загрязнении природной среды и в естественных условиях установлено, что транзитные потоки этих элементов через ЖКТ зверьков в

Рис.7 Включение в биогеохимический обмен популяциями рыжей полевки меди.

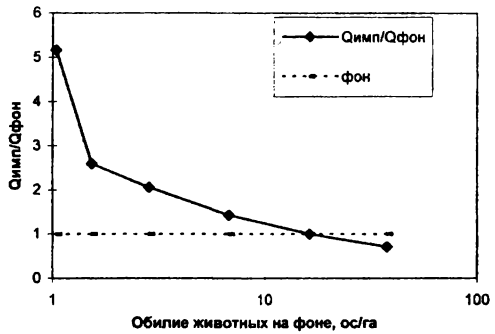
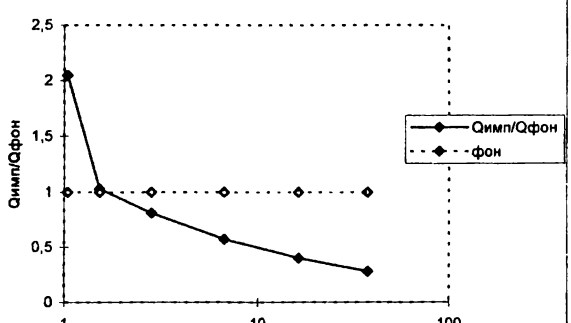


Рис.8 Включение в биогеохимический обмен популяциями рыжей полевки цинка



3 раза на фоновых территориях и в 8 раз на загрязненных превышают их общее количество, накапливаемое в организмах животных.

2. Вызванная химическим загрязнением среды деформация биогенных потоков, контролируемых популяциями мелких млекопитающих, обусловлена не только повышенным накоплением элементов в общей биомассе зверьков, на в более значительной мере связана с химической деградацией мест обитания. Это обстоятельство прямо влияет на обилие мелких млекопитающих и через него на количество химических элементов, вовлекаемых в биогенный обмен.

Безель В.С., Мухачева С.В. Характер репродуктивных потерь в популяциях рыжих полевок при токсическом загрязнении среды //ДАН РАН, 1995,т.1, №1, с.135-137. - Безель В.С., Бельский Е.А., Мухачева С.В. К проблеме вариабельности показателей воспроизводства в популяциях животных при токсическом загрязнении среды // Экология. 1998, №3, с.217-223. - Бернштейн А.Д., Михайлова Т.В., Апекина Н.С. Эффективность метода ловушко-линий для оценки численности и структуры популяций рыжей полевки // Зоолог.журнал, 1995. т.74. вып.7. с.119-126. - Воробейчик Е.Л. Изменение мощности лесной подстилки в условиях химического загрязнения // Экология, 1995, №4, с.278-282. - Криволуцкий Д.А., Покаржевский А.Д. Роль почвенных животных в биогенной миграции кальция и стронция-90 / Журн.общ.биол., 1974,т.35, №2,с.263-269. - Кулюкина Н.М. Поедаемость различных кормов некоторыми видами мышей и полевок //Изв.Тимирязевской с.-х академии, 1974, №2, с.154-165. - Мухачева С.В., Безель В.С. Уровни токсических элементов и функциональная структура популяций мелких млекопитающих //Экология. 1995, № 3, с.237-240. - Пантелеев П.А. Биоэнергетика мелких млекопитающих / Наука,М.: 1983, - Покаржевский А.Д. Геохимическая экология наземных животных / М.:Наука, 298 с. - Покаржевский А.Д., Исаев .С.И. Миграция кальция в популяциях наземных животных // Экология,1977, №4, с.47-50.

АНТРОПОГЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ ПАРАЗИТАРНЫХ СООБЩЕСТВ ПРИРОДНООЧАГОВЫХ БОЛЕЗНЕЙ В ТАТАРСТАНЕ

Бойко В.А.
Институт экологии природных систем Академии наук Республики Татарстан
420087, Казань, Даурская, 28

Середина XX века была примечательной описанием новых для краевой инфекционной патологии республики нозологических форм, которые пополнили группу природноочаговых болезней человека.

Во второй половине 40-х годов Н.Г.Олсуфьевым были описаны природные очаги туляремии пойменно-болотного типа в Актанышском, Мензелинском, Мамадышском. Елабужском. Алексеевском и Лаишевском районах республики. Эпидемиологическая обстановка была крайне напряженной: только за 1949-50 гг. зарегистрировано 609 заболеваний. Основным источником заражения людей явилась водяная полевка и успешно акклиматизированная в 1946 г. ондатра, мех которой составлял значительный удельный вес в заготовках республикой пушнины.

В конце 40-х годов ассистент КГМИ Г.Л.Хасис на территории бывшего Ямашинского района выявил больных, клиника которых в остром и прогредиентном периодах болезни позволила считать эту нозологическую форму как весенне-летний клещевой энцефалит.

В середине 50-х годов в инфекционное отделение Казанского военного госпиталя поступила группа военнослужащих с геморрагическими высыпаниями и поражениями почек. Клиническое проявление, патогенез болезни дали основания подполковнику м/с Т.А.Башкирову, зав. инфекционным отделением госпиталя, диагностировать эти заболевания как геморрагическую лихорадку с почечным синдромом.

В конце 1956 г. Г.Р.Газизова с группой специалистов провела обследование вспышки заболеваний неясной этиологии среди неорганизованного контингента из районов г.Казани. На основании клинико-эпидемиологических и серологических данных было достоверно установлено, что вспышка заболеваний вызвана риккетсией Бернета, а

список природноочаговых болезней республики пополнился еще одной нозологической формой – Ку-лихорадкой.

Таким образом, в середине XX столетия список ранее известных для территории республики природноочаговых болезней, таких как бешенство, бруцеллез, лептоспирозы, инвазии – дифиллоботриоз, описторхоз пополнился еще четырьмя нозологическими формами.

Прошло 45 лет, в течение которых эпизоотический и эпидемиологический облик природноочаговых болезней в регионе существенно изменился. Улучшилась эпидобстановка по туляремии, дефиллоботриозу и описторхозу. Снизился уровень заболевания с превалированием спорадических случаев и облегченным клиническим течением клещевого энцефалита. Значительно возросла и держится на стабильном уровне заболеваемость геморрагической лихорадкой.

Краевая инфекционная патология за последние 10 лет пополнилась еще тремя нозологическими формами: Болезнью Лайма (или клещевым боррелиозом), экзотическими арбовирусными лихорадками Западного Нила и Синдбис, возбудители которых заносятся в регионы птицами во время весеннего пролета из аридных зон планеты.

Описанная эпидемиологическая обстановка по важнейшим природноочаговым болезням, сложившаяся к концу столетия, представляла большой научный и практический интерес.

Не вызывал сомнения существенный вклад в борьбу с природноочаговыми болезнями, который вносили и вносят ученые и практики здравоохранения республики. Вместе с тем, очевидными были и глубокие перестройки, которые происходили в паразитарных системах всех природноочаговых болезней под влиянием антропогенной трансформации ландшафтов региона.

Эпизоотическое и эпидемиологическое значение перестроек в паразитарных комплексах требовало углубленного анализа и объяснения.

За решение этой сложной задачи взялась группа специалистов ИнЭПС АН РТ и ГКСЭН РТ, кроме того, к работе подключились сотрудники КГУ, КНИИЭМ. Минлесхоза РТ, ВНИИОЗ-а. Творческим коллективом (под научным руководством В.А.Бойко) в 1999-2000 гг. был проанализирован фондовый материал, накопленный медико-биологической наукой и практикой за последние полвека.

Результаты комплексной проработки выявили основные параметры антропогенной трансформации ландшафтов региона в рамках изучаемых задач. Эти параметры характеризуются следующими главными тенденциями.

Во-первых, потеплением климата и изменением годовой суммы осадков, как результат парникового эффекта планетарного масштаба.

Во-вторых, зарегулированием рек Волги, Камы, Степного Зая, что значительно замедлило сток, сократило кратность годового водообмена на водохранилищах и радикально видоизменило структурно-функциональную организацию наземных и водных экосистем в их акваториях.

В-третьих, ухудшением качества поверхностных вод в результате увеличения массы загрязняющих веществ, поступающих в водоемы со стоками водосборов и из стационарных объектов промышленного и сельскохозяйственного производства.

В-четвертых, интенсивным освоением лесов нефтегазодобывающей промышленностью и животноводством, что привело к значительному замещению исходно коренных (хвойных и широколиственных) формаций вторичными - мелколиственными, а также к фрагментации лесных территорий, глобальному омоложению лесонасаждений и широкомасштабной пастбищной дигрессии.

В-пятых, стабильным снижением численности фоновых лесных видов охотничье-промысловых животных.

В-шестых, значительным увеличением в лесах населения мелких млекопитающих и снижением плотности птиц, обитающих в приземном ярусе леса.

В-седьмых, сокращением запасов рыбного стада в водохранилищах и реках республики, особенно группы хищных видов.

Как показал следующий этап проработки фондовых медико-биологических материалов, негативные процессы антропогенного воздействия на зональные и интразональные ландшафты региона обусловили глубокие перестройки в паразитарных комплексах природноочаговых болезней, что, в конечном итоге, ингибировало, или, наоборот, стимулировало эпизоотическую и эпидемиологическую валентность их природных очагов.

Так, индустриальная и аграрная трансформация естественных лесонасаждений изменяет «кружево» ареалов переносчиков возбудителей клещевого энцефалита и клещевого боррелиоза в Предкамье республики. В лесах этого региона идет процесс замещения популяций таежного клеща *Ixodus persulcatus* его конкурентным, экологически близким видом, лесным клещем *I.ricinus*. За последние 30 лет граница ареала таежного клеща сместилась на 70-100 км в северо-восточном направлении, а освобожденную территорию занимают исключительно независимые популяции клеща *I.ricinus*. Вместе с этим, наблюдается экспансия территории Предкамья лесостепным видом клещем *D.reticulatus*, который 50 лет назад на этой территории отсутствовал, в 60-х годах стал встречаться в пяти административных районах, а к настоящему времени его ареал охватывает три четверти территории Предкамья.

В лесах Закамской части республики снизилась роль в циркуляции возбудителя клещевого энцефалита архаичных паразитарных комплексов (таежный клещ – лось – заяц-беляк – птицы приземного яруса леса), возросло значение в прокормлении клещей крупного рогатого скота, ингибирующего эстафетную передачу вируса. В трансформированных лесах ухудшились абиотические условия для существования таежного клеща и, наоборот, оптимизировались для ксерофильных видов – клещей *D.reticulatus* и *D.marginatus* (второстепенных переносчиков возбудителя).

Указанные изменения в паразитарных системах и особенно широкомасштабное включением в трофическую цепь циркуляции возбудителя ксерофильных видов переносчиков, сельскохозяйственных животных и, наоборот, снижение роли птиц приземного яруса леса (которые являются «донорами» высоковирулентных штаммов в очаге) обусловливают генотипическую перестройку отдельных экотипов возбудителя в сторону накопления в очагах слабовирулентных штаммов. Это положение находит свое подтверждение в превалировании среди заболевших стертых и атипичных форм клинического проявления клещевого энцефалита, что стабильно прослеживается на протяжении последних трех десятилетий.

Сравнительно недавнее 91992 г.) описание заболеваний клещевым боррелиозом на территории республики не позволяет дать объективную картину нозоареала инфекции и ее эпидемиологических особенностей. Тем

не менее, уже по накопленной за 9 лет информации можно с достаточным основанием говорить о: а) высокой эпидемиологической валентности природных очагов Болезни Лайма, б) первостепенном эпидемиологическом значении таежного клеща *I.persulcatus*, в) возможном ослаблении эпидемиологической валентности природных очагов клещевого боррелиоза в центральном и северо-восточном Предкамье как следствие процесса замещения в лесах этих регионов таежного клеща его конкурентным видом - лесным клещем *I.ricinus*.

Индустриальная нагрузка на естественные лесонасаждения, сопровождающаяся фрагментацией лесных массивов, ростом площадей пограничных зон – экотонов, где позитивно проявляется опушечный эффект в жизнедеятельности биоты, формированием благоприятных стаций с их высокой кормностью и ремизностью, все это обусловило достоверный рост обилия мелких лесных млекопитающих. Особенно возросла численность и удельный вес в населении животных рыжей полевки, вследствие потепления климата зимнее подснежное размножение этого вида стало сравнительно частым явлением как во времени, так и в пространстве. Стабильно высокая численность рыжей полевки – основного носителя вируса геморрагической лихорадки с почечным синдромом - обусловила рост заболеваемости населения этой нозологической формой на протяжении последних 15 лет.

С образованием Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ были элиминированы активно действующие очаги туляремии пойменного типа. Из цепи циркуляции возбудителя выпал его основной резервуар – клещ *I.apronophorus*, клещи *D.reticulatus* встречаются на островах водохранилищ спорадически, а видовое разнообразие и численность гамазовых клещей и блох существенно сократилась. Население позвоночных животных – носителей инфекции на островах – подвержено глубоким и продолжительным депрессиям из-за нестабильности гидрологического режима. Не исключено также, что загрязнение ксенобиотиками водоемов снижает выживаемость патогенного агента в неблагоприятных условиях водной среды. Все эти факторы обусловливают проявление эпизоотического процесса в трансформированных очагах туляремии в виде спорадических находок антигена возбудителя в погадках и экскрементах хищных птиц и млекопитающих, а эпидемиологическое

проявление природных очагов за последние 48 лет насчитывает всего 9 случаев заболевания туляремией.

С образованием водохранилищ увеличилось население птиц водно-околоводного комплекса, существенно возросла репродуктивная активность кровососущих двукрылых и, в первую очередь, комаров. Все это вместе с изменившимися микроклиматическими условиями в акваториях водохранилищ (меньшая амплитуда суточного перепада температуры и повышенная влажность) способствовало адаптации экзотических арбовирусов, заносимых перелетными птицами в регион из аридных областей планеты (Средиземноморье, Африка), к абиотическим и биотическим условиям наших водохранилищ и, тем самым, формированию сезонных очагов лихорадок Западного Нила и Синдбис.

С образованием водохранилищ и снижением качества водной среды сложились неблагоприятные условия для свободно живущих личиночных фаз развития гельминтов *O.felineus* и *D.latum*, возбудителей инвазионных заболеваний человека и животных – описторхоза и дифиллоботриоза. Кроме того, практически элиминированы популяции первого промежуточного хозяина кошачьей двуустки – моллюсков рода *Codiella*, а также значительно снизилась численность хищных рыб (щука, окунь) – вторых промежуточных хозяев лентеца широкого. Се это обусловило существенное сокращение инвазионности рыб личинками гельминтов и значительное ослабление эпидемиологической напряженности природных очагов описторхоза и дифиллоботриоза в республике.

Таким образом, на основе ландшафтно-экологического и медико-биологического анализа фондовой информации, накопленной за последние 50 лет, впервые даны интегральные представления о структурно-функциональной перестройке паразитарных систем природных очагов важнейших в краевой инфекционной и инвазионной патологии зооантропонозов под влиянием антропогенной трансформации ландшафтов региона. Это позволило объяснить усиление или ослабление эпидемиологической валентности отдельных нозологических форм природноочаговых болезней, что, в свою очередь, послужит основой для корректировки задач медико-биологического мониторинга и разработки рациональной системы противоэпидемических и профилактических мероприятий на ближайшую перспективу.

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ КОПЫТНЫХ В ВОЛЖСКО-КАМСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Горшков Ю. А., Горшков Д. Ю., Сарваров А. С.
Волжско-Камский государственный природный заповедник.
422523, Республика Татарстан, Зеленодольский район, п\о Раифа, пос. Садовый. E-mail : raifa@online.kzn.ru

Введение.

Годовая продуктивность органического углерода земель, освоенных под земледелие составляет 6 млрд. тонн, а земель, которые не могут быть непосредственно вовлечены в сельское хозяйство – 9 млрд. тонн (Шварц, Михеева, 1976). Это значит, что разработка путей трансформации первичной биологической продукции природных систем в продукцию травоядных животных, в первую очередь копытных, является немаловажной проблемой рационального природопользования.

На этом фоне, в последнее десятилетие, в Европейской части России происходит значительное падение численности копытных, особенно лося (*Alces alces*)L. 1758)) и кабана (*Sus scrofa* (L. 1758)) (Ануфриев,1997; Глушков с соавт., 1999; Приклонский, 1999). В Республике Татарстан, например, где лесопокрытая площадь составляет около 17% территории (1187,5 тыс. га), численность лося в 80-х годах варьировала в пределах 6,4-6,8 тыс. особей, а добыча составляла 1,5 –4,0 тыс. особей. В начале 90-х поголовье сократилось до 2,3-3,0 тыс. особей, и с 1994 по 1996 г.г. охота на копытных была полностью запрещена.

В настоящее время существуют две точки зрения на причины, вызвавшие процесс падения численности копытных. Согласно первой, основными факторами снижения поголовья лося и кабана являются значительно возросший пресс охоты, широкомасштабное браконьерство и заметно усилившееся воздействие волка (*Canis lupus* (L. 1758)) на популяции копытных, обусловленное практически повсеместным ростом численности этого хищника (Глушков с соавт., 1999; Данилкин, 2001.). Н.Ф. Реймерс (1972) ведущую роль в динамике численности копытных отводит естественным циклам, которые связаны с динамикой кормовой емкости угодий. Этой же гипотезы придерживается в последние годы Охотдепартамент России и его контрольно-аналитическая служба.

В связи с изложенным, нам представляется весьма актуальным исследование многолетней динамики численности и пространственной структуры популяций копытных.

Материалы и методика.

В работе мы использовали данные ведомственных материалов ВКГПЗ, Управления по охране, контролю и регулированию использования охотничьих животных РТ, Татарского республиканского общества охотников и рыболовов, материалы собственных исследований и литературные источники. Для определения плотности населения копытных использовали данные зимних маршрутных учетов (ЗМУ). Общая протяженность ЗМУ составила 9 тыс. км.

Для выявления тенденции изменчивости признаков в популяциях копытных строили ряды динамики с помощью программы Microsoft Excel. Силу связи между параметрами определяли, используя, количественную оценку взаимосвязи двух наборов данных, представленных в безразмерном виде (Лакин,1990). Для определения закономерностей размещения копытных по территории заповедника, мы произвели расчет плотности населения видов для каждого квартала, используя материалы ЗМУ, проводившихся в начале и в конце зимнего периода. Затем, данные по плотности населения разделили на восемь категорий: до 1 следа на 1 км маршрута; 1,1-2,5 следа ; 2,6-5,0 следа ; 5,1-7,5 следа; 7,6-10,0 следов; 10,1-15,0 следов; 15,1 и выше и нанесли указанную информацию на квартальную сетку. Следующий этап заключался в подсчете встречаемости различных категорий. На основе результатов подсчета делалось заключение о принадлежности пространственной структуры территориальных группировок лося и кабана к тому или иному типу.

Результаты и их обсуждение.

Многолетняя динамика численности.

Первые работы по оценке запасов лося в Татарстане проводились в 1929 году. Было учтено 83 особи. Плотность составила 0,7 особи на 1000 га лесной площади. Лоси обитали лишь на территории 14-ти лесничеств из 50-ти. С 1929 г. по 1934 г. было зафиксировано расселение лосей, но заметного увеличения поголовья не наблюдалось. В 1941 году в 40 районах из 56 насчитывалось 370 лосей. В дальнейшем, вплоть до 1961 года отмечено практически постоянное увеличение численности (Зарипов,

Знаменский, 1964). В продолжение следующих пяти лет происходило снижение поголовья. Относительная стабилизация численности наблюдалась в период с 1966 по 1993 годы. Очередная депрессия популяции лося в РТ отмечена в 1994-1997 годах. В последние три года наблюдается неуклонное увеличение поголовья. Таким образом, данные практически 60-летних наблюдений свидетельствуют о существовании двух фаз роста численности, двух фаз ее снижения и весьма продолжительной фазе стабилизации поголовья лося (рис.1).

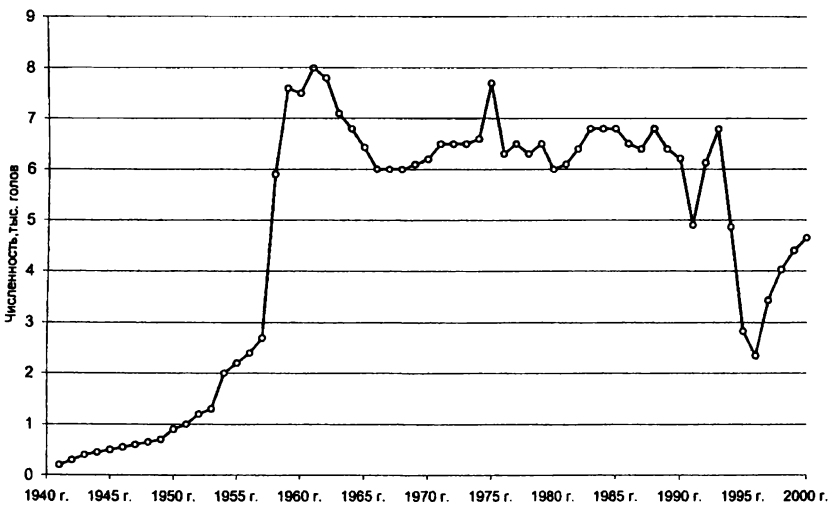


Рис. 1. Динамика численности популяции лося в Республике Татарстан (1941-2000 гг.).

Н. Ф. Реймерс (1972), исследовавший многолетнюю динамику численности лося, считает, что определяющим ее фактором являются многолетние флуктуационные циклы продолжительностью в 60-80 лет (30-40 лет фаза подъема и такой же продолжительности снижения). Гипотеза, выдвинутая Н.Ф. Реймерсом (1972) справедлива, на наш взгляд, для «заповедных» популяций лося, где отсутствуют или сведены к минимуму лесохозяйственные мероприятия, охота, браконьерство и прочие антропогенные воздействия. Следует так же отметить, что масштабы антропогенных сукцессий, вызванных рубками леса несопоставимы с масштабами зоогенных сукцессий. Поэтому динамика кормовых ресурсов

лося не может иметь какой-либо закономерной цикличности. В эксплуатируемых популяциях лося на территориях, где происходит интенсивная хозяйственная деятельность, определяющую роль в динамике численности, вероятно, играет промысел. Так, с 1959 по 1980 годы изъятие поголовья в РТ не превышало 18% от численности, при этом, не отмечено достоверной зависимости между интенсивностью добычи и изменениями численности. С 1980 года положение изменилось. Добыча в этот период составила 26,2-59,3 % от численности. В такой ситуации промысел, а точнее перепромысел, стал играть роль мощного лимитирующего фактора, что подтверждается достоверной корреляцией (R^2=0,6) между численностью и количеством добычи. Следует отметить, что даже в Скандинавских странах и в Канаде, где популяции лося весьма многочисленные, норма изъятия находилась в пределах 20-30 % (Pimlott, 1961; Curry-Lyndahl, 1961; Markgren, 1963; Koivisto, 1963).

Результаты корреляционного анализа свидетельствуют об отсутствии зависимости (R=0,255) между изменениями численности лося и волка. Следовательно, есть основания предполагать, что хищническое воздействие волка не является ведущим фактором, лимитирующим популяции лося, населяющие РТ. Отмеченные случаи браконьерской добычи лося и его гибели от пожаров, наводнений, транспорта, отравления минеральными удобрениями и ядохимикатами (от 12 до 108 случаев в год), вероятно, не отражают истинного положения, поэтому однозначно трактовать степень воздействия этих факторов на территории РТ не представляется возможным. Таким образом, мы полагаем, что основным фактором, вызывающим депрессию численности лося в РТ является промысел, основанный на завышенных нормах изъятия.

Исследование многолетней динамики численности лося на особо охраняемой территории (ВКГПЗ) показало, что здесь прослеживается иная картина, в сравнении с закономерностями, отмеченными на территориях,

на которых проводится промысел. В Раифском участке заповедника тенденция снижения численности лося выражена не так ярко, как в граничащих с заповедником охотничьих хозяйствах (рис. 2). В территориальной группировке лося Саралинского участка даже прослеживается тенденция роста поголовья на фоне падения численности в близлежащем охотничьем хозяйстве (рис. 3).

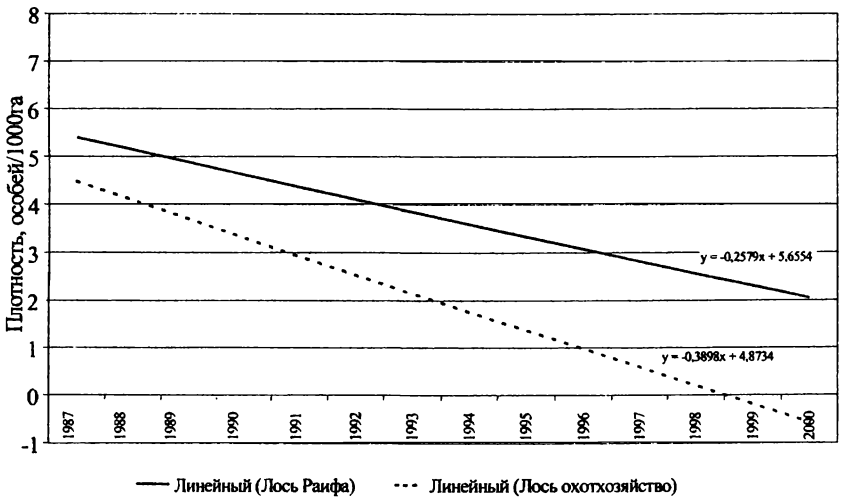


Рис. 2. Многолетние тренды численности территориальной группировки лося в Раифском участке и в прилегающих охотничьих хозяйствах (1987-2000 г.г.).

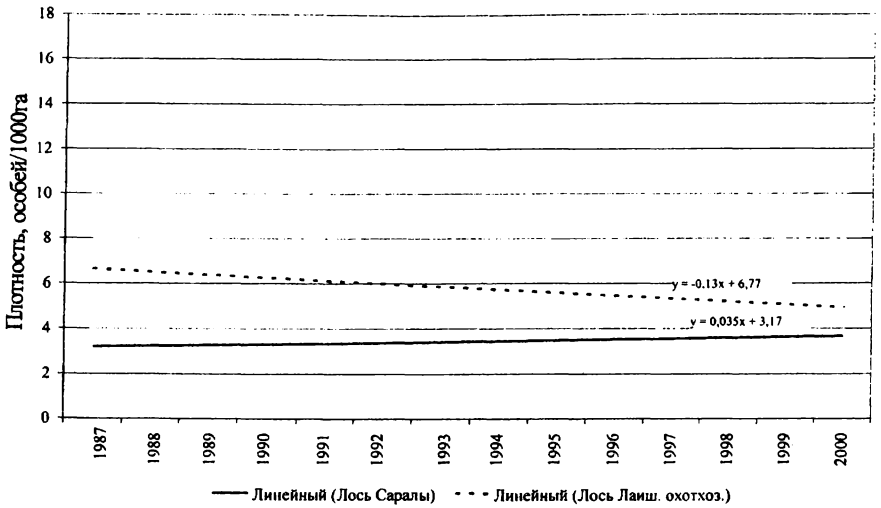


Рис. 3. Многолетние тренды численности территориальной группировки лося в Саралинском участке и в Лаишевском охотничьем хозяйстве (1987-2000 г.г.).

Следовательно, есть некоторые основания предположить, что существует некая «заповедная микропопуляция», для которой характерен свой тип динамики численности. Однако это положение требует дальнейшей проработки, так как любая территориальная группировка лося, с присущей ей особенностями динамики численности, обычно занимает значительно большую, в сравнении с участками ВКГПЗ, территорию.

Иные тенденции просматриваются в динамике численности кабана – вида, впервые появившегося на территории Татарстана и ВКГПЗ в первой половине 70-х. Начальный период освоения территории новым видом отмечен экспоненциальным ростом численности, так называемым акклиматизационным эффектом, с последующим снижением и дальнейшими флуктуациями на более низком уровне (рис. 4). Сходная закономерность иллюстрируется на примере ряда интродуцированных видов животных, таких как ондатра (*Ondatra zibethica* (L. 1766)) (Соколов, 1993), американская норка (*Mustela vison* (Schreber, 1777)) (Терновский,

1958), благородный (*Cervus elaphus* (L. 1758)) и пятнистый (*C.nippon* (Temminck, 1838)) олени (Колосов, 1982). Интродуценты занимают, как правило, свободную экологическую нишу, что способствует значительному росту численности. По прошествии некоторого времени плотность популяции достигает критического уровня, при этом усиливается внутривидовая конкуренция, ведущая к падению численности популяции. Кроме того, вид вовлекается в новые межвидовые отношения – такие как "хищник-жертва", "паразит-хозяин", которые также являются лимитирующими факторами. Таким образом, в динамике численности кабана ВКГПЗ четко просматривается картина, характерная для интродуцированных видов.

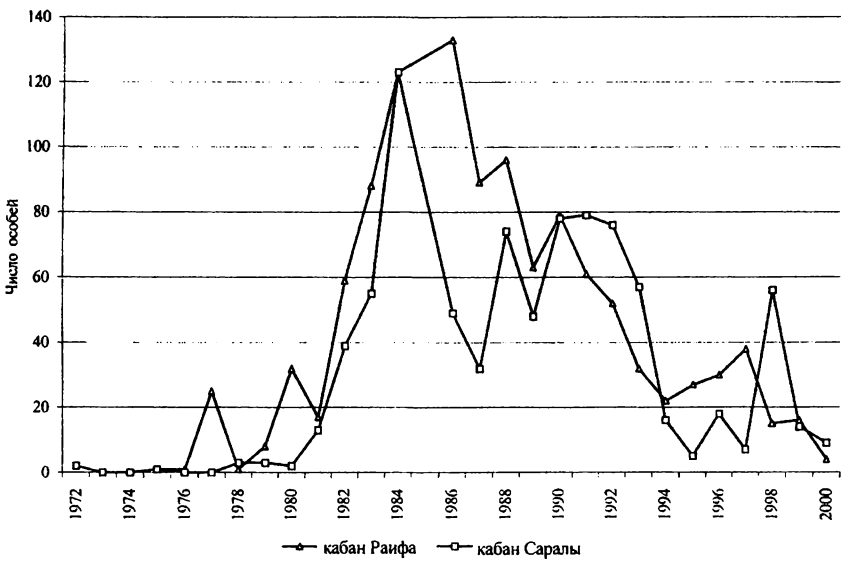


Рис. 4. Динамика численности территориальной группировки кабана в ВКГПЗ (1972-2000 г.г.).

В эксплуатируемых популяциях – на территориях близлежащих охотничьих хозяйств, плотность населения кабана значительно ниже в сравнении с этими же показателями, зафиксированными на охраняемой территории (рис. 5,6). Вероятно, отмеченная разница связана с тем, что

посевы сельскохозяйственных культур, почти сплошь, опоясывающие заповедник, являются хорошими кормовыми стациями, а лесной заповедный массив, где практически отсутствует фактор беспокойства, создает оптимальные защитные условия. Более того, дубовые леса, занимающие около 5 % территории ВКГПЗ, долины речек и болотистые понижения, также служат хорошими кормовыми угодьями. В период глубокоснежья благоприятные местообитания кабан находит на территориях, покрытых сомкнутым подростом ели, которые в Раифском участке заповедника занимают четвертую часть площади. Здесь высота снежного покрова значительно меньше, по сравнению с другими типами лесных биотопов, что так же способствует повышенной концентрации кабана на заповедной территории (Горшков, 1997).

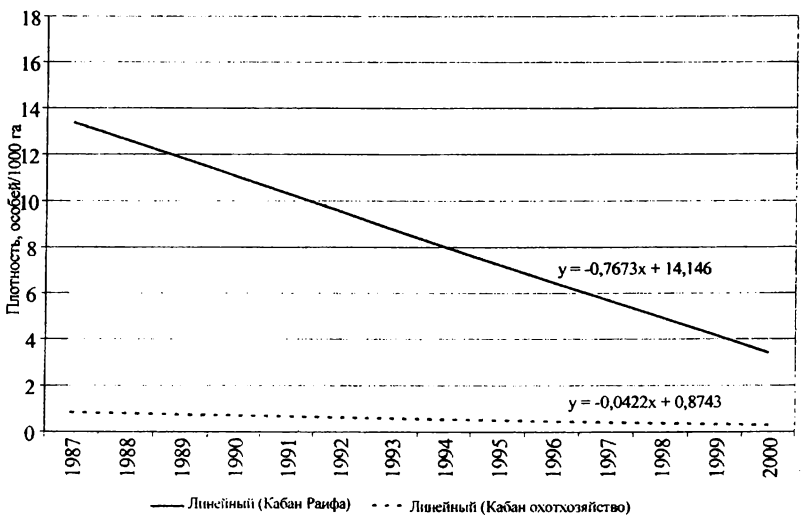


Рис. 5. Многолетние тренды численности территориальной группировки кабана в Раифском участке и в прилегающих охотничьих хозяйствах (1987 2000 г.г.).

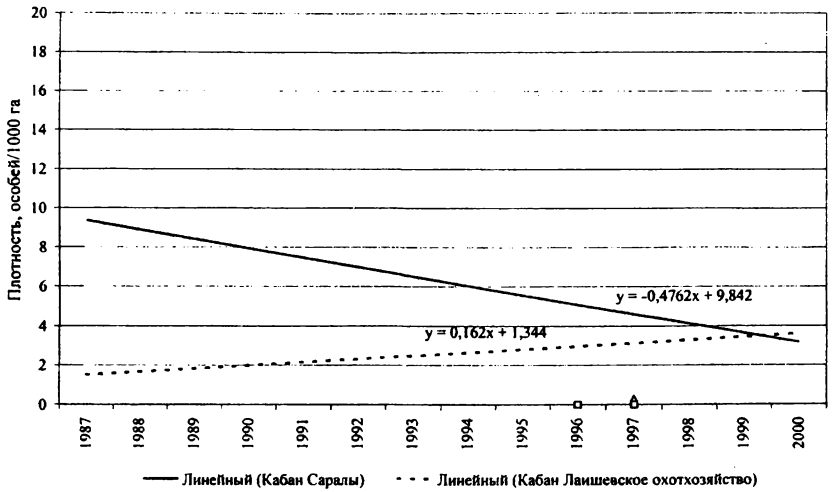


Рис. 6. Многолетние тренды численности территориальной группировки кабана в Саралинском участке и Лаишевском охотничьем хозяйстве (1987-2000 г.г.).

Обращает на себя внимание тот факт, что в последнее десятилетие, на фоне относительно стабильной плотности населения кабана в охотничьих хозяйствах, на заповедной территории плотность населения этого вида имеет явную тенденцию к снижению (рис. 5,6), особенно в Раифском участке. В настоящее время мы не располагаем достаточной информацией, на основе которой можно однозначно трактовать это явление. Однако следует отметить, что существенная разница в тенденциях изменения численности кабана на охраняемых и эксплуатируемых территориях так же, как и в случае с территориальными группировками лося, еще раз дает основания предполагать о существовании «заповедных микропопуляций» копытных.

Пространственная структура.

В территориальных группировках лося обоих участков заповедника наблюдается диффузный тип распределения по территории. Особенно ярко это проявляется в первую половину зимы (рис. 7,8.). При высокой плотности населения отмечается тенденция в сторону некоторого увеличения мозаичности освоения территории. Это в целом не меняет общую картину относительно равномерного рассредоточения животных в

пределах заповедных участков, как при различных плотностях населения (т. е. при различных фазах динамики численности) так и в разные сезоны. Следовательно, согласно типологии, предложенной В.Е. Флинтом (1977), пространственную структуру территориальных группировок лося и Раифского, и Саралинского участков заповедника можно отнести к эквальному (стабильному) типу. Последний обеспечивается относительно правильным чередованием однородных элементов мезорельефа и равномерным распределением кормов. Этот тип пространственной структуры характерен для наиболее типичных видов животных такого ландшафта и господствует в центральных частях ареала, таковой является и территория заповедника. На территориях, находящихся под воздействием хозяйственного использования, в условиях неоднородного мезорельефа, пространственная структура популяций лося имеет, вероятно, лабильные типы пространственной структуры. Подтверждением этому служит тот факт, что в РТ, например, имеют место ежегодные сезонные миграции. При этом, диффузный тип пространственной структуры, характерный для популяций лося в летний период, трансформируется к зимнему периоду в мозаичный. Этот процесс связан с наличием и доступностью зимних кормов, о чем свидетельствуют ведомственные материалы Волжско-Камского отделения ВНИИОЗ. Следует отметить, что в заповеднике антропогенные сукцессии растительного покрова выражены не так ярко, как на территориях, находящихся в хозяйственном использовании, то есть кормовые условия относительно стабильны. Видимо, поэтому распределение животных по территории имеет также относительно стабильный характер.

В отличие от лося, в территориальных группировках кабана просматривается мозаичный тип распределения по территории (рис. 9,10), что соответствует инсулярному типу пространственной структуры популяции (Флинт,1977). В большинстве случаев этот тип господствует на периферии ареала, каковой является и территория заповедника, которую кабан начал осваивать лишь около 30 лет назад.

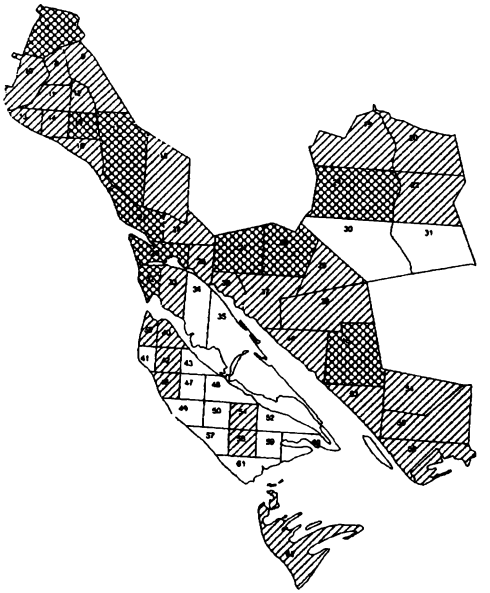


Рис. 7. Пространственное размещение лося в первую половину зимы в Раифском участке ВКГПЗ.

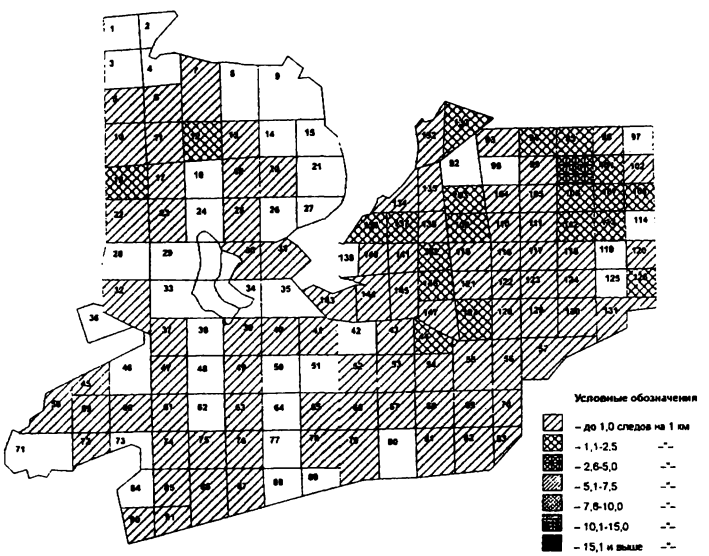


Рис. 8. Пространственное размещение лося в первую половину зимы в Саралинском участке ВКГПЗ.

Детализируя особенности размещения копытных по территории заповедника, следует отметить, что на общем фоне диффузного типа распределения, в территориальных группировках лося просматривается ряд ключевых угодий. К таковым в Раифском участке заповедника относятся пойма р. Сер-Булак, привлекающая лося обилием ивы и осины, а также территории, граничащие с Зеленодольским лесхозом, в угодьях которого имеются значительные площади сосновых молодняков – излюбленного корма лося в зимний период. В Саралинском участке заповедника ключевые местообитания лося связаны с сосновыми молодняками и с островками осинового леса.

Места концентрации кабана в Раифском участке заповедника приурочены к старовозрастным елово-широколиственным лесам, расположенным в юго-восточной части участка. Указанные биотопы привлекают кабана обилием желудей и беспозвоночных, обитающих в мощной растительной подстилке. Во второй половине зимы, с увеличением высоты снежного покрова кабан перемещается в центральные и северные участки, где преобладают сомкнутые ельники. Здесь его передвижение в меньшей степени лимитирует высота снежного покрова, а обилие болотистых участков обеспечивает кормовую базу. В Саралинском участке заповедника места концентрации кабана связаны с дубовыми лесами и побережьями заливов и проток.

Натурные наблюдения, проведенные за пределами охраняемой территории (в охотничьих хозяйствах) свидетельствуют о том, что здесь мозаичность распределения выражена более отчетливо в сравнении с заповедными участками. Искусственная подкормка и усиленный фактор беспокойства обусловливают концентрацию животных в ремизных участках.

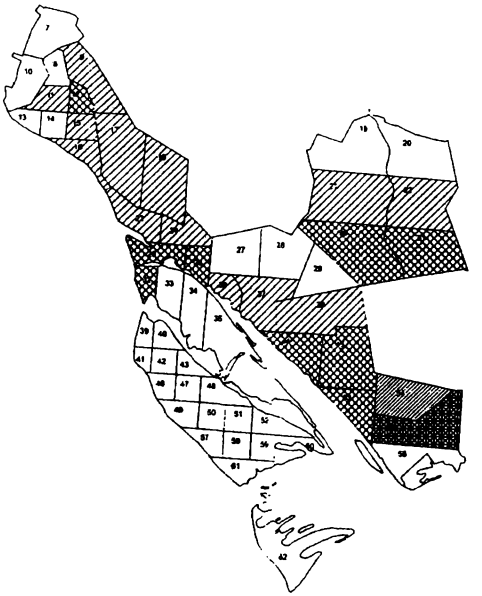


Рис. 9. Пространственное размещение кабана в первую половину зимы в Саралинском участке ВКГПЗ.

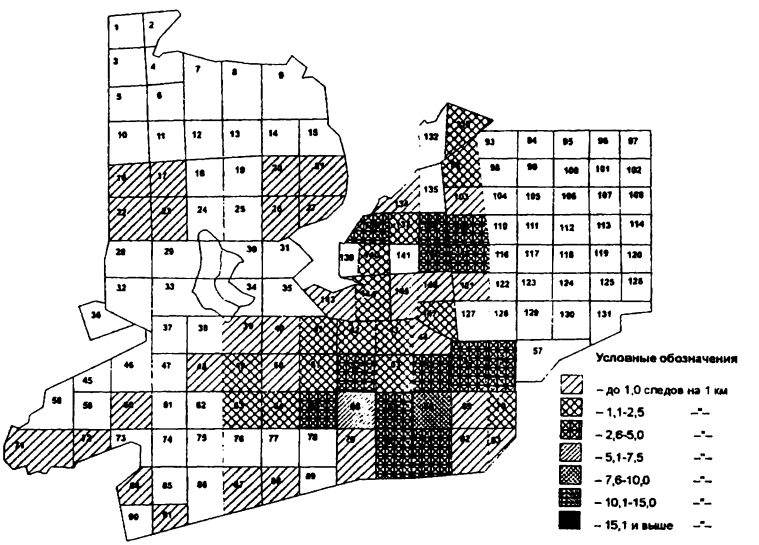


Рис. 10. Пространственное размещение кабана в первую половину зимы в Раифском участке ВКГПЗ.

Представленная работа является первой попыткой проведения анализа многолетних данных по динамике численности и пространственной структуре популяций копытных ВКГПЗ. Несмотря на видимое обилие фактического материала, обобщения нередко носят предварительный характер. Уточнения ряда позиций, таких как «заповедные микропопуляции копытных», «ведущие факторы регуляции плотности населения» требуют дополнительных сведений и дальнейшей проработки.

Curry-Lindahl K. A note on the moose in Sweden // "La terre et la vie". 1961. ann. 108. № 1. P. 110-112. - Koivisto S. Hirvikantamme rakenteesta, lisoaantymisesta ja verotuksesta // Suomen riista. 1963. 16. P. 99-112. - Markgren G. Algforskingen i Swerige // Swer. Natur. 1963. 54. № 4. P. 36-52. - Pimlott D.H. The ecology and management of moose in North America // "La Terre et la vie". 1961. ann. 108. № 2-3. P. 246-263. - Ануфриев Г.А. Опыт оценки состояние природных комплексов заповедников и национальных парков ассоциации "Средняя Волга". Йошкар–Ола, 1997. С. 8. - Глушков В.М., Граков Н. Н., Коздлвский И. С., Колесников В. В., Машкин В. И., Пиминов В. Н., Сафонов В. Г., Синицин А. А., Шиляева Л. М. Управление популяциями охотничьих животных. Киров, 1999. 212 с. - Горшков Ю.А. Особенности функционирования ООПТ в густонаселенных районах // Тр. конф. «Охраняемые природные территории». СПб., 1997. С. 66-69. - Данилкин А.А. Куда исчез лось? // Охота и охотничье хозяйство. 2001. Вып. 3. С. 12-15. - Зарипов Р.З.. Знаменский В.А. Численность, размещение и перспективы использования лосиного поголовья в ТАССР // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. М.: Наука, 1964. С.16-29 - Колосов А.М. Охрана животных в РСФСР. М.: Россельхозиздат, 1982. 160 с. с ил. - Лакин Г.Ф. Биометрия: учебное пособие для биологич. спец. вузов. М.: Высш. школа, 1980. 293 с., ил. - Приклонский С.Г. Научные основы мониторинга охотничьих животных на больших территориях. Авт. дисс. М., 1999. 54 с. - Реймерс Н.Ф. Экологические сукцессии и промысловые животные. // Охотоведение. М., 1972. С. 67-108. - Соколов В.Е. Ондатра: морфология, систематика, экология. М.: Наука, 1993. 540с. - Терновский Д.В. Биология и акклиматизация американской норки на Алтае. Новосибирск: обл. книж. изд., 1958. 47 с. - Флинт В.Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 183 с. - Шварц С.С., Михеева К.В. Теоретические основы рационального использования охотничье-промысловых животных // Зоол. позв. М.: 1976. Т. 8. С. 8-68.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ГРИБОВ

Дьяков Ю.Т.
Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
119899, Москва, Воробьевы горы, д.1, кор.12, МГУ, Биологический факультет, dyakov@1.mycol.bio.msu.ru

Грибы - важнейший компонент сапротрофного блока в круговороте веществ и энергии, эволюционно связанный с разложением и утилизацией растительного субстрата. Через тело грибов проходит 2/3 связанного углерода. Грибы паразиты вызывают разрушительные эпидемии полезных растений, причем экономический урон может сопровождаться и угрозой здоровью людей и сельскохозяйственных животных вследствие накопления микотоксинов в зараженных растениях. Мониторинг численности и изменения генотипического состава популяций этих грибов - важнейшее условие для управления их популяциями. Природные популяции - важный источник новых генотипов полезных грибов, объектов биотехнологии и культивирования. Наконец, в популяциях зарождаются эволюционные процессы, приводящие не только к адаптациям, но и видообразованию.

На структуру и динамику генотипического состава грибов оказывают влияние следующие их свойства:

1. Короткие репродуктивные генерации. Промежуток между двумя генерациями бесполого спороношения у многих видов микромицетов составляет несколько дней. В связи с перекрыванием коротких генераций у отдельных особей такие грибы непрерывно спорулируют длительное время.

2. Высокая продуктивность, образование миллионов спор одной колонией микромицетов или плодовым телом макромицетов. По нашим данным (Дьяков, Супрун, 1984), при умеренном развитии фитофтороза картофеля (50 пятен на одним растении) ежедневно на одном гектаре посева формируется 8×10^{12} спор. Следовательно, при частоте спонтанных мутаций 10^{-9} ежедневно возникает 1000 мутантов по каждому локусу. Поэтому один мутационный процесс, без рекомбинации, может обеспечить необходимые адаптации и эволюцию популяций.

3. Быстро сменяемые процессы колебания численности. В результате наступления неблагоприятных погодных условий, обработки фунгицидами, выращивания устойчивого сорта или вида растения-хозяина, численность популяции может упасть на несколько порядков, а затем, при снятии ограничивающего фактора или сохранения отдельных резистентных к нему особей – быстро вернуться к первоначальным размерам. Например, число жизнеспособных пустул бурой ржавчины пшеницы в Краснодарском крае после зимовки в разные годы составляет от 0 до 1,5% от числа ушедших под зиму (Куприянова, Жукова, 1987), однако, при наличии благоприятных условий уже через 2 месяца вегетации может возникнуть эпифитотия. Эти волны увеличивают роль дрейфа генов в динамике генотипов, а также быстрое накопление генотипов, приспособленных к изменившимся условиям. В качестве примера рассмотрим внутри и межпопуляционный полиморфизм возбудителя пирикуляриоза риса в разных районах Приморского и Краснодарского краев (Дарага и др., 1991). В Приморском крае рис имеет длительную историю выращивания, а болезнь наблюдается регулярно, поэтому там давно произошел отбор наиболее приспособленных генотипов, и отдельные популяции имеют сходные частоты фенотипов. Краснодарский край – новый район рисосеяния, рис там стали выращивать недавно, а эпидемии пирикуляриоза редки. Поэтому дрейф оказывает большее влияние на частоты фенотипов, чем отбор, что сказывается на значительных межпопуляционных различиях.

4. Разнообразие систем размножения – от панмиксиса до строгой клональности. У высших сумчатых и базидиальных грибов отсутствует или крайне редуцировано бесполое спороношение и имеется сложная система генетического контроля половой совместимости, ограничивающая инбридинг и повышающая потенциал аутбридинга. У многих плесневых грибов, наоборот, половая репродукция происходит один раз в году или вообще отсутствует, а функции размножения имеют многочисленные генерации бесполого спороношения, что способствует клональной структуре их популяций. Отдельные клоны могут достигать гигантских размеров не только по численности, но и по занимаемой территории. Например, мы исследовали некоторые популяционные маркеры у коллекции штаммов *Phytophthora infestans*, собранных в Московской

области и в Сибири от Екатеринбурга до Владивостока и Сахалина (Elansky et al., 2001). Популяции из Московской области содержат большое число клонов, что обусловлено завозом посадочных клубней из разных регионов, в то время как на огромной территории Сибири распространен всего один клон, а отдельные изоляты различаются лишь точковыми мутациями, обеспечивающими адаптации (гены вирулентности, резистентности к фунгицидам и др.)

5. Наличие нескольких ядер в клетке многих грибов обусловливает явление гетерокариоза, при котором возможно хранение вариабельности в виде рецессивных аллелей, причем в отличие от гетерозиготности диплоидов, концентрация отдельных ядер и, соответственно, частоты аллелей могут меняться, что обеспечивает быструю адаптацию к меняющимся условиям жизни.

6. Большая роль неканонических способов рекомбинации, таких как парасексуальная рекомбинация, нереципрокные обмены вследствие генной конверсии и др.

7. Высокая спонтанная изменчивость, вплоть до реплицирующейся нестабильности, обусловленной многими причинами (Терехова, Дьяков, 1986). Об огромном потенциале спонтанной изменчивости свидетельствуют данные А.В. Шныревой, полученные в нашей лаборатории (табл.1).

Таблица 1

Спонтанная изменчивость возбудителя пирикуляриоза риса *Magnaporthe grizea* (Дарага и др., 1988)

	Приморский край	Краснодарский край
Белковый полиморфизм:		
Внутрирегиональный	0.845	0.801
Внутрипопуляционный	0.809	0.702
Внутриклональный	0,548	0.412
Культурально-морфологические признаки:		
Доля нестабильных штаммов	0.63	0.27
Из них с реплицирущейся Нестабильностью (%)	39	49

8. Огромные миграционные способности грибов, имеющих воздушное спороношение. Известны перелеты спор возбудителя ржавчины кофе через Атлантический океан из Западной Африки в Америку, спор возбудителя мучнистой росы злаков из континентальной Европы в Великобританию, возбудителя бурой ржавчины пшеницы из Краснодарского края по всей Восточной Европе и в Западный Казахстан.

Рассмотрим некоторые факторы, влияющие на динамику частот генов в грибных популяциях.

Изменение частот генов фитопатогенных грибов при смене сортов растения-хозяина. При введение в культуру новых генов устойчивости численность популяции фитопатогенов падает, однако, вследствие небольшого числа сохранившихся вирулентных клонов (которые всегда есть в гигантских популяциях), может быстро достигать исходных размеров, но уже с изменившимися частотами отдельных генов. Например, в начале 80х годов прошлого века на территории московской области широко распространили сорт картофеля Домодедовский, имеющий ген устойчивости к фитофторозу R3. Его устойчивость была быстро утрачена вследствие перестройки популяций возбудителя болезни (табл.2).

Таблица 2

Частоты генов вирулентности в подмосковных популяциях *Phytophthora infestans*

Частоты генов	1980 г	1981 г	1982 г	1983 г
P1	0,74	0,95	0,94	0,38
P2	0,17	0,26	0,08	0,06
P3	0,08	0,02	0,82	0,89
P4	1,00	0,99	0,67	0,74

Изменение частот генов фитопатогенных грибов после обработок фунгицидами. В случае обработок системными фунгицидами с моносайтовым действием (узкая мишень в клетке) происходит картина, аналогичная вышеописанной, то есть после резкого падения численности начинается ее рост, с преобладанием резистентных к фунгициду клонов. Однако, поскольку резистентность сопровождается значительными

модификациями отдельных звеньев метаболизма, в резистентной популяции могут наблюдаться и другие генетические изменения, влияющие на структуру популяций. Показано, например, что фунгицид металаксил, широко используемый для борьбы с фитофторозами, может обусловливать конверсию типов спаривания, и тем самым, влиять на частоту половой рекомбинации в популяциях.

Изменение частот генов фитопатогенных грибов в годовом цикле. У многих фитопатогенных грибов обнаружены циклические изменения частот многих генов. После зимовки популяция имеет низкие показатели вирулентности а агрессивности. В процессе роста численности популяции растут ее агрессивность и вирулентность, падение численности при наступлении неблагоприятных для размножения условий сопровождается падением этих показателей (Рыбакова, Дьяков, 1990).

Возможны два генетических фактора, воздействующих на канализованное изменение частот генов, которые оказывают влияние на патогенность.

1). Периодический отбор в недрах популяции отдельных клонов, имеющих более высокие фенотипические показатели патогенности. Этот фактор у микроорганизмов, размножающихся клонально, можно исследовать экспериментально. Дело в том, что помимо случайных мутаций на структуру популяций может оказывать влияние периодический отбор или митотический драйв (Maruyama, Birky, 1991). При возникновении полезной мутации (драйвера) в одной копии генома в популяции и ее фиксации, фиксируется вся хромосома, так что аллельное разнообразие по этой хромосоме приближается к нулю. Затем разнообразие может постепенно повышаться под давлением мутаций, пока не произойдет возникновение новой полезной мутации и не начнется следующий круг периодического отбора. Если на данной хромосоме находятся гены нейтральные, или даже снижающие приспособленность, но слабее, чем повышает ее драйверная мутация, эти гены будут фиксироваться в популяции. Время между двумя циклами hitchhiking (движения рывками) определяется эффективным размером популяции, нуклеотидной протяженностью хромосомы и показателем S (коэффициентом отбора) драйвера. У гаплоидных организмов, лишенных полового процесса (а таких очень много среди грибов), роль

периодического отбора значительно выше, чем у половых диплоидных, ибо рекомбинация разрушает внутрихромосомное сцепление. Итак, начальный рост численности исходной популяции сопровождается увеличением частоты нейтральных или незначительно снижающих приспособленность мутаций. Если в популяции вследствие изменения относительно приспособленности начинается рост численности адаптивных мутантов, то происходит падение численности ранее доминировавших клонов, а вместе с ними и нейтральных мутаций. После того, как адаптивные клоны достигнут высокой численности, начинается новая волна роста численности нейтральных мутаций, которые фиксируются уже в потомстве адаптированных клонов. Таким образом, число подобных волн и их временной период отражают число и периодичность смен доминирующих клонов в популяции. Исследование подобных волн периодического отбора проводилось с сахаромицетными дрожжами и фузариями в хемостате. Нам удалось зафиксировать одну волну в природе, исследуя динамику численности мутаций *Phytophthora infestans*, резистентных к бластицидину S (Рыбакова и др., 1987).

2). Одним отбором канализованную изменчивость в популяциях фитопатогенных грибов объяснить нельзя, ибо скорость происходящих изменений частот отдельных генов вирулентности не соответствует различиям в их влиянии на приспособленность. Возможно, в популяциях таких грибов имеет место направленный отбор, вызванный изменением локализации в геноме мобильных элементов, как это показано в опытах с дрозофилой (Гвоздев, Кайданов, 1986; Ратнер, Васильева, 1992). Показано, например, что выращивание многих видов грибов на среде с хлоратом калия вызывает возникновение большого числа мутаций генов, влияющих на поступление и метаболизм нитратов, причем в поврежденных генах (нитратредуктазы или иных) обнаруживаются транспозоны. Как пример, приведем данные, полученные в нашей лаборатории при изучении nit-мутаций у фузариевых грибов, выделенных из растений ржи в Башкирии (табл. 3).

В геноме фитофторы в нашей лаборатории обнаружены 3 мобильных элемента – Ty1, Mariner и Sine - и показана возможность их использования при изучении полиморфизма популяций.

Таблица 3

Мутанты фузариев, полученные при росте на среде с хлоратом калия (Гарифуллина и др. 1998)

Виды	Число штаммов	Число секторов	Число *nit* мутантов	Из них (%)		
				Nit-1	*nit-3*	*nit-M*
F.oxysporum	31	424	251	67,7	16,7	15,7
F.solani	13	172	116	82,8	12,1	5,1

Видообразование грибов может быть обусловлено: 1) расхождением по трофическим нишам (паразиты – сапротрофы); 2) расхождением по растениям-хозяевам; 3) поражением растений, находящихся на разных фазах развития; 4) расхождением по требованиям к погодным условиям; 5) географической изоляцией. В качестве генетической изоляции между расходящимися популяциями большую роль играет потеря полового процесса и вегетативная несовместимость.

Потеря **полового процесса** препятствует половой рекомбинации между дивергирующими популяциями и способствует длительной фиксации комплекса адаптивных генов. Потеря полового процесса более характерна для рудеральных *r*-стратегов, чем для стресс-толерантных *K*-стратегов. Большинство агамных несовершенных грибов произошло от сумчатых (гаплоидные *r*-стратеги), в то время как диплоидные оомицеты и дикариотичные базидиомицеты, имеющие большую забуференность генома и тенденции к *K*-стратегии, часто не теряют половые структуры, а переходят к апомиксису, псевдогомоталлизму, инбридингу.

Возникновение агамных видов может быть результатом популяционных или генетических процессов.

Популяционные процессы приводят к потере и пространственному разделению штаммов гетероталлических видов, имеющих разные аллели локуса спаривания. Популяции оказываются представленными только одним типом спаривания, а размножение – вегетативным способом, то есть клональным. В основе пространственного разделения локусов спаривания могут быть как случайные процессы (дрейф генов), так и отбор.

Примером *дрейфа* может быть панглобальное распространение штаммов *Phytophthora infestans*, имеющих тип спаривания A1.

Молекулярные исследования популяций возбудителя фитофтороза картофеля в разных странах, показали, что длительное время всюду был распространен только один клон, случайно попавший в США и Европу в середине XIX столетия из Мексики. Поэтому жизненный цикл этого оомицета включал несколько генераций бесполого размножения летом на листьях и зимовку мицелия в клубнях зимой. И только в конце XX в. в связи с интенсивным экспортом картофеля из Мексики в Старом Свете появились оба типа спаривания и стали находить половые споры (ооспоры).

Примером *отбора* может быть соотношение типов спаривания *A* и *B* в популяциях возбудителя голландской болезни вязов аскомицета *Ophiostoma ulmi*. Неагрессивные штаммы этого гриба имеют соотношение, близкое к 1 : 1. У агрессивных штаммов свыше 85% изолятов имеют тип *B*, который более патогенен. Преимущественно вегетативное размножение агрессивных штаммов, обусловленное асимметричным распределением типов спаривания, позволяет защитить от разрушения вследствие рекомбинаций адаптивные комплексы генов.

Генетические процессы могут привести к изменениям, блокирующим протекание полового процесса. Об этом свидетельствуют опыты по гибридизации ДНК близкородственных видов анаморфного рода *Bipolaris* (Sharon et al., 1996). Возбудитель южного гельминтоспориоза кукурузы *B. maydis* имеет сумчатую стадию *Cochliobolus heterostrophus*. Идиоморфы локуса спаривания этого грибы были клонированы и использованы в качестве пробы в блот-гибридизациях с ДНК морфологически близкого, но не имеющего сумчатой стадии (несовершенного) гриба *B. sacchari*, возбудителя пятнистости листьев сахарного тростника. Оказалось, что штаммы, выделенные из одной популяции, имеют *mat-1* или *mat-2*, то есть в одной популяции встречаются носители обоих типов спаривания. Однако, гетероаллельные штаммы при совместном росте на питательных средах или на растении не формировали псевдотециев. Локус *mat-2* переносили из штамма *B. maydis* в штамм *C.heterostrophus*, у которого свой локус был делетирован. Штамм с такой конструкцией скрещивался со штаммами того же вида, имеющими противоположный тип спаривания, и формировал псевдотеции. Следовательно, асексуальность *B. sacchari* обусловлена дефектами не в локусе спаривания, а в генах,

контролирующих последующие этапы полового цикла. Возникновение таких дефектов, возможно, проходило следующие этапы (Leslie, Klein, 1996).

Большинство аскомицетов – гермафродиты, причем мужскими гаметами у них часто служат конидии. Благодаря двойственной роли мужских гамет (оплодотворение трихогины и бесполое размножение) мутанты, потерявшие их, нежизнеспособны. Однако мутации, вызывающие дефекты в синтезе женских половых структур, не снижают жизнеспособности в стадии анаморфы, и даже энергетически выгодны (питание не тратится на формирование ненужных структур). Поскольку у женских штаммов протекает сложный морфогенез, контролируемый большим числом генов, подобные мутации возникают часто, в связи с чем природные штаммы многих аскомицетов состоят из смеси мужских и гермафродитных штаммов. Вследствие дрейфа или отбора возможно появление популяций, которые полностью потеряли способность к формированию перитециев.

У анаморфных грибов потеря полового процесса поддерживается отбором. Это наглядно видно из опытов по гибридизации панмиксного базидиомицета *Schizophyllum commune* и аскомицета *Emericella nidulans* (анаморфа *Aspergillus nidulans*), эволюционирующего по пути утраты полового процесса

(Caten, Jinks, 1976). Гибридное потомство штаммов *S. commune* имеет средние показатели между родителями (основной вклад в вариацию вносит аддитивность), а у *A.nidulans* скорость роста потомства ниже, чем даже у медленнорастущего родителя (достоверно наличие эпистаза), то есть отбор направлен против гибридов.

Вегетативная несовместимость у сумчатых грибов и оомицетов препятствует генетическим обменам в вегетативной фазе, а у высших базидиомицетов, половой процесс которых начинается слиянием вегетативных гиф, - и половой рекомбинации. Вегетативная несовместимость бывает частичной или полной, что зависит от числа гетероаллельных генов несовместимости у двух штаммов и наличия различных генетических систем, определяющих несовместимость (Дьяков, Долгова, 1995). Так, у *Phytophthora infestans* одна система снижает частоту формирования гетерокарионов при сращивании разных природных

штаммов по сравнению с частотой гетерокарионов, возникших при сращивании колоний одного штамма. Вторая приводит к лизису слившихся гиф и протопластов и полному отсутствию гетерокарионов.

Рассмотрим роль вегетативной несовместимости и других изолирующих факторов в видообразовании.

Расхождение по трофическим нишам. Многие почвообитающие грибы имеют две эволюционные тенденции – к преимущественно сапротрофному или к преимущественно паразитическому образу жизни. Популяции, эволюционирующие в этих направлениях, часто взаимно несовместимы. Например, штаммы *Fusarium oxysporum*, выделенные из зараженных корней хлопчатника и почвы под хлопчатником в Израиле, оказались взаимно несовместимыми (Katan, Katan, 1988).

У гриба *Rhizoctonia solani* описано около десятка анастомозных групп, члены которых генетически изолированы от штаммов, относящихся к другим группам. Большинство таких групп выделено из пораженных культурных растений и из почвы под ними. Однако выделенные из целинных почв штаммы (группа АГВ1) слабо патогенны, обладают выраженными сапротрофными свойствами, и частично совместимы со штаммами из некоторых других анастомозных групп (АГ2, АГ3 и АГ6), но не с остальными. Штаммы этих групп сходны и по морфологии колоний. Все это свидетельствует об их генетической близости. Можно полагать, что обитающая в целинных почвах непатогенная группа АГВ1 является исходной. В агроценозах она дивергировала по трем направлениям: 1) АГ2 – широко специализированная с дальнейшей дивергенцией на более узко специализированные подгруппы АГ2-1 и АГ2-2; 2) узко специализированная по отношению к картофелю АГ3 и 3) сохранившая прежнюю экологическую нишу АГ6.

Таким образом, переход в агроценозы фитопатогенных грибов сопровождался ускорением эволюционных процессов и видообразования. В частности, усилилась паразитическая специализация и **расхождение по растениям-хозяевам.** Исследования, проведенные в нашей лаборатории (Нгачаном и др., 1988; Терехова и др, 1990), показали, что штаммы широко специализированной группы АГ4, выделенные из разных растений, дивергируют, что выражается в снижение частоты анастомозирования между ними, некоторых морфологических различиях и белковом

полиморфизме. Такая же дивергенция обнаружена при изучении штаммов *Phytophthora infestans*, изолированных из пораженных растений картофеля и томатов. Такие штаммы имели пониженную перекрестную патогенность и различия в аллельных частотах некоторых изоферментов. Закрепление генетической изоляции штаммов из разных растений обусловлено не только разной перекрестной патогенностью, но и частичным снижением фертильности гибридов между штаммами из картофеля и томатов, установленной в нашей лаборатории (Багирова и др., 1998).

Иногда удается установить дивергенцию штаммов, вследствие поражения ими **разных органов** одного вида растения. Так штаммы*Rhizoctonia solani* сопровождают сахарную свеклу от всходов до хранящихся корнеплодов, однако, корневую гниль всходов вызывают штаммы из анастомозной группы АГ4, а кагатную гниль хранящихся корней – АГ2-2.

Дивергенция популяций, вызванная **адаптациями к разным погодным условиям** описана нами при изучении структуры популяций вешенки *Pleurotus ostreatus*. У большинства ее штаммов плодообразование индуцирует падение температуры (холодовой шок), поэтому они плодоносят обычно осенью, после временного похолодания. Однако, есть штаммы, не требующие для плодообразования холодового шока и плодоносящие летом. Исследования А.В.Шныревой с сотрудниками в нашей лаборатории (Шнырева и др., 1998) показали, что «летние» и «осенние» штаммы образуют две взаимно-несовместимые интерстерильные группы (виды-двойники), различающиеся также морфологическими признаками, аллельным спектром изоферментов и RAPD-полиморфизмами ДНК.

Часто причина дивергенции популяций бывает не столь очевидной. Так, осенний опенок на основании комплекса морфологических признаков был разделен на несколько видов. При изучении вегетативной несовместимости между ними оказалось, что границы интерстерильных групп совпали или почти совпали с границами внутривидовых единиц, очерченных на основании комплекса морфологических признаков (табл.4).

Таблица 4

Видовой статус некоторых европейских и североамериканских групп *Armillaria mellea sensu lato* (Berule, Dessureanle, 1989)

Морфологические виды	Интерстерильные группы	
	европейские	североамериканские
A.mellea sensu stricto	D	VI
A. ostoya (syn. A. obscura)	C	I
A. bulbosa (syn. A. lutea)	E	VII
A. cepestipes	B	IV, X
A. borealis	A	
A. synapinae		V
A. gemina		II
A. calvascens		III

Как видно, за одним исключением, каждый морфологический вид соответствует одной интерстерильной группе. В пределах бывшего СССР обнаружено 4 интерстериальные группы опенка (Радзиевская, Дьяков, 1987).

Установление генетических связей между штаммами осеннего опенка по полиморфизму длин рестриктов рДНК и секвенирования области межгенного спейсера оперона рДНК (IGS-1) (Anderson, Bailey, 1989; Coetzee et al., 2000) привела к разделению исследованных штаммов на две группы. В первую группу попало большинство исследованных видов, во вторую – штаммы *A.mellea* sensu stricto. Первая группа, в свою очередь, разделилась на 2 кластера – *A.ostya, A.gemina, A.borealis* и *A.sinapina, A.sepestipes, A.gallica, A.calveseens, A.bulbosa.* Анализ кластеров приводит к двум парадоксальным выводам:

Во-первых, штаммы, имеющие общий ареал и сходную биологию (в частности, круг обычно поражаемых растений), гораздо более резко различаются по морфологии и рибДНК, чем штаммы, встречающиеся в разных регионах и на разных породах растений. Например, северные виды *A.cepestipes* и *A.borealis* встречаются в одном лесу и даже на одном субстрате, но резко различаются по макроморфологии, изоферментам и

рибДНК. Однако, *A.cepestipes* морфологически не отличим от более южного и поражающего иные породы вида *A.bulbosa*, с которым вместе группируется и по секвенированию IGS. Последний же резко различается как по морфологии, так и по рибДНК от встречающегося в тех же регионах и на тех же породах *A.mellea.*

Во-вторых, штаммы, имеющие общий ареал и сходную биологию, характеризуются более резким барьером несовместимости, чем штаммы из разных регионов. Так, среди близких по данным секвенирования IGS видов (первый кластер) частичная интерфертильность наблюдается только между изолятами северамериканской группы I (табл.4) и европейского вида *A.ostoya.* Среди изолятов кластера II частично интерфертильны только европейский вид *A.bulbosa* и изоляты северамериканской группы I, а также европейский *A.cepestipes* и американские группы V и X.

По-видимому, эти данные могут свидетельствовать в пользу географического видообразования. Толчек к расхождению дает не освоение нового субстрата (большинство видов комплекса широкоспециализированы), а географическая изоляция, попадание в новые районы. При этом длительное время может сохраняться морфологическое сходство и частичная интефертильность. В пользу географического видообразования свидетельствует расхождение по географическим районам рибДНК штаммов *A.mellea*, которые составили четыре четкие группы (европейские, восточно-американские, западно-американские и азиатские), а также резкие различия давно обособившихся австралийских штаммов от европейских и североамериканских. В Австралии описано 5 интерстерильных групп, полностью несовместимых с европейскими и североамериканскими, и несколько четко отличающихся морфологических видов.

Второй этап дивергенции происходит после случайного совпадения ареалов географически изолированных клонов. В этом случае видообразование протекает более бурно и сопровождается возникновением полной несовместимости, подавляющей миграцию ядер при мон-мон, ди-мон и ди-ди слияниях гиф, а также возникновением более четких морфологических различий. При этом квантовое видообразование не сопровождается расхождением по разным хозяевам.

Багирова С.Ф., Ан Цзянь Ли, Дьяков Ю.Т. Микол. и фитопатол. 1998. Т.32. В.4. С.47-50. - Гарифуллина Г.Ф. Долгова А.В., Инсарова И.Д., Дьяков Ю.Т. Микол. и фитопатол. 1996. Т.30. В.2. С.43-51. - Гвоздев В.А., Кайданов Л.З. Ж. Общей Биол. 1986. Т.47. С.51-63. - Дарага А.В., Галимова Е.М., Терехова В.А., Дьяков Ю.Т. Микол.и фитопатол. 1988. Т.22. С.327-334. - Дарага А.В., Терехова В.А., Дьяков Ю.Т. Биол. науки. 1991. N4. С.54-63. - Дьяков Ю.Т., Супрун Л.М. Сельскохоз. Биология. 1984. N3. С.111-118. - Дьяков Ю.Т., Долгова А.В. Вегетативная несовместимость у фитопатогенных грибов. М. МГУ. 1995. 160 с. - Куприянова В.К., Жукова Л.В. Защита растений. 1987. В.8. С.26. - Нгачан С.В., Дьяков Ю.Т., Умралина А.Р. Биол. науки. 1988. В.5. С.71-76. - Радзиевская М.Г., Дьяков Ю.Т. Докл. АН СССР, 1987. Т.292. С.1489-1491. - Ратнер В.А., Васильева Л.А. Генетика. 1992. Т.28. С.15-27. - Рыбакова И.Н., Супрун Л.М., Дьяков Ю.Т. Докл. АН СССР. 1987. Т.294. С.696-698. - Рыбакова И.Н., Дьяков Ю.Т. Ж. Общей Биол. 1990. Т.51. С.651-660. - Терехова В.А., Дьяков Ю.Т. Микол. и фитопатол. 1986. Т.20. С.233-240. - Терехова В.А., Нгачан Ш.В., Дьяков Ю.Т. Биол. науки. 1990. В.7. С.93-100. - Шнырева А.В., Дружинина И.С., Дьяков Ю.Т. Генетика. 1998. Т.34. С.1610-1618. - Anderson J.B., Bailey S.S. Evolution. 1989. V.43. P.1652-1662. - Berule J.A., Dessureanle M. Mycologia. 1989. V.81. P.216-225. - Caten C.E., Jinks J.L. In "2nd Internat. Symp.on the Genetics of Industrial Microorganisms" Ed. K.D. Macdonald. AP. 1976. P.93-111. - Coetzee M.P.A., Wingfield B.D., Harrington T.C., Dalevi D., Coutinho T.A., Wingfield M.J. Mycologia. 2000. V.92. P.105-113. - Elansky S., Smirnov A., Dyakov Y., Dolgova A., Filippov A., Kozlovsky B., Kozlovskaya I., Russo P., Smart G., Fry W. European J. Phytopathol. 2001. V.149. P.605-611. - Katan T., Katan J. Phytopathology. 1988. V.78. P.852-855. - Leslie J.F., Klein K.K. Genetics. 1996. V.144. P.557-567. - Maruyama T., Birky C.W. Genetics, 1991. V.127. P.449-451. - Shaton A., Yamaguchi K., Christiansen S., Horwitz B.A., Youder O.C., Turgeon B.G. Mol. Gen. Genet. 1996. V.251. P.60-68.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ПОЛЕВОК ГЕТЕРОГЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ

Жигальский О.А., Белан О.Р.
Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта 202

Проведен анализ особенностей сезонных изменений демографической структуры и пространственного распределения двух видов полевок, обитающих в гетерогенных качественно различающихся биотопах трех высотных поясов гор Южного Урала. Показано, что население мелких млекопитающих Иремельского горного массива в горно-лесном, подгольцовом и горно-тундровом поясах можно рассматривать как метапопуляции красной и красно-серой полевок, а население на каждой из рассмотренных площадок как микропопуляции или локальные популяции этих видов. Выявлены статистически значимые различия динамики численности и демографической структуры населения полевок, обитающих в различных биотопах. Обсуждаются механизмы формирования пространственной структуры.

Изучение механизмов взаимодействия животных и их группировок со средой обитания, роли миграционных процессов и пространственного распределения по территории в формировании структуры популяций млекопитающих, актуально как для решения практических задач эпидемиологии, лесоведения, рационального природопользования, так и для развития теоретических положений биоценологии и теории эволюции (Флинт, 1977; Шварц, 1980; Большаков, Баженов, 1988; Шилов, 1988; Лидикер, 1997; Касаткин, 1999; Hansson, 1977; Plesner, 1996). Пространственной структуре принадлежит особая роль в популяционной динамике. Территориальное распределение животных, особенно в гетерогенной среде, может стать начальным этапом микроэволюции и способно повлечь за собой дифференциацию пространственных группировок по биологическим свойствам (морфологическим, этологическим, физиологическим, генетическим).

В настоящее время сформировалась точка зрения, что многие виды млекопитающих представляют собой группы полуизолированных локальных популяций, различным образом связанных между собой посредством расселения и образующих единую метапопуляцию (Hento, Kaitala, Ranta 1997; Лидикер, 1999; Hanski, 1999). Локальные популяции

могут вымирать, а освободившиеся участки в процессе развития метапопуляции могут заселяться вновь. Длительность существования метапопуляции зависит, главным образом, от размеров локальных популяций, числа продуцируемых в них эмигрантов, возможности их успешного расселения и пространственной неоднородности, накладывающей ограничения на эти процессы. Очень важна для этих процессов синхронность динамики локальных популяций, которая в свою очередь зависит от локализации как катастрофических, так и естественных природных явлений и целого ряда других факторов, в том числе и межвидовых взаимодействий в процессе заселения свободных территорий.

Распределение организмов в пространстве складывается на основе взаимодействия двух процессов: биологических потребностей вида и условий среды обитания. В этом отношении особое значение имеет неоднородность среды, так как в разных элементах пространственной мозаики плотность популяции различна, различна интенсивность размножения и гибель животных, интенсивность эмиграции и иммиграции, что в свою очередь приводит к различной сезонной динамике и половозрастной структуре населения.

Гетерогенность современных ландшафтов сформирована, главным образом, в результате антропогенной деятельности человека, которая, как правило, сопровождается значительными изменениями биоты. Такие экосистемы, в большинстве своем, еще не имеют адаптивных механизмов к новым условиям и поэтому обладают низкой устойчивостью. К числу естественных экосистем, обладающих высокой степенью мозаичности, относятся горные экосистемы, которые могут служить хорошей моделью для изучения взаимосвязей между степенью мозаичности среды - динамикой ее населения и территориальным размещением животных, так как в горах больше, чем где-либо нестабильны условия, в которых находятся животные. Микроклимат на разных склонах, характер субстрата и связанные с ним состав почвы и растительность резко меняются даже на незначительно удаленных участках. (Большаков, 1972; Горчаковский, 1975; Садыков, Баженов, Жигальский, 1981; Haslett, 1997).

Цель работы - изучение особенностей сезонных изменений демографической структуры и пространственного распределения мелких млекопитающих, обитающих в гетерогенных качественно различающихся

биотопах трех высотных поясов гор Южного Урала. Для достижения поставленной цели работы проверялись следующие гипотезы:

- существуют ли достоверные различия в сезонных динамиках численности и структуры населения мелких млекопитающих, обитающих в трех высотных поясах;
- обнаруженные различия носят популяционный характер (во всех высотных поясах обитают разные популяции одних и тех же видов) или это какие-то внутрипопуляционные группировки, объединенные в единую метапопуляцию;
- местообитания, расположенные в разных высотных поясах, выполняют одинаковую роль или каждое из них имеет какую-то функционально обособленную роль в популяционной динамике.

Материал и методы исследования

Исследования проводились в районе горного массива Иремель (1979-1981 гг.) на четырех одногектарных площадках мечения (рис.1), расположенных на юго-восточном склоне в трех высотных поясах (Горчаковский, 1975). Расстояние между самыми удаленными площадками не превышало 1800 м. Для сбора материала использовали метод индивидуального мечения и повторного отлова животных (Наумов, 1951). Живоловки размещали на расстоянии 10 м друг от друга; таким образом, на каждую площадку приходилось по 100 живоловок, которые проверялись два раза в сутки (утром и вечером). У животных определялись пол и репродуктивное состояние.

Всех отловленные животных относили к одной из трех возрастных групп: прибылые неполовозрелые - juvenis; прибылые половозрелые - subadultus; половозрелые животные прошлого года рождения - adultus. Чтобы избежать привыкания животных к ловушкам, отловы проводили сериями по 5 дней с интервалами в 20 суток. Серии отловов названы турами (табл. 1).

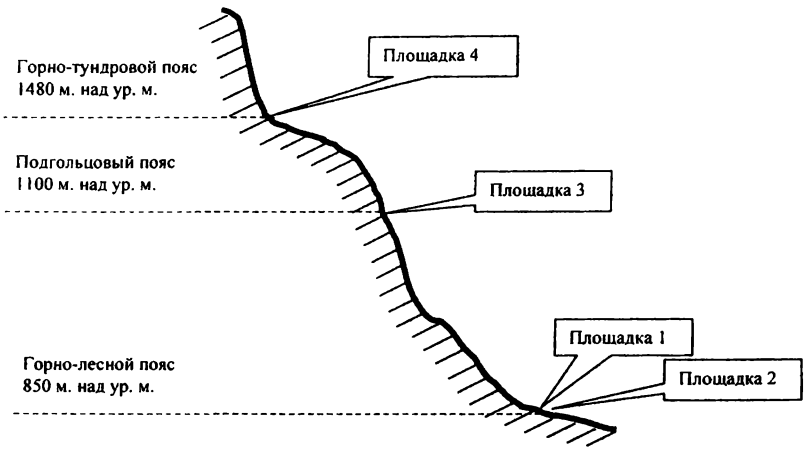


Рис. 1 Схема расположения площадок мечения.

Таблица 1

Календарные даты и периоды отловов полевок.

Год	Тур	Дата	Характеристика года
1979	1	06.09. – 11.09.	Рост численности
1980	2	11.06. - 15.06.	Пик численности
	3	02.07. - 06.07.	
	4	19.07. - 23.07.	
	5	10.08. - 14.08.	
	6	02.09. - 06.09.	
1981	7	07.06. – 11.06.	Депрессия
	8	01.07. – 06.07.	
	9	20.07 - 23.07.	
	10	09.08 – 13.08.	
	11	4.09. – 08.09.	

Площадка 1 расположена на высоте 850 м над уровнем моря в горно-лесном поясе и занимает большую часть вырубки в пихтово-еловом лесу. Возраст вырубки 4-5 лет; этот биотоп заметно отличался от прилегающей тайги. Основные древесные породы на вырубке - молодая поросль березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), по краям вырубки встречаются единичные молодые ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) и пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.). Средний ярус – красная и черная смородина (*Ribes rubrum* L., *Ribes nigrum* L.), жимолость алтайская (*Lonicera altaica* Pall. ex DC), малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.). Нижний ярус представлен типичными для этой зоны травянистыми растениями. Почвенный покров представлен мелко- и среднемасштабными каменистыми россыпями покрытыми сверху сплошным мохово–травяным покровом.

Площадка.2 расположена в горно-лесном поясе на высоте 850 м над уровнем моря в непосредственной близости от первой на участке пихтово-елового леса (рис. 1). Средний ярус развит слабо. Травянистый покров негустой (в основном злаки, зонтичные, хвощи и папоротники). Грунт состоит из мелких обломков камней, погруженных в слой почвы. Очень хорошо развит моховой покров (до 10 см.). Весной, во время схода снега, и

летом, после обильных дождей, здесь наблюдалось значительное переувлажнение.

Площадка 3 находится в подгольцовом поясе на высоте 1100 м над уровнем моря (рис. 1). Треть площадки составлял пихтово-еловый лес, располагающийся в ее верхней части на скудных аккумулятивных почвах. Большая часть оставшейся площади - каменная россыпь с отдельно стоящими деревьями, лишайниковым и моховым покровом и небольшим участком (40 $м^2$) разнотравной растительности, характерной для горно-лесного пояса. Отличительная черта участка - высокая скважность и наличие большого числа убежищ для мелких животных.

Площадка 4 расположена на высоте 1480 м в горно-тундровом поясе (рис. 1.). Поверхностный слой представлен крупноблочными россыпями, во многих местах выходящими на поверхность. Растительный покров очень мозаичен и включает в себя: в верхнем ярусе - карликовую березу (*Betula nana* L.), кустарники – можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis* L.), застилающий в некоторых местах поверхность камней сплошным ковром, травянистая растительность – мох, горицвет кукушкин (*Coronaria flos-cuculi* L.), радиола розовая (*Rhodiola rosea* L.) и другие. Температурный режим на площадке подвержен резким изменениям вследствие интенсивного солнечного облучения и колебался в летние месяцы в широких пределах.

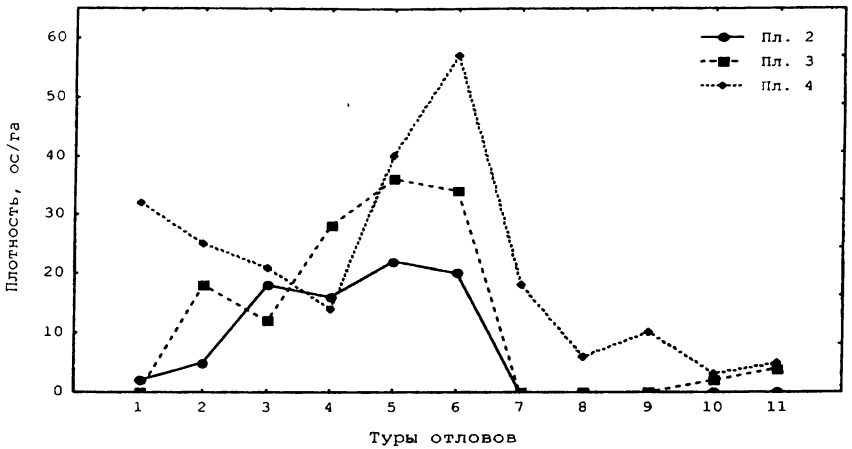
Основу населения грызунов на первой площадке составляли красная полевка (*Clethrionomys rutilus* Pall., 1778) и полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall., 1778), на остальных - красная и красно-серая полевки (*Clethrionomys rufocanus* Sun.,1846-1847). Всего отработано 56400 ловушко-суток и помечено 1775 полевок трех видов.

Наличие различий между изменениями численности и возрастной структуры оценивали с помощью свободного от распределения критерия Фридмана (Friedman ANOVA). Оценку синхронности изменений численности и возрастной структуры проводили посредством вычисления коэффициента конкардации Кенделла - γ (Kendall Coefficient of Concordance). Различия считались достоверными на уровне значимости 5% ($p=0.05$).

Результаты исследования.

Красная полевка. Красная полевка обитает в горно-лесном, подгольцовом, горно-тундровом поясах на всех четырех площадках. Численность красной полевки и ее изменения во времени различаются в различных биотопах (Рис. 2). В сентябре 1979 года наибольшая численность красной полевки была отмечена на второй площадке. Она более чем в два раза превышала численности на первой и третьей площадках. На четвертой площадке встречались лишь единичные особи. Весной следующего года (1980 г.) на 1, 2 и 3 площадках численность красной полевки снизилась на 91,8%, 65,3%, 30,3%, а на четвертой возросла на 18,2%. Весной 1981 г. численность красной полевки была ниже, чем весной предыдущего года и за осенне-зимний период 1980 – 1981 гг. снизилась во всех биотопах на 97,7%, 97,4%, 92,7%, 98,1% соответственно для 1, 2, 3 и 4 площадки. За оба осенне-зимних периода наибольшее число зверьков, переживших зиму, было на третьей площадке. При этом следует отметить, что из числа помеченных осенью животных на первой, второй и четвертой площадках весной 1981 г не было отловлено ни одного зверька, на третьей - 4 зверька, что свидетельствует о высокой миграционной активности полевок в осенне-зимний период и высокой степени ротации населения красной полевки во всех биотопах.

Несколько иная картина наблюдается в репродуктивно активный период. В это время миграционная активность полевок между различными биотопами снижается. Наиболее стабильно население на второй и третьей площадках между последующими турами отлов - на третьей площадке остается до 45% помеченных в предыдущем туре зверьков, на второй до 22%. На четвертой площадке встречается до 12% помеченных в предыдущем туре особей, а на первой площадке в следующем туре попадаются лишь единичные особи. Столь различающиеся миграционные потоки животных на разных площадках во многом определяются биотопическими условиями и в частности численностью и репродуктивным состоянием животных, степенью гетерогенности среды. Высокая доля мигрирующих животных на первой площадке связана, прежде всего, с тем, что первая площадка представляет собой не типичное для горной тайги соседство вырубки и прилегающего к ней пихтово-елового леса.



Результаты непараметрического дисперсионного анализа (Friedman ANOVA).

ANOVA χ^2 (N = 11, df = 3) = 23,71 p < 0,00003

γ = 0,71853

Уровень достоверности различий динамики численности на площадках.

Площадки	1	2	3	4
1	*	0,011	0,007	0,03
2		*	-	0,002
3			*	0,0009
4				*

1 тур – 1979 г., 2,3,4,5,6 – 1980 г., 7,8,9,10,11 – 1981 г.

Рис. 2 Динамика численности красной полевки на площадках мечения.

Значительный прирост численности неполовозрелых животных при низкой доле размножающихся зверьков в течение всего летнего сезона (рис. 3), а также неоднократно зафиксированные случаи переселения меченных животных со второй площадки (расположенной в непосредственной близости от первой) на вырубку свидетельствуют о том, что территория первой площадки используется красной полевкой в качестве зоны расселения неполовозрелых сеголеток.

Демографическая структура населения красной полевки на первой площадке статистически значимо отличается от других площадок (рис. 3), но ее изменения на всех площадках не синхронны.

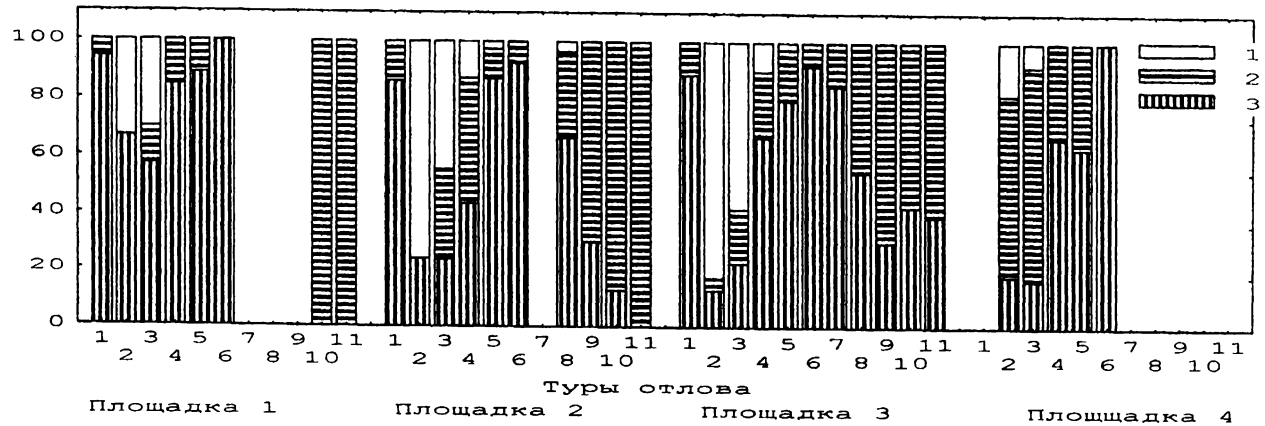
В 1980 году на всех площадках наиболее многочисленной была группа прибылых неполовозрелых зверьков. Следующей по численности на первой, второй и третьей площадках была группа перезимовавших и только на четвертой площадке их численность была значительно ниже, чем на других площадках. Вместе с тем доля прибылых половозрелых животных на этой площадке была более чем в два раза выше, чем на других площадках (рис.3, табл. 2). Подобная ситуация возникла в результате того, что даже весной на четвертой площадке доля перезимовавших полевок была наименьшей, кроме того низкой на протяжении всего репродуктивного сезона (общее количество полевок отловленных в 1980 году было 134, 218, 390 и 66 ос/га для 1, 2, 3 и 4 соответственно) была и общая численность красной полевки. Все это позволило прибылым полевкам, родившимся в этом биотопе и мигрирующим сюда с других территорий занимать свободные участки и приступить к размножению.

Таблица 2

Среднегодовые значения демографических характеристик популяции красной полевки, %

	Площадка 1			Площадка 2			Площадка 3			Площадка 4		
Годы	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
1980	79.4	7.6	13	54.1	18.6	27.3	54.7	14.6	30.7	52.9	41.7	5.3
1981	0	100	0	16.6	71.8	11.6	16.4	43.9	39.7	0	0	0

1 – прибылые неполовозрелые, 2 - прибылые половозрелые, 3 – перезимовавшие



Результаты непараметрического дисперсионного анализа (Friedman ANOVA).

ANOVA χ^2 (N = 33, df = 3) = 11,61 p < 0,008

γ = 0,12

Уровень достоверности различий динамики демографической структуры на площадках

Площадки	1	2	3	4
1	*	0.05	0.049	0.043
2		*	-	0.014
3			*	0.009

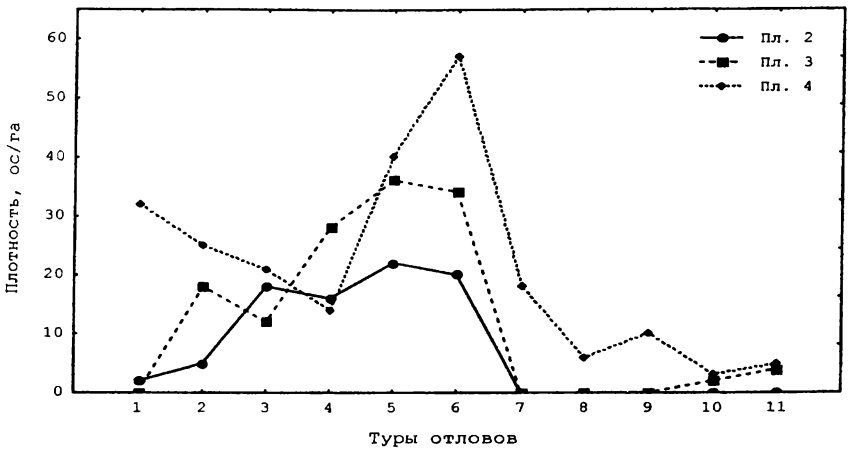
1 – перезимовавшие, 2 – половозрелые прибылые, 3 – неполовозрелые прибылые. 1 тур – 1979 г., 2,3,4,5,6 – 1980 г., 7,8,9,10,11 – 1981 г

Рис. 3 Динамика демографической структуры популяции красной полевки.

В 1981 году общая численность красной полевки была значительно ниже, чем в предыдущем году (общее количество отловленных полевок в этом году 22, 58, 115 и 1 ос/га соответственно для четырех площадок) и вероятно, поэтому наиболее представительной была группа прибылых половозрелых полевок (рис. 3, табл. 2).

Красно – серая полевка. Красно-серая полевка в пределах Иремельского горного массива обитает в горно-лесном, подгольцовом и горно-тундровом поясах. Осенью 1979 г. красно-серая полевка отлавливалась в основном на четвертой площадке (горно-тундровом поясе) и только две особи отловлены на второй площадке. Весной следующего года красно-серая полевка присутствовала в отловах во всех поясах, но наибольшая ее численность была на четвертой площадке (рис. 4). За осенне-зимний период численность красно-серой полевки снизилась на 21.9%, при этом из числа помеченных зверьков осенью предыдущего года на четвертой площадке было отловлено только две полевки, а на других все население составляли иммигрировавшие зверьки. Подобную ситуацию мы наблюдали и у красной полевки. Уровень численности красно-серой полевки существенно ниже, чем красной (средние за сезон численности в 1980 г. по трем площадкам 16.2 ос/га, 25.6 ос/га и 31.4 ос/га соответственно). За репродуктивный сезон 1980 года численность полевок возросла в 4.4, 2.0 и 2.7 раза соответственно на 2, 3 и 4 площадках. При этом за весь сезон размножения было отловлено на 2 площадке - 81 полевка на 3 и 4 - 128 и 157 зверьков. Также как и у красной полевки, между очередными отловами на площадке оставалось 40%, 51% и 60% (соответственно 2, 3 и 4 площадки) из числа ранее помеченных полевок. Следует отметить, что основной поток эмигрирующих животных составляли неполовозрелые прибылые зверьки.

Весной следующего 1981 года красно – серая полевка была отловлена только на четвертой площадке и за осенне-зимний период ее численность снизилась на 68,4% и также как и в предыдущую зиму, весной были отловлены лишь единичные помеченные зверьки. В течение летнего репродуктивного периода красно-серая полевка вообще не была обнаружена на второй площадке, на третьей площадке она появилась только в конце августа - начале сентября (отловлено 6 полевок, молодые неполовозрелые зверьки), на четвертой площадке, хотя и было



Результаты непараметрического дисперсионного анализа (Friedman ANOVA).

ANOVA χ^2 (N = 11, df = 2) = 12,63 p < 0,00181

γ = 0,57

Уровень достоверности различий динамики численности на площадках

Площадки	2	3	4
2	*	-	0.006
3		*	0.005

1 тур – 1979 г., 2,3,4,5,6 – 1980 г., 7,8,9,10,11 – 1981 г.

Рис. 4 Динамика численности красно - серой полевки на площадках мечения.

отловлено50 зверьков, большая часть из них были прибылые половозрелые зверьки (табл. 3), вероятно мигрировавшие сюда из других биотопов (среди них не было отловлено ни одной размножавшейся самки).

Таблица 3

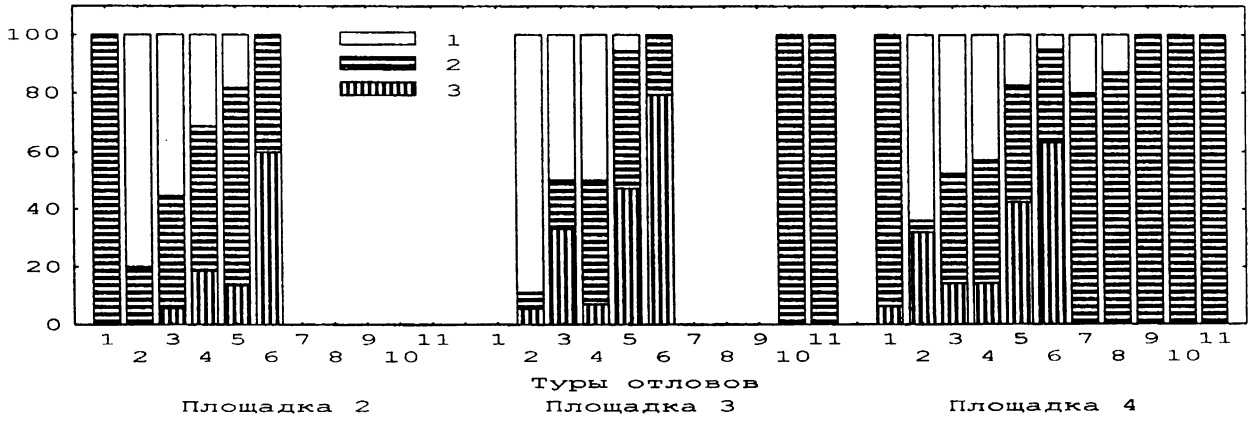
Среднегодовые значения демографических характеристик популяции красно-серой полевки, %

	Площадка 2			Площадка 3			Площадка 4		
Годы	1	2	3	1	2	3	1	2	3
1980	19.6	43.4	37.0	34.5	26.6	38.9	33.4	31.2	35.4
1981	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0 0	0.0	0.0	93.4	6.6

* 1 – прибылые неполовозрелые, 2 - прибылые половозрелые, 3 – перезимовавшие

Демографическая структура красно-серой полевки на разных площадках различается (рис. 5), но статистически эти различия не достоверны, главная причина этого - очень высокая степень ее изменчивости и малые численности зверьков этого вида в различные годы. Вместе с тем следует отметить, что демографическая структура красно-серой полевки кардинально отличается от структуры населения красной полевки и основное отличие состоит в том, что в 1980 году практически на всех площадках примерно в равной степени представлены прибылые неполовозрелые и половозрелые и перезимовавшие зверьки. У красной полевки в год высокой численности (1980г.) большая часть популяции (от 53 до 79%) составляют неполовозрелые зверьки, в то время как у красно-серой полевки почти половина прибылых зверьков половозрелы (рис. 5, табл. 3). В год низкой численности (1981 г.) как в популяции красной, так и красно-серой полевок значительно возросла доля половозрелых прибылых зверьков.

Численности красной и красно-серой полевок статистически значимо различаются на всех площадках (рис. 2, 4) при достаточно высокой степени синхронности их изменения (коэф. конкардации равен 0,72 для красной и 0.57 для красно-серой полевки), что позволяет сделать заключение о том, что на территории Иремельского горного массива обитают единые популяции красной и красно-серой полевок. Иначе



Результаты непараметрического дисперсионного анализа (Friedman ANOVA).

ANOVA χ^2 (N = 33, df = 2) = 1,46 p < 0,48

γ = 0,02

1 – перезимовавшие, 2 – половозрелые прибылые, 3 – неполовозрелые прибылые. 1 тур – 1979 г., 2,3,4,5,6 – 1980 г., 7,8,9,10,11 – 1981 г.

Рис. 5 Динамика демографической структуры популяции красно - серой полевки.

обстоит дело с половозрастной структурой. Практически все площадки различаются по структуре населения (рис. 3, 5) и при этом все ее изменения во времени не зависимы (коэффициент конкардации равен 0.12 и 0.02), а это может свидетельствовать о том, что процессы размножения, смертности и миграций протекают сообразно конкретным условиям каждой площадки.

Обсуждение

В целом население мелких млекопитающих Иремельского горного массива в горно-лесном, подгольцовом и горно-тундровом поясах можно рассматривать как метапопуляции красной и красно-серой полевок, а население на каждой из рассмотренных площадок как микропопуляции или локальные популяции этих видов, так как изменения их численности синхронны на всех площадках (рис.2, 5). В гетерогенных горных местообитаниях занимаемое популяцией пространство можно подразделить на функциональные зоны разных типов, существенно отличающиеся режимом использования пространства, ресурсов, укрытий и пищи. К таким территориям относятся: резервации или донорные местообитания, временные поселения и транзитные участки (Наумов,1971; Hansson 1977, Большаков, Баженов 1988, Касаткин 1997). Резервации или донорные участки характеризуются наиболее благоприятными для проживания и размножения животных условия среды даже в такие критические для популяции периоды как весна и осень. Плотность населения здесь всегда высока. Они могут служить донорами для расселения молодняка в другие местообитания. Во временно заселяемых участках возможно размножение, но только в определенные периоды. Зимовка на этих участках, как правило, невозможна из-за высокой смертности животных. Транзитные участки используются для проживания, но практически непригодны для размножения. В связи с этим минимальным пространственным объектом, соответствующим по своей структуре, динамике и уровню организации является пространственная группировка, включающая как минимум один донорный участок и все производные от него поселения, возникающие в процессе жизнедеятельности метапопуляции. Для метапопуляции красной полевки особенности ее демографической структуры позволяют говорить о

неодинаковом использовании различных биотопов. Участки пихтово-елового леса в горно-лесном и подгольцовом поясах (2 и 3 площадки) можно отнести к зонам резервации или донорным участкам, так как на этих участках наблюдается самая высокая численность. Даже в год депрессии на этих площадках было отловлено 58 и 115 полевок, тогда как на других за весь летний период отловлены единичные неполовозрелые животные в конце репродуктивного периода. Кроме того, население этих площадок достаточно стабильно, так как длительность пребывания полевок на этих площадках в репродуктивный период значительно выше, чем на других территориях.

Четвертую площадку, распложенную в поясе горной тундры для красной полевки можно отнести к временным поселениям. Численность здесь значительно ниже. Так, в 1980 году здесь отловлено 66 полевок, при этом 44,3% из них были прибылые половозрелые сеголетки, а если учесть, что в начале сезона размножения здесь были лишь единичные перезимовавшие животные, то становится совершенно очевидным, что основную часть населения на этой площадке составляют иммигрировавшие сюда из других местообитаний прибылые зверьки. В осенне-зимний период животные здесь отсутствуют.

Первая площадка по динамике населения коренным образом отличается от четвертой. Численность зверьков здесь значительно выше, чем на четвертой площадке, при этом в год роста численности (1979 г.) и в год высокой численности (1980 г.) основную часть населения составляют прибылые. При этом средняя за год доля неполовозрелых среди них 94.1 и 79.4% и только в конце года низкой численности (1981 г.) на этой площадке присутствуют прибылые половозрелые сеголетки. Из этого следует, что территория вырубки используется красной полевкой как транзитная зона, на которой животные практически не приступают к размножению, а в осенне-зимний период зверьки здесь вообще отсутствуют.

Метапопуляция красно-серой полевки, также как и красной по-разному эксплуатирует гетерогенные горные местообитания. В годы с различающиеся по своим условиям и демографическим характеристикам красно-серая полевка отлавливалась только в зоне горной тундры, причем именно на этой территории животные пережили оба осенне-зимних

периода. По характеристикам размножения все три биотопа, где обитает красно-серая полевка, очень близки, в населении этого вида примерно в равной степени присутствуют перезимовавшие, половозрелые и неполовозрелые прибылые животные. У красно-серой, также как и красной полевки, отмечена очень высокая степень миграционной активности в осенне-зимний период, однако, в сезон размножения миграционная активность красно-серой полевки ниже. По-видимому, это является следствием того, что большая часть населения красно-серой полевки - половозрелые оседлые животные, для успешного размножения которых необходимы значительные по своим размерам индивидуальные участки, имеющие надежные укрытия и большое количество пищи. Неполовозрелые животные не столь оседлы. Они не нуждаются в больших индивидуальных участках, их численность при одной и той же емкости среды может быть значительно выше, чем численность размножающихся животных это вполне может быть причиной того, что на одинаковых по размерам площадях численность красной полевки может быть значительно выше, чем красно-серой.

Высокая численность населения красно-серой полевки в горной тундре, достаточно высокий репродуктивный потенциал, относительно низкая миграционная активность и постоянное ее присутствие на этой территории позволяет отнести горные тундры Южного Урала к зонам резервации или донорным участкам для этого вида, а участки, расположенные в горно-лесном и подгальцовом поясах - к зонам временного проживания в наиболее благоприятные годы. Транзитные участки для красно-серой полевки в нашем исследовании не обнаружены.

Различия в пространственном размещении стаций переживания красной полевки (горно-лесной и подгальцовый пояса), красно-серой полевки (горная тундра), вероятнее всего связаны с их видовой биологической спецификой.

Экологические особенности заселенных территорий определяют пространственно – временную динамику их населения. Существуют две модели, описывающие поведение популяций в неоднородной среде. Первая из них «источник – сток» (source – sink model), сущность которой состоит в том, что местообитания высокого качества имеют статус «источника», из которого в процессе роста численности животные

мигрируют в местообитания низкого качества, являющиеся «стоком». Однако, несмотря на теоретическую и практическую значимость модели «источник – сток», лишь в немногих исследованиях точно определено, соответствует ли процесс формирования пространственной структуры популяции этой модели, особенно в пространственно – гетерогенной среде. Другая модель расселения - балансовая (balanced – dispersed model) – эта модель описывает пространственную динамику, допуская идеальное независимое распределение. Согласно механизму, заложенному в эту модель, локальные местообитания, имеющие меньшую емкость по сравнению с другими, реально «сток – биотопами» не являются, поскольку даже на территориях низкого качества популяция может «самоподдерживаться», хотя и на низком уровне численности. В противовес предыдущей модели, балансовая модель расселения предсказывает, что число индивидуумов, перемещающихся между двумя местообитаниями разного качества, одинаково (сбалансировано), и таким образом, нет, одностороннего потока переселенцев из мест высокого качества в местообитания более низкого качества. Важно отметить, что вне зависимости от того, являются ли местообитания низкого качества «сток – местообитаниями» или просто местообитаниями с низкой емкостью, их заселенность может определяться общей плотностью популяции.

Справедливость той или модели, описывающей поведение конкретной популяции в гетерогенной среде только в редких случаях может быть доказана однозначно, а большинство исследований нуждается в проведении дополнительных экспериментов. Еще меньше работ, посвященных изучению определения статуса территорий («источник», «сток») внутри отдельных местообитаний, тем более что статус таких территорий может меняться в процессе жизни популяции.

В условиях Иремельского горного массива модель «источник – сток» не может быть в полной мере принята для объяснения сложившейся пространственной структуры населения красной и красно-серой полевок, так как практически из всех типов местообитаний (стации переживания, временные поселения и транзитные зоны) наблюдается как отток, так и приток на эти территории животных. Вероятно, в наших условиях пространственное распределение животных по территории не может быть описано и балансовой моделью, так как невозможно доказать

равнозначность эмиграционных и иммиграционных потоков из местообитаний разного качества. Кроме того, в различные сезоны года статус каждого биотопа может существенно изменяться, что в свою очередь приводят к перераспределению территории между особями разных возрастных и генеративных состояний. Такие изменения пространственно-демографической структуры происходят посредством изменения миграционных перемещений.

Таким образом, сезонные изменения показателей пространственного распределения полевок двух видов в значительной степени определяются неоднородностью биотопических условий, динамикой численности и демографической структуры популяций и репродуктивной активностью животных.

Большаков В.Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с. - Большаков В.Н., Баженов А.В. Радионуклидные методы мечения в популяционной экологии млекопитающих. М.: Наука, 1988. 158 с. - Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 281 с. - Касаткин М.В. Временные поселения общественной полевки (Microtus socialis) Дагестана. 1997. //Зоол. ж. № 76. с. 878 – 880. - Лидикер В. Популяционная регуляция у млекопитающих //Сиб. экол. жур. 1999. №1. с. 5 – 13. - Наумов, 1951 Наумов Н.П. Новый метод изучения экологии лесных грызунов //Фауна и экология грызунов. М., (Материалы по грызунам /МОИП; вып.4). 1951. С. 3-21. - Наумов Н.П. Пространственная структура вида млекопитающих. // Зоол. журн 1971. Т. 50. вып. 7. С. 965-980. - Садыков О.Ф., Баженов А.В., Жигальский О.А., Лукьянов О.А. Особенности использования лесными полевками территории мозаичных биотопов верхних высотных поясов гор Южного Урала //Территория на Урале: Информ. материалы. Свердловск, 1981. С. 84-86. - Флинт В.Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 183 с. - Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980, 277 с. - Шилов И.А. Принципы организации популяций у животных // Популяционные проблемы в биогеоценологии. М., 1988. С.5-23. - Hanski I. Metapopulation Ecology/I.Hanski.-Oxford:Oxford Univ. Press,1999.-IX,313 с.:ил.-(Oxford Series in Ecology and Evolution).-Библиогр.: с.266-308. - Hansson. 1977 Hansson L. Spatial dynamics of field voles Microtus agrestis in heterogeneous landscapes. // Oikos, 1977, v.29, p.539-544. - Haslett J. R. Mountain ecology: Organism responses to environmental change, an introduction. 1997 //Glob. Ecol. and Biogeogr. Lett. v. 6. №1. p. 3 – 6. - Hento M, Kaitala V, Ranta E. Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations. 1997. //Proc. Roy. Soc. London. v. 264. №1381. p. 481 – 486. - Plesner J. S. Juvenile dispersal in relation to adult densities in wood mice Apodemus sylvaticus 1996. //Acta theriol. v. 41, № 2. p. 177 – 186.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Жукова Л.А.
Марийский государственный университет
424000 Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1, botanica@marsu.ru

Популяционная морфология растений – одно из активно развивающихся в настоящее время направлений популяционной биологии.

А.В.Яблоков (1980) был первым, кто предложил использовать термин «популяционная морфология» для описания одной из сторон популяционной жизни животных. Ботаники, изучавшие онтогенез, прежде всего, семенных растений, также давно обратили внимание на структурную гетерогенность элементов (особей, рамет, генет, клонов) в ценопопуляциях (ЦП) как природных, так и искусственных сообществ (Ценопопуляции растений, 1976, 1988; Жукова, 1995; Онтогенетический атлас..., 1997, 2000).

Многообразие изменчивости как генетической, так и фенотипической, находится в поле зрения генетиков, фенетиков, популяционных экологов, изучающих разные царства природы. Эта проблема достаточно подробно рассматривалась на Всероссийских популяционных семинарах (Экология и генетика популяций, 1998; Жизнь популяций в гетерогенной среде, 1998; Онтогенез и популяции, 2001; Популяции, сообщество, эволюция, 2001).

Системный подход позволил более четко описывать изменчивость биосистем разных уровней организации. В основе изменчивости суборганизменного и организменного уровней лежит поливариантность развития индивидуумов (особей), и тогда мы используем термин «поливариантность онтогенеза», либо поливариантность развития органов (побега, листа, цветка, корня). В последнем случае целесообразно применять термин «частный онтогенез», или «морфогенез».

Цель популяционной морфологии растений – описание разнообразия жизненных форм особей, рамет, генет, их корневых и побеговых систем (вегетативных и генеративных) на разных этапах онтогенеза и частоты встречаемости каждого из этих проявлений в пределах одной или разных популяций или ЦП одного вида.

Объектами изучения популяционной морфологии могут быть природные и искусственные популяции растений.

Методы исследования: непосредственный мониторинг и фотографирование, гербаризация, сканирование живых растений или гербарных образцов, препарирование корневых систем, почек, вегетативных и генеративных побегов, в том числе соцветий, цветков, плодов, семян, научный рисунок, морфологические описания с использованием терминов классической морфологии (Серебряков, 1962; 1964 Серебрякова, 1971; Гатцук, 1976; Шафранова, Гатцук, 1994; Troll, 1937-38). Не менее существенно наличие выборок по биометрическим показателям, достаточных для применения методов классической и многомерной статистики (Глотов и др.; 1982; Шмидт; 1984; Животовский, 1991).

В настоящее время на кафедре ботаники, экологии и физиологи растений МарГУ собран обширный материал в популяциях более 80 видов травянистых растений, кустарничков и полукустарничков, позволяющих достаточно подробно охарактеризовать морфологическую гетерогенность их популяций (Жукова, 1995, 2001; Жукова, Османова, 1999; Жукова, Глотов, 2001).

Основными единицами морфогенеза растений являются: зачаток фитомера побега и зачаток корня. Наблюдение за развитием морфоструктур позволяют выделить два основных модуса морфологических преобразований: 1) смена алгоритмов дифференциации зачатков корней и фитомеров побегов или их элементов; 2) увеличение

числа точек роста побегов и корней. Полученные результаты позволяют утверждать, что модусы морфологических преобразований едины для вегетативной и генеративной сфер у растений (Жукова, 1995). При подборе признаков–маркеров следует отдавать предпочтение как более лабильным при разных экологических воздействиях признакам, так и признакам, обладающим наибольшими популяционными последствиями.

Примеры морфологического биоразнообразия чрезвычайно многочисленны и появились в морфологии еще в трудах ее основателей – К.Гебеля (Gebel, 1908), Д. Веленовского (Velenovsky, 1905-1910), В.Тролля (Troll, 1937-38), И.Г. и Т.И. Серебряковых (1952, 1962, 1971).

В настоящее время опубликовано много исследований, посвященных структурному биоразнообразию древесных растений (Диагнозы и ключи возрастных состояний древесных растений, 1989; Восточно-Европейские широколиственные леса, 1994). Наиболее яркий пример – разнообразие жизненных форм у липы сердцелистной (*Tillia cordata Mill.*) – впервые описан А.А. Чистяковой (1978). Ею были обнаружены в пределах одной и разных популяций этого вида одноствольные деревья, немногоствольные деревья, куртинообразующие деревья с ксилоризомами, кустарники и стланниковые растения (рис. 1-I).

Аналогичные результаты были получены при изучении онтогенеза ряда кустарников: бересклета бородавчатого (*Euonymus verrucosa* Scop.), бересклета европейского (*E. europea* L.), жимолости лесной (*Lonicera xylosteum L.*), крушины ломкой (*Frangula alnus* Mill.), для которых характерна высокая пластичность жизненной формы и формирования ряда биоморф (рис.1-II): неподвижного аэроксильного кустарника, эпи- или гипогеогенного геоксильного кустарника, одноствольного «деревца», факультативного стланника (Истомина, Богомолова, 1991; Восточно-Европейские...,1994;).

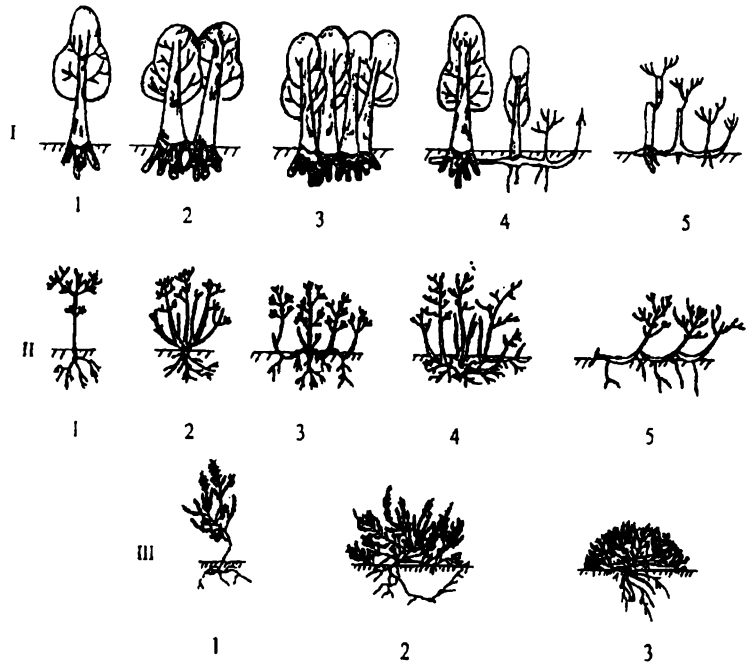


Рис. 1. Многообразие жизненных форм у древесных растений (Чистякова, 1978). I – биоморфы липы сердцелистной: 1- одноствольное дерево, 2 – немногоствольное дерево, 3- куртинообразующее дерево с ксилоризомами, 4 – дерево-куст, 5 – факультативный стланник. II – биоморфы бересклета бородавчатого (Истомина, Богомолова, 1991): 1 – древовидный кустарник, 2 – аэроксильный кустарник, 3 – кустарник с эпигеогенными ризомами, 4 – геоксильный кустарник с ксилоризомами, 5- факультативный стланник; III – биоморфы вереска обыкновенного: 1 – моноцентрический стержнекорневой аэроксильный кустарничек, 2- явно- или неявнополицентрический ползучий кустарничек, 3 – ложноподушковидная стержнекорневая биоморфа.

Несмотря на высокую степень специализации различных видов кустарничков, у них также наблюдается разнообразие биоморф, правда, оно не столь велико, как у других древесных растений. Так, для вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris* (L.) Hull), кроме широко распространенной моноцентрической аэроксильной стержнекорневой биоморфы с ортотропным главным побегом, описаны полицентрическая или неявнополицентрическая биоморфы с сильно развитыми и полулежачими укореняющимися побегами и корневой системой смешанного типа; изредка при обламывании и отделении от материнского растения формируются клоны диаметром до 1-1,5 м. Для биоморфы, описанной С. Гревилянусом и О.Кихнером (цит. по Серебрякову, 1962), характерно образование геоксильных побегов при мощном развитии мохового покрова; особый крайне редко встречающийся пятый вариант биоморф – ложноподушковидные стержнекорневые растения, у которых наблюдается отмирание верхушек побегов и торможение роста боковых ветвей из-за воздействия неблагоприятных экзогенных факторов (иссушающее действие ветра, низких температур, пожаров и др.). На рис. 1-III изображен редкий экземпляр подушковидной формы *Calluna vulgaris*, собранный на 7-8-летней гари Карелии О.В. Смирновой. По мнению И.Г. Серебрякова (1962) наибольшее эколого-морфологическое разнообразие кустарничков свойственно подзоне кустарничковых тундр и альпийскому поясу различных горных систем Старого и Нового Света, где эта жизненная форма могла возникнуть как приспособление к неблагоприятным экологическим условиям, обычно недоступным для деревьев и кустарников.

В современных как морфологических, так и популяционных исследованиях описаны многочисленные примеры морфологического разнообразия в популяциях травянистых растений. Так, Т.А. Полянской (2001) для седмичника европейского в Национальном парке "Марий

Чодра" обнаружены не только типичные верхнерозеточные и верхнеполурозеточные побеги, но и верхнедвурозеточные побеги, ветвящиеся и ползучие побеги, надземно формирующиеся столоны, различные проявления поливариантности формы, размеров и числа листьев (рис.2). В генеративной сфере многообразны проявления отклонений в развитии цветков у вербейника обыкновенного (*Lysimachia vulgaris* L.) и проломника нитевидного (*Androsace filiformis* Retz.): аномальное число лепестков при расщеплении или срастании чашелистиков (рис.2). Наиболее полно в этом отношении изучены стержнекорневые травянистые поликарпики. Используя собственные материалы и данные литературы, нам удалось описать 16 вариантов этой жизненной формы (Жукова, Глотов, 2001). Дальнейший анализ показал, что среди стержнекорневых растений, занимающих разное систематическое положение и встречающихся в разных типах растительности, зарегистрировано минимальное число биоморф (две) у чистотела большого (*Chelidonium majus* L.), (Скочилова, 2001), максимальное (восемь) – у клевера лугового (*Trifolium pratense* L.) (Покровская, 1976).

Классификация выделенных вариантов стержнекорневой биоморфы возможна по разным признакам: 1) длительность сохранения главного побега; 2) время, способы нарастания и разрушения главного корня, образование корневых отпрысков; 3) формирование придаточных корней и тип корневой системы (аллоризная, аллогоморизная, гоморизная); 4) наличие каудекса одно- или многоглавого; 5) перенос зоны кущения или каудекса, образование верхнерозеточных, верхнеполурозеточных или среденрозеточных побегов; 6) образование коротких или длинных корневищ; 7) особые функции побеговых и корневых систем: запасающий корень, образование побеговой системы в виде «подушки» или «перекати-

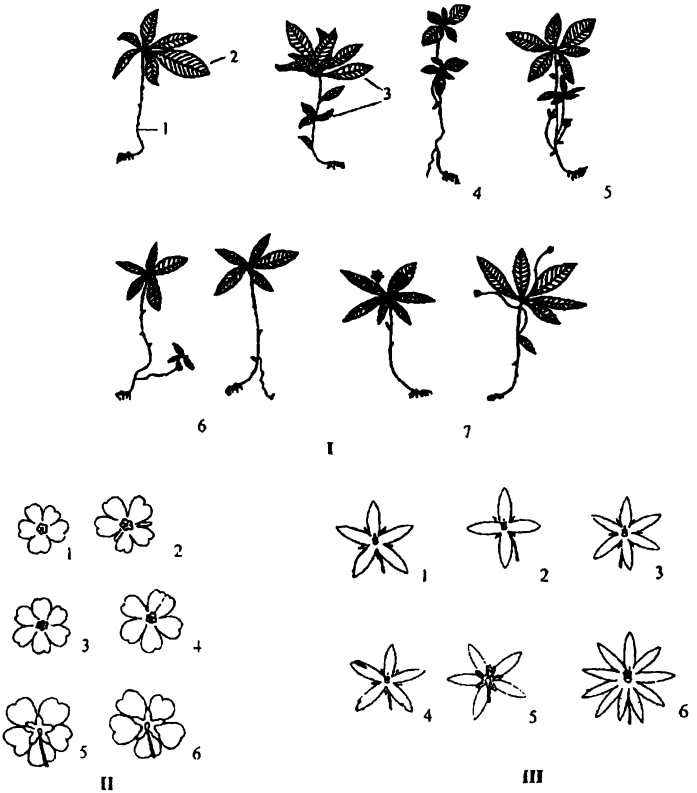


Рис.2 Различные проявления морфологической поливариантности формы и размеров листа у *Trientalis europaea* (1-чешуевидные листья, 2- увеличение размеров одного листа верхнерозеточного побега, 3 - ассимилирующие листья, 4- двуверхнерозеточный побег, 5 - ветвление верхушечного побега, 6-образование надземного столона и клубня, 7-дополнительные цветки); II – тератологическое проявления у *Androsace filiformis* 1 - нормальный цветок, 2 - неравномерный рост лепестков, аномальное количество лепестков, 4 - срастание двух лепестков цветка (место срастания показано пунктирной линией) , 5 - срастание двух чашелистиков, 6 - нормальная чашечка, состоящая из пяти чашелистиков); III – тератологические проявления у *Lusimachia vulgaris* (1 - нормальный цветок. 2.3 - аномальное количество лепестков, 4 - расщепление лепестков цветка, 5 – срастание чашелистиков, 6 – удвоение числа элементов цветка.

поля»; 8) длительность онтогенеза; 9) моноцентричность, неявно-или явнополицентричность.

Еще более пластичен кистекорневой поликарпик подорожник большой (*Plantago major L.*). В результате многолетних исследований его ЦП в луговых, экотонных и рудеральных сообществах помимо двух подвидов – *P. major ssp major* и *P.major ssp pleiosperma* (Жукова и др., 1997), удалось зарегистрировать 7 биоморф и 5 вариантов тератов, приведенных на рис.3. Образование тератов, как и нижне-среднерозеточных или нижне-верхнерозеточных растений *P. major,* связано с воздействием гербицидов, например, 2,4 D (Жукова, Шейпак, 1985) или грибной инфекцией, например, поражение мучнистой росой, распространяющейся в посадках и природных ЦП (Жукова, Шестакова, 1995).

На материковых лугах в подзоне хвойно-широколиственных лесов (Жукова, Османова, 1999) в результате проведения сравнительно-морфологического анализа подземных органов подорожника ланцетолистного (*Plantago lanceolata* L.) выявлено, что особи этого вида могут быть представлены моноцентрической, неявнополицентрической и полицентрической биоморфами. Описанные биоморфы приурочены к различным эдафическим условиям и составляют адаптационно-морфологический ряд: стержнекорневая (на песчаном субстрате) → короткокорневищно-стержнекорневая (на щебне) → однорозеточная короткокорневищно-кистекорневая (на задерненной почве) → многорозеточная короткокорневищная (на супеси) → полицетрическая корнеотпрысковая (на склоне при засыпании растений). Это подтверждает высокую степень вариабельности данного вида.

Все эти примеры свидетельствуют о том, что программы морфогенеза вегетативных и генеративных органов у описанных видов либо не реализуются полностью, либо происходит возвращение к ранее

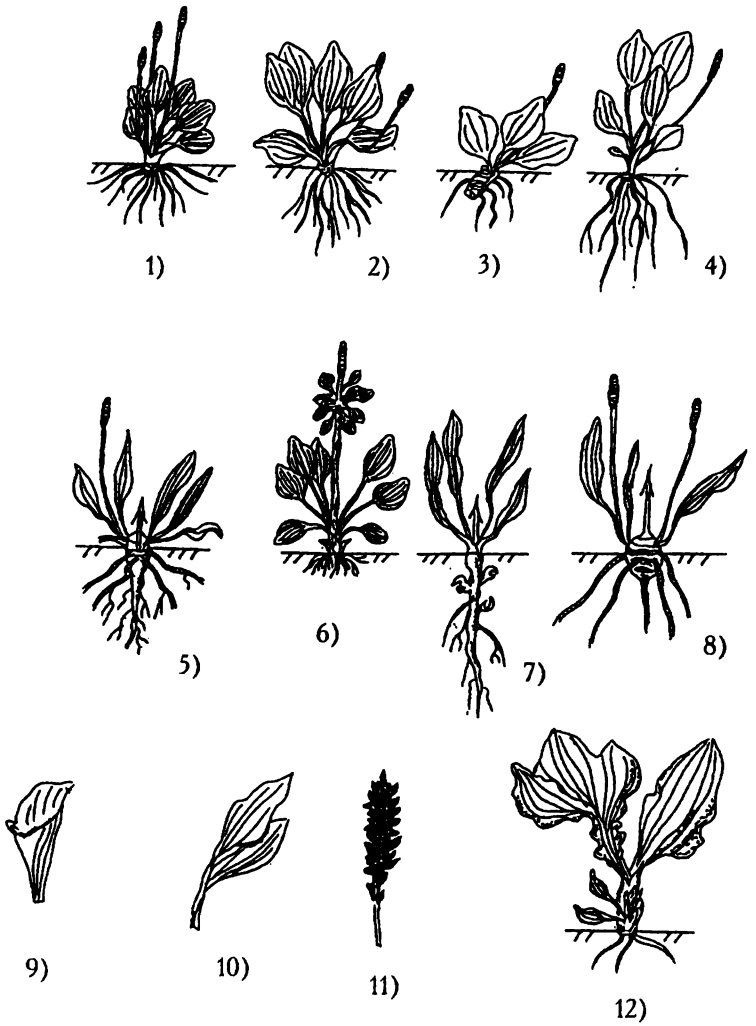


Рис. 3. 1 – *Plantago major ssp. major*; 2 – *P. major ssp. pleiosperma*; 3 – однорозеточная кистекорневая биоморфа с апогеотропным корневищем; 4 – кистекорневое генеративное растение с быстрым развитием; 5 – стержнекорневая биоморфа; 6 – короткокорневищная многорозеточная биоморфа; 7 – кистекорневая нижне-верзнерозеточная биоморфа; 8 – стержнекорневая корнеотпрысковая биоморфа; 9 – короткорневищная кистекорневая биоморфа с ланцетными листьями; 10.11.12 – тераты листьев, соцветий и побегов *Plantago major*.

существовавшей более "древней программе". Согласно классическим представлениям об эволюции жизненных форм можно представить себе переход к стержнекорневой биоморфе особей *P. lanceolata* или *P. major* как возвращение к предковой программе морфогенеза. Однако, если принять точку зрения Н.Н.Цвелева (2000), следует признать возникновение главного корня как более продвинутый признак, появившийся при изменении морфогенетической программы. Тогда *P. media,* относящийся к стержнекорневой биоморфе, можно рассматривать как один из последующих этапов эволюции в роде *Plantago*.

Таким образом, положение "один вид – одна жизненная форма», достаточно долго считавшееся незыблемым, справедливо лишь в немногих случаях, как правило, для более древних видов в пределах таксона.

Однако, это – рассуждения морфолога, генетики и сейчас не могут интерпретировать данные по поливариантности биоморф. В их распоряжении столь ограниченное количество объектов, что, вероятно, это задачи следующего поколения. Но решать их следует только совместными усилиями генетиков, морфологов и популяционных экологов.

Анализ большого фактического материала по 80 видам цветковых растений показал, что морфологическая поливариантность тесно связана с размерной и динамической.

Размерную поливариантность можно рассматривать как изменчивость структурных элементов особей (побегов, корней, генеративных органов). Нередко более мощный габитус растений формируется за счет усиленного кущения дерновинных злаков (ежа сборная, щучка дернистая и другие). В то же время отсутствие или прекращение кущения приводит к образованию одноосных побегов душистого колоска (*Anthoxanthum odoratum* L.), овсяницы луговой (*Festuca pratensis* L.). Одновременный учет уровня жизненности особей, их виталитета и экологических условий, для которых характерны подобные изменения, позволяет выявить

ситуации успешной реализации морфогенетических программ и наметить пути управления продуктивностью особей и ЦП. В качестве подтверждения возможности подобных прогнозов можно привести резкое увеличение интенсивности кущения *Dactylus glomarata* L. и *Festuca pratansis* на сеянных лугах учхоза Удрайское при внесении повышенных доз азотных удобрений по сравнению с контрольными вариантами, где были зарегистрированы однопобеговые растения (Ермакова, Жукова, 1985). Аналогичная ситуация описана Е.А.Скочиловой (2000) для чистотела большого в посадках средней плотности в условиях полной освещенности, что обеспечило получение максимальной биомассы особей за счет увеличения размеров листьев и числа побегов.

Одновременные наблюдения в посадках за маркированными растениями и в природных популяциях дали возможность доказать, что длительность онтогенеза особи или раметы может изменяться в широких пределах, как и продолжительность отдельных онтогенетических состояний. Предложенная ранее классификация проявлений поливариантности темпов развития (Жукова, 1986, 1995) включает 5 классов динамики: нормальное развитие, замедленное, переход в состояние вторичного покоя и реверсии. Их соотношение различно в ЦП растений разных биоморф (табл. 1). Возможно именно темпы реализации разных программ морфогенеза «позволяют» или «не позволяют» завершиться тем структурным перестройкам, которые обеспечивают формирование тех или иных жизненных форм.

Таблица 1

Частота встречаемости (%) классов временной поливариантности у стержнекорневых, кистекорневых и короткокорневищных растений

Показатели временной поливариантности	*Chelidonium majus*	*Dactylus glomerata*	*Festuca pratensis*	*Plantago major*	*P. lanceolata*
Нормальное развитие	3,4-50,2	-	66,0	5,0-83,0	13,3-93,3
Ускоренное развитие	19,3-69,6	0,0-55,0	2,3-90,0	79,0-86,0	0-33,3
Замедленное развитие	24,7-32,7	75,0-100,0	75-100,0	0-24,0	6,7-33,3
Временный покой	-	2,3-5,0	2,0-17,5	0-9,0	0-26,7
Омоложение	-	-	-	10,0-42,0	0-13,3

Чрезвычайно существенно, что в сходных экологических условиях, включая разнообразные антропогенные воздействия, у разных видов сохраняются или исчезают одни и те же структуры (Жукова, Глотов, 2001). Так, отмирание главного корня и формирование корневой системы смешанного или мочковатого типа свойственно девясилу британскому (*Inula britanica* L.), клеверу луговому (*Trifolium pratanse*), люцерне серповидной (*Medicago falcata* L.) при избыточном увлажнении почвы и заболачивании. Напротив, отсутствие редукции главного корня у типично кистекорневых (*P. major*) и короткорневищных (*P. lanceolata*) связано с недостатком увлажнения в степях или подвижными субстратами (песчаные почвы, каменистые осыпи). Засыпание надземных побегов почвой, перемещение грунта могут вызывать появление придаточных почек и образование полицентрических систем, состоящих из корневых отпрысков, парциальных кустов или побегов, возникающих на подземных или

надземных столонах и корневищах. Это описано для разных таксонов: для *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. и *Lerchenfeldia flexuosa L.* (Жукова, 1976, 1979), *P. lanceolata* (Османова, 2000), но только в пределах характерных для данной систематической группы структурных преобразований. Так, у злаков невозможно появление главного корня и корневых отпрысков, которые встречаются у *P. lanceolata*, но достаточно часто возникают ложноползучие корневища (столоны) с типичными чешуевидными листьями. Сейчас вполне реально составить для изученных видов спектры биоморф, которые будут маркировать условия их произрастания (табл.2).

Разумеется, разнообразие биоморф может описать классическая морфология растений, но частоту их встречаемости, долю особей в ЦП с разными структурными изменениями может определить только популяционная морфология, базирующаяся на современном учении об онтогенезе и поливариантности индивидуального развития. Структурная

Таблица 2

Частота (%) встречаемости морфологической поливариантности в популяциях травянистых растений

№	Виды, авторы исследования	Варианты биоморф	Местообитания	Частота встречаемости
1	Dactylus glomerata L. (Ермакова, Жукова. 1985)	моно-неявнополицентрическая рыхлодерновинная	На лугах, в посевах	До 100
		Однопобеговое растение	При низком уровне жизненности; в посевах	10-30
2	Deschampsia caespitosa L. (Beauv). (Жукова, 1976; Ведерникова , 1987)	моно-неявнополицентрическая плотнодерновинная	Сенокосные участки пастбищ	80-100
		Явнополицентрическая столонноплотнодерновинная	При засыпании дерновин	3-5

3	Inula britanica L. (Жукова, 1995)	Моноцентрическая короткокорневищно-стержнекорневая	На лугах и в экотонных сообществах	50-100
		Моноцентрическая короткокорневищная с корневой системой смешанного типа (редукция главного корня)	При подтоплении на низинных и пойменных лугах	до 70
4	Fragaria vesca L. (Дубровная, 2000)	Явнополицентрическая короткокорневищно-надземностолонообразующая	Экотонные сообщества, просеки, вырубки	
		Длиннокорневищная	Сосняк	
		Подземностолонообразующая Неявнополицентрическая	Вырубка	
		Многорозеточная короткокорневищная	Вырубка	
		Моноцентрическая вертикальнокороткокорневищная кистекорневая	Насыпь	
5	Lerchenfeldia flexuosa (Жукова, 1979)	Моно-неявнополицентрическая плотнодерновинная	Вырубки, суходольные луга	80-100
		Явнополицентрическая столонно-плотнодерновинная	Леса	70
6	Medicago falcata (Снаговская, 1965)	Моноцентрическая каудексовая стержнекорневая	Луга, посевы	10-15
		Явнополицентрическая длиннокорневищно или корнеотпрысковая	На песчаных подвижных субстратах. при засыпании	20-30
9	Trienthalis europaeus L. (Полянская, 2001)	Подземно-столоно-клубнебразующая верхнерозеточная	Сосняк-черничник, Ельник-черничник	70-100
		Надземностолонообразующая двуверхнерозеточная	Осинник-липово-снытывой	до 24

неоднородность популяций может иметь разные проявления в зависимости от того, описываем ли мы структуру организма в целом или отдельных органов. Кроме того, она, как было показано выше, вызывается, разными экологическими причинами. Поэтому для популяционной морфологии

крайне важны количественные учеты и использование многомерной статистики.

Если человечество поставило перед собой в качестве главной проблемы изучение биоразнообразия, то одной из центральных задач в будущем следует считать анализ внутрипопуляционного разнообразия. В современной трактовке таксономическую неоднородность сообществ принято называть α-разнообразием, поэтому справедливо и для внутрипопуляционной гетерогенности ввести особый термин ώ–разнообразие, включающий разные аспекты: генетический, онтогенетический, биоморфологический, динамический, виталитетный, физиолого-биохимический и поведенческий. При этом подходе описание многоразнообразия структурных элементов популяций растений разных таксонов требует использования строгих методов классической морфологии и одновременного усовершенствования и универсализации терминов, что обеспечит более высокий уровень интеграции разных научных направлений.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (№ 010448943) и гранта МарГУ (задание Минобразования)

Автор выражает признательность аспирантке Т.В. Ивановой за техническое оформление статьи.

Ведерникова О.П. Биологические особенности и ценотические популяции луговика дернистого *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. на пойменных лугах Марийской АССР. Дисс. канд. биол. наук. М., 1987. – 145 с. - Восточно-европейские широколиственные леса / Попадюк Р.В., Чистякова А.А, Смирнова О.В. и др. М.: Наука, 1994. 364 с. - Гатцук Е.Л. Содержание понятия "травы" и проблема их эволюционного положения // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1985. – С. 55-130. - Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н. Н. Биометрия. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. - 264 с. - Диагнозы и ключи возрастных состояний древесных растений. М., 1989. 108 с. - Дубровная С.А. Структура природных популяций земляники лесной (*Fragaria vesca* L.). Автореф. дис...кан.биол.наук. Йошкар-Ола, 2000. – 23 с. - Ермакова И.М., Жукова Л.А. Типы функционирования ежи сборной и овсяницы луговой в луговых агрофитоценозах // Динамика ценопопуляций растений. – М.: Наука, 1985.- С. 110-126. - Животовский Л.А. Популяционная биометрия. – М.: Наука, 1991.- 271. - Жизнь популяций в гетерогенной среде //Ред. Л.А. Жукова, Н.В. Глотов, Л.А. Животовский. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. Т.1. 304 с. Т.2.271 с. - Жукова Л.А. Луговик дернистый //Биол.флора Московской области. - 1976. Т.3. – С.62-75. - Жукова Л.А. Большой жизненный цикл луговика извилистого и структура его ценопопуляций // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 4. С. 525-240. - Жукова Л.А. Поливариантность луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М., 1986. С. 104-114. - Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с. - Жукова Л.А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология, 2001, № 3. – С. 169-176. - Жукова Л.А., Глотов Н.В. Морфологическая поливарантность онтогенеза в природных популяциях растений //Онтогенез.- 2001. Т.32. № 6. – С. 455-461. - Жукова Л.А., Османова Г.О. Морфологическая пластичность подземных органов *Plantago lanceolata* L. // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 80-86. - Жукова Л.А., Шейпак О.А. Влияние гербицидов на возрастной состав

ценопопуляций подорожника большого //Воздействие гербицидов на растения на организменном и популяционном уровнях. – М., 1985. – С.3-25. - Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Морфологическая поливариантность Plantago major L. в искусственных посадках //Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1995.Т.100.,вып.3. С.95-101. - Истомина И.И, Богомолова Н.Н. Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96, вып. 4. С. 95 – 101. - Онтогенез и популяция: Сборник материалов III Всероссийского популяционного семинара /Йошкар-Ола: Мар.гос.ун-т.– 2001.-236 с. - Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГУ. I Т.1997.- 204;II Т. 2000. - 268 с. - Османова Г.О. Структура и динамика ценопопуляций Plantago lanceolata L. в Республике Марий Эл: Автореф. дис..канд..биол..наук. Воронеж, 2000. 21 с. - Покровская Т.М. Онтоморфогенез и жизненная форма как индикатор среды на примере некоторых растений //Проблемы экологической морфологии растений. – М., 1976. – С. 156-166. - Полянская Т.А. Популяционное разнообразие компонентов травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ НП "Марий Чодра". Дис. канд..биол. наук. Йошкар-Ола, 2001. – 290 с. - Популяция, сообщество, эволюция. Сборник материалов V Всероссийского популяционного семинара. Ч. 1. – Казань: ЗАО «Новое издание», 2001. – 273 с. - Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 391 с. - Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений //Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 164 – 205. - Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 359 с. - Скочилова Е.А. Применение демографо-онтогенетических параметров для оценки состояния и рационального использования популяций *Chelidonium majus* L. Автореф. дис. канд..биол. наук. Йошкар-Ола, 1999. – 22 с. - Снаговская М.С. Основные черты большого цикла развития и состав популяции желтой люцерны на окских лугах. Автореф. дисс. ...канд. биол.наук. М., 1965.- 19 с. - Цвелев Н.Н. Зародыши семян покрытосеменных растений (Magnoliophyta) как первичные фитомеры //Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т.105, вып.4. С. 61-65. - Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) /Заугольнова Л. Б., Жукова А. А., Комаров А.С., Смирнова О.В. М.: Наука, 1988. 183 с. - Ценопопуляций растений (основные понятия и структура). М., 1976. 216 с. - Чистякова А.А. О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 2. с. 129 – 138. - Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е. Успехи экологической морфологиии арстений и ее влияние на смежные науки // Бот. журн., 1995, Т.80, № 12. – С. 131-133. - Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: ЛГУ, 1980. – 176 с. - Экология и генетика популяций //Ред. Л.А. Жукова, Н.В. Глотов, Л.А. Животовский. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. 332 с. - Яблоков А.В. Фенетика, эволюция, популяция, признак. – М: Наука, 1980. – 132 с. - K. Gebel. Organografie der Pflanzen. Teil I. Algemeine Organografie, Jena, 1928.- 642 S. - Troll W. Vergleichende Morphologie der hoheren Pflanzen. Bd.2. Vegetationsorgane. – Berlin, 1937. Teil 1. 258 p.; 1938. Teil 2. 420 p. - Velenovsky S. Vergliechende Morphologie der Pflanzen. Teil 1-3: 1- 1905.- 279 S; 2 – 1907, S. 280-731; 3 – 1910, S. 732-1211. Prage, 1905-1910.

ПОЧВЕННО-ГЕОХИМИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН

Калимуллина С.Н.
Институт экологии природных систем Академии наук Республики Татарстан
420087, Казань, Даурская, 28, morozkin@iens.kcn.ru

Учение о микроэлементах сложилось в советском почвоведении во второй половине прошедшего века на основании направления, заложенного В.И.Вернадским – геохимии рассеянных элементов. Выдающийся вклад в организацию и развитие учения внес В.А.Ковда. Он явился инициатором и организатором комплексного изучения микроэлементов в почвах, почвообразующих породах, природных водах, растительных и животных организмах (Ковда, 1975). Начало исследованиям по микроэлементам было положено на I Всесоюзной межвузовской конференции по микроэлементам в 1957 г. К работе были привлечены многочисленные коллективы почвоведов, биологов, геохимиков, медиков, ветеринаров, агрохимиков. К началу 60-х годов восходит и история создания группы почвоведов в составе лаборатории водного режима растений для работы по этому направлению в институте биологии КФ АН СССР. В середине 60-х гг. на базе группы, при поддержке В.А.Ковды и Я.В.Пейве была организована лаборатория почвоведения для исследований, ориентированных на решения важных практических задач: повышение урожайности сельскохозяйственных культур, устранение негативного влияния биогеохимических эндемий, картографирование почв по уровням содержания микроэлементов, районирование территории Среднего Поволжья по степени обеспеченности ими почв.

40-летие развития теоретического и практического учения о микроэлементах в почвенной лаборатории можно условно разбить на 2 этапа – 1960 – 1980 гг., 1981 – 2000 гг. На первом этапе коллективом почвоведов под руководством д.б.н., заслуженного деятеля науки Татарской республики Р.К.Даутова, была проделана внушительная работа по сбору, аналитической обработке, систематизации полученных данных, почвенно-геохимическому картографированию и районированию по

уровням концентраций валовых и подвижных форм соединений микроэлементов Cu, Zn, Mn, Co, Mo, B в почвах Среднего Поволжья (Татарской, Чувашской, Марийской республик, Ульяновской области) (Даутов, 1975, 1976,1986; Даутов, Минибаев, 1968; Даутов, Минибаев, Калимуллина и др., 1973, 1981; Минибаев, 1967; Минибаев, Калимуллина и др., 1981). Картограммы экспонировались в 70-80-е годы на ВДНХ СССР. Цикл работ коллектива был оценен бронзовой и серебряной медалями.

Методологическим фундаментом для изучения почв явились принципы Докучаевского почвоведения о зональном распределении почв, теоретические положения В.И.Вернадского и Б.Б.Полынова о циклической миграции химических элементов как основе организованности бисферы и разработанные В.А.Ковдой (1975) и В.В.Ковальским (1974, 1982) концепции биогеохимических циклов в природе. Методическую основу составили сравнительно-географические и профильно-генетические аспекты и оригинальный подход к геохимическому изучению ландшафта, разработанный Б.Б.Полыновым (1956), который может быть назван сопряженным анализом. Сущность его заключается в одновременном изучении химических особенностей всех составных частей ландшафта: растений, почв, горных пород, подвергшихся почвообразованию, природных вод и т.д.

Почвенно-геохимические и почвенно-агрохимические направления в наших исследованиях одновременно сгруппировались в несколько позиций. С позиции биогеохимии почва рассматривалась как продукт длительного, разностороннего и глубокого влияния среды на минеральный субстрат. В связи с этим решались задачи получения теоретических представлений об общем содержании и закономерностях размещения микроэлементов в почвообразующих породах в зависимости от принадлежности к геологическим системам и степени их выветривания, минералогического и химического составов; в почвах в зависимости от направления почвообразования по рангу типов и подтипов, их профильном и пространственном размещении; долевом участии минеральной и органической фаз почвы в накоплении микроэлементов, распределении их по механическим фракциям минерального субстрата; исследования влияния климатических, экологических, почвенных условий на накопление

микроэлементов в естественной и культурной растительности; в природных водах в зависимости от химического состава и степени минерализации. Почвенно-агрохимические исследования включили разработки по определению содержания и запасов микроэлементов в подвижной форме, установлению эффективности действия микроудобрений, в зависимости от свойств почв, полноценности минерального питания растений и животных. Путем построения вариационно-статистических моделей были установлены количественные зависимости между агрохимическими свойствами почв и содержанием валовой и подвижной формами соединений микроэлементов.

Результаты масштабного регионального исследования воплотились в коллективные монографии (Микроэлементы в почвах Советского Союза, 1973, 1981); картографический материал для региона Среднего, Нижнего Поволжья и Урала вошел, частью, в карты Европейской части СССР содержания валовых и подвижных форм микроэлементов (в пахотном 0-20 см слое) в М 1 : 5000000 и 1 : 10000000, соответственно. В объяснительном тексте к картам изложены общие закономерности распределения МЭ, корреляционные связи их содержания с составом и свойствами почв, с почвенными режимами, степенью окультуренности почв.

Почвенно-геохимические исследования лаборатории приобрели важное государственное значение в 60-70-е годы в связи с научными исследованиями по эндемии зоба. Сотрудники лаборатории вошли тогда в состав специальной комиссии для координации научных исследований при организации практических мер борьбы с эндемией зоба и другими заболеваниями, связанными с недостатком или избытком микроэлементов в системе здравоохранения, сельского хозяйства и ветеринарии (Даутов и др., 1972, 1972а). Исследования лаборатории по влиянию нефти и высокоминерализованных вод (сточных и пластовых) на трансформацию геохимических свойств почв явились основой для создания научной базы защиты и рекультивации загрязненных почв (Даутов, Гайнутдинов и др., 1978). Было выявлено, что при загрязнении нефтью и сточными водами последующее самоочищение почвы зависит от двух основных групп факторов: а) геохимической активности загрязнителя, количества и времени с момента их поступления; б) биогеохимических свойств природных систем.

Широкомасштабное картографирование почв региона, группировка их по степени обеспеченности микроэлементами, районирование территории определили возможность для разработки рекомендаций по применению микроудобрений и расчета потребности в них сельского хозяйства и животноводства республики (Даутов, 1964; Даутов, Минибаев, 1964; Даутов и др., 1985). Принципы составления крупномасштабных картограмм содержания подвижных форм Mn, B, Zn, Mo, Co, Cu (М 1 : 25000) послужили основой для разработки единых для республики и страны основ составления карт и решения вопроса о частоте взятия образцов почв и определении размера элементарных участков (Даутов, Минибаев, Калимуллина и др., 1975).

Лаборатория приняла участие в аттестации стандартных образцов почв и растений в межлабораторном эксперименте в пределах СССР. Полученные на них свидетельства до настоящего времени являются контрольными и калибровочными в аналитической практике. Высокий уровень исследований, методически выдержанные результаты определили статус лаборатории, - с начала 70-х годов она вошла в число 9 региональных лабораторий государственного масштаба.

Второй этап исследований лаборатории по проблеме микроэлементов сформировался с начала 80-х годов в результате тесного сближения учения о микроэлементах с проблемами защиты окружающей среды и загрязнения экосистем самыми различными веществами. На передний план выдвинулся биосферно-экологический аспект проблемы. В процессе развития научной дисциплины геохимии произошло изменение в образе научного мышления. Т. Кюн (Kuhn, 1970) такие изменения назвал «парадигмами», таким образом, геохимия окружающей среды – «парадигма» геохимии. Всего лишь одно-полтора десятилетия отделяют ее от новой «парадигмы» – геохимии ландшафта. Таким всплескам научного мышления способствовало развитие технической базы, новых методов количественных исследований, всевозможные базы данных для обобщения массовых материалов.

В связи с ростом промышленности и химизацией сельского хозяйства увеличилась опасность накопления в окружающей среде, и особенно в почвах, ряда химических веществ, в том числе тяжелых металлов. Наряду с природными миграционными потоками химических элементов – водной

миграцией, биологическим круговоротом, сформировался техногенный поток. Для многих районов техногенез стал специфическим фактором почвообразования, иногда более мощным, чем природные агенты-почвообразователи (Ковда, 1974). Для научного обоснования охраны почв от загрязнения стало необходимым установление предельно допустимых концентраций содержания тяжелых металлов в почвах, выявление степени их подвижности и вовлечения в биологический круговорот растительностью. Необходимым стало накопление данных о природных уровнях содержания тяжелых металлов (ТМ) в почвах различных регионов. Как с точки зрения познания геохимии микроэлементов (МЭ), так и с точки зрения интересов агрономической химии, здравоохранения, в Республике Татарстан возникла экстренная необходимость в скорейшем получении систематических данных, характеризующих варьирование и эталонное (фоновое) содержание элементов загрязнителей в начальных звеньях биогеохимической цепи. К числу приоритетных загрязнителей, содержание которых подлежит контролю, в первую очередь, относятся Cd, Zn, Pb, Ni, Cu,Mn. Первые три элемента по эффекту воздействия на живой организм (токсичности) относятся к первому классу опасности, два последующих – ко второму и последний – к третьему.

Обычно под «фоновыми» уровнями подразумевают уровни содержания металлов в почвах, не подверженных локальным воздействиям от источников загрязнения. И, тем не менее, при оценке фонового состояния почв и почвенного покрова соединениями, имеющими как естественное, так и техногенное происхождение, возникают большие методические трудности прежде всего вследствие глобального рассеяния и высокой технофильности большинства элементов. По Перельману (1957), степень использования элемента по отношению к его содержанию в литосфере есть его технофильность. Из недр ежегодно добывается больше, чем включается в биологический круговорот: Cd больше, чем в160 раз, добыча Ni, Zn – примерно равна ежегодному потреблению растительностью. Отсюда можно предполагать какое колоссальное количество элементов находится в рассеянном состоянии. Только при сжигании угля количество Cd, включающегося в биологический круговорот, превышает в 40 раз его содержание в литосфере. Наиболее высокую глобальную технофильность из рассматриваемых элементов

имеют Pb, Zn, Cu. Поскольку на территории республики обследование почвенного покрова на содержание таких элементов как Pb, Ni, Cd до середины 80-х годов не проводилось, то фоновый уровень предстанет суммой естественного содержания ТМ с добавлением металлов антропогенного происхождения вследствие глобального переноса загрязнений от источников их выброса в окружающую среду за техногенное время. Тем не менее, эти данные считаются нулевой точкой отсчета при мониторинге загрязнения земель ТМ и другими токсикантами. В связи с проблемой техногенного загрязнения исследования проводились по программе:

1. фоновое содержание ТМ в начальных звеньях биогеохимической цепи: почвообразующих породах - природных водах - почвах – растительности;
2. оценка степени подверженности почв химическому загрязнению и устойчивость их к химическим воздействиям;
3. районирование территории в соответствии с региональными уровнями техногенного воздействия;
4. построение вариационно-статистических моделей для установления количественных зависимостей между концентрациями металлов и свойствами почв.

В течение 6 лет (1985-1990 гг.) была обследована значительная площадь РТ, территория, ограничиваемая рекой Вяткой на северо-западе и рекой Шешмой на западе и юго-западе, охватывающая восточную часть Предкамья, Восточное Закамье и Юго-Восточное Закамье. Этот регион предстает как основная топливно-энергетическая и сырьевая база. На ее территории созданы за последние 30 лет наиболее крупные промышленные предприятия, осуществлялись землеемкие производства, воздействие которых на окружающие ландшафты предполагалось весьма масштабным и всесторонним. Выбор этого региона диктовался необходимостью зафиксировать как можно быстрее исходное состояние экосистем техногенных ландшафтов.

Главные черты микроэлементной характеристики почв определяют почвообразующие породы. Невелико число публикаций относительно распределения ТМ в почвообразующих породах РТ (Веригина, Васильевская и др., 1973; Даутов, 1986; Калимуллина и др., 1994; Полянин,

1957). Материнские породы представлены элювием и делювием коренных пород и четвертичными наносами (табл.1). Их пестрота и сильная расчлененность рельефа обусловливают пестроту почвенного покрова. Для валовых форм большинства элементов отмечается устойчивый тренд снижения содержаний в ряду: элювиальные глины и суглинки - лессовидные карбонатные суглинки и глины - мергели и известняки – аллювиальные суглинки и глины – третичные глины – древнеаллювиальные пески и супеси. Для характеристики относительного содержания элемента в почвообразующих породах использовано понятие «кларк концентрации», представляющий отношение весового % элемента к кларку элемента в земной коре (Виноградов, 1962). При таком подходе обнаружено накопление относительно литосферы Pb, Ni, Cd в элювии и делювии пермских отложений. В лессовидных карбонатных суглинках и глинах больше Cu и Zn, и в аллювиальных глинах и суглинках - Ni. Карбонатность является важным фактором, определяющим уровень содержания ТМ в породах. В концентрациях больших найдены Cu, Zn, Mn, Co, Mo, B Даутовым и др. (Даутов, 1975, 1976; Урусевская и др., 1992) в почвообразующих породах РТ по сравнению с аналогичными породами Европейской части бывшего Союза. Обращает на себя внимание чрезвычайно высокий кларк концентрации в этих же породах Cd (до 10), в которых для остальных элементов характерно интенсивное рассеяние (К.к. 0.2-0.9); даже в аллювиальных песках происходит накопление этого элемента. Рассеяние, но в меньшей степени характерно для Cu, Zn, Mn во всех почвообразующих породах и Pb в четвертичных отложениях за исключением лессов. В.А.Полянин (1957) и К.В.Веригина с соавт. (1973) также сообщают о высоких содержаниях

Zn и Cu в песчаниках в пределах РТ. Ряд авторов богатство вещественного состава элювия и делювия коренных пород увязывают с карбонатами и рассматривают их влияние на почвы (Даутов, 1975, 1976;

Среднее содержание и кларки концентраций ТМ в почвообразующих породах РТ

Таблица 1

	Элювий и делювий коренных пород						Четвертичные отложения						Третичные глины		Кларк литосферы
	Глины и суглинки	Кк	Мергели и известняки	Кк	Песчаники	Кк	Лессовидные и карбонатные суглинки и глины	Кк	Аллювиальные суглинки и глины	Кк	Древне-аллювиальные пески и супеси	Кк		Кк	(4)
Cu	35.1	0.7	29.3	0.6	30.0	0.6	37.9	0.8	31.7	0.7	12.0	0.25	25.0	0.5	47.0
Zn	66.7	0.8	53.2	0.6	49.0	0.6	73.2	0.9	59.4	0.7	22.0	0.25	49.0	0.6	83.0
Mn	801.4	0.8	738.1	0.7	400.0	0.4	674.6	0.7	645.0	0.6	200.0	0.2	800.0	0.8	1000.0
Pb	20.9	1.3	21.2	1.3	6.0	0.4	17.1	1.0	14.0	0.9	6.5	0.4	13.9	0.8	16.0
Ni	74.2	1.3	73.0	1.2	51.0	0.8	71.9	1.2	67.1	1.1	18.0	0.3	44.0	0.7	58.0
Cd	1.29	9.9	1.35	10.4	0.22	1.7	1.3	10.0	0.9	9.0	0.12	0.9	1.05	8.0	0.13

Касимов и др., 1992; Урусевская и др., 1992). И.С.Урусевская и др. (1992) обогащенность элюво-делювия пермских красноцветных глин Приволжской возвышенности микроэлементами объясняют примерно равным количеством крупной мелкой пыли и ила, повышенным содержанием валовых полуторных оксидов, окислов Mg, высокой карбонатностью, обогащенностью свободными оксидами и гидрооксидами железа. По данным В.В.Добровольского (1997), гидрооксиды железа сорбируют металлы. Экспериментально установлено, что они поглощают ТМ более активно, чем глинистые минералы с набухающей структурой. И.И.Гинзбург, Н.П.Полуверов и К.М. Муканова (1960) максимальное содержание Cu, Pb, Zn, Mo обнаружили в тонких фракциях делювия.

Исключительное положение почвы в биогеохимических циклах и в пищевых цепях делает необходимым установление контроля за ее состоянием. Разработка показателей загрязнения является одним из звеньев создаваемой в республике системы почвенного мониторинга. Большинство исследователей в качестве относительных показателей загрязнения в системе почва-растение рекомендуют валовое содержание элементов загрязнителей, содержание подвижных форм соединений, содержание элементов-загрязнителей в отдельных частях растений. Поскольку почва является областью сопряжения главных миграционных циклов в биосфере и занимает ключевое положение в наземных экосистемах, ей в настоящей работе уделяется главное внимание.

Основные типы почв в обследуемом регионе распределяются следующим образом: к северу от р.Камы господствуют дерново-подзолистые почвы и лесостепные с вкраплениями площадей коричнево-серых и в незначительной степени черноземные; Закамская часть республики характеризуется в основном черноземными и в меньшей степени лесостепными почвами. В качестве показателей фонового состояния почв были выбраны общее содержание ТМ в верхнем An слое (0-20 см), содержание растворимых форм ТМ, пространственный и радиальный типы распределения ТМ. Количества валовых и кислоторастворимых форм ТМ определялись в соответствии с методическими рекомендациями (Методические рекомендации... 1981, 1987).

Среднестатистические показатели содержания ТМ и некоторых физико-химических свойств представлены в таб. 2; валовые концентрации даны в них в кларках по А.П.Виноградову (1957, 1962). Фоновые валовые содержания всех ТМ превышают кларковые (за исключением Mn в черноземах, в которых его содержится на уровне кларка). Содержание валовой меди в серых лесных почвах составляет 2 кларка, в черноземных колеблется в интервале 2.2-2.5 кларков литосферы. Интенсивно накапливается в светлосерых и серых лесных почвах и в черноземах оподзоленных и выщелоченных свинец – 2.3-2.4 кларка и 2 –2.5, соответственно. В остальных подтипах почв его содержание менее 2-х кларков. Марганец накапливается только в серых лесных почвах, в них его чуть больше кларка. Никеля в количествах 2-х кларков найдено в черноземах типичных и карбонатных, 1.6-1.8 кларков – в оподзоленных и выщелоченных, в таком же интервале его колебания в темносерых и коричнево-серых лесных почвах. В дерново-подзолистых почвах по сравнению с серыми лесными почвами содержатся значительно меньшие количества Cu, Ni, Cd, но в них обнаружены самые высокие концентрации Zn – 1.6 кларка, содержания Mn и Pb равновелики содержанию их в серых лесных почвах. Настораживает высокое накопление кадмия, превышающее 5 кларков по сравнению с литосферой. В качестве контроля можно принять содержание его в почвообразующих породах, в которых Кк элемента доходит до 10, о чем упоминалось ранее. В данном случае при использовании общепринятых кларков, по Виноградову, приходится осознавать естественные ограничения и условности такого подхода. Тем насущнее становится необходимость обоснования и утверждения региональных кларков.

Региональный анализ и районирование распределения фоновых концентраций показали высокую вариабельность – от 24 до 60 %, в особенности Zn, Mn, Pb, Cd, и от 17 до 80 % - в черноземах. Подвижных форм соединений меди и цинка в количествах по 8.0-8.8 мг/кг найдено в серых лесных почвах, в черноземах их несколько меньше 6.5-7.4 и 6.0-7.5 мг/кг, соответственно. Такая же закономерность, связанная с содержанием гумуса в почвах, выявлена и для Mn, Pb, Ni. Подвижного кадмия больше всего найдено в черноземе карбонатном – 0.93 мг/кг.

Вариационно-статистические показатели содержания МЭ-ТМ и некоторых физико-химических свойств почв РТ Таблица 2

Показатели	Гумус, %	РН водный	Сумма поглощенных оснований, мгэкв/100 г	Микроэлементы - Тяжелые металлы мг/кг					
				Cu	Zn	Mn	Pb	Ni	Cd
		Черноземы	оподзоленные						
N	23	21	21	26 19	26 19	26 19	22 19	26 19	23 19
Пределы колебаний	4.0-7.67	5.7-7.7	28.3-47.9	1.12-2.81 4.1-10.6	0.14-2.20 1.6-12.2	0.64-1.38 99.4-585.7	1.15-4.04 1.3-7.6	0.48-2.30 11.6-51.0	0.4-8.2 0.12-1.21
M	6.2	6.7	38.3	2.2 6.8	1.4 7.5	1.0 230.6	2.0 5.11	1.6 24.03	4.9 0.44
σ	1.05	0.58	6.82	8.59 1.96	20.24 2.51	311.94 99.45	8.01 1.61	18.32 11.26	1.12 0.25
P, %	3.38	1.8	3.87	3.8 6.5	5.75 7.6	7.85 9.9	8.13 7.24	5.46 10.7	9.24 11.36
V, %	16.9	8.66	17.8	19.4 28.8	29.4 33.4	40.0 43.1	38.3 31.5	27.86 46.8	45.0 56.8
		Черноземы	выщелоченные						
N	93	93	93	118 91	118 91	119 90	93 90	116 89	92 92
Пределы колебаний	2.8-9.9	6.0-7.9	27.5-51.1	0.21-6.01 2.5-23.2	0.36-2.08 0.4-19.5	0.64-2.17 74.1-607.5	1.14-5.91 0.07-18.0	0.07-3.6 4.1-48.7	1.0-9.6 0.05-2.83
M	6.5	7.0	40.4	2.5 7.14	1.3 7.0	1.0 252.5	2.5 4.74	1.8 23.55	5.2 0.58
σ	1.38	0.49	5.05	21.53 2.64	14.83 3.62	247.05 103.9	10.25 2.82	24.79 9.01	0.93 0.5
P, %	2.16	0.71	1.3	3.9 3.9	2.15 5.45	2.74 4.34	4.22 6.3	3.09 4.08	3.8 8.6
V, %	21.3	7.0	12.5	42.3 37.0	23.2 51.9	29.9 41.5	40.85 59.5	33.26 38.3	35.23 86.2

Продолжение таблицы 2

Показатели	Гумус, %	pH водный	Сумма поглощенных оснований, мгэкв/100 г	Микроэлементы - Тяжелые металлы мг/кг					
				Cu	Zn	Mn	Pb	Ni	Cd
	Черноземы	типичные и	обыкновенные						
N	94	91	91	92 90	88 89	92 90	89 90	91 89	90 89
Пределы колебаний	3.0-10.4	6.4-8.2	22.4-67.5	1.03-4.05 2.7-23.4	0.52-1.96 0.94-13.8	0.62-1.48 40.0-731.2	0.37-4.65 0.07-40.4	1.34-3.34 1.3-44.6	0.4-8.8 0.01-2.7
M	5.4	7.56	43.8	2.2 6.5	1.4 6.2	1.0 251.5	1.9 5.62	2.2 26.12	5.0 0.63
σ	2.42	0.45	7.33	10.36 2.69	58.4 2.53	694.03 116.75	8.25 4.46	14.95 10.62	0.94 0.44
P, %	4.4	0.5	1.7	2.6 4.3	8.5 4.2	8.9 4.9	4.6 8.3	1.8 4.3	3.6 6.3
V, %	44.6	5.9	16.7	24.5 41.4	80.2 40.8	85.8 46.4	43.8 79.3	16.9 40.7	37.4 69.8
	Черноземы	карбонатные							
N	49	49	49	51 48	47 48	51 48	49 48	51 48	49 48
Пределы колебаний	3.6-9.8	7.0-8.3	26.2-82.5	0.68-4.9 1.7-21.9	0.58-1.87 0.3-26.2	0.72-2.14 99.5-805.0	037-4.33 0.07-18.7	0.82-3.44 2.9-41.4	0.20-9.6 0.1-2.6
M	6.4	7.9	47.2	2.2 7.4	1.3 6.0	1.1 292.5	1.8 6.43	2.2 22.4	5.4 0.93
σ	1.40	0.23	9.7	18.6 4.40	12.77 3.87	277.4 163.87	7.31 3.09	20.83 7.74	1.16 0.59
P, %	3.1	0.38	2.9	5.96 8.45	2.9 9.2	4.5 8.1	5.7 6.8	3.3 4.9	5.8 8.6
V, %	21.9	2.9	20.3	42.6 59.0	20.0 64.0	31.8 56.0	40.2 48.0	23.8 34.6	42.3 63.4

Продолжение таблицы 2

Показатели	Гумус, %	pH водный	Сумма поглощенных оснований, мгэкв/100 г	Микроэлементы - Тяжелые металлы мг/кг					
				Cu	Zn	Mn	Pb	Ni	Cd
Светлосерые лесные									
N	31	31	30	36 30	35 30	33 27	29 29	35 29	30 29
Пределы колебаний	2.0-4.0	5.5-8.2	10.6-31.3	1.0-4.37 1.9-14.0	0.55-2.35 1.64-15.5	0.85-2.08 56.7-314.2	0.65-6.77 2.59-5.1	0.48-2.13 13.1- -	1.8-7.4 0.02-2.42
M	2.54	6.9	21.04	2.04 7.2	1.14 7.3	1.3 209.5	2.3 2.35	1.24 13.1	5.52 0.36
σ	0.86	2.47	4.76	20.16 2.66	21.6 2.94	269.08 63.16	14.15 1.4	17.85 -	0.79 0.24
P, %	5.91	6.4	8.1	48.6 36.6	6.4 7.2	11.2 5.8	11.2 11.0	6.0 7.9	5.1 11.1
V, %	33.9	35.7	48.6	8.1 6.6	38.0 40.0	60.7 30.1	67.0 59.6	36.0 42.8	28.6 66.7
Серые лесные									
N	56	56	56	60 52	57 54	59 47	56 51	60 52	56 54
Пределы колебаний	1.2-6.6	5.9-7.7	16.6-43.2	1.0-4.5 4.9-26.1	1.39-5.95 3.9-20.7	0.75-1.98 61.2-695.4	2.39-9.54 3.36-6.3	0.8-3.0 3.18-19.0	0.4-8.0 0.04– 1.9
M	3.56	6.7	27.9	2.01 8.8	1.27 7.97	1.24 241.8	2.39 3.36	0.04 13.2	3.94 0.53
σ	1.14	0.39	5.38	16.76 4.69	24.2 2.84	221.2 93.2	14.57 1.73	1.37 6.99	1.37 0.4
P, %	4.2	0.7	2.5	5.0 6.5	5.0 4.8	2.9 5.6	8.1 7.1	4.9 7.3	6.0 9.4
V, %	32.0	5.8	19.2	38.2 47.7	38.2 35.6	22.2 38.5	61.0 51.5	38.5 52.9	46.1 75.5

Продолжение таблицы 2

Показатели	Гумус, %	pH водный	Сумма поглощенных оснований, мгэкв/100 г	Микроэлементы – Тяжелые металлы мг/кг					
				Cu	Zn	Mn	Pb	Ni	Cd
Темносерые лесные									
N	30	27	29	34 27	33 27	34 27	29 27	34 26	29 26
Пределы колебаний	2.9-6.3	5.9-7.8	25.2-49.8	1.4-4.05 4.2-15.8	0.24-2.38 1.1-13.8	0.76-2.42 148.1-513.7	0.65-3.11 0.07-9.25	0.69-2.66 6.6-44.6	1.1-6.6 0.2-1.2
M	4.43	6.7	37.03	2.03 8.15	1.3 8.17	1.13 282.7	1.9 3.55	1.8 18.45	5.7 0.63
σ	0.98	0.39	7.28	13.43 2.49	20.06 2.93	341.37 93.68	6.17 2.95	21.26 8.73	1.02 0.26
P, %	4.0	1.0	3.6	5.0 6.3	5.3 6.8	6.5 6.4	5.9 15.8	5.1 9.3	6.3 7.9
V, %	22.1	5.8	19.6	29.1 30.5	30.8 35.8	37.8 33.1	32.2 83.0	29.7 47.3	35.8 41.2
Коричневосерые лесные									
N	22	21	20	23 21	23 21	23 19	22 19	23 21	22 20
Пределы колебаний	0.6-6.4	6.2-7.8	22.5-42.5	0.8-3.51 3.2-13.8	0.83-2.08 2.6-11.7	0.68-1.89 105.2-519.9	0.65-3.57 0.1-8.4	0.95-2.99 6.6-35.2	1.8-6.2 0.1-1.54
M	3.35	7.07	33.3	2.14 8.03	1.25 7.11	1.3 275.6	1.85 2.89	1.95 15.05	5.1 0.43
σ	1.3	0.44	5.06	13.77 2.98	15.1 2.73	226.5 104.7	8.6 2.27	19.52 7.15	0.91 0.29
P, %	8.06	1.3	3.4	6.7 8.1	5.0 8.3	4.5 8.7	10.0 18.0	5.2 10.3	8.1 13.9
V, %	38.8	6.2	15.2	32.2 37.1	24.1 38.4	21.6 38.0	47.1 78.5	24.9 47.5	38.8 67.0

Продолжение таблицы 2

Показатели	Гумус, %	pH водный	Сумма поглощенных оснований, мгэкв/100 г	Микроэлементы - Тяжелые металлы мг/кг					
				Cu	Zn	Mn	Pb	Ni	Cd
		Дерново	подзолистые						
N	7	7	7	9 7	8 7	8 6	7 7	9 7	7 7
Пределы колебаний	2.6-4.3	6.3-7.3	13.8-23.2	0.8-3.5 3.6-8.4	1.1-2.2 4.11-11.8	0.7-1.8 107.5-277.1	1.1-3.4 0.5-4.8	1.0 -2.0 5.3-25.0	1.9-5.6 0.16-0.96
M	3.31	6.67	18.05	1.58 6.18	1.6 7.09	1.17 176.38	1.88 2.45	1.14 12.68	3.74 0.51
σ	0.56	0.34	3.14	18.93 1.77	19.08 2.75	349.04 55.57	9.4 1.58	24.3 8.68	0.82 0.3
P, %	6.3	1.95	6.5	19.0 10.7	8.5 14.5	13.2 12.9	19.1 23.7	17.7 25.9	16.6 21.6
V, %	16.9	5.1	17.4	59.8 28.9	23.9 38.8	37.2 31.5	50.0 64.5	53.1 68.4	43.8 58.8

- в числителе – показатели валовых концентраций ТМ, даны в кларках по Виноградову
- в знаменателе – показатели подвижных форм соединений ТМ, мг/кг почвы.

Обозначения:
N - количество выборки
M - средняя арифметическая
σ - среднее квадратическое отклонение
P - точность опыта
V - вариабельность

Для выявления эффектов пространственного и радиального распределения ТМ в почвах зонально-генетического ряда нами отобраны наиболее типичные хорошо изученные профили, для которых получена полная характеристика химического и гранулометрического составов.

С целью ограничить размер публикации и избежать загромождение ее цифровым материалом радиального распределения ТМ, автор считает возможным показать лишь типы их распределения в почвах (таб. 3) (Калимуллина, 1994). В этой же таблице представлены доли растворимых форм ТМ в процентах от валовых количеств.

Содержание кислоторастворимых форм составляет 25-30 % валового содержания. Чем больше роль техногенных выбросов в содержании ТМ в почве, тем выше процентное содержание растворимых форм. Большой диапазон колебаний относительных процентных показателей долей растворимых форм от валовых количеств в черноземах и серых лесных почвах для Mn, Ni и Cd объясняется большим подтиповым набором внутри типа почв, неоднородностью биогеохимических и экологических условий в пределах обследуемой территории и, по-видимому, в большей степени связано с реагентом, используемым при экстрагировании из почв растворимых соединений ТМ. Распределение по профилю (радиальный тип) наиболее стабильный признак, оно в значительной степени обусловлено основными элементарными почвообразовательными процессами, свойственными каждому генетическому типу почв.

Для валовых форм Mn, Cu, Ni в серых лесных почвах наиболее характерен биогенно-аккумулятивный тип распределения, указывающий на существенную роль биологического круговорота в миграции этих элементов в почвах. Содержание валовых Pb и Cd не изменяется по генетическим горизонтам. В черноземах валовые формы большой группы элементов (Cu, Zn, Pb, Ni) слабо аккумулируются в гумусовом горизонте, подвижные формы Mn и Zn более интенсивно накапливаются в органогенных горизонтах, чем их валовые содержания; медь по профилю распределяется равномерно.

Серые лесные почвы на коренных породах по ряду признаков сходны с черноземами оподзоленными. Это связано с влиянием

Типы распределения микроэлементов-тяжелых металлов в почвах

Таблица 3

Почвы	N	Mn	Cu	Zn	Pb	Ni	Cd
Дерново-подзолистые	6	Биогенно-аккумулятивный	Элювиально-иллювиальный	Элювиальный	Элювиально-иллювиальный	Элювиально-иллювиальный	Профиль не дифференцирован
Растворим. % от валовых		19	19.5	9	13	27	27
Серые лесные	18	Биогенно-аккумулятивный	Биогенно-аккумулятивный	Профиль не дифференцирован	Профиль не дифференцирован	Биогенно-аккумулятивный	Профиль не дифференцирован
Растворим. % от валовых		24-32	20	12.5	14-18	20-24	19-36
Черноземы	15	Биогенно-аккумулятивный	Биогенно-аккумулятивный	Профиль не дифференцирован	Профиль не дифференцирован	Элювиально-иллювиальный	Профиль не дифференцирован
Растворим. % от валовых		23-30	14-17	10	24	29-34	17-32

почвообразующих пород, тяжелым гранулометрическим составом, богатством минералогического состава, наличием карбонатов.

Накопление валовых и подвижных форм элементов в дерново-подзолистых почвах, особенно Mn, в гумусовом горизонте определяется дерновым процессом. Отмечается наличие элювиально-иллювиального перераспределения элементов Cu, Pb, Ni, частично Zn. Подвижность кислоторастворимых форм соединений элементов в этих почвах сохраняется в интервалах, аналогичных для серых лесных почв. Это указывает на общность ведущих почвообразовательных процессов, а также стабильность этих величин в почвах с близкими литогеохимическими особенностями.

При создании модельных характеристик и картографировании почвенного покрова по содержанию растворимых форм МЭ приходится сталкиваться с трудностями выбора аналитического метода. Для обоснования принципов и правил аргументированного обобщения получаемой информации относительно геохимии окружающей среды, в частности, химических веществ в ландшафтах, в том числе в основных их компонентах – почвах, проведен сравнительный анализ данных парциального содержания МЭ Cu, Zn, Mn в An слое двух типов почв – лесостепных и черноземных (по 50 образцов). Отбор и подготовка, экстрагирующие вещества и методы получения вытяжек выполнены в соответствии со стандартными рекомендациями при исследовании почв и растений для контроля загрязнения окружающей среды металлами (Калимуллина, Григорьян, 1995). Аналитические данные претендуют по качеству на индекс КД (количественные данные) на основании анализа эталонных образцов на содержание МЭ, в которых коэффициент вариации количеств повторных измерений и отклонения от стандартов не превысили 1 %. Получено различное парциальное содержание МЭ в вытяжках из почв при взаимодействии двух видов экстрагентов – 1 н. растворов HNO3 и HCl. В первую меди переходит из лесостепных почв больше в 1.4 раза и на 10 % из черноземных, марганца соответственно, в 2.7 и в 2 раза, Цинка, напротив, в 4 раза больше экстрагируется при взаимодействии почвы с солянокислым раствором. По концентрациям Cu и Mn почвы охарактеризовались как слабо- и умеренно загрязненные независимо от реагента. По концентрациям Zn определились 4 градации в 1 н. HCl-

вытяжке, в которую переходит этого элемента от 60 до 80 % от общего содержания, тогда как в 1 н HNO3-вытяжку всего лишь 9-12 %, и почвы характеризуются как фоновые и слабо загрязненные. В связи с этим встает вопрос, с одной стороны, о необходимости унифицированного метода извлечения МЭ, с другой, видимо, должно быть велико число параметров, которые требуется изучить, прежде чем для каждого элемента будет выбран подходящий метод экстрагирования. Сложность усугубляется, если появляется необходимость надежно определить взаимосвязь между парциальной распространенностью элемента в почве и его доступностью для растений.

По результатам обследования почвенного покрова районов Предкамья и Закамья осуществлена группировка почв по содержанию валовых и кислоторастворимых форм ТМ, согласно шкале градаций, разработанной Почвенным институтом им. В.В.Докучаева и Всесоюзной академией сельского хозяйства (Методические рекомендации...1987).

Составлены картограммы общего содержания и содержания кислоторастворимых форм ТМ - Cu, Zn, Mn, Pb, Ni, Cd в М 1 : 200000 для пахотных почв Закамья и Предкамья на площадь, составляющую 2.5 млн. га. Созданные карты посредством пантографирования генерализованы в карты М 1 : 400000 (Калимуллина, 1995). Черноземы обследованного региона слабо загрязнены марганцем, цинком, никелем и умеренно медью, свинцом, кадмием. Лесостепные почвы загрязнены слабо марганцем, цинком, медью, никелем и умеренно свинцом и кадмием. Почвы региона объединены в 2 группы и характеризуются как слабо- и умеренно-загрязненные (Калимуллина, 1995). Большой объем выборки проб для черноземов (300 для валовых и 250 для подвижных форм) и лесостепных почв (250 и 250, соответственно), невысокий разрыв в концентрациях на подвидовом уровне, определяющийся, по-видимому, тяжелым механическим составом, однообразием почвообразующих пород, достаточно высокой техногенной напряженностью в регионе, обосновывают правомерность разработки и рекомендации использования региональных кларков (таб.4, 5, 6, 7) (Калимуллина, 1995; Калимуллина и др., 1994).

Валовое содержание ТМ в пахотном слое (мг/кг) черноземов и группировка почв по степени загрязненности
Таблица 4

Элемент	Почвы Русской равнины (Виноградов, 1957)		Кларк по Виноградову (Виноградов, 1962)	Черноземы РТ (Даутов, 1976)		Черноземы (по данным автора)		Кларк региональный (Калимуллина и др., 1994)	Количество групп по загрязненности относит. кларка	Количество групп по загрязненности относительно регионального кларка
	Разброс	среднее		Разброс	среднее	Разброс	Среднее			
Mn	100-1400	800	800	500-1479	914.2	505.5-1740.0	821.0	900	2	1
Zn	25-120	50	50	6.8-109.9	67.2	6.8-109.9	67.2	60	1	1
Ni	10-77	34	40	-	-	5.3-144.1	79.05	75	3	1
Cu	4-200	20	20	4.2-120.2	27.7	4.2-120.2	47.8	40	5	2
Pb	3-37	10	10	-	-	3.7-59.1	21.25	23	5	2
Cd	сл.-3.0	0.1	0.5	-	-	0.1-4.8	2.59	1.7	5	2

Валовое содержание ТМ в пахотном слое (мг/кг) лесостепных почв и группировка почв по степени загрязненности
Таблица 5

Элемент	Почвы Русской равнины (Виноградов, 1957)		Кларк по Виноградову (Виноградов, 1962)	Лесостепные почвы РТ (Даутов, 1976)		Лесостепные почвы РТ (по данным автора)		Кларк региональный (Калимуллина и др., 1994)	Количество групп по загрязненности относит. кларка	Количество групп по загрязненности относительно регионального кларка
	Разброс	среднее		Разброс	Среднее	разброс	среднее			
Mn	100-1400	800	800	573-2352	1292	549.0-1316.4	957.8	900	1	1
Zn	25-120	50	50	23.2-115.0	58.8	27.8-95.6	60.5	60	1	1
Ni	10-77	34	40	-	-	21.0-106.4	68.9	75	2	1
Cu	4-200	20	20	16.0-49.0	29.4	20.7-68.5	38.4	40	2	1
Pb	3-37	10	10	-	-	6.5-55.1	19.9	23	4	2
Cd	сл.-3.0	0.1	0.5	-	-	0.1-4.8	1.72	1.7	5	2

Содержание кислоторастворимых форм ТМ в пахотном слое черноземов и группировка по уровням загрязненности
Таблица 6

Элемент	Фоновое содержание	Черноземы РТ (в 1н. HCl вытяжке) (Даутов, 1976)		Черноземы РТ (по данным автора) (в 1н. HNO_3^- вытяжке)		Кларк региональный (Калимуллина и др., 1994)	Количество групп почв относит. фона	Количество групп относит. Регион. Кларка
		разброс	среднее	разброс	среднее			
Mn	100-150	20.0-74.8	44.8	40.0-805.0	256.8	250.0	4	3
Zn	5-10	сл.-0.30	0.09	0.3-26.2	6.68	7.0	2	3
Ni	4-6	-	-	1.3-51.0	24.02	20.0	5	2
Cu	3.5	1.7-8.4	4.2	2.5-23.4	6.96	7.0	4	3
Pb	2-3	-	-	0.07-18.7	5.47	4.0	5	3
Cd	< 0.1	-	-	0.01-1.83	0.64	0.3	-	2

Содержание кислоторастворимых форм ТМ в пахотном слое лесостепных почв и группировка по уровням загрязненности
Таблица 7

Элемент	Фоновое содержание	Лесостепные почвы РТ (в 1н. HCl вытяжке) (Даутов, 1976)		Лесостепные почвы РТ (по данным автора) (в 1н. HNO_3^- вытяжке)		Кларк региональный (Калимуллина и др., 1994)	Количество групп почв относит. фона	Количество групп относит. Регион. Кларка
		разброс	среднее	разброс	Среднее			
Mn	100-150	23.2-117.6	59.9	241.0-283.0	265.5	250.0	2	1
Zn обмен.	5-10	сл.-0.6	0.15	7.0-7.8	7.6	7.0	0	0
Ni	4-6	-	-	13.1-18.3	16.3	20.0	3	0
Cu	3-5	0.9-8.9	4.3	6.4-7.8	7.3	7.0	1	0
Pb	2-3	-	-	2.6-3.5	3.11	4.0	0	0
Cd	< 0.1	-	-	0.2-0.57	0.44	0.3	4	1

По концентрациям кислоторастворимых форм ТМ черноземы объединяются в 2 группы: умеренно-загрязненные по Ni и Cd и средне-загрязненные – по остальным элементам. Лесостепные почвы по уровням содержания большинства элементов характеризуются как фоновые и только по Mn и Cd – слабо-загрязненные. В пределах контуров на карте по уровням загрязненности обозначены площади с недостатком Zn, Cu, Mn в почвах, что приводит к выявлению устойчивого недостатка этих элементов в кормах для животных и в продуктах питания человека.Состояние почв по уровням содержания ТМ является условно фоновым или эталоном для региона при определении размеров глобального регионального и локального загрязнения. Посредством экстраполяции характеристик на остальную часть территории республики с одноименными типами и подтипами почв на одноименных породах можно судить о геохимической ситуации на всей территории РТ.

Веригина К.В., Васильевская В.Д., Добрицкая Ю.М. Нечерноземный центр и Камское Предуралье /Сб. Микроэлементы в почвах Советского Союза. Изд-во МГУ, 1973. - Вернадский В.И. Химическое строение биосферы земли и ее окружения. Изд-во Наука. М., 1965. - Виноградов А.П. Геохимия редких и рассеянных химических элементов в почвах. – М., 1957. - Изд. 2-е. - Виноградов А.П. // Геохимия. 1962, N 7, с. 555-557. - Гинзбург И.И., Муканова К.М., Полуверов Н.П. Медь и свинец в почвах Успенского медного месторождения в Центральном Казахстане // Геохимия, 1960, N 4. - Даутов Р.К. Валовое содержание микроэлементов в пахотных слоях почв // Генезис, свойства и плодородие почв / Материалы к X международному конгрессу почвоведов. Казань, КГУ, 1975, с. 64-70. - Даутов Р.К. Применение микроудобрений / Рекомендации по применению удобрений в ТАССР. Таткнигоиздат, 1964. - Даутов Р.К. Микроэлементы в почвах Волжско-Камской лесостепи // Дисс.... д.с-х.н. Казань, 1976, 322 с. - Даутов Р.К. Изучение содержания микроэлементов в почвах // Химия в сельском хозяйстве, 1986, N 5, с. 55-57. - Даутов Р.К., Гайнутдинов М.З., Минибаев В.Г., Гилязов М.Ю. и др. Нарушение биогеохимического круговорота веществ, вызванных загрязнением почвы нефтью и нефтепромысловыми сточными водами // Биогеохимический круговорот веществ./ Тез. Докл. Всесоюзн. Конф. Пущино, Московск. обл., 7-9 декабря 1982 г. Изд-во Наука, М., 1982, с. 124-125. - Даутов Р.К., Минибаев В.Г. Картограммы содержания микроэлементов в почвах Татарской АССР.// Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине / Доклады V Всесоюзного совещания, 22-26 августа 1966, г. Иркутск, Бурятск, книжн. Изд-во, Улан-Удэ, 1968, с. 225-237. - Даутов Р.К., Минибаев В.Г. Значение микроэлементов в сельском хозяйстве. Тат. Книжн. Изд-во Казань, 1964. 40 с. - Даутов Р.К., Минибаев В.Г., Гайсин И.А. Микроэлементы в сельском хозяйстве. Казань, Тат. Книжн- изд-во, 1985, 64 с. - Даутов Р.К., Минибаев В.Г., Казакова С.М., Калимуллина С.Н., Жиганова Т.И., Лежаева Е.Д. Крупномасштабные агрохимические картограммы содержания подвижных микроэлементов в почвах // Генезис, свойства и плодородие почв / Материалы к X Международному конгрессу почвоведов. Изд-во КГУ, 1975, с. 71-78. - Даутов Р.К., Юнусова А.Н., Минибаев В.Г., Ситдиков И.Б., Тагирова Р.Ш., Копп Л.Г. Материалы к биогеохимической характеристике микроочага эндемического зоба // Эндемические болезни и микроэлементы / Материалы зональной научной конференции Поволжья и Приуралья (г. Казань, декабрь, 1972). Казань, 1972, с. 90-92. - Даутов Р.К., Юнусова А.Н., Ситдиков И.Б., Минибаев В.Г., Шаихова С.Р., Жиганова Т.И. Геохимические особенности Татарии и распространенность эндемического зоба // Эндемические болезни и микроэлементы / Материалы зональной научной конференции Поволжья и Приуралья, г. Казань, декабрь, 1972. Казань, 1972, с. 24-28. - Добровольский В.В. Биосферные циклы тяжелых металлов // Почвоведение, 1997, N 4, с. 431-441. - Калимуллина С.Н. Фоновая почвенно-геохимическая ситуация Предкамья и Закамья Республики Татарстан // Регион и география / Тез. Докл. Междунар. научн.-практич. конф. Пермь, 1995, Ч.2, с. 246-248. - Калимуллина С.Н., Хакимова А.М., Григорьян Б.Р. Региональные аспекты загрязнения среды тяжелыми металлами и

здоровье человека // Казанский мед. Журнал. 1994, N 1, с. 38-44. - Калимуллина С.Н., Григорьян Б.Р. Сравнительный анализ данных парциального содержания микроэлементов в целях геохимического и экологического мониторингов // Экология и охрана окружающей среды / Тез. Докл. Междунар. научн.-практич. конф. Пермь, 1995, Ч.1, с. 44-45. - Касимов Н.С., Самонова О.А., Асеева Е.Н. Фоновая почвенно-геохимическая структура лесостепи Приволжской возвышенности // Почвоведение, 1992, N 8, с. 5-21. - Ковальский В.В. Геохимическая экология. Изд-во Наука, М. 1974, 290 с. - Ковальский В.В. Геохимическая среда и жизнь. XXI чтения им. В.В.Вернадского 12 марта 1979 г. Изд-во Наука, М., 1982, 76 с. - Ковда В.А. Биосфера, почвы и их использование / Материалы X Международной конференции почвоведов. М. Наука, 1974. - Ковда В.А. Биогеохимические циклы в природе и их нарушение человеком. Изд-во Наука, М., 1975, 73 с. - Ковда В.А., Якушевская И.В., Тюрюканов А.Н. Микроэлементы в почвах Советского Союза. М.: Изд-во МГУ, 1959, 67 с. - Методические рекомендации по проведению полевых и лабораторных исследований почв и растений при контроле загрязнения окружающей среды металлами. М., Моск. Отдел. Гидрометеоиздат, 1981. 107 с. - Методические рекомендации по обследованию и картографированию почвенного покрова по уровням загрязненности промышленными выбросами / Под ред. Важенина И.Г. М., 1987. - Микроэлементы в почвах и применение микроудобрений / Агропроизводственная характеристика почв Татарии и их рациональное использование. Татгнигоиздат, Казань, 1968. - Микроэлементы в почвах Советского Союза. Татарская АССР, Чувашская АССР, Предуралье Башкирской АССР, Ульяновская и Куйбышевская области / Микроэлементы в почвах Советского Союза. Изд-во МГУ, 1973. - Микроэлементы в почвах Советского Союза. М., Изд-во МГУ, 1981, 270 с. - Минибаев В.Г. и др. Картограммы содержания подвижных форм Mn, Mo, Co в почвах Марийской АССР // Тез. Докл. На IX Всесоюзной конференции по проблемам микроэлементов в биологии. Кишинев: Штиинца, 1981, с. 149. - Минибаев В.Г. Микроэлементы Co и Mo в почвах республики Татарстан. Автореф. Дисс.... к.б.н. Казань, 1967 г., 22 с. - Перельман А.И. Геохимия коры выветривания // Природа, 1957, N 6. - Полынов Б.Б. Избранные труды. Изд-во АН СССР. М., 1956. С. 487-514. - Полянин В.А. Литологические исследования четвертичных отложений долин Волги и Камы на территории Татарии // Ученые записки Казанского ун-та, 1957, Т. 117, кн. 4. - Самосова С.М., Артемьева Т.И., Минибаев В.Г. и др./ Материалы к конференции по повышению эффективности использования земельных ресурсов СССР и защиты земель от разрушения, М. 1978, Т. 3, с. 292-299. - Урусевская И.С., Хохлова О.С., Соколова Т.А. Почвообразующие породы и их влияние на дифференциацию почв и почвенного покрова северной части Приволжской возвышенности // Почвоведение, 1992, N 8, с. 22-37.

О ПРИНЦИПАХ УПРАВЛЕНИЯ ВОПРОСАМИ ЭКОЛОГИИ И ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ В РЕСПУБЛИКЕ ТАТАРСТАН (ПРАВОВОЙ И ЭКОНОМИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ)

Колесник А.А.
Комитет природных ресурсов Республики Татарстан
Министерства природных ресурсов Российской Федерации
420059, Казань, Оренбургский тракт, 20а, NRC_RT@MNR.KAZAN.ru

Общая постановка задачи

Согласно нашим исследованиям (Колесник, 1993), «Государство – это сложная система, зародившаяся и развивающаяся в пределах определенной территории и включающая в себя социальные (общественные), территориально-экономические и экологические системы, эффективное взаимодействие которых, как единого организма, обеспечивается системой управления государством – публичной политической властью».

В связи с этим хотелось бы отметить, что в правовом государстве, основой которого является гражданское общество, управление осуществляется на основе закона – продукта согласия большинства политических сил, находящихся у власти, т.е. пользующихся доверием электората.

Таким образом, государственное управление природопользованием не может быть сведено лишь к действиям в области экологии, а должно строиться так, чтобы решение социальных, политических и экономических задач осуществлялось с учетом состояния окружающей среды и ресурсного потенциала соответствующей территории.

Это положение подтверждается анализом материалов доклада комиссии Брундтланд (Доклад, 1989), где, рассматривая роль государства в достижении устойчивого продовольственного обеспечения, авторы приходят к выводу, что одним из существенных недостатков государственной системы управления в этой области является ориентация на критерии, не учитывающие экологические факторы (Доклад, 1989, с. 125). Эта комиссия, проведя слушания во многих странах всех континентов Земли, пришла к идее стратегии «выживания и устойчивого развития». Подходы, предложенные в этом докладе, получили

положительную оценку Генеральной Ассамблеи ООН и одобрение на II Всемирной конференции в Рио-де-Жанейро по проблемам экологии (Коптюг, 1992), а термин «устойчивое развитие» – стал общепризнанным. Необходимо заметить, что еще до утверждения этого доклада в Рио, основные его принципиальные выводы были признаны и поддержаны СССР в «Совместном советско-норвежском заявлении» от 5 июня 1995 года. Согласно решениям Рио (Коптюг, 1992), «Устойчивое развитие – это модель движения вперед, при которой достигается удовлетворение жизненных потребностей нынешнего поколения людей без лишения такой возможности будущих поколений».

Таким образом, главным выступает не только нынешнее поколение людей, но и последующие поколения.

Другое существенное в этой концепции - определение «устойчивого развития» как модели, речь идет о системном представлении пути развития человеческого общества в окружающей его природной среде. Или, другими словами, прежде чем оценивать последствия или целесообразность своих действий, общество должно определить им меру, т.е. создать модель развития. В рамках этой модели можно будет вводить количественные оценки состояния окружающей среды. Динамические показания этих оценок, в свою очередь, дадут нам основание утверждать, целесообразна ли сама модель, а так же наши действия в отношении природы с точки зрения возможности сохранения допустимого уровня жизни настоящего и последующих поколений людей.

Таким образом, уже сказанного достаточно, чтобы говорить о необходимости дальнейшего развития законодательства Российской Федерации в области экологии и природопользования на основе системного представления о государственном управлении природопользованием.

1. Исходные посылки модели

Опираясь на понятие «устойчивое развитие», сформулируем основные подходы законодательства в области экологии и природопользования.

Во-первых, необходимо учесть, что «биосфера» – это целостная система со сложной организацией. Она иерархична. Нет смысла представлять всю иерархию биосферы. В первом приближении нам достаточно выделить две подсистемы высокого уровня: антропогенную –

это сообщества, образуемые людьми, и абиогенную с биологическими составляющими среду обитания сообществ человека.

Внутренняя структура общества также является предметом рассмотрения в нашем исследовании, ибо, согласно 2 постулату Общей теории систем (ОТС) «организация системы полностью определяет ее функционирование и характер взаимодействия с окружающей средой». Здесь мы должны оговориться, что некоторые государственные системы, в силу структуры своего общественного устройства, не смогут реализовать принцип устойчивого развития. Такая оговорка очень важна, а сегодня еще и очень актуальна, так как принцип «устойчивого развития» реализуется только для государственных систем, построенных на принципах незамкнутости, относительности свободы элементов в иерархии систем государства, особенно федеративного, развития общественной и регулирующей подсистем государства в направлении повышения структурной информации, а также если регулирующая подсистема отвечает принципу имманентности (Колесник, 1993). Если государство как система отвечает этим требованиям, то тогда остается сформулировать принципы взаимодействия в обществе рационально структурированного государства:

1) ни один человек, ни, тем более, сообщества не могут ставиться на грань выживания;
2) общее развитие государства строится на принципе «устойчивого развития».

Вряд ли кто-нибудь рискнет всерьез оспаривать первое положение, так как оно неоднократно проверено жизненной практикой, а потому вполне оправданно, что позволяет его представить в качестве принципа. Рассмотрению второго мы посвятим вторую часть нашей работы.

Обратимся к некоторым следствиям из первого положения.

Следствие 1:

«На грани «выживания» любое сообщество людей является источником агрессивности к окружающей среде как природной, так и социальной».

Следствие 2:

«На грани «выживания» все действия человека обусловлены инстинктами, а потому оправданны»

Действительно, если мы говорим о правах и приоритетах человека, то самосохранение является первейшим из прав, но тогда и тип поведения – агрессивность – оправдан. Следовательно, одна из первейших задач организации жизни сообщества людей – это обеспечение нормальных жизненных условий и свободы развития каждого человека. В этом экологичность положений о приоритете прав человека и их природный смысл.

Следствие 3:

«Справедливое распределение ресурсов невозможно».

Следствие 4:

«Каждое сообщество должно искать источники развития в той среде, в которой оно существует».

Следствие 5:

«Развитие одного сообщества не может осуществляться в ущерб и (или) за счет другого сообщества».

Действительно, уже в силу того, что разные сообщества людей проживают на разных территориях, содержащих в себе различные ресурсы, простое распределение будет служить источником конфликтов.

Поясним это примером. Представим себе, что некто обладает природными ресурсами в виде ископаемых, а другой их не имеет. Он получает негативные последствия от добычи ресурса, а если сам перерабатывает, то и от переработки, но выигрывает в темпах развития. Продолжая и дальше торговать ресурсами, он неизбежно проиграет в развитии за счет ухудшения не только природных условий, но и созданным такими условиями жизни социальным укладом. Другой же, в свою очередь, не обладая ресурсами, вынужден будет развивать отрасли, связанные с приращением знаний. Проигрывая на первом этапе, он неизбежно выигрывает на последующих.

Такое вполне возможно и далее. Однако, важным условием сосуществования этих двух подходов должен быть принцип не нанесения своим развитием ущерба другим. Другими словами – не только ресурсы ваши, но и отходы – это тоже только ваше.

Таким образом, резюмируя предварительный анализ, необходимо отметить, что рациональное природопользование и охрана окружающей природной среды должна реализовываться с использованием модели

«устойчивого развития», при этом общество людей должно признавать и соблюдать ряд принципов, которые необходимо закрепить в Конституции государства.

2. Модель объекта управления

Теперь перейдем непосредственно к решению задачи, т.е. к определению самой модели, связанной с принципом «устойчивого развития». В этой связи вполне логично принять известную концепцию сбалансированного состояния окружающей среды – устойчивого состояния человека в этой среде (Липец, 1989).

Реализация этой концепции в научно-управленческом аспекте включает в себя два момента:

1) описание объекта управления – системы «общество-среда», построение динамической модели объекта управления и
2) управление действиями людей в их отношении к природе с помощью динамической модели состояния системы «общество – среда».

2.1. Принципиальные позиции концепции

Основной принцип устойчивого развития в качестве исходного должен иметь предположение о конечности доступных природных ресурсов, обеспечивающих жизнь человека на данном этапе его технологических возможностей.

При принятом допущении основная задача управления представляется как контроль процессов истощения жизненно важных ресурсов, рациональное распределение этих ресурсов по человеческой популяции, совершенствование методов их переработки, что должно способствовать продлению времени существования человеческой популяции в целом.

Основываясь на сказанном, следует, видимо, принять, что основным принципом ресурсопользования должен быть принцип сбалансированного развития всех систем государства, когда истощение доступных для современных технологий ресурсов должно сопровождаться воспроизводственными процессами в нескольких направлениях:

а) по поиску новых источников ресурсов;

б) по поиску методов использования ресурса с более высокой его эффективностью;

в) по поиску ресурсов, заменяющих используемый.

Другими словами, рациональным мы считаем такое управление, в результате которого экономика развивается в направлении возрастания информации об умении обойтись меньшим количеством ресурсов для устойчивого улучшения жизни.

2.2. Основные направления поиска

При разработке стратегии рационального природопользования следует принимать во внимание три основных аспекта: лимитированное природопользование, адекватное вписывание технологий в процессы биосферы и формирование экологического мировоззрения не только у управленцев, но и у населения.

Эти три аспекта эффективной природоохранной деятельности и рационального природопользования – важнейшие, поэтому и должны быть положены во главу угла экологической деятельности. Однако они далеко еще не реализуют комплексного подхода в управлении, о котором говорилось выше. Не менее существенное значение приобретает характер экономики, связанный с интенсивным переходом к рыночной форме, где в гораздо меньшей степени остается возможность контроля и наблюдения за критическими состояниями. Наконец, особо важное значение приобретают политико-национальные особенности региона.

Стержневой в концепции комплексного и сбалансированного управления в области природопользования и экологии может стать идея «мягкого» иерархического управления. Она предполагает формулирование общих целей и задач, а также направлений и механизмов их решения, которые должны конкретизироваться на каждом структурном уровне и в каждой конкретной сфере с учетом относительной свободы выбора, принятия и соответствующих действий в каждой региональной подсистеме. При этом особое внимание должно уделяться разработке комплексных эколого-экономических программ по отдельным территориям с учетом обстановки и состояния окружающей среды, а также геоинформационной системе, способной обеспечить эффективное управление экономикой в целом и природопользованием в частности.

2.3. Исходные посылки построения модели и диагностические признаки

С методологической точки зрения, важно определить константы самоорганизации окружающей среды. Их поиск – одна из важнейших

научных задач при изучении феномена устойчивости конкретных экосистем на любых уровнях пространственной организации (Липец, 1990).

В неформальных классификациях сложных объектов решение об отнесении объекта к конкретному классу принимается на основе лишь части его признаков. Вся совокупность признаков не может, да и не должна учитываться не только в силу громоздкости, но и из-за принципиальных соображений (Каганский, Новиков, 1989).

Во-первых, реальная работа практически всегда идет с «плавающим» набором признаков, осмысленных для всей совокупности, мало или они не информативны.

Во-вторых, описание объекта и отнесение его к какой-либо группе – задачи разные, весь признаковый набор годится только для общего описания, для разбиения же нужны диагностические признаки.

Модель сбалансированного состояния окружающей среды – устойчивого развития, поддерживающую соответствующую концепцию, представляет собою описание на разных уровнях взаимоотношений в обществе и результатов этих взаимоотношений в виде воздействия на среду обитания (Рис. 1).

В частности, самый низкий уровень – частные параметры, обобщаемые на втором уровне в частные корреляции. И, наконец, на высшем уровне – это обобщенный параметр сбалансированности или устойчивости. Примером такой корреляции второго уровня могут быть показатели загрязнения атмосферы ИЗА (индекс загрязнения атмосферы). В целом же, например, состояние окружающей среды в плане загрязнения атмосферы (рис. 2) вполне достаточно описывать тремя показателями: комплексным индексом загрязнения атмосферы (ИЗА-Z1), мощностью выбросов предприятиями (Z2) и потенциалом безопасного поглощения атмосферы по загрязнению (ПЗА-Z3).

Для экономического показателя может использоваться обобщенный показатель типа «затраты энергии на единицу ВНП, произведенного на душу населения» и т.д.

В целом, модель может быть описана характером взаимодействия показателей трех уровней: верхним, средним и нижним.

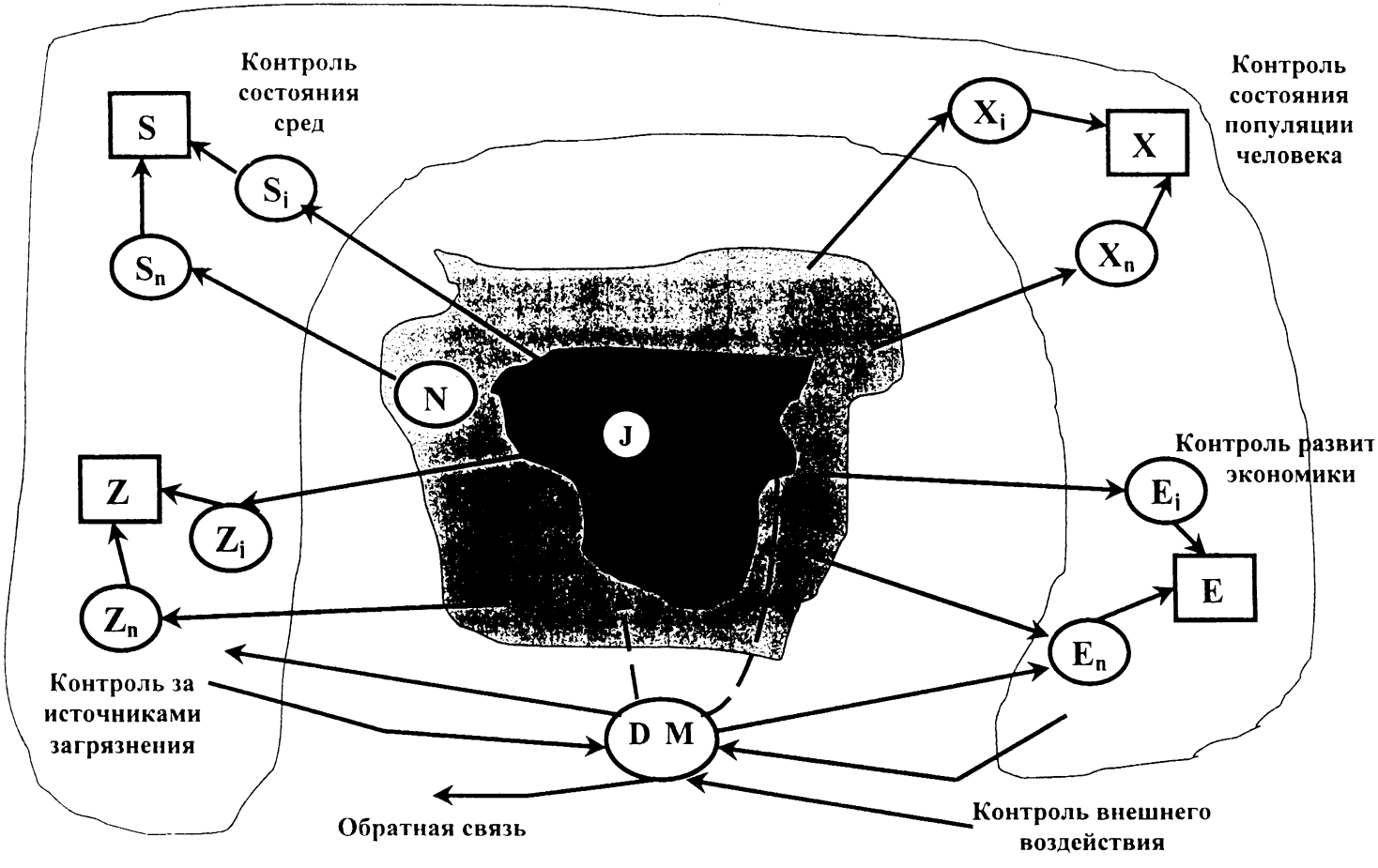


Рис. 1. Динамическая модель устойчивого развития с самокорректировкой параметров контроля (управления)

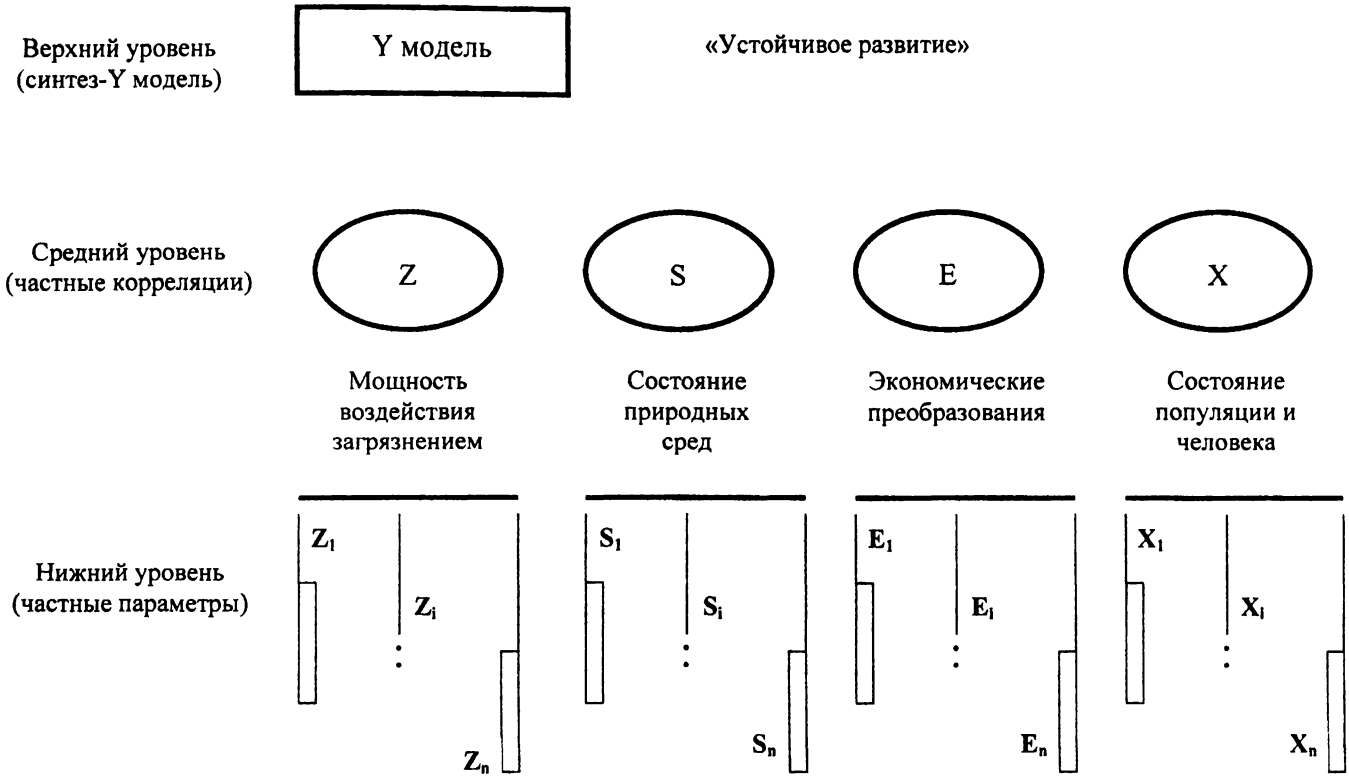


Рис. 2. Вербальная модель «Устойчивое развитие»

Верхний (синтетический) уровень дает общую оценку состояния окружающей среды. Комплексирование показателей среднего уровня в верхний может осуществляться по-разному хорошо известными методами. Среди них можно особенно выделить метод «взвешенных» баллов, метод получения экологического синдрома территориальных единиц и другими методами пространственного анализа и синтеза. Не только не исключается, но и, наконец, появляется возможность динамического компьютерного моделирования.

Средний уровень наиболее ответственен в плане реализации модели. Здесь преобладает содержательный аспект выделения составляющих и характеризующих их показателей. Например, составляющая состояние человека X – показатель (рис. 2), биота или состояние атмосферы (Si) и т.д. Каждый из них характеризуется диагностическим набором показателей. С помощью этих диагностических показателей ведется выделение особенностей, составляющих в их общей взаимосвязи с другими, общее же (и полное) вербальное описание объекта моделирования ведется с помощью набора множества показателей нижнего уровня.

Выводы

- Основой стратегии управления государством должно стать понятие «устойчивое развитие».
- Необходимо постепенно перейти от управления природопользованием к управлению экономикой с позиций экологии, т.е. к экологизации управления государством.
- В качестве модели управления экономикой, с точки зрения экологии, может стать модель «мягкого» иерархического управления – нелинейная модель открытого типа с самокорректировкой контрольных параметров.

Разработка и реализация такой модели не только позволит получать достоверные оценки состояния природной среды, но, и что еще важнее в наших условиях, четко сформулировать задачи управления в рамках государства, а не только в рамках отдельных министерств и ведомств.

Доклад Международной комиссии по окружающей среде и развитию «Наше общее будущее». Доклад комиссии Брундтланд Г.Х. Москва, Прогресс, 1989, с.125. – Каганский В.Л., Новиков А.В. Новый метод выделения существенных признаков для разработки региональных классификаций// Изв.АН СССР. Сер.геогр.,1989, № 1, с.112-119. - Колесник А.А. Государственное (федеративное) строительство в принципах системности//Доклад на Международной научно-практической конференции «Федерализм – глобальные и российские измерения», Казань, 6-8 сентября 1993г., с. 276. –Коптюг В.А. Конференция по окружающей среде и развитию. Рио-де-Жанейро, июнь 1992г. Информационный обзор. Новосибирск. Сибирское отделение РАН,1992, с.6. – Липец Ю.Г. Устойчивость систем в социальной и экономической географии//Факторы и механизмы устойчивости геосистем. М.: ИГАН, 1989, с. 72-80.

ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ ВЕГЕТАТИВНО-ПОДВИЖНЫХ РАСТЕНИЙ

Любарский Е.Л.
Казанский государственный университет
420008, Казань, Кремлевская, 18

Вегетативно-подвижными Г.Н. Высоцкий (1915) назвал высшие многолетние растения, распространяющиеся с помощью органов вегетативного возобновления и размножения. В ботанической литературе этот термин получил признание и широко употребляется.

Вегетативно-подвижные растения, обладая хорошо выраженной способностью к вегетативному возобновлению, повышенной потенцией вегетативного размножения, клональным долголетием, способностью «перемещаться» по территории в более благоприятные локальные экологические условия, способностью осваивать с помощью физиологически более сильных, нежели семена, зачатков соседние территории, повышенной анатомической, морфологической и физиологической пластичностью, тем самым представляют собой специфическую группу растений, имеющую ряд существенных биологических, экологических, фитоценотических преимуществ перед другими растениями. Этим объясняется их важная роль в экономике природы. Имея своих представителей в самых различных систематических группах, среди как травянистых, так и деревянистых жизненных форм, вегетативно-подвижные растения распространены очень широко и выступают в качестве доминантов и других важных компонентов большинства естественных растительных сообществ (кроме настоящих степей, полупустынь и пустынь). Недаром Е.М. Лавренко (1947) назвал их «победителями первого ранга в борьбе за существование».

Для вегетативно-подвижных растений характерно развитие специализированных органов вегетативного возобновления и размножения побеговой, листовой, корневой природы (Любарский, 1960). В соответствии с особенностями строения и развития этих органов мы предложили подразделение вегетативно-подвижных растений на пять основных групп (Любарский, 1961): 1) длиннокорневищные; 2) наземно-ползучие; 3) корнеотпрысковые; 4) столонно-клубневые и столонно-луковичные; 5) растения с надземными опадающими органами

вегетативного возобновления и размножения. При этом у некоторых видов растений возможны и переходные, и многообразные способы вегетативного возобновления и размножения. Наиболее выражена специфичность вегетативно-подвижных растений у «вегетативных малолетников» (термин Г.Н. Высоцкого, 1915) и «вегетативных однолетников» (термин наш, Е.Л. Любарский, 1961, 1967), т.е. растений, которые, давши новое вегетативно-дочернее поколение, вскоре отмирают, обладая непродолжительным «живым возрастом» (Любарский, 1961, 1967) своих клеток и тканей. Для вегетативно-подвижных растений в их физиологии и развитии характерно единство и противоречие трех взаимосвязанных аспектов: 1) вегетативное развитие и жизнеподдержание; 2) генеративное развитие и размножение; 3) вегетативное возобновление и размножение. Конкретное соотношение этих трех сторон развития зависит от внутренних и внешних причин, в том числе от конкретных эколого-ценотических условий.

Необходимость изучения вегетативно-подвижных растений, их специфических особенностей, их роли в растительных сообществах несомненна, тем более, что многие растения этой группы имеют важное хозяйственно-практическое значение. Представляет большой интерес и популяционная экология вегетативно-подвижных растений.

Изучение структуры ценопопуляций 21 вида вегетативно-подвижных растений методом предложенного нами (Любарский, 1970, 1972, 1975; Любарский, Полуянова, 1984) морфоструктурного анализа позволило дать их сравнительную характеристику, выявить общие для них черты и видовые различия, изучить особенности морфоструктуры выделенных функциональных групп и сезонной динамики структуры ценопопуляций.

Для ценопопуляций вегетативно-подвижных растений характерна высокая дифференциация особей по величине количественных показателей их синморфологических признаков, имеющая приспособительное значение. При этом высокое варьирование отдельных признаков сочетается с преобладанием тесных корреляций межу рассматриваемыми признаками и с преобладанием выраженной в разной степени положительной асимметрии кривых распределения признаков. В ценопопуляциях вегетативно-подвижных растений выявляются три основные функциональные группы особей: 1) резервная группа особей,

обеспечивающая устойчивость и сохранение ценопопуляции в случае неблагоприятных изменений эколого-фитоценотических условий; 2) основная группа особей, выполняющая функцию прироста биомассы ценопопуляции и частично функцию генеративного и вегетативного размножения; 3) группа наиболее крупных особей с наиболее интенсивным вегетативным и (или) генеративным размножением. Особи, принадлежащие к различным группам, представлены в ценопопуляции в определенных соотношениях, приспособительно изменяющихся в зависимости от конкретных изменений эколого-фитоценотической обстановки. При этом имеет место непрерывный приспособительный полиморфизм ценопопуляции и непрерывное балансирование в соотношениях между группами, причем сами конкретные особи непрерывно переходят из одной группы в другую, повинуясь действию авторегулировочных механизмов ценопопуляции, меняя свои синморфологические характеристики и свою роль в ценопопуляции.

При достаточно высокой плотности ценопопуляции вегетативно-подвижных растений испытывают синдром угнетения процесса вегетативного размножения. В подобной ситуации, например, в ценопопуляциях некоторых видов растений достаточно большой процент особей (от 8 до 100%) не имеет наземно-ползучих побегов.

Морфоструктура ценопопуляций вегетативно-подвижных растений существенно изменяется в течение вегетационного сезона. К концу сезона усиливается процесс морфоструктурной дифференциации особей. Элиминируются более слабые особи, нормальная плотность восстанавливается за счет вегетативного размножения более приспособленных особей при одновременно идущем процессе функциональной дифференциации ценопопуляции в соответствии с меняющимися эколого-фитоценотическими условиями.

С помощью предложенного нами (Любарский, 1973, 1976, 1995) метода «популяционного поля» мы провели цикл исследований пространственной структуры ценопопуляций вегетативно-подвижных растений.

Метод «популяционного поля» аналогичен методу геохимических полей, используемых почвоведами (Михайлов, 1970). Это методический прием количественного описания пространственно неоднородного

объекта, выражающийся в двумерном распределении-размещении каких-либо числовых показателей, характеризующих ценопопуляцию, удобном для последующего статистического и графического (Червяков,1964) анализа.

В природных фитоценозах характерно подвижное во времени разномасштабно-мозаичное по площади размещение ценопопуляций вегетативно-подвижных растений по плотности слагающих их особей. Можно выделить три категории плотности: пустоты, фон, густоты. Их соотношения по площади и плотностные характеристики зависят от специфики вида, эколого-ценотических условий и достаточно динамичны во времени. У доминирующего в фитоценозе вида размещение более равномерное, у видов, играющих второстепенную роль, - более мозаичное. Однако во всех случаях отмечается, что чем более высокая плотность, тем меньше площадь таких «густот», и тем быстрее они разреживаются. Наблюдения на этих же фрагментах фитоценозов в разные годы выявили достаточно быструю динамику плотностного размещения ценопопуляции, напоминающую в другом порядке времени морскую зыбь.

Исследование на одних и тех же фрагментах плотностного размещения двух и более ценопопуляций вегетативно-подвижных видов растений показало достаточно сложный характер их взаиморазмещения и взаимопереразмещения, который в значительной мере зависит от роли в фитоценозе этих ценопопуляций и их видовой специфики. Так, при изучении нами соотношений по плотности ценопопуляций костра безостого (*Zerna inermis* (Leyss.) Lindl.) и пырея ползучего (*Elytrigia repens* (L.) Nevski) в разнозлаково-костровом лугу выяснилось, что средние плотности ценопопуляций костра и пырея связаны характерной обратной криволинейной зависимостью, более явно выраженной при повышенных плотностях костра и менее выраженной при низких плотностях костра, когда, по-видимому, ослабление доминирующей роли костра используется не только пыреем, но и другими видами растений. При этом костер, доминирующий и преобладающий количественно, распределен значительно более равномерно по плотности, а пырей в зависимости от конкретных условий размещается по плотности то более, то менее равномерно. В экспериментальных посадках лютика ползучего (*Ranunculus repens* L.) с исходной различной плотностью посадки нами выявлено

(Любарский, Полуянова, Маркова., 1987), что с первых дней существования экспериментальной популяции лютика степень интенсивности вегетативного размножения его особей существенно различается в зависимости от плотности популяции и действует как быстрый регулятор перспективной плотности популяции, усиливаясь при малой исходной плотности и в целом ослабевая и резко дифференцируясь по особям при высокой плотности популяции. Наоборот, семенное размножение особей лютика и формирование банка семян в почве стимулируется при более высокой плотности популяции.

Таким образом, очевидно наличие сложных механизмов саморегуляции плотности популяции при наличии стратегии оптимизации плотности и надежного поддержания оптимальной плотности (Любарский, Полуянова, 1992).

В природных условиях и в многочисленных экспериментах (Любарский, 1964, 1967) нам удалось выявить важное значение тропических реакций нарастающих длинных корневищ и ползучих побегов в процессе переразмещения вегетативно-подвижных растений в растительном сообществе. Это положительный или отрицательный экологический тропизм и фитотропизм, который в ценопопуляции проявляется статистически как правило на уровне золотого сечения: около 2/3 отбегов проявляют характерную направленную тропическую реакцию, а около 1/3 отбегов направлены во все остальные стороны. В этом можно видеть глубокий биологический смысл: сочетание адаптивных тропических реакций с сохранением нейтральности у 1/3 отбегов на случай возможной ошибки или неожиданной смены обстановки.

К более глубокой расшифровке многих экологических механизмов развития и функционирования особей вегетативно-подвижных растений в ценопопуляциях в условиях растительных сообществ целесообразно привлечь широкий круг специалистов: физиологов, биохимиков, биофизиков, генетиков, почвоведов. При этом особенно перспективны экспериментальные исследования.

Работа выполнена при поддержке гранта Минобразования РФ ЕОО-6.0-20

Высоцкий Г.Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1915. Т.8, вып. 10,11. С.1113-1443. - Лавренко Е.М. Об изучении эдификаторов растительного покрова // Сов. Бот.1947. №1. - Любарский Е. Л. Об органах вегетативного возобновления и размножения высших растений // Ботан. журн. 1960. Т.45, №7. С.1067-1069. - Любарский Е. Л. Об эволюции вегетативного возобновления и размножения травянистых поликарпиков // Ботан. журн. 1961. Т.46, №7.

С. 959-968. - Любарский Е. Л. Экология вегетативного размножения высших растений. Казань: Изд-во Каз. ун-та. 1967. 184 с. - Любарский Е. Л. Морфологическое исследование наземного вейника (*Calamagrostis epigeios* (L. Roth.)) в популяциях // Научн. докл. высш. школы, биол. науки. 1970. №6. С.63-68. - Любарский Е. Л. О морфологической неоднородности особей в ценопопуляциях длиннокорневищных растений и взаимозависимости их биоморфологических показателей // Труды Волжско-Камского заповедника. - Казань: Изд-во Каз. ун-та, 1972. Вып.2. С. 30-48. - Любарский Е. Л. Популяционное поле и его анализ // Доклады 5 делегатского съезда ВБО. Киев: Изд-во АН УССР. 1973. С. 230-231. - Любарский Е. Л. Принципы и методы исследования морфоструктуры ценопопуляций // Структура ценопопуляций. Казань: Изд-во Каз. ун-та, 1975. С. 3-16. - Любарский Е. Л. Ценопопуляция и фитоценоз. Казань: Изд-во Каз. ун-та. 1976. 158с. - Любарский Е. Л. Метод популяционного поля. Казань: Изд-во Каз. ун-та. 1995. 26 с. - Любарский Е. Л., Полуянова В.И. Структура ценопопуляций вегетативно-подвижных растений. Казань: Изд-во Каз. ун-та, 1984. – 140 с. - Любарский Е. Л., Полуянова В.И. О сезонной пульсации плотности в экспериментальной популяции лютика ползучего // Экология. 1992. №1. С.78-79. - Любарский Е. Л., Полуянова В.И., Маркова Л.Ю. О динамике плотности в экспериментальных популяциях лютика ползучего и ее регуляции // Динамика ценопопуляций травянистых растений. - Киев: «Наукова думка», 1987. С.52-58. - Михайлов И.С. Геохимические поля в применении к изучению почвенных закономерностей // Закономерности пространственного варьирования свойств почв и информационно-статистические методы их изучения. М.: «Наука». 1970. С. 194-199. - Полуянова В.И., Любарский Е.Л. Исследования взаиморазмещения ценопопуляций костра безостого и пырея ползучего // Взаимодействия между компонентами экологических систем. Казань: Изд-во Каз. ун-та . 1985. С. 76-82. - Червяков В.А. Картографический способ определения формы и тесноты корреляционных связей // Вестник МГУ, серия «Геоботаника». 1964, вып.5. С. 75-78.

О ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ ДРЕВОСТОЯ И ЭЛЕМЕНТОВ НИЖНИХ ЯРУСОВ В ХВОЙНЫХ НАСАЖДЕНИЯХ

Морозкин А.И.
Институт экологии природных систем Академии наук
Республики Татарстан
420087, г. Казань, ул. Даурская, 28, morozkin@iens.kcn.ru

В настоящее время идет быстрое и повсеместное сокращение площадей с естественной растительностью. В то же время известно, что только природные комплексы с условно коренной растительностью способны поддерживать состояние среды на приемлемом для жизни уровне.

В настоящее время Республика Татарстан, некогда на 80% занятая лесными массивами с "условно коренными" ценозами темнохвойной тайги, смешанных и широколиственных лесов (Коржинский,1888;1893; Крылов,1882; Гордягин,1889;1922; Марков,1935; Порфирьев,1961 и др.), имеет всего около 19% территории, покрытой сильно нарушенными лесными природными системами. Леса первой группы составляют 38.6% от всей лесной территории, качественное состояние которых очень низкое. Исключение составляют отдельные хорошо сохранившиеся хвойные участки леса Раифского лесничества Волжско-Камского заповедника и Национального парка "Нижняя Кама".

Лесные участки Раифы характерны тем, что на небольшой территории отмечается сочетание всех основных формаций лесной зоны хвойных, смешанных и широколиственных лесов (Коржинский,1888; Гордягин,1931; Порфирьев,1968). В.Т.Шаландина (1995) на основании палеоботанических методов исследования отмечает, что указанные сложные взаимоотношения ценозов на территории современной Раифы сформировались в послеледниковый период (поздний голоцен). Хвойные насаждения Раифы представлены двумя циклами – циклом мшистых и циклом костянично-снытевых лесов.

Широколиственные ценозы (липо-дубовые леса) представлены растительными ассоциациями, относящимися к осоковому и снытевому циклам.

примыкающих квадратов (Василевич,1972), метод подсчета числа особей данного вида на определенной площади или числа особей, ближайших к случайной точке, где исходные данные, представленные в виде эмпирических распределений, сравниваются с теоретическими случайными распределениями (Ипатов, Тархова,1975), метод популяционного поля (Любарский,1976), метод исследования фитогенного поля (Walter,1960; Clements, Goldsmith,1974; Уранов, Михайлова,1974; Каплин, Кандалов,1975; Галанин и др.,1976; Демьянов,1978; 1989; 1992; Котов,1983; Маслов,1986; Норин,1987;1991; Котов и др.,1988; Ястребов,1989;1991; 1993; Самойлов, Тархова, 1993). Как показал анализ, последний подход основан на учете изменения экологических параметров видов на радиальных трансектах, или отдельных площадях, размещенных по всей территории фитогенного поля особи эдификатора. В этом случае основная задача сводится к исследованию параметров фитогенного поля (размеры, рисунок, конкурентная напряженность в различных зонах, особенности почвенной структуры, распределение и видовой состав беспозвоночных животных) отдельных видов или особей. Предпринимается также попытка решить вопрос, что происходит при интерференции фитогенных полей двух особей эдификаторов, усиливается напряженность или возникает какой - либо другой эффект (Маслов,1986; Ястребов, 1993). Первый автор указывает, что наиболее сильное взаимовлияние наблюдается при касании крон деревьев, второй исследователь особенности проявления взаимодействия связывает с уровнем напряженности каждого экополя: если накладываются слабые фитогенные поля, общий эффект усиливается, и, напротив, регистрируется ослабление напряженности при контакте особей с сильной фитосферой. Вместе с тем, Ю.И.Самойловым (1983;1986;1997) при исследовании процесса формирования фитоценотической системы “дерево-напочвенный покров” (кономов) показано, что в сложившихся сообществах интенсивные сукцессионные процессы идут на стыке подкроновых группировок и фоновой растительности, т.е. на внутренней, краевой границе фитогенного поля. Б.Н. Норин (1987; 1991) неоднократно подчеркивал, что в пределах фитогенного поля проявляются ценотические системообразующие отношения отдельных особей растений или их групп

примыкающих квадратов (Василевич,1972), метод подсчета числа особей данного вида на определенной площади или числа особей, ближайших к случайной точке, где исходные данные, представленные в виде эмпирических распределений, сравниваются с теоретическими случайными распределениями (Ипатов, Тархова,1975), метод популяционного поля (Любарский,1976), метод исследования фитогенного поля (Walter,1960; Clements, Goldsmith,1974; Уранов, Михайлова,1974; Каплин, Кандалов,1975; Галанин и др.,1976; Демьянов,1978; 1989; 1992; Котов,1983; Маслов,1986; Норин,1987;1991; Котов и др.,1988; Ястребов,1989;1991; 1993; Самойлов, Тархова, 1993). Как показал анализ, последний подход основан на учете изменения экологических параметров видов на радиальных трансектах, или отдельных площадях, размещенных по всей территории фитогенного поля особи эдификатора. В этом случае основная задача сводится к исследованию параметров фитогенного поля (размеры, рисунок, конкурентная напряженность в различных зонах, особенности почвенной структуры, распределение и видовой состав беспозвоночных животных) отдельных видов или особей. Предпринимается также попытка решить вопрос, что происходит при интерференции фитогенных полей двух особей эдификаторов, усиливается напряженность или возникает какой - либо другой эффект (Маслов,1986; Ястребов, 1993). Первый автор указывает, что наиболее сильное взаимовлияние наблюдается при касании крон деревьев, второй исследователь особенности проявления взаимодействия связывает с уровнем напряженности каждого экополя: если накладываются слабые фитогенные поля, общий эффект усиливается, и, напротив, регистрируется ослабление напряженности при контакте особей с сильной фитосферой. Вместе с тем, Ю.И.Самойловым (1983;1986;1997) при исследовании процесса формирования фитоценотической системы “дерево-напочвенный покров” (кономов) показано, что в сложившихся сообществах интенсивные сукцессионные процессы идут на стыке подкроновых группировок и фоновой растительности, т.е. на внутренней, краевой границе фитогенного поля. Б.Н. Норин (1987; 1991) неоднократно подчеркивал, что в пределах фитогенного поля проявляются ценотические системообразующие отношения отдельных особей растений или их групп

в материальных фитоценотических системах разных уровней. А.М.Крышень (2000), сравнивая внешнее проявление фитогенного поля отдельно стоящей сосны и поля внутри большой группы сосен, указывает на их качественное отличие и во втором случае говорит о смешении различных зон. Автор указывает, что в одной точке могут быть представлены различные зоны ФП различных деревьев.

Известно, что системный анализ при изучении биоты предусматривает, прежде всего, оценку специфики корреляционных связей между узловыми компонентами природных комплексов. В этом случае в наибольшей степени указанным требованиям отвечают подходы, где построение геометрических моделей размещения деревьев сочетается с изучением травяно-кустарничкового яруса в разных зонах контакта площадей питания деревьев (одна из основных составляющих фитогенного поля) (Фаликов,1976; Казанцева,1979). Указанный подход, позволяющий представлять фитогенное поле в форме круга, далек от совершенства (Крышень,2000). Однако на данном этапе исследования ФП при таком анализе удается наиболее полно отразить характер протекания сукцессионных процессов в сообществе, определить специфику взаимного влияния важнейших компонентов лесного фитоценоза - древесного и травяно-кустарничкового ярусов (Казанцева,1979; Морозкин, Салова, Калимуллина и др., 2001). При таком анализе удается наиболее полно отразить характер протекания сукцессионных процессов в сообществе, определить специфику взаимного влияния важнейших компонентов лесного фитоценоза - древесного и травяно-кустарничкового ярусов.

Основой для построения геометрической модели является снятая с натуры карта участка (пробная площадь), 3200 $м^2$, в масштабе 1 : 100. На карте обозначены индивидуальные площади питания (ИПП) всех деревьев с диаметром более трех сантиметров, измеренном на высоте 1,3 м. ИПП рассчитывается по формуле Zi = f(di) или Zi = td = pr; r = t/p x di; di - диаметр ствола дерева; t - земельный ресурс, т.е. площадь земли, приходящаяся на 1 дм поперечного ствола. Территория перекрытия площадей питания деревьев обозначена как зона контакта (ЗК). В зависимости от числа совмещений площадей питания (1, 2, 3, и т. д. раза), зоны перекрытия могут быть однократного, двукратного и т. д. контакта и

обозначаются $К_1$, $К_2$, $К_3$ ... Территория, свободная от площадей питания, называется "нулевой зоной" контакта ($К_0$). В понятие "контакта" включаются все формы взаимоотношений между деревьями, которые влияют на их взаимное размещение.

Исследования проводились в двух типах леса: сосняке вейниковом (СВ) (возраст сосны 100-110 лет) и сосняке чернично-мшистом с елью (СЧМЕ) (возраст сосны 110-140 лет, ели 30-80 лет. Кустарниковый ярус в СВ образован *Sorbus aucuparia* L. и *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. Ex Woloszcz.) Klaskova. Травяной покров представлен 50 видами. Доминантом является *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth. Около 30% видов относятся к таежным, остальные виды – к луговым и лугово-лесным. Моховой покров выражен слабо. Среди кустарников в СЧМЕ преобладает *Sorbus aucuparia*. В травяно-кустарничковом ярусе отмечено 24 вида растений, доминируют *Vaccinium myrtillus* L. и *Vaccinium vitis-idaea* L. Основную массу травостоя составляют таежные элементы. Моховой покров сильно развит и образован зелеными мхами и различными видами сфагнума. Почва под обоими типами леса дерново-подзолистая песчаная, в различной степени оподзоленная и гумусированная.

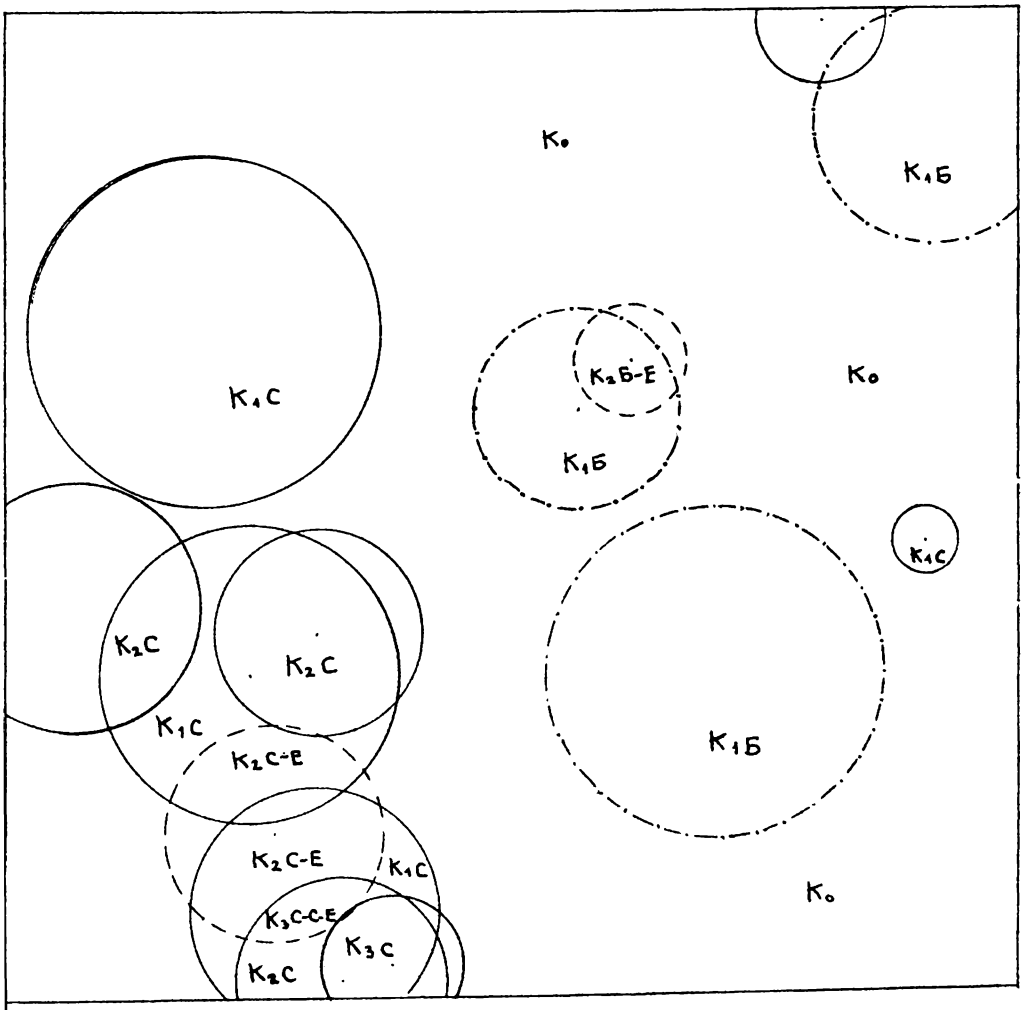
Осуществлялось изучение взаимосвязи между древостоем и элементами биосистемы нижних ярусов (почва, подстилка, растительность, почвенные беспозвоночные, аллелопатический режим).

В каждом из исследуемых типов леса были заложены по 2 пробные площади размером 3200м^2 (40 м х 80 м) и для каждой площади построены карты-модели размещения по площади деревьев в масштабе I : 100 (рис.1).

В разных ЗК были заложены по 30 раункиеровских площадок. На каждой площадке было учтено число видов травяного покрова, число побегов (общее и по видам), проективное покрытие. Кроме того, определялась биомасса растений и распределение её по слоям, а также участие отдельных видов в сложении структуры травяно-кустарничкового яруса. Одновременно были взяты почвенные образцы для определения жизнеспособности семян, находящихся в подстилке и слое почвы на глубине 5 см и 10 см в сосняке вейниковом. Объем образца – 200 см^3. Подстилка и почвы в этот же день помещались в деревянные ящики и поддерживались во влажном состоянии в течение опыта. Опыт длился с

Рисунок I.

Фрагмент карты-модели размещения деревьев по площади в сосняке вейниковом.



Сплошные линии - границы ППП сосны, пунктирные - ели, штрих-пунктирные - берёзы.

июля по сентябрь, повторность 4-х кратная. Во время опыта подсчитывалось число всходов, определялся их видовой состав.

Исследование педобионтов (мезофауны) проводилось на тех же площадках методом почвенных раскопок (Гиляров,1965). В каждой зоне отбиралось по 8 проб. Взятие проб на изучение микроартропод проводилось линейным способом – по 10 проб объемом 5х5х5 см по слоям подстилки, 0 - 5 см и 5 - 10 см.

Аллелопатическая напряженность подстилки и почвы в ЗК изучалась методом биопроб на прорастание семян редиса (Гродзинский,1965), а также с использованием электронного парамагнитного резонанса (ЭПР), дающего информацию о наличии свободных радикалов. Регистрацию ЭПР спектров проводили на спектрометре Bruker 3 сантиметрового диапазона. Значение амплитуды сигнала свободных радикалов рассчитано в относительных единицах (путем сравнения с амплитудой сигнала свободных радикалов эталонного образца, принятого за единицу).

Проводилась оценка содержания фенольных соединений в подстилке и почве по различным зонам контакта площадей питания деревьев. Количество фенольных соединений определялось колориметрическим методом с использованием реактива Фолина-Дениса (Запрометов,1968). Одновременно с фенолами определяли pH на приборе Laboratory digital OP – 211/ pH meter.

В течение трех дней в полуденные часы проводилось определение освещенности на высоте растений травяно-кустарничкового яруса по ЗК с помощью люксметра. Повторность определений 10- кратная.

Анализ и обсуждение результатов исследования

В сосняке вейниковом на учётной площади отмечается групповое распределение деревьев. Значительная часть площади занята зоной K_0. Немногие деревья стоят свободно. ИПП большинства деревьев частично или полностью перекрываются, образуя ЗК разной кратности. Наибольшая кратность зон равна 4. Каждое из деревьев-зонообразователей образует ЗК разной кратности как в одновидовом, так и в разновидовом сочетании. Зоны любой кратности не являются сплошными, они состоят из отдельных частей-фрагментов. Наибольшая площадь занята зонами K_1 ,и K_2, несколько меньше - зоной K_3 и зона K_4 имеет наименьшую площадь.

Наибольшее число фрагментов во всех зонах образовано ИПП сосны. Проекции крон сосны сравнительно небольшие и, как правило, находятся внутри ППП деревьев. Кроны сосны в большинстве своем не перекрывают друг друга. Кроны ели чаще перекрывают друг друга и совпадают с их ИПП. Средняя сомкнутость на площади 0.2-0.3.

На учётной площади сосняка чернично-мшистого распределение деревьев по площади более равномерное. Довольно чётко выражено групповое распределение ели. Зона K_0 значительно меньше, чем в сосняке вейниковом. Максимальная кратность зон - 4. Наибольшее число фрагментов зон разной кратности образовано сосной. Площадь проекции крон сосны больше по сравнению с елью. Отмечается совместное перекрытие проекций крон сосны и ели, но следует отметить, что кроны сосны меньше перекрывают друг друга, чем ели. Сосны в большинстве случаев стоят свободно, только у некоторых из них кроны соприкасаются друг с другом. В основном, проекции крон сосны и ели совпадают с ППП или же входят в них. Средняя сомкнутость крон на площади - 0.6-0.7.

Травяно-кустарничковый ярус

Данные таблиц 1, 2 характеризуют структуру травяно-кустарничкового яруса в разных ЗК. В исследуемых сосняках отмечается определённая закономерность: с увеличением кратности ЗК уменьшаются такие показатели структуры как число видов, число побегов, надземная биомасса на единице площади (средние показатели на I раункиеровскую площадку – 0.1 $м^2$).

Распределение биомассы по слоям в сосняке вейниковом (рис.2, 3) характеризуется тем, что основная масса растений связана с нижними слоями, что характерно для всех зон, особенно для зоны K_3. Более равномерное распределение и биомассы по слоям отмечается только для зоны K_4. При этом указанная тенденция в распределение биомассы сохранилась и через 20 лет.

Таблица 1

Некоторые показатели структуры травяно-кустарничкового яруса в разных зонах контакта (Сосняк вейниковый)

Зона	Число видов на 1 R				Число побегов на 1 R				Надземная масса на 1R			
	1979 г.		1999 г		1979 г.		1999 г.		1979 г.		1999 г.	
	среднее	σ	среднее	σ	среднее	σ	среднее	σ	среднее	σ	среднее	σ
K_0	5.9±0.39	2.12	8.76±0.65	3.27	17.0±1.20	8.67	50.24±5.03	25.16	4.2±0.71	3.89	10.01±0.98	4.91
K_1C	4.7±0.31	1.65	7.92±0.35	1.73	14.0±1.05	8.06	37.96±2.77	13.84	2.66±0.49	2.17	8.38±1.26	6.32
K_2CC	3.7±0.24	1.32	5.77±0.43	2.37	9.0±1.30	7.03	25.87±2.39	13.06	2.2±0.37	2.01	4.23±0.53	2.88
K_3CCC	3.58±0.29	1.27	4.70±0.44	1.95	7.5±0.66	2.87	23.05±4.88	21.84	2.1±0.29	1.01	3.52±0.73	3.26
K_4CCCC	2.4±0.40	0.89	3.80±0.28	1.08	4.8±1.07	2.39	22.47±2.34	9.07	1.46±0.45	1.01	4.92±0.41	1.59

Таблица 2

Некоторые показатели структуры травяно-кустарничкового яруса в разных зонах контакта (Сосняк чернично-мшистый с елью)

Зона	Число видов на 1 R				Число побегов на 1 R				Надземная масса на 1R	
	1979 г.		1999 г		1979 г.		1999 г.		1999 г.	
	среднее	σ	Среднее	σ	Среднее	σ	среднее	σ	среднее	σ
K_0	6.0±0.22	1.23	5.43±0.34	1.28	19.6±2.79	15.3	43.36±4.76	17.81	4.22±0.5	1.87
K_1C	5.0±0.30	1.64	5.05±0.33	1.43	18.0±2.10	11.81	29.32±3.49	15.23	6.7±1.44	6.26
K_2CC	4.73±0.32	1.78	5.56±0.39	1.62	16.0±1.57	8.61	33.67±2.29	9.98	5.77±0.84	3.67
K_3CCC	4.0±0.42	2.0			11.4±1.73	8.31				
K_3CCE			4.0±0.24	0.97			19.06±2.22	8.90	6.99±1.47	5.87
K_1E	3.8±0.34	1.81	4.59±0.33	1.53	10.0±1.24	6.57	24.91±2.68	12.57	5.79±0.73	3.41
K_2CE	4.27±0.25	1.38	4.58±0.3	1.67	13.0±1.18	6.46	19.87±1.97	10.94	5.62±0.7	3.91
K_3CEE			5.14±0.44	1.66			19.07±2.35	8.81	3.91±1.01	3.79

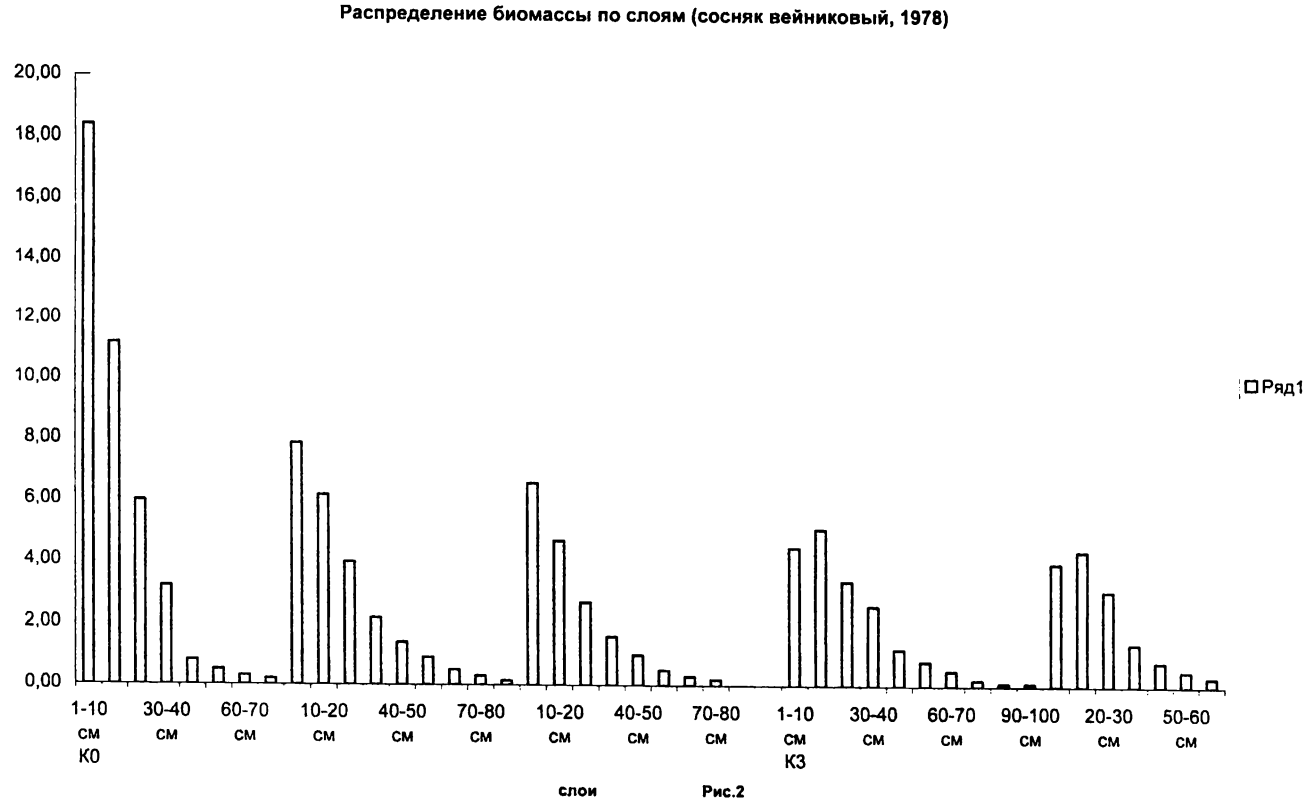

Распределение биомассы по слоям (сосняк вейниковый, 1978)
20,00
18,00
16,00
14,00
12,00
10,00
8,00
6,00
4,00
2,00
0,00
1-10 см К0
30-40 см
60-70 см
10-20 см
40-50 см
70-80 см
10-20 см
40-50 см
70-80 см
1-10 см К3
30-40 см
60-70 см
90-100 см
20-30 см
50-60 см
слои
Ряд1

Рис.2

Распределение биомассы по слоям (сосняк вейниковый, 1999)

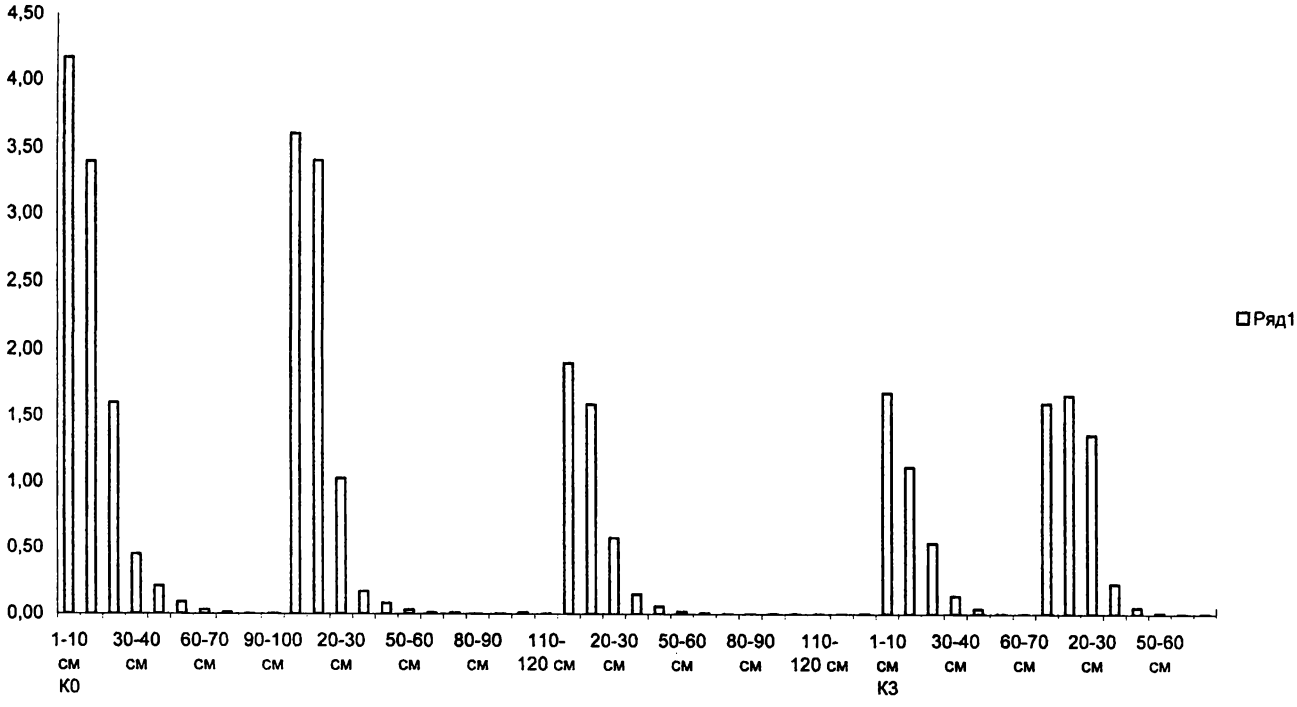


Рис.3

В разных ЗК отмечаются неодинаковые видовой состав травяного покрова, а также доля от общего числа побегов для каждого вида и встречаемость (табл. 3, 4).

Таблица 3

Доля видов (%) в различных зонах контакта (сосняк вейниковый)

Зона	Лесные						Лугово-лесные, опушечные, луговые	
	Всего		В т.ч. хвойных лесов		В т.ч. широколиственных лесов			
	1979	1999	1979	1999	1979	1999	1979	1999
K_0	90.0	62.5	90.0	53.1	-	9.4	10.0	37.5
K_1	88.9	73.9	88.9	65.2	-	8.7	11.1	23.1
K_2	90.0	70.0	90.0	60.0	-	10.0	10.0	30.0
K_3	85.7	72.2	85.7	61.1	-	11.1	14.3	27.8

Таблица 4

Доля видов (%) в различных зонах контакта (Сосняк чернично-мшистый с елью)

Зона	Лесные (хвойных лесов)		Луговые	
	1979	1999	1979	1999
K_0	100	92.86	-	7.14
K_1C	100	100	-	-
K_2CC	100	100	-	-
K_3CCE	100	100	-	-
K_1E	100	100	-	-
K_2CE	100	100	-	-
K_3CEE	100	100	-	-

В сосняке вейниковом по доле общих видов различаются зоны K_0, K_4 и вместе K_1, K_2 и K_3. Доля лесных видов увеличивается от K_0 к K_4 и наоборот, доля луговых, опушечных и лесо-луговых видов снижается.

Луговые, лугово-лесные и опушечные виды (короставник полевой (*Knautia arvensis* (L.) Coult., ежа сборная (*Dactylis glomerata* L., черноголовка обыкновенная (*Prunella vulgaris* L.), подмаренник мягкий (*Gallium mollugo* L.)) встречаются, в основном, в зонах K_0 и K_1.

Виды широколиственных лесов (мятлик дубравный (*Poa nemoralis* L.)) также встречаются в зонах K_0 и K_1. Перловник поникший (*Melica nutans* L.) встречается во всех ЗК.

Виды, характерные больше для еловых лесов, такие как майник двулистный (*Majanthemum bifolium* (L.) F.W.Schmidt, зимолюбка зонтичная (*Chimaphila umbellata* (L.) W.Barton), рамишия однобокая (*Orthilia secunda* (L.) House), также не заходят в зоны большей кратности, седмичник (*Trientalis europaea* L.), хотя и доходит до зоны $К_3$, но его наибольшая встречаемость в зоне $К_0$.

Виды, характерные как для сосновых, так и для еловых лесов, имеют в основном равномерные показатели во всех зонах, например, ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd.), вейник лесной (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth). Встречаются они также почти во всех зонах. У ландыша (*Convallaria majalis* L.), марьянника лугового (*Melampyrum pratense* L.), вейника наземного (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth) встречаемость увеличивается с увеличением кратности зоны. У ландыша самые высокие показатели в зоне $К_4$.

В сосняке чернично-мшистом встречаются только лесные виды, поэтому их распространение по зонам равномерное.

Как показал анализ, значительная часть видов, характерных для хвойных лесов, встречается во всех зонах. Виды луговые, лугово-лесные, опушечные и виды широколиственных лесов в основном встречаются в зонах $К_0$ и $К_1$ с невысоким показателем встречаемости и очень редко доходят до зон большей кратности. Вместе с тем, в 1999 г. по сравнению с 1979 г., в сосняке вейниковом зарегистрировано изменение флористического состава почти в каждом фрагменте ЗК в сторону увеличения доли участия синантропных и уменьшения таежных элементов. В основном, за счет лугово-лесного разнотравья произошло возрастание числа побегов и надземной фитомассы. Одним из основных факторов антропогенизации исследуемой растительной ассоциации являются проводимые в прошлом на территории заповедника лесохозяйственные мероприятия (санитарные рубки) и усиление рекреационного режима (поблизости от экспериментальных площадей проложено шоссе "Казань-Кульбаш").

Таким образом, исследование структуры травяно-кустарничкового яруса в сосняке вейниковом и чернично-мшистом в течение ряда лет

показало, что структура этого яруса неоднородна по площади фитоценоза и связана с ИПП деревьев.

В целом динамика структуры травяно-кустарничкового яруса по указанным показателям на исследуемых пробных площадях за 20-ти летний период сохранила свою физиономию в соответствии с увеличением кратности зон контакта площадей питания древостоя.

Почвенные беспозвоночные

Известно, что в фитогенном поле изменяются не только автотрофная растительность, но и распределение сапрофагов, включая почвенные микроорганизмы и беспозвоночных, насекомых фитофагов, совместно с растением эдификатором изменяющих косную среду. Это означает, что фитогенное поле – понятие не только фитоценологическое, но и экологическое в широком смысле (биогеоценологическое) (Самойлов, 1983).

При исследованиях по выявлению взаимодействий между растениями-эдификаторами и комплексом сапрофагов очень важно сделать правильный выбор модельной группы беспозвоночных. Такими группами педобионтов являются мезофауна и мелкие членистоногие (микроартроподы), последние особенно очень чутко реагируют на изменение микроусловий.

В настоящее время крайне мало исследований, отражающих оценку воздействия фитогенных полей на количественный и качественный состав почвенной мезофауны (Scheu S., Poser G, 1996). Л.И. Герасько. Л.Г. Колисниченко (1997) на примере лесных биогеоценозов подтайги Западной Сибири исследовали распределение почвенных беспозвоночных в пределах фитогенных полей ели и кедра. Установлено, что средняя численность беспозвоночных коррелирует с их местоположением в фитогенном поле. Это связано в основном с перераспределением влаги, температуры, а также с составом и структурой лесной подстилки. В почвах у ели 50.1% беспозвоночных от общего количества встречается под кроной, в "окнах" обитает в среднем 44.1% животных.

Численность мезофауны в сосняке чернично-мшистом с елью довольно высока и колеблется от 61.7 до 130 особей на 1 $м^2$ (таблица 5). Доминирующей группой являются многоножки-хилоподы (геофилиды и

литобииды), составляющие 28.3-50.0% от всей мезофауны. Среди насекомых доминируют личинки жуков щелкунов и жуки стафилиниды. Довольно многочисленны пауки.

Таблица 5

Численность почвенной мезофауны (особей на 1 м2)

в сосняке чернично-мшистом с елью

Группы беспозвоночных	Зоны контакта						
	K_0	K_1C	K_2C	K_3CCE	K_1E	K_2CE	K_3CEE
Дождевые черви	н.д.	2.0	-	1.7	3.3	-	-
Геофилиды	н.д.	24.0	11.7	10.0	21.7	13.3	25.0
Литобииды	н.д.	26.0	20.0	5.0	28.0	21.8	23.3
Жужелицы	н.д.	2.0	-	-	-	-	1.7
Стафилиниды	н.д.	8.0	-	-	3.3	3.3	1.7
Щелкуны	н.д.	24.0	25.0	31.7	48.3	28.3	20.0
Долгоносики	н.д.	-	-	1.7	-	-	-
Прочие жуки	н.д.	4.0	3.3	-	-	3.4	1.7
Двукрылые	н.д.	2.0	-	1.7	-	-	-
Чешуекрылые	н.д.	-	-	3.3	6.7	3.3	3.3
Пауки	н.д.	12.0	8.3	6.6	16.7	3.3	11.7
Моллюски	н.д.	-	-	-	1.7	-	-
Всего беспозвоночных	н.д.	104.0	68.3	61.7	130.0	80.0	88.4

Н.д. – нет данных

При анализе полученного материала по зонам контакта площадей питания деревьев отмечается общая тенденция уменьшения численности почвенных беспозвоночных с увеличением кратности ЗК.

По поводу вопроса о связи микрофауны с особенностями фитогенного поля в литературе приведены интересные исследования по коллемболам. С.К.Стебаевой (1970) в сосновых насаждениях под Новосибирском установлено, что распределение ногохвосток по площади достаточно упорядоченно и связано с расстоянием от комлей деревьев. Распределение ногохвосток в лесных почвах подробно изучено Н.М.Черновой (Чернова, Чугунова,1967; Чернова,1978). Указанными авторами

обнаружена высокая и устойчивая корреляция общей численности микроартропод с весом и мощностью подстилочного горизонта. Конкретное распределение отдельных видов зависит от влажности подстилки. В сухие периоды, когда влажность среды становится лимитирующим фактором, все виды коллембол концентрируются на участках с более стабильным гидротермитческим режимом, какими являются прикомлевые пространства. В целом неоднородность распределения ногохвосток определяется мозаичностью условий, создаваемых, в основном, растением - эдификатором.

Важной особенностью микроартропод является их способность быть вторичными разрушителями растительных остатков и активными регуляторами скорости микробиальной сукцессии (Стриганова,1980). Механизм участия микроартропод в разложении опада заключается в непосредственном потреблении мертвого органического вещества и в регуляции роста и жизнедеятельности микроорганизмов путем создания более благоприятных условий для интенсивного размножения одних и элиминирования других микробных популяций (Чернова,1977; Ineson et al., 1982; Панников, Симонов,1986).

Проведенный анализ общего обилия микроартропод по группам (панцирные клещи, гамазовые клещи, коллемболы, простигматиты, эндостигматиты, мезостигматиты, тарсонематиты, акаридеи и пр.) в сосняке вейниковом и сосняке чернично – мшистом с елью показал, что микрофауна почвенных беспозвоночных наиболее обильна в сосняке чернично-мшистом с елью. Доминирующей группой во всех зонах являются панцирные клещи (35.4-66.4% от общего количества), ногохвостки составляют 8.7-17.6%, и только в сосняке вейниковом удельное значение их возрастает (26.3-41.1%). Хищные гамазовые клещи составляют 5.4-14.0%. Указанные группы и образуют основную массу почвенных беспозвоночных на территории исследуемых площадок и наиболее существенно изменяются по зонам контакта площадей питания деревьев - эдификаторов (таблица 6).

Таблица 6

Изменение численности микроартропод (особей на 1 пробу) в сосняке вейниковым и сосняке чернично-мшистом с елью

Зоны контакта	Сосняк вейниковый				Сосняк чернично-мшистый с елью			
	Панцирные клещи	Гамазовые клещи	Ногохвостки	Всего	Панцирные клещи	Гамазовые клещи	Ногохвостки	Всего
K_0	79.2	20.5	50.6	192.1	410.7	51.7	55.6	618.4
K_1C	107.4	26.1	124.8	303.7	713.2	59.7	192.7	1097.0
K_2C	101.6	28.8	74.4	238.8	194.5	46.2	58.4	331.2
K_3C	193.8	30.1	115.3	424.1	-	-	-	-
K_4C	160.3	33.6	93.3	359.1	-	-	-	-
K_3CCE	-	-	-	-	418.6	67.6	63.7	732.0
K_1E	-	-	-	-	393.1	59.7	132.8	645.5
K_2CE	-	-	-	-	307.2	50.6	59.5	587.0
K_3CEE	-	-	-	-	268.9	38.2	53.7	455.0

В сосняке вейниковом численность микроартропод по зонам контакта увеличивается у гамазовых и панцирных клещей, у ногохвосток изменения отличаются непоследовательностью, хотя в целом их численность в ЗК большей кратности всегда выше, чем в нулевой зоне. В сосняке черничномшистом, где основную роль в сложении ЗК играет сосна, обилие микрофауны колеблется хаотично. В тех зонах контакта деревьев-эдификаторов, среди которых доминирующее положение занимает ель, обилие микроартрапод закономерно уменьшается от нулевой зоны к зоне большей кратности.

Увеличение численности микроартрапод в зонах контакта сосны без примеси ели, возможно, связано с созданием субоптимальных условий среды в отдельных ЗК для данной группы педобионтов. В зонах контакта, где в качестве деревьев эдификаторов выступает ель, условия существования являются крайне неблагоприятными (высокая токсичность, определяется повышением pH среды и содержания фенолов). Численность микроартрапод в таких зонах контакта достоверно уменьшается.

На неоднородное, пятнистое сложение напочвенного покрова в лесных фитоценозах уже давно было обращено внимание геоботаников. Неоднородность в сложении травяно-кустарничкового яруса чаще всего связывается с разной сомкнутостью крон и в связи с этим перераспределением освещенности. В.Н.Сукачев (1946,1953,1956) помимо фактора освещенности большое значение придавал конкурентным отношениям растений одного или разных ярусов, а также особенностям вегетативного размножения лесных растений. Значение освещенности для формирования травяно-кустарничкового яруса было показано работами А.П. Рысина (1964), И.А.Банниковой (1967) и др.

Данные таблицы 7 показывают, что под пологом леса освещенность значительно снижается, особенно в сосняке чернично-мшистом. В сосняке вейниковом освещенность в зонах K_0, K_1, K_2 существенно не отличается. Кроны сосен пропускают довольно много света. Значительно снижается освещенность в зонах K_3 и K_4. Эти зоны сходны по условиям освещенности. В сосняке чернично-мшистом значительна разница между освещенностью в зоне K_0 и ЗК разной кратности. Однако здесь нет достоверной разницы в освещенности в ЗК разной кратности.

Таблица 7

Освещенность в % от контроля

Зоны контакта	Сосняк вейниковый	Сосняк чернично-мшистый с елью
$К_0$	30.8	26.6
$К_1С$	24.8	7.6
$К_2С$	24.9	7.55
$К_3С$	14.2	-
$К_4С$	15.1	-
$К_1Е$	-	10.6
$К_2ЕС$	-	10.0

Факторы, определяющие неоднородность в сложении травяно-кустарничкового яруса, в разных типах леса будут различны. И, прежде всего, различна роль одних и тех же факторов в разных лесных сообществах. Так, если в ельниках, широколиственных лесах освещенность в значительной степени влияет на формирование структуры нижних ярусов, то в сосняках этот фактор не играет столь существенной роли.

В сосняке вейниковом основная масса растений сосредоточена в приземном слое (рис. 2, 3), причем большинство растений низкорослые, многие – ползучие, следовательно, основная масса листьев расположена в нижних слоях. Много растений-светолюбов. Все это дает основание предполагать, что свет не является основным фактором в определении структуры травяно-кустарничкового яруса в разных ЗК.

Значительно большую роль в определении структуры травяно-кустарничкового яруса играет фактор влажности, особенно в годы пониженного атмосферного увлажнения.

В работах В.Г.Карпова экспериментальным путем для фитоценозов темнохвойной тайги доказано, что видовой состав и структура покрова регулируются корневой конкуренцией за влагу и элементы минерального питания между растениями разных ярусов (Карпов, 1958; 1959).

Обеспеченность водой растений нижнего яруса в значительной степени зависит от режима влажности подстилки, поскольку у многих видов растений нижнего яруса корневые системы размещаются в основном в подстилке и в самых поверхностных слоях почвы. А для лесной подстилки, как известно, характерны большая воздухопроницаемость и почти полное отсутствие капиллярного поднятия воды.

Определение влажности почвы в исследуемых сосняках (табл. 8) показало, что в сосняке вейниковом даже в год с очень большим количеством осадков влажность подстилки сравнительно невелика (29.72 – 40 %). Влажность почвы также небольшая. А так как подстилка характеризуется неустойчивым водным режимом, то довольно часто это может приводить к конкуренции между растениями за воду.

Таблица 8

Влажность почвы в процентах от сырого веса.

Зона контакта	Сосняк вейниковый				Зона контакта	Сосняк чернично-мшистый с елью			
	подст	подст.-10 см	10-20 см	20-40 см		Подст.	подст.-10 см	10-20 см	20-40 см
K_0	29.72	10.26	7.68	7.66	K_0	59.17	34.86	24.63	16.92
K_1	32.27	8.28	7.92	7.03	K_1C	60.34	28.83	16.95	16.16
K_2	32.56	12.81	7.92	7.45	K_2C	67.73	48.48	12.05	14.98
K_3	40.05	8.73	8.53	6.59	K_3C	68.82	40.65	29.94	19.91
K_4	37.81	8.57	8.45	7.33	K_1E	61.97	36.14	15.37	18.90
	-	-	-	-	K_2E	57.97	38.26	22.32	27.68

В сосняке чернично-мшистом и подстилка, и почва содержат большое количество воды. Однако эта вода не всегда может быть доступной растениям. Определение температуры и почвы в корнеобитаемом слое и pH почвенного раствора показало, что температура равна 11–13°С, а реакция почвенного раствора – кислая (2.93 - 3.30). Такие условия ведут к тому, что поступление воды в растения затрудняется.

Экологические факторы играют ведущую роль в формировании и развитии растительных сообществ и биосистемы в целом. Даже небольшие

изменения этих факторов ведут к формированию различных фитоценозов, а изменение их внутри фитоценоза приводит к значительным изменениям в распределении растений по площади, к изменениям плотности видовых популяций природных комплексов. Немалую роль они играют и в определении взаимоотношений между компонентами биосистемы. Вместе с тем, во взаимоотношениях между элементами природных систем определенную роль играет и аллелопатический фактор. "Экологические условия начинают действовать первыми. Они создают основу, фон, на котором происходит аллелопатическое взаимодействие растений. При прочих равных условиях аллелопатические особенности растений определяют видовой состав, интенсивность роста, все проявления жизнедеятельности растений в сообществе. Поэтому изучение и регулирование абиогенных экологических факторов без учета аллелопатии не может привести к полному успеху" (Гродзинский,1965). И далее А..М.Гродзинский (1965) указывает на то, что действие водорастворимых колинов приводит нередко к нарушению водного баланса растений.

Выяснению роли аллелопатического фактора в жизни лесных фитоценозов посвящены работы многих исследователей. Целым рядом работ показано тормозящее влияние веществ, содержащихся в лесной подстилке, на прорастание семян и развитие всходов травянистых растений, на прорастание семян сосны, на рост корней проростков сосны (Матвеев, 1971; Мякушко, Ванжа, 1973; Судачкова, 1971). Интересны работы по изучению влияния активности колинов на самоизреживание дуба в искусственных насаждениях (Мякушко, Ванжа, 1973). Важным фактором среди лесных фитоценозов являются также летучие вещества надземных частей и корневых систем растений (Рахтеенко, 1963; Гродзинский, 1972; Колесниченко, 1976). Особенно полно рассматриваются вопросы химического взаимодействия растений в различных типах естественных и искусственных растительных сообществ в монографиях Э.Райса (1978) и Н.М.Матвеева (1994). Н.М.Матвеев (1994) на основе 30-летних исследований обосновал принципиально новое для экологии и фитоценологии научное направление: учение о растительных выделениях как факторе экологической среды - аллелопатическом режиме. В лесных фитоценозах аллелопатический режим формируется в результате

накопления в лесной подстилке и почве аллелопатически активных веществ.

При выяснении механизма воздействия биогенных выделений на растительные организмы значительную роль играет информация о свободнорадикальных процессах в исследуемой природной системе, поскольку свободные радикалы являются промежуточными формами веществ при биологическом окислении. Впервые на возможность свободнорадикального механизма взаимодействия растений обратили внимание П.В.Юрин, Я.Е.Доскач и др. (1971). Авторами обнаружена сильная прямая корреляционная связь между свободнорадикальной и аллелопатической активностью растительных выделений. В исследованиях С.Н.Неуструевой, Терехиной (1975), С.Н.Неуструевой, Р.Г.Гарифуллиной, Л.В.Чурюкановой (1977) показано, что наибольшее количество свободных радикалов дали объекты, которые обладали высокой аллелопатической активностью (изучались послеуборочные остатки и почва после культивирования вико-овсяной смеси и гороха, корневые выделения целого ряда культурных растений).

Одним из подходов к изучению метаболитов биогенного происхождения, дающих информацию о наличии свободных радикалов в исследуемой природной системе, является метод электронного парамагнитного резонанса (ЭПР). С помощью указанного метода впервые было показано присутствие свободных радикалов в антибиотиках (Козлов и др., 1964), в метаболитах сине-зеленой водоросли анабены (Тамбиев, Телитченко, 1971) и в корневых выделениях агрокультур (Неуструева, Терехина, 1975; Неуструева, Гарифуллина, Чурюканова, 1977).

С использованием ЭПР нами проводился анализ биогенных веществ опада с подстилкой и почвы с имеющимися в ней растительными остатками в СВ и СЧМЕ. Как показал анализ результатов (табл. 9), во всех образцах опад - подстилка обнаружен сигнал ЭПР с g-фактором и формой линии, характерными для свободных радикалов (g-фактор - 2.0039±0.0003). Все опытные варианты сосняка вейникового достоверно превышают контрольный вариант (K_0) по количеству свободных радикалов в 2.3, 3.2, 2.9, 2.4 раза соответственно, а варианты сосняка черничномшистого с елью - в 2.4, 2.0, 2.1, 2.7, 3.4, 3.2 раза. В СЧМЕ с увеличением кратности зон контакта этот показатель увеличивается.

Таблица 9

Значение амплитуды сигнала свободных радикалов в образцах опад-подстилка (относительные единицы)

Сосняк вейниковый		Сосняк чернично-мшистый с елью	
Зона контакта	Амплитуда ЭПР X ± m	Зона контакта	Амплитуда ЭПР X ± m
K_0	0.34±0.06	K_0	0.37±0.05
K_1C	0.78±0.16	K_1C	0.90±0.15
K_2C	1.10±0.19	K_2C	0.78±0.05
K_3C	1.00±0.09	K_3CCE	1.27±0.23
K_4C	0.81±0.17	K_1E	0.76±0.09
-	-	K_2EC	0.91±0.07
-	-	K_3EEC	1.23±0.02

В почвенных образцах указанных типов леса сигнал ЭПР очень слабый и не обнаруживается совсем.

Таким образом, полученные данные позволяют предположить, что в подстилке и почве по мере увеличения перекрытия площадей питания деревьев возрастает содержание физиолого-биохимических активных веществ, способных активизировать свободнорадикальные процессы.

Важная роль в аллелопатии отводится фенольным соединениям. А.М.Гродзинский (1965) отмечает, что фенольные соединения, очень часто встречающиеся в растительных выделениях (прижизненных и особенно отмерших частей растений), довольно стойкие и мало привлекательные для бактерий, и в значительной мере обуславливают аллелопатическую напряженность в фитоценозе. В механизме действия фенольной природы на рост растений отмечаются как специфический характер (воздействие на разные звенья обмена ауксинов), так и неспецифический (подавление жизнедеятельности всей клетки в целом) характер (Сарапуу, Кефели, 1968; Кефели,1974). Имеющиеся в литературе сведения дают основание полагать, что неспецифический характер действия фенолов на ростовые процессы связан с их влиянием на свободнорадикальные окислительные реакции в структурных биолипидах, что приводит к интенсивному образованию свободных радикалов в среде (Погосян,1974).

В сосняке вейниковом во всех образцах опада и подстилки обнаружены водорастворимые фенольные соединения. Варианты K_1C, K_2C, K_3C и K_4C показали достоверные небольшие колебания относительно K_0. Отношение контроля (K_0) к опытному варианту составило 0.99; 1.01; 1.03; 0.99 соответственно. В почве также обнаружены фенольные соединения, разница по зонам недостоверна. Во всех вариантах подстилки и почвы отмечены достоверные уменьшения pH среды по сравнению с K_0. Исключение составляет вариант K_3C (подстилка), где разность не достоверна (табл. 10, 11).

В сосняке чернично-мшистом с елью во всех зонах в подстилке и почве обнаружены фенольные соединения. Варианты с подстилкой K_1C, K_2C и K_1E, K_2CE, K_3CEE показали достоверные небольшие колебания относительно контроля (K_0). Отношение контроля к опытному варианту составило 0.95; 1.0 и 0.97; 0.94; 1.01 соответственно. В данных по почвам не представляется возможным провести статистическую обработку. Варианты K_1C и K_1E близки к контролю (K_0). Варианты K_2C, K_3CCE и K_2CE, K_3CEE превышают контрольный вариант в 1.37, 1.40 и 1.25, 1.51 раза соответственно. В подстилке и почве все варианты показали небольшие по величине уменьшения pH среды по сравнению с контролем.

Таблица 10

Количественное содержание фенольных соединений и значения pH водных экстрактов образцов опад + подстилка в двух типах леса

Сосняк вейниковый			Сосняк чернично-мшистый с елью		
Зона контакта	Фенольные соединения X ± m	pH	Зона контакта	Фенольные Соединения X ± m	pH
K_0	0.479±0.001	5.43±0.14	K_0	0.479±0.001	4.37±0.08
K_1C	0.484±0.0006	5.06±0.07	K_1C	0.504±0.0005	4.16±0.13
K_2C	0.475±0.0004	5.02±0.05	K_2C	0.495±0.0003	4.05±0.08
K_3C	0.465±0.0005	5.14±0.04	K_3CCE	0.497±0.001	-
K_4C	0.484±0.001	5.06±0.04	K_1E	0.495±0.0009	4.05±0.11
-	-		K_2EC	0.510±0.004	4.29±0.18
-	-		K_3EEC	0.472±0.001	4.18±0.09

Таблица 11

Количественное содержание фенольных соединений и значения pH водных экстрактов образцов почвы в двух типах леса

Сосняк вейниковый			Сосняк чернично-мшистый с елью		
Зона контакта	Фенольные соединения X ± m	pH	Зона контакта	Фенольные соединения X ± m	pH
K_0	0.241±0.033	7.70±0.12	K_0	0.662	4.38
K_1C	0.209±0.016	6.72±0.05	K_1C	0.570	4.22
K_2C	0.260±0.031	6.45±0.24	K_2C	0.910	4.49
K_3C	0.264±0.043	6.36±0.23	K3CCE	0.930	4.05
K_4C	0.246±0.013	6.41±0.10	K_1E	0.654	3.93
-	-		K_2EC	0.830	4.44
-	-		K_3EEC	1.000	3.90

Таким образом, сравнение содержания фенолов в подстилке и почве показало следующее: во всех образцах почв сосняка вейникового их содержание падает, а в образцах почв сосняка чернично-мшистого с елью, наоборот, повышается по сравнению с опадом и подстилкой. Одной из причин этого могут быть различия в сорбционной способности почвы.

Водорастворимые фенольные соединения обнаружены во всех исследованных образцах подстилки и почвы (двух типов леса) и могут быть одной из причин аллелопатической напряженности в этих фитоценозах. В большинстве случаев в исследуемых растительных ассоциациях (подстилка и почвы) количество фенольных соединений повышается в зонах большей кратности по сравнению с контролем (K_0).

Все варианты сосняка вейникового (подстилка и почва) имеют pH на 2-3 единицы выше по сравнению с вариантами сосняка чернично-мшистого с елью. В обоих типах леса как в подстилке, так и в почве нулевая зона превосходит ЗК большей кратности по значению pH.

Нами были предприняты попытки методом биопроб выяснить роль аллелопатического фактора во взаимоотношениях древесного и травяно-кустарничкового ярусов.

Данные, полученные при проращивании семян редиса в водной вытяжке из подстилки и почвы, представлены в таблице 12.

Таблица 12

Влияние водных вытяжек из подстилки и почвы на прорастание семян редиса

Зона контакта	Число проросших семян в % от контроля	
	Подстилка	Почва
K_0	88.0	107.0
K_1C	87.5	99.09
K_2C	85.0	84.09
K_3C	81.0	77.2
K_4C	73.4	72.2

Водная вытяжка из подстилки тормозит прорастание семян редиса, и тормозящее влияние ее увеличивается с увеличением кратности ЗК. Вытяжка из почвы в зоне K_0 оказывает некоторое стимулирующее действие на прорастание семян, в зоне K_1 проявляется небольшое тормозящее влияние и далее оно увеличивается. Наибольшее тормозящее влияние на прорастание семян оказывает вытяжка из почвы зоны K_4.

Одновременно проводился опыт и с семенами сосны (лабораторная всхожесть 98.0%). Результаты опыта представлены в табл. 13.

Таблица 13

Влияние водной вытяжки из почвы на прорастание семян редиса и сосны

Зона контакта	Число проросших семян в % от контроля	
	Редис	Сосна
K_0	72.1	79.6
K_1C	66.6	71.5
K_2C	45.8	73.1
K_3C	45.0	63.4
K_4C	40.0	-

Водная вытяжка из почвы тормозит прорастание семян редиса и сосны, тормозящее действие ее также увеличивается с увеличением кратности ЗК. По-видимому, концентрация токсических веществ в почве ЗК большей кратности выше, чем в зонах K_0 и K_1. Отмечается меньшее тормозящее влияние вытяжки на прорастание семян сосны, чем на семена редиса.

Данные, полученные нами, позволяют считать, что и подстилка, и почва содержат физиологически активные вещества, содержание которых в разных ЗК различно. Их накопление в подстилке и почве связано не только с выделением их в почву корнями растений, а также с поступлением физиологически активных веществ в почву с атмосферными осадками, проходящими через кроны деревьев, в результате чего качественный состав атмосферных осадков меняется. Так Карпачевский (1968), Ведрова (1979), изучая неоднородность почвенного покрова в лесу, показали, что одной из причин этой неоднородности является различный качественный состав осадков, проходяших через кроны, стекающих по стволам и поступающих в "окна". Это вполне согласуется с нашими данными о разной аллелопатической активности почв и подстилки в ЗК. Проекции крон деревьев находятся в пределах ППП. Это приводит к тому, что в разные ЗК поступают атмосферные осадки, проходящие через разную "толщу" крон, а значит, и содержащие разное количество физиологически активных веществ. Нулевые зоны получают атмосферные осадки почти неизмененные. Это является одной из причин разной аллелопатической активности подстилки и почвы в разных ЗК.

Таким образом, древесный полог, участвуя в перераспределении и трансформации атмосферных осадков, влияет на травяно-кустарничковый ярус.

Возобновление растений травяно-кустарничкового яруса в лесных фитоценозах в основном вегетативное. Семенное возобновление играет незначительную роль. Причинами этого являются образование грубогумусной подстилки, водно-физические свойства которой неблагоприятны для прорастания семян многих видов травянистых растений, некоторых древесных пород (Карпов,1969), а также неблагоприятные температурный и водный режимы (Иванов,1969). Однако, не только эти факторы являются причинами отсутствия всходов многих травянистых растений под пологом леса. Полученные нами данные позволяют полагать, что физиологически активные вещества, содержащиеся в подстилке и почве, оказывают определенное влияние и на семена, находящиеся в почве.

В связи с этим был проведен опыт. Одновременно отбирались образцы подстилки и почвы для определения аллелопатической

активности и почвенные образцы для определения жизнеспособности семян. В таблице 14 приводятся данные по числу всходов в подстилке и почве из разных ЗК.

Таблица 14

Количество всходов в подстилке и почве из разных ЗК

Зона контакта	Глубина взятия образца	Среднее количество всходов на 1 образец	Общее количество всходов
K_0	Подстилка Подст.-5 см 5-10см	30 17 3	49
K_1C	Подстилка Подст.-5 см 5-10см	40 9 2	49
K_2C	Подстилка Подст.-5 см 5-10см	10 2 1	17
K_3C	Подстилка Подст.-5 см 5-10см	6 3 1	11
K_4C	Подстилка Подст.-5 см 5-10см	1 2 1	4

Полученные в этом опыте данные по количеству жизнеспособных семян в разных ЗК позволяют сделать следующие выводы:

1. Наибольшее количество семян находится в подстилке;

2. Количество семян с глубиной уменьшается;

3. Наибольшее количество семян в зонах K_0 и K_1, далее с увеличением кратности ЗК оно уменьшается и в зоне K_4 – минимальное.

Данные по количеству жизнеспособных семян в подстилке и почве разных ЗК находятся в соответствии с данными, полученными в лабораторных опытах по определению аллелопатической активности подстилки и почвы. Кроме того, эти данные показывают, что в определении структуры травяно-кустарничкового яруса в разных ЗК немалую роль играет аллелопатический фактор.

Выводы

1. Построение геометрической модели распределения деревьев по площади и анализ структуры травяно-кустарничкового яруса и условий среды по ЗК указывает на то , что площадь фитоценоза очень неоднородна вследствии различной степени влияния древесного яруса в ЗК разной кратности.

2. Случайное размещение учетных площадок для анализа структуры травяно-кустарничкового яруса по площади фитоценоза без учета выше отмеченной его неоднородности может привести к неточным выводам о неоднородности пространственной структуры травяно-кустарничкового яруса и ее причинах.

3. Предварительное построение геометрической модели делает данные о пространственной структуре травяно-кустарничкового яруса более объективными, позволяет с большей достоверностью судить о причинах ее изменчивости и, наконец, дает возможность сократить выборку за счет размещения учетных площадок в конкретных, заведомо сопоставимых участках фитоценоза.

4. Полученные данные позволяют предположить, что в подстилке и почве по мере увеличения перекрытия площадей питания деревьев возрастает содержание физиолого-биохимических активных веществ, способных активизировать свободнорадикальные процессы.

5. Изучение активности свободных радикалов в веществах биогенного происхождения разных зон контакта площадей питания деревьев - эдификаторов имеет важное значение в выяснении механизмов формирования динамических элементов структуры травяно-кустарничкового яруса в растительных ассоциациях хвойных насаждений.

6. Увеличение численности микроартрапод в зонах контакта сосны без примеси ели возможно связано с созданием субоптимальных условий среды в отдельных ЗК для данной группы педобионтов. В зонах контакта, где в качестве деревьев эдификаторов выступает ель, условия существования являются крайне неблагоприятными (высокая токсичность, определяется повышением pH среды и содержания фенолов). Численность микроартрапод, как и мезофауны, в таких зонах контакта достоверно уменьшается.

7. В 1999 г. по сравнению с 1979 г. в сосняке вейниковом зарегистрировано изменение флористического состава почти в каждом фрагменте ЗК в сторону увеличения доли участия синантропных и уменьшения таежных элементов. В основном, за счет лугово-лесного разнотравья произошло возрастание числа побегов и надземной фитомассы. Одними из основных факторов антропогенизации исследуемой растительной ассоциации являются проводимые в прошлом на территории заповедника лесохозяйственные мероприятия (санитарные рубки) и усиление рекреационного режима (поблизости от экспериментальных площадей проложено шоссе "Казань-Кульбаш").

8. В целом динамика структуры травяно-кустарничкового яруса по основным показателям на исследуемых пробных площадях за 20-ти летний период сохранила свою физиономию в соответствии с увеличением кратности ЗК площадей питания древостоя.

Большое содействие на разных этапах сбора и обработки материалов оказали Л.В.Салова, А.С. Казанцева, С.Н. Калимуллина, С.Н. Неуструева, Т.Л. Шпак, Т.И. Артемьева, Ф.В. Якимова, Р.П. Токинова, за что автор выражает им свою благодарность.

Банникова И.А. Влияние древесной и кустарниковой растительности на развитие нижних ярусов лесных биогеоценозов. М., Наука, 1967. 103 с. - Быков Б.А. Геоботаника /Алма-Ата, 1957. 203 с. - Быков Б.А. Геоботанический словарь /Алма-Ата, 1973. 302 с. - Василевич В.И., Ипатов В.С. Надорганизменные системные уровни и некоторые черты их структуры // Структурные уровни биосистем. М., 1967. С.20-31. - Василевич В.И. Количественные методы изучения структуры растительности // Итоги науки и техники. Сер. ботаника. 1972. Т.1. С. 120-136. - Галанин А.В., Мизина Л.Ф., Пахолкова Г.И., Шушкова С.Ф. Распределение растений в фитогенном поле некоторых индикаторов травянистых фитоценозов. // В сб. Структура и динамика растительного покрова. М., Наука, 1976, С. 117-118. - Галанин А.В., Неугодова Г.И., Шушкова С.Ф. Встречаемость видов растений в фитогенном поле Deschampsia caespitosa (L.) Beauv. (poaceae). // Ботанич. журн., 1979. Т. 64. N 8. С. 1073-1080. - Герасько Л.И., Колисниченко Л.Г. Почвенная макрофауна кедровых биогеоценозов подтайги Западной Сибири //Почвоведение. 1997. № 4. С. 510-517. - Гродзинский А.М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. //АН СССР. Институт ботаники, Наука. Киев, 1965. С. 122-134. - Гродзинский А.М. О механизме действия летучих и водорастворимых колинов //Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах. Киев. 1972. С.3-7. - ГиляровМ.С. Зоологический метод диагностики почв /М.: Наука,1965. 275 с. - Гордягин А.Я. Ботанико-географические исследования в Казанском и Лаишевском уездах // Труды Общества естествоиспытателей при Казанском университете., 1989. Т.22. вып.2. С. 150-170. - Гордягин А.Я. Растительность Татарской республики // Географическое описание Татарской АССР. 1922. Ч. I. С. 143-222. - Демьянов В.А. Метод изучения фитогенного поля древесных пород // Ботан.журн.. 1978.Т. 63. № 9. С. 1302-1308. - Демьянов В.А. Структура ценогенного поля на примере групп деревьев Larix sibirica (Pinaceae) //Бот. журн.,1989. Т.74. № 9. С.1309-1316. - Демьянов В.А. О структуре ценогенного поля Betula pubescens Ehrh. (Betulaceae) в редколесьях полярного Урала //Экология., 1992. № 3. С.75-77. - Запрометов М.Н. Фенольные соединения растений и их биогенез //Итоги науки и техники. Сер. биол. химия. М.,1968. Т.27. С. 188-190. - Заугольнова Л.Б., Михайлова Н.Ф. Структура фитогенных полей особей у некоторых плотнодерновинных злаков // Бюлл. Московск. о-ва испыт. природы. отд. биол. 1978. Т. 83(6). С. 79-89. - Иванов В.П. Растительные выделения и их значение в жизни фитоценозов / 1973. 120 с. - Ипатов В.С. О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений // Вестн. Ленингр. ун-та. 1966. N 15. С. 350-357. - Ипатов В.С, Тархова В.Н. Количественный анализ ценотических эффектов в размещении деревьев по территории // Ботан. журн.. 1975. Т. 60. № 9. С. 123-128. - Каплин В.Г., Кандалова Г.Т. О горизонтальной структуре злаково-разнотравно-

однолетнесолянковых черносаксаульников Восточных Каракумов // Ботан. журн.. 1975. Т. 60. N 4. С. 570-578. - Карпов В.Г. Конкуренция корней в строении травяно-кустарнич-кового яруса в таежных лесах //Доклад АН СССР. 1958. Т. 119. N 2. С. 530-541. - Карпов В.Г. Конкуренция деревьев и содержание питательных веществ в листьях травяно-кустарничкового яруса таежных лесов //Доклад АН СССР. 1959. Т. 129. N 5. С. 640-650. - Карпов В.Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги /Л.. 1969. 233 с. - Козлов Ю.П.. Тамбиев А.Х., Тараненко Г.И. Свободнорадикальные состояния некоторых антибиотиков //Докл. АН СССР, 1964. С. 120-130. - Колесниченко М.В. Биохимические взаимовлияния древесных растений /М., 1968. 150 с. - Котов С.Ф. Метод количественной оценки эдификаторной роли вида // Ботан. журн., 1982. Т. 67. № 2. С. 235-240. - Котов С.Ф. Количественная оценка эдификаторной роли древесных видов // Ботан.журн., 1983. Т. 68. № 1. С. 39-48. - Котов С.Ф., Багрикова Н.А., Балихина О.О. Особенности фитогенного поля сосны обыкновенной и факторы перестройки структуры травяного покрова в сосновых лесах Горного Крыма //Изучение экосистем Крыма в природоохранном аспекте. Киев, 1988. С.14-19. - Казанцева А.С. Влияние деревьев на структуру травяно-кустаничкового яруса в некоторых типах сосновых лесов // Ботан. журн., 1979. Т. 64. № 7. С. 1030-1033. - Коржинский С.И. Северная граница черноземно-степной области // Труды Общества естествоиспытателей при Казанском ун-те, 1888. Т. 18. вып.5. С. 120-140. - Коржинский С.И. Растительность России // Энциклопедический словарь Брокгауза и Ефрона. 1893.Т.27. С. 402-420. - Крылов П.Н. Предварительный отчет о ботанико-географических исследованиях в Казанской губернии в 1981 г. //Труды Общества естествоиспытателей при Казанском ун-те. 1982. Т. 62. С. 225-235. - Кефели В.И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны /М. 1974. 254 с. - Крышень А.М. Фитогенное поле: теория и проявления в природе //Извест. АН. Серия биолог.. 2000. № 4. С.437-443. - Лащинский Н.Н. О влиянии деревьев а структуру травостоя в травяных борах Нижнего Приангарья // Ботан. журн., 1975. Т. 60, № 12. С. 1721-1727. - Любарский Е.Л. Ценопопуляции и фитоценоз / 1976. 180 с. - Маслов А.А. О взаимодействии фитогенных полей деревьев в сосняке чернично-брусничном //Ботан. журн., 1986. Т. 71, N 12. С.1646-1652. - Маслов А.А. О совместном применении метода блоков и метода главных компонент для анализа мозаичности лесных сообществ. 3. Идентификация осей фитоценотическими факторами //Бюл. МОИП, Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 3. С. 89-95. - Марков М.В. Лес и степь в условиях Закамья //Уч. зап. Казанск. ун-та, 1935. Ч.1. Т.95, вып.1. С. 69-179. - Матвеев Н.М. О ценотической роли летучих и водорастворимых выделений растений в лесных биогеоценозах степной зоны // Физиологически активные вещества биогенного происхождения: Тез.докл. II Всесоюзн. симпоз.М, 1971. С. 135-138. - Матвеева Н.М. Аллелопатия как фактор экологической среды / Самарское кн. изд-во, 1994., 206 с. - Морозкин А.И., Салова Л.В., Калимуллина С.Н., Казанцева А.С., Шпак Т.Л. О взаимоотношениях древостоя и нижних ярусов в сосняке вейниковом в Волжско-Камском заповеднике // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы. Мат-лы совещания, Москва, 18-20 сентября 2001. Тула. 2001. С. 227-230. - Мякушко В.К.. Ванжа Е.В. Влияние древесного яруса на развитие травянистого покрова в лесных фитоценозах //Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах. Киев, 1973. Вып.4. С.76-79. - Наумов Н.П. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии, 1973. Т. 34, N 6. С. 111-118. - Неуструева С.Н., Терехина Т.А. Влияние пожнивных остатков парозанимающих культур на прорастание и развитие озимой ржи // Физиолого-биохимические основы взаимодействие растений в фитоценозах. Киев. 1975. Вып. 6. С.250-253. - Неуструева С.Н., Гарифуллина Р.Г.. Чурюканова Л.В. К вопросу о механизме действия корневых выделений культурных растений / Взаимодействие растений и микроорганизмов в фитоценозах. Киев. 1977. С. 51-58. - Ниценко А.А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования //Сущность. свойства и методы выявления. Л., 1971. С. 121-127. - Норин Б.Н. Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система, ценотические отношения. фитогенное поле //Бот. журн., 1987.Т.72. № 9. С. 1161-1174. - Норин Б.Н. Структурно - функциональная организация фитоценозов //Бот. журн.. 1991. Т. 76. № 4.С.525-536. - Паников Н.С., Симонов Ю.В. Влияние микроартропод на скорость разложения растительного опада //Экология. 1986. №4. С.10-17. - Порфирьев В.С. Елово-широколиственные леса Рапфы //Тр. О-ва естествоиспыт. При Казанск. у-те. Казань, 1961. Т.64. - Райс Э. Аллелопатия /М.: Мир, 1978. 392 с. - Ротшильд Е.В. Мозаичность растительного покрова пустыни, возникающего под влиянием деревьев и кустарников // Ботан. журн.,1960. Т.45. № 12. с.450-456. - Рыжова Н.А. Горизонтальная структура нижних ярусов в лесах долины реки Вычегды // Ботанич. журн., 1983. Т. 68. № 2. С.184-188. - Рысин А.П. Световой режим в некоторых хвойных и лиственных типах леса //Стационарные и биоценотические исследования в южной подзоне тайги. Наука, 1964. С. 350-354. - Салова Л.В.. Морозкин А.И., Казанцева А.С., Калимуллина С.Н., Шпак Т.Л. Влияние древостоя на состав и структуру травяно-кустарничкового яруса в сосняке вейниковом // «Популяция, сообщество, эволюция», Мат-лы V Всероссийского популяционного семинара, 26-30 ноября 2001 г., г.Казань, Ч.1. Казань. 2001. С. 215-217. - Самойлов Ю.И. Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов Quercus robur (Fagaceae) //Ботанич. журн., 1983. Т. 68. № 8. С. 1022-1034. - Самойлов Ю.И. Характеристика воздействия одиночных деревьев дуба Quercus robur на травяной покров луга

//Бюл. МОИП., 1986. Т. 91. Вып. 5. С. 112-125. - Самойлов Ю.И. "Закономерности динамики травяного покрова в фитогенных полях одиночных деревье на лугах"//Ботан. ж., 1997. Т. 82, N 3. С.23-36. - Самойлов Ю.И., Тархова Т.Н. Анализ фитогенных полей одиночных деревьев с использованием метода главных компонент //Ботан. ж., 1993. Т. 78. N 5.С. 61-77. - Стебаева С.К. Жизненные формы ногохвосток (Collembola) //Зоол. журн.,1970.Т.XLIX. Вып. 10. С.550-554. - Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов /М.:Наука,1980. 244 с. - Сукачев В.Н. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений //Ботан. журн, 1953. Т. 38. N 1. С.434-445. - Сукачев В.Н. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений // Сообщ. Института леса АН СССР, 1953, вып. 1, С. 5-44. - Сукачев В.Н. О некоторых современных проблемах изучения растительного покрова // Ботан. журн. 1956. т. 41, N 4. - Судачкова Н.Е. О корневых выделениях некоторых таежных растений //Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах. Киев.1971. Вып.2. С. 25-29. - Шаландина В.Т. К истории развития темнохвойно-таежных лесов Волжско-Камского края //Особо охраняемые природные территории Республики Татарстан. Казань,1995. С.83-84. - Уранов А.А. Фитогенное поле. //Проблемы современной ботаники. М.-Л., 1965. С.251-254. - Уранов А.А., Михайлова Н.Ф. Из опыта изучения фитогенного поля Stipa pennata L. //Бюлл. Московск. о-ва испыт. природы, отд. биол. 1974, т. 79 (5). С. 151-159. - Фаликов Л.Д. Модель размещения и сопряженности древесных пород в фитоценозе дубравы //Биота основных геосистем центральной лесостепи. М.: Изд-во АН СССР, 1976 С. 109-122. - Тамбиев А.Х., Телитченко М.М. Роль летучих и водорастворимых биологически активных соединений в формировании биоценозов и изучение их совершенными биофизическими и химическими методами //В кн.: Летучие биологически активные соединения биогенного происхождения. М., 1971. С. 124-128. - Чернова Н.М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков /М.: Наука, 1977. 200 с. - Чернова Н.М. Распределение микроартропод в лесной подстилке //Проблемы почвенной зоологии.Минск,1978. С. 265-267. - Чернова Н.М.,Чугунова М.Н. Анализ пространственного распределения почвообитающих микроартропод в пределах одной растительной ассоциации //Pedobiologia, 1967: С. 67-87. - Юрин П.В., Доскач Я.Е., Чернышев В.И., Тамбиев А.Х. Определение реакционной способности растительных выделений посредством химической модели–диоксифенилаланина (ДОФА) в лабораторных условиях // В кн.: Физиологически активные соединения биогенного происхождения. М., 1971. С. 135-140. - Ястребов А.Б. Формирование ивами пространственной структуры травянистого покрова // Ботан. журн., 1989. Т. 74. № 5. С. 627-637. - Ястребов А.Б. Методы изучения мозаичности растительного покрова с применением ЭВМ /Л., 1991. 200 с. - Ястребов А.Б. Интерференция фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках //Ботан. журн., 1993. Т. 78. № 6. С. 54-65. - Ястребов А.Б. Напряженность фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках //Экология, 1996. № 1. С. 3-9. - Ястребов А.Б. Напряженность фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках //Экология, 1996. N 1. С. 3-9. - Clements F.E., Goldsmith G.W. The phytometer method in eclology //Carnegie Inst. of Washington. Publ., 1974. P. 501-510. - Inesson P., Leonard M.A., Anderson J.M. Effect of collembolan grazing upon nitrogen and cation leaching from decomposing leaf litter.- Soil Biol. Biochem.,1982, 14, № 4, P.601-605. - Scheu S., Poser G. The soil macrofauna (Diplopoda, Isopoda. Lumbrcidae and Chilopoda) near tree trunks in a beechwood on limestone: indications for stemflow induced changes in community structure //Applied Soil Ecology., 1996. V.3.№ 2. P.115-125. - Walter H. Einfuhrung in die Phytologie //Bd.III, Teil. 1. Standortslehre. Stuttgart, 1960. P. 86-93. - Westman W.E. Diversity relations and succession in Californian coastal sage scrub //Ecology., 1981. 62. P. 101-120.

СКОРОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ КАК ОДНА ИЗ ХАРАКТЕРИСТИК ХРОНОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Смирнов Н.Г.

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144, Екатеринбург, 8-е Марта, 202

Обсуждается соотношение скорости, направленности и протяженности процессов динамики морфологических признаков в популяциях животных на примере смены морфотипов зубов у грызунов в позднем плейстоцене и голоцене. Предложена классификация скоростей процессов на основе отнесения к определенному масштабу – актуальному, историческому или эволюционному. Работа выполнена при поддержке проекта РФФИ № 02-04-49181 и совместного Российско-Нидерландского гранта по изучению плейстоцен-голоценового перехода (2001-2003).

Введение

Неравномерность скоростей является одним из основных атрибутов органической эволюции, и поиск закономерностей в их распределении - одна из интереснейших областей исследования, которая давно привлекает внимание биологов. К примерам неравномерности темпов морфологических преобразований относят разные случаи сравнения скоростей изменений: - разных частей одних и тех же органов; - разных органов в пределах одного вида; - аналогичных морфологических параметров в разных популяциях одного вида; - аналогичных признаков у разных видов на одних временных промежутках; - одних признаков в ряду предок-потомок на разных временных промежутках. Любой из этих примеров можно обсуждать как проявление эволюционно значимых процессов, однако отдельного рассмотрения требует вопрос о том, какие из этих случаев можно наиболее корректно использовать для расчетов скоростей тех или иных эволюционных преобразований.

Ряд соображений заставляет сосредоточиться на динамике одних и тех же признаков в ряду предков и потомков. Для изучения этих процессов на временных отрезках, длительность которых превышает значения, доступные экспериментальному изучению, чаще всего привлекается палеонтологический материал. Примеры такого рода послужили одним из важнейших оснований выдвижения теории прерывистого равновесия (пунктуализм). Она была предложена в качестве альтернативной по отношению к теории градуалистической эволюции, подразумевающей постепенные преобразования с относительно равномерными скоростями на разных временных отрезках. На первых этапах ее выдвижения дискутировался вопрос о том, какая из моделей – прерывистого равновесия или градуализм - правильнее описывает эволюционный процесс. Далее такая постановка вопроса была заменена другой – по какой из моделей процессы чаще происходят в разных группах живого (Barnosky, 1987). Кроме того, вовсе не случайно продолжают обсуждаться и методы расчетов темпов морфологической эволюции и методы обнаружения стазиса.

Один из феноменов, давно выявленных, но до сих пор интригующих многих исследователей, состоит в том, что темпы морфологических преобразований связаны с интервалом времени, на котором их оценивали. Эта связь обычно бывает обратной, т.е. на малых временных отрезках отмечаются более высокие скорости, чем на больших. В общем виде объяснение этого феномена приходит к каждому, кто попытается в нем разобраться. Не вызывает особых сомнений, что при оценке эволюционных изменений на большом временном отрезке, отсутствие информации о динамике изучаемых характеристик внутри этого отрезка, вероятнее всего, приведет к осреднению скоростей разнонаправленных процессов (в том числе и быстрых), в то время как на малых временных отрезках больше вероятность уловить кратковременные флуктуации,

расчет скоростей которых по той же методике, что и для скоростей эволюции, дает очень большие величины. Интерес к отмеченному феномену не угасает из-за громадных и еще не исчерпанных возможностей его анализа (Гилева, 1990; Morphological change..., 1993).

Настоящая работа - из этого ряда; в ней использованы данные по преобразованиям зубной системы на примерах хронологически последовательных выборок у ряда видов грызунов из четвертичных отложений, с целью уловить закономерности варьирования их скоростей.

Опыт предыдущих работ в этой области приводит к заключению, что на данном этапе наиболее продуктивным может оказаться попытка исследовать феномен скорости не сам по себе, а в более общем контексте рассмотрения хронологической структуры эволюционного процесса. Под такой структурой понимается соподчиненность (иерархия) динамических процессов разного масштаба, каждый из которых образует свой временной ряд той или иной сложности, каждый со своими характеристиками. В расчленении внешне единой временной гармоники колебаний морфологических параметров на составляющие разного масштаба (и разной природы) состоит главная и самая сложная задача. Понятие масштаба употреблено не как синоним временной протяженности процесса, и, тем более, не временного интервала, на котором велось изучение. Далее будет показано, что отношение масштаба морфологической динамики и протяженности далеко не пропорциональны. Здесь речь идет о масштабах биологической (в данном случае морфологической) динамики в череде поколений. Представляется, что это и есть ключевой момент в определении подхода к исследованию скоростей морфологической динамики.

Изучение хронологической структуры морфологической динамики в череде поколений можно вести через исследование таких параметров как скорость, амплитуда, направленность, протяженность, цикличность и их

соотношение. Сочетание исследований хронологической структуры со степенью обратимости, предсказуемости и другими характеристиками эволюционного процесса, могут дать богатый материал для поиска новых закономерностей его протекания в пределах каждого из масштабов.

Ранее нами было предложено использовать три термина для обозначения разных масштабов морфологической динамики – актуальный, исторический и эволюционный (Смирнов, 1990). Наличие этих трех масштабов – гипотеза, которую можно проверять, анализируя тот или иной материал. В плане конкретизации этой гипотезы приведем основные характеристики каждого из масштабов. В этих характеристиках пока много общих, возможно спекулятивных, положений, для проверки, уточнения, быть может, замены которых необходимо целенаправленное исследование новых конкретных материалов.

Актуальный масштаб вбирает в себя все процессы популяционной динамики, которые не меняют среднего состояния морфологических параметров популяции до такой степени, чтобы такие отличия устойчиво сохранялись. К этим процессам относятся хронографические колебания от генерации к генерации, от сезона к сезону, и до какой-то степени - от года к году. Для них характерны экстремально высокие скорости и амплитуды, в сочетании с небольшой протяженностью и частой сменой направлений, а стало быть, - практически полная обратимость. Существование такого типа процессов не требует особых доказательств. С ними сталкивается каждый исследователь в своей практике, сравнивая морфологические характеристики наблюдаемых в природе живых популяций в разное время. Эти процессы происходят постоянно, они «вложены» в процессы большего масштаба в качестве осцилляций вокруг некоего популяционного среднего состояния. В особых случаях (у крайне консервативных форм) динамика актуального масштаба может не перерастать в историческую или

эволюционную исключительно долго, на протяжении многих сотен тысяч поколений.

Исторический масштаб динамики отличен от актуального не столько хронологической протяженностью процессов (хотя процессы исторического масштаба легче обнаружить на больших временных отрезках), сколько результатом. Относительно любого морфологического сдвига можно решить, отнести ли его к процессам исторического масштаба или нет, только в тех случаях, когда есть возможность проверить, насколько устойчиво он сохраняется в ряду потомков. В результате динамики исторического масштаба образуется устойчивый тренд сдвига морфологических характеристик популяции. Такой тренд может иметь микротаксономический статус (смена одного внутривидового таксона другим). При развитии событий по градуалистической модели, длительный исторический сдвиг может перерасти в событие эволюционного масштаба. В рамках модели прерывистого равновесия для исторических сдвигов либо вовсе не остается места, либо небольшое, но устойчивое отклонение в рамках стазиса можно отнести именно к процессу в историческом масштабе.

Эволюционный масштаб морфологической динамики улавливается там, где на палеонтологическом материале удается проследить переход одного вида в другой. Сравнение состояния одних и тех же признаков у последовательно сменяющих друг друга видов может дать разные результаты. Для одних признаков различий может не оказаться вовсе, для других они вполне могут уложиться в рамки исторического масштаба. Для таксономически важных морфологических характеристик различия могут достигать максимально возможных значений. В рамках градуалистической модели вопрос о различии между эволюционным и историческим масштабами динамики решить принципиально сложнее, нежели в пунктуалистической. В рамках последней, при переходе из одного

равновесного состояния в другое должны наблюдаться очень высокие скорости изменения таксономически значимых признаков. Таким образом, в рамках эволюционного масштаба следует ожидать очень разных скоростей морфологических изменений, так как одни и те же морфологические результаты могут быть достигнуты как за весьма короткий промежуток времени, так и постепенно накапливаясь достаточно долго.

В данной работе, несмотря на важность других характеристик динамики, внимание будет сосредоточено на скорости. Разносторонняя оценка скорости может помочь отличить процессы одного масштаба от другого, так как каждый из них должен обладать характерными значениями скоростей (в сочетании с характерной протяженностью и другими параметрами). Мы сознательно ограничиваем обсуждение только материалами по динамике морфотипических характеристик, оставив в стороне размерные. По исторической и эволюционной динамике размерных признаков млекопитающих в позднем кайнозое существует большая литература (Паавер К.Л , 1965; Haldane, 1949; Morphological change..., 1993), однако к эволюционной проблематике ближе примеры с разбором частот морф (вариантов) строения жевательной поверхности зубов, в изменчивости которых генотипическая составляющая очень существенна.

Материал и методы

Подсемейство полевок, к которому принадлежат представители исследованных родов - молодая группа млекопитающих с высокими скоростями таксономической и морфологической эволюции. Наиболее яркие примеры связаны с изучением смены частот морфотипов зубной системы у представителей рода копытных леммингов *Dicrostonyx* в позднем плейстоцене и голоцене (за последние 50 тысяч лет). Этот

хронологический интервал выбран потому, что в его пределах удается обеспечить датирование материала с помощью радиоуглеродного метода.

Даже в пределах этого подсемейства, именно в трибе *Dicrostonyxinii* прослежены самые высокие скорости филетического замещения одних видов другими, на основании чего преобразования в этой трибе смело можно отнести к группе тахителических (по классификации Дж.Г.Симпсона, 1948) . За последние 200 тысяч лет на территории Северной Евразии сменили друг друга три видовые формы - *D.simplicior, D.guilielmi, D.torquatus*, тогда как в большинстве родов на этом же отрезке времени вообще не было заметных эволюционных сдвигов.

Эти таксоны видового ранга отличаются степенью развития дополнительных элементов на всех коренных зубах, но особенно быстро происходила надстройка новых треугольников на первом и втором верхних (M^1 и M^2) молярах. Каждая из исследованных выборок современных и ископаемых копытных леммингов характеризовалась долей каждой из 10 возможных морф, по пяти на первом и втором зубе, в отличие от прежних наших работ, в которых морфологические сравнения проводили по первым и вторым зубам отдельно (Смирнов, 1998; Смирнов и др., 1999). Принадлежность зуба к определенной морфе определялась с помощью одинаковых критериев для первого и второго зубов, на основе измерения соответствующего угла, по ранее опубликованной методике (Смирнов, Головачев и др., 1997). Всего было измерено и отнесено к определенной морфе 5885 зубов из 11 современных и 29 ископаемых выборок копытных леммингов, каждая из которых имела оценку возраста по радиоуглероду. В соответствии с выработанными ранее критериями (Смирнов, Головачев и др., 1997), каждая выборка была отнесена к одному из видов *D.guilielmi, D.torquatus* или к переходным формам. Большая часть ископаемого материала происходит из массовых скоплений костных остатков млекопитающих в пещерах Полярного, Северного и Среднего

Урала и прилегающих к ним равнинных территорий. Выборки, характеризующие современных леммингов, получены из погадок хищных птиц, собранных в разных частях Евразийского ареала вида: полуострова Канин, Большеземельской тундры, серии участков на полуострове Ямал, арктического побережья Чукотки в районе Чаунской губы, о.Врангеля.

Парные сравнения сходства выборок вели с помощью критерия сходства "r", предложенного Л.А.Животовским для полиморфных выборок (Животовский, 1979). Поскольку "r" может варьировать от 0 при полном несходстве до 1 при полном сходстве, подсчет скорости изменения долей морфотипов MR велся по формуле:

$$MR=(1-r)x100/T,$$

где T – длина временного интервала в тысячах лет, r- показатель сходства.

Результаты и обсуждение

Первоначально был использован весь массив данных и получено 597 парных сравнений выборок, отличавшихся по географическому положению, а также по возрасту более чем на 500 лет. Полученные значения "MR" показаны на рисунке 1, в сочетании с продолжительностью соответствующих

интервалов.

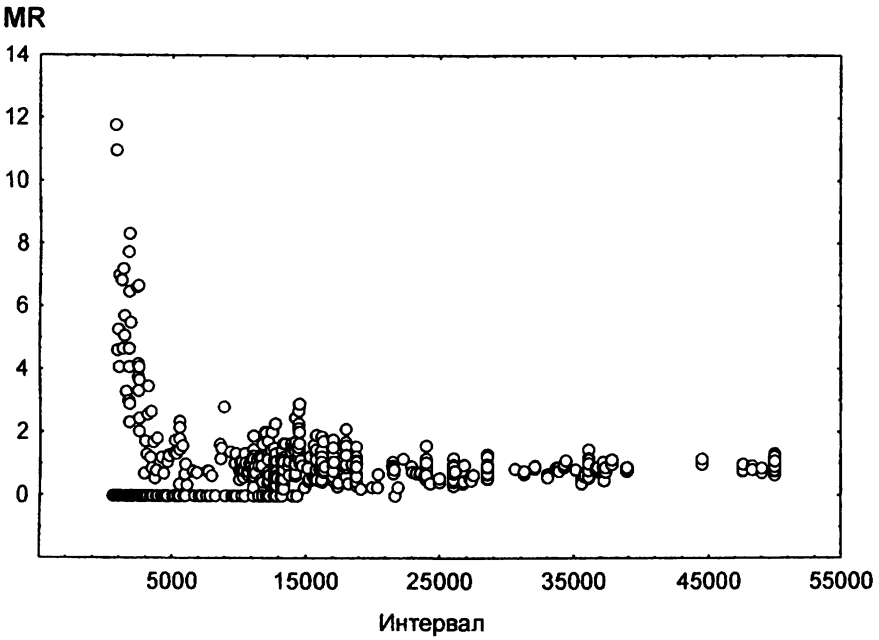


Рис.1 .Соотношение скоростей изменения долей морф на зубах копытных леммингов (MR, % за тысячу лет) и длительности временных интервалов (годы), на которых они рассчитаны. Данные по парным сравнениям асинхронных выборок без учета региона их получения (внутри- и межрегиональные сравнения).

Такие расчеты, на первый взгляд, лишены эволюционного смысла, так как многие пары выборок наверняка не могут считаться предками и потомками. К примеру, современные леммингами из Большеземельской тундры, безусловно, не являются потомками позднеголоценовых форм с Ямала, так что их морфологическое сопоставление, соотнесенное с разделяющим их временным интервалом, не отражает скорость микроэволюционного процесса. Проведение подобных расчетов дает лишь

представление обо всем спектре возможных величин скоростей при внутривидовых и близких межвидовых сопоставлениях, а также наиболее общих закономерностях их варьирования.

Поскольку скорость есть величина, определяемая соотношением двух других величин, интересно проследить, за счет каких сочетаний значений показателя сходства и временных интервалов могут быть реализованы те или иные скорости.

Далее в тексте использованы словесные оценки сходства (r) и различия (1-r), временных интервалов и скоростей. Эти оценки соответствуют следующим цифровым значениям r : «очень большое» сходство - 0,99-0,95; «большое» 0,94-0,90; «среднее» 0,89-0,80; «малое» 0,79-0,70; «очень малое» - менее 0,69. Соответственно, значения (1-r)x100 указывают на «очень малое», «малое», «среднее», «большое» и «очень большое» различие между выборками.

Временные интервалы подразделяются на: «очень короткие» - от 0,5 до 2 тыс. лет, «короткие» от 2,1 до 4 тыс., «средние» от 4,1 тыс. до 17 тысяч лет, «длинные» от 17,1 до 38 тыс., «очень длинные» - от 38,1 до 50 тысяч лет.

Далее, мы будем считать скорости изменений долей морф «MR» в данном примере «малыми» при значениях от 0 до 0,99; «средними» - от 1,0 до 1,99; «высокими» - от 2,0 до 3,99; и более 4,0% за 1 тысячу лет – «очень высокими».

Спектр реальных значений скоростей морфологических изменений обусловлен абсолютными величинами, в пределах которых для данного материала задан предел варьирования показателей сходства и длин отрезков времени. Так, во всем исследуемом спектре этих параметров теоретически возможно максимальное значение скорости в 200% за тысячу лет. Оно может реализоваться только при минимальном (из возможных) возрастном интервале в 500 лет, в сочетании с максимально возможным

различием долей морф, равном 100%, которое соответствует r = 0. Нулевые скорости являются результатом отсутствия статистически значимых различий между долями морфотипов в сравниваемых выборках, когда "r" значимо не отличается от единицы.

Однако практически реализуется далеко не весь спектр значений скоростей от 0 до 200% за тысячу лет. Прослеженные морфологических различия варьировали от 0 до 64%, и в таком случае, при временных интервалах от 500 до 50 000 лет, можно было ожидать варьирования скоростей от 0 до 128% за тысячу лет. Реальные же оценки скоростей колебались от 0 до 11,76 % за тысячу лет, причем подавляющее большинство значений (91%) - это скорости менее 2% за 1 тыс. лет. Таким образом, неравномерность темпов создается, главным образом, за счет больших скоростей, доля которых в общей массе оценок менее 10%.

Наибольшее варьирование скоростей морфотипических изменений наблюдается при длительности временных интервалов от 0,5 до 3 тыс. лет (рис. 1). Средние и малые скорости отмечены для всех длин временных интервалов. Высокие скорости могут быть результатом сочетания очень малых различий с очень короткими отрезками времени, малых различий с короткими интервалами, средних и больших различий со средней продолжительностью интервалов, очень больших различий со средними и длинными интервалами. Очень высокие скорости на интервалах более 3 тыс. лет не встречены.

Значит, большая часть обнаруженных очень высоких скоростей - это результат сочетания очень малых и малых морфотипических различий с очень короткими временными интервалами. При этом малые, но отличные от нуля скорости на коротких промежутках времени просто не могут быть обнаружены, потому что для этого необходимо улавливать столь тонкие морфологические отличия между выборками, статистическую значимость которых невозможно показать при обычных величинах выборок в десятки

экземпляров. При этом зависимость между коэффициентом сходства и длиной временного интервала выглядит как обратно пропорциональная (рис.1), что часто трактуется в литературе как обратная зависимость скорости морфологических изменений и временного интервала.

Возникает вопрос о том, все ли обнаруженные случаи проявления морфологических различий можно трактовать как эволюционные изменения. При этом один из наиболее сложных этапов исследования - реконструкция траекторий эволюционной преемственности. В практическом плане - это установление рядов предок-потомок при подсчете морфологических дистанций и их разделяющих временных интервалов.

В приведенной выше серии сравнений такой этап работы не проводился, и это было сделано сознательно, для того, чтобы сопоставить результаты полученных таким путем с данными других серий расчетов.

Далее весь исследуемый массив данных был разделен на несколько частей в соответствии с географической приуроченностью местонахождений. Только в пределах двух районов удалось подобрать серии последовательных по возрасту местонахожденй, образующих пригодные для анализа ряды массовых выборок, имеющих надежные датировки. Размер такого региона определялся исходя из соображений единства истории территории, причем так, чтобы изоляция расстоянием была не слишком большой, с учетом специфики биологии копытных леммингов. Поэтому расстояния между крайними точками в пределах региона не превышали 300 км. Один район определен как Большеземельско-Ямальский, а другой как Северо-Среднеуральский. Было принято, что межрегиональные сравнения нельзя использовать для расчетов скоростей морфологической эволюции - как различия в большей степени географические, нежели временные. После такого отсева, массив данных по скоростям сократился с 597 оценок до 192, а количество

высоких и сверхвысоких значений с 51 до 18. Это ясно показывает, что значительная часть высоких скоростей морфологических изменений в полном смысле таковыми не являются, а в эволюционном смысле являются артефактами.

Внутри относительно компактной территории Северного и Среднего Урала копытные лемминги обитали непрерывно по крайней мере на протяжении всего позднего плейстоцена после микулинского межледниковья, то есть в интервале от 80 до 10 тысяч лет назад. Там раскопано около 20 местонахождений, с массовыми остатками копытных леммингов, и для большинства из них получены радиоуглеродные датировки. С наибольшей подробностью удалось охарактеризовать хронологический интервал от 12 до 19 тыс. лет, для которого представлен ряд наблюдений с временным шагом менее одной тысячи лет. Каждая из этих выборок сравнивалась с современными копытными леммингами с Южного Ямала. Результаты такого парного сравнения представлены на рисунке 2.

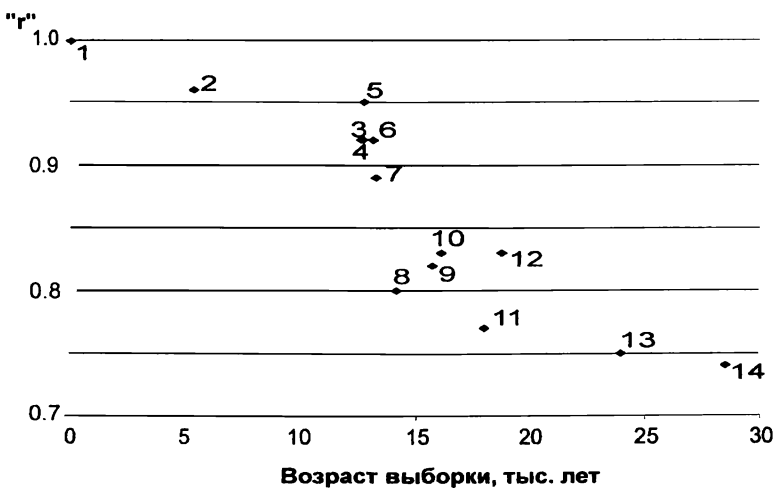


Рис 2. Зависимость между возрастом ископаемых выборок копытных леммингов Среднего и Северного Урала и показателем сходства «r» ископаемых форм *Dicrostonyx* с современными с ЮжногоЯмала (выборка в районе устья р.Паюта); расчеты по частотам морф верхних коренных зубов M^1 и M^2 . Номерами с 1 по 7 - обозначены местонахождения остатков вида *D.torquatus*, а с 8 по 14 - *D.guilielmi*. Далее для каждой выборки приведены: n - количество измеренных зубов, радиоуглеродный возраст в годах, лабораторный индекс и номер образца. 1 – современные *D.torquatus* из погадок хищников, Южный Ямал (район устья р.Паюта, n = 392); 2- пещера Аракаево 8, раскоп 1, n = 39, 5568 ±300 лет (ИЭМЭЖ-202); 3 – грот Расик, гор.21, n = 340, 12680 ±180 лет (ГИН-10569); 4 – Каква 4, n = 41, 12800±300 лет (ГИН-9444); 5 – Дыроватый Камень на р.Чусовой, n=225, 12820±60 (CAMS-35894); 6 – Расик, гор.24, n=418, 13250±120 (ГИН-10568); 7 – Расик, гор.27, n=378, 13330±120 (ГИН-10567); 8 – Бобылек, сл.2, n=54, 14200±400 (ИЭРиЖ-164); 9 – Аракаево-8, раскоп 2, гор.12, n=65, 15739±590 (ИЭМЭЖ-230); 10 – Медвежья пещера, слой бурого суглинка, n=156, 16130±150 (ЛЕ-3060); 11 – Медвежья пещера, слой бурого суглинка, n=59, 17980±200 (ЛЕ-2876); 12 – Черемухово-1, раскоп 4, n=185, 18784±379 (ИЭМЭЖ-1259); 13 – 430а км от устья Оби, n=81, 24000± 150 (ИЭРиЖ-63); 14 – Черемухово-1, раскоп 1, гор.54, n=53, 28520±850 (AA-36469).

В этом примере временной ряд выборок образован остатками животных, которые наверняка были предками и потомками в череде единого населения. Данные рисунка 2 указывают на пороговый характер изменения морфотипического сходства между копытными леммингами, которые относятся к двум разным видам - *D.guilielmi* и *D.torquatus*. Этот порог соответствует временному рубежу около 13 тыс.лет от наших дней. Можно уверенно утверждать, что в пределах Северо-и Средне-Уральского района за очень короткий промежуток времени в 1,5 тыс. лет произошло смещение частот морфотипов на 5-7 %, которое фиксирует скорости порядка 5 % за тысячу лет. Средняя величина скоростей отличных от ноля на этом отрезке времени составляет 4,8 % за тысячу лет. Представляется, что хронологическое положение этого скачка не случайно. Оно, в широком смысле, совпадает с важнейшим событием в истории биоты и климата –

переходом от эпохи последнего оледенения к современному межледниковью – голоцену. Собственно рубеж плейстоцена и голоцена принято проводить по границе позднего дриаса и пребореала (10,3 тыс.л.н.). В позднеледниковье чередовались резкие и короткие потепления и похолодания. На рубеж первой из таких крупных осцилляций (древнейший дриас - беллингское потепление) и приходится обсуждаемый межвидовой скачок. Во время серии таких осцилляций в позднеледниковье произошло вымирание большей части видов крупных млекопитающих, образовывавших ядро своеобразного зонального сообщества позднего плейстоцена, которое принято было именовать тундростепным, а мы называем гиперборейным (Смирнов, 2001). Мелкие же млекопитающие реагировали на эти климатические и биотические перестройки не вымиранием, а перераспределением ареалов. У ряда форм шло образование новых подвидов, и только у копытных леммингов морфологические перестройки были столь велики, что соответствуют видовому рангу. Хронологическая сопряженность, конечно, еще не означает причинной связи сдвига морфотипической структуры зубной системы леммингов и климатических осцилляций глобального уровня, однако едва ли такое совпадение оказалось чистой случайностью.

Преобразований, которые могут быть интерпретированы в качестве морфотипической динамики в ряду предок-потомок внутри позднеплейстоценового вида *D.guilielmi,* удалось выделить 60. Все скорости, рассчитанные на их основе, были малые и средние. Такие изменения прослежены в пределах Большеземельско-Ямальского и Северо-Среднеуральского районов отдельно. Эти оценки были получены для временных отрезков разной протяженности, но важно отметить, что интервал до 2,5 тыс. лет, на котором наиболее вероятно обнаружение высоких скоростей, представлен в этой группе всего 8 случаями, и ни в одном из них морфотипические различия между выборками не оказались

статистически значимы. Такие различия наблюдались начиная с интервала в 4770 лет. На рисунке 1 можно видеть, что во временном интервале от 20 до 30 тыс. лет происходили внутривидовые сдвиги частот морфотипов со скоростями, существенно меньшими, чем за предыдущие 10 тыс лет.

Среди 59 оценок внутри вида *D.torquatus* высокие и сверхвысокие скорости отмечены 14 раз, причем все - на временном интервале до 2500 лет. Девять из них получены в результате сравнений трех современных выборок со Среднего Ямала с четырьмя позднеголоценовыми выборками с восточного склона Полярного Урала, а пять -это сравнения внутри Полярноуральского участка (возраст и временной интервал, их разделяющий, - от 1700 до 2450 лет).

В этих трех современных выборках с Ямала доля архаичных морфотипов оказалась выше, чем в некоторых из позднеголоценовых; это означает, что в обследованных районах Ямала копытные лемминги до сих пор сохранили черты строения зубной системы, характерные для более ранних стадий развития, - по сравнению с теми, что обитали на Полярном Урале в позднем голоцене, так что их нельзя считать стоящими в ряду предков и потомков одной линии развития. Это заставило строже подойти к определению района, внутри которого можно вести морфотипические сравнения для получения оценок темпов морфологической эволюции на основании принятых в этой работе критериев.

После разделения Большеземельско – Ямальского района на три подрайона (Большеземельский, Ямальский, Полярноуральский) и проведения оценок скоростей отдельно внутри каждого из них, в анализе осталось 26 случаев парных сравнений (21 в интервале до 2,5 тыс. лет); в пяти из них значения скоростей оказались высокими и сверхвысокими, в одном - средним, в двух - малыми, а остальные 18 - нулевыми. Вот значения скоростей (кроме нулевых), полученные в результате парных сравнений выборок, образующих временную последовательность, от 2450

лет назад до современности: 11,76; 10,96; 3,75; 2,9; 2,45 % за тыс. лет. Рассмотрим этот случай морфотипической динамики подробнее. Для этого имеются четыре выборки ископаемых леммингов из одного участка, где максимальное расстояние между точками сбора составляет не более 3 км; обозначим их номерами с 1 по 4. Возраст этих выборок 2450, 2400, 1720, 1000 лет до наших дней. Имеются также две современные выборки, одна из которых получена непосредственно на участке ископаемых сборов, а другая на удалении 70 км (номера 5 и 6). Если попарно сравнивать между собой только первые пять выборок, то статистически значимые различия в долях морф обнаруживаются в трех случаях.

Современная выборка 5 отличалась от выборки 3 (возраст 1720 лет), то есть, за последние 1720 лет произошел сдвиг частот морф, скорость которого была равна 2,9% за тысячу лет. Качественно этот сдвиг выразился в увеличении долей морф «torquatus» по сравнению с «henseli» в совокупности на первом и втором зубах примерно на 5%.

Выборка 3 оказалась отличной от выборки 2 (возраст ее 2400 лет; временной интервал между ними - 680 лет); скорость этого изменения – 11,76% за тыс. лет. В этом случае частоты морф «torquatus» увеличились почти на 10%, но только на первых зубах, тогда как вторые зубы оставались без изменений.

Выборка 3 отличалась и от выборки 1 (при возрасте последней 2450 лет, временной интервал составил 730 лет, а скорость 10,96% за тысячу лет). Качественно изменения проявились подобно предыдущему случаю, но не столь ярко.

Не должно удивлять, что статистическая значимость различий обнаруживается только для тех пар сравнений, в которых участвует выборка 3. Из пяти она самая большая по объему (n = 83), тогда как другие заметно меньше (№1 n=40; №2 n=28; №4 n=42; №5 n=58). Основной вопрос, на котором далее следует сосредоточиться, состоит в том, к какому

классу событий отнести эти изменения? Действительно ли на хронологическом рубеже примерно между 1700 и 2500 годами от наших дней у копытных леммингов Полярного Урала произошло существенное увеличение частот зубов с морфами «torquatus», закрепившееся в следующих поколениях? Ответ на него можно получить, сопоставив соотношение морф в выборках, имеющих возраст моложе этого предполагаемого рубежа - со второй половины субатлантика, т.е. от 1700 лет до современности. Такие материалы демонстрируют устойчивость произошедших изменений. Это приводит к заключению, что и внутривидовые сдвиги могут происходить с большими и очень большими скоростями. Отличия этого сдвига от того, который зафиксирован в позднеледниковье, состоят в его большей скорости, существенно меньшей продолжительности и в том, что он затронул не в равной степени частоты морф на первом и втором зубах, а лишь на первом, что привело к существенно меньшему таксономическому результату. В позднем голоцене произошел лишь переход от одной внутривидовой морфологической стадии к другой, тогда как позднеледниковый скачок - это преобразования, соответствующие видовому рангу.

Сравнение скоростей морфотипических преобразований у копытного лемминга и у других видов грызунов на этих же отрезках времени заслуживает отдельного подробного обсуждения. Однако здесь можно ограничиться лишь краткими сведениями, так как в контексте нашей работы важнее сравнивать не величины скоростей у разных видов, а сопоставлять скорости и типы динамики на одних временных интервалах.

Важно подчеркнуть, что для узкочерепной полевки (*Microtus gregalis* (Pallas, 1779)) и экономки (*M.oeconomus* (Pallas, 1776)) изменения формы зубов оценивались по близкой методике (Фадеева, Смирнов, 2001; Головачев, Смирнов и др., 2001). При сравнении долей трех морфотипов узкочерепной полевки (более простого грегалоидного, промежуточного

грегалисно-микротидного и самого сложного микротидного) максимальные и средние скорости оказались существенно ниже, чем у копытных леммингов. Внутри позднего плейстоцена доля микротидного морфотипа нарастала со скоростью 0,015% за тысячу лет, в Южном Зауралье в первой половине голоцена зафиксированы скорости около 0,5% за тыс. лет, а в позднем голоцене 1,36% за 1 тысячу лет. У полевки-экономки изменение долей групп сложных, промежуточных и простых морфотипов в Пермском Приуралье происходила со скоростями 0,1- 0,3% за тыс. лет. Абсолютные величины скоростей до какой-то степени могут зависеть не только от биологических причин, но и от вариантов методик их оценки (в данном случае, например, от количества сравниваемых морф). Когда речь идет о разнице в несколько порядков, то ясно, что случай с копытными леммингами выходит за пределы стандартных скоростей морфотипических преобразований, характерных для грызунов позднего кайнозоя.

Заключение

Широко известный феномен обратной зависимости скорости и временного интервала рассмотрен на ряде примеров, которые показывают, что он проявляется в тех случаях, когда на очень коротких интервалах фиксируются относительно небольшие морфологические различия, сочетание которых и дает большие и очень большие значения скоростей. Для малых морфологических различий просто не удается показать их статистической значимости, а значит, такие различия приходится принимать равными нулю, и по этой причине на малых интервалах не удается зафиксировать малых, но не равных нулю скоростей. На длительных временных интервалах при малых и средних морфологических различиях, последние оказываются не настолько велики, чтобы при соотнесении с большими величинами отрезков времени получились большие или очень большие скорости. Таким образом, значительная часть

рассмотрения феномена неоднородности темпов переходит в плоскость объяснения того, почему именно на коротких отрезках наблюдается очень большая неоднородность скоростей. Первыми, и на наш взгляд главными, являются причины методического плана. При не слишком строгом отборе материала для анализа, значительная часть больших морфологических различий имеет географическую природу, а не временную. Работы такого плана должны опираться на популяционную идеологию и использовать специфические методы исследования динамических процессов в популяциях с учетом определенного масштаба. Это означает, что при поисках исторических трендов осреднение численных характеристик по выборкам из популяции необходимо учитывать как пространственную, так и временную неоднородность, возникающую за счет процессов актуального масштаба. При использовании методики парных сравнений (а не анализа временных рядов, который значительно больше соответствовал бы природе исследуемого процесса) могут наблюдаться очень заметные и статистически значимые морфологические различия между сравниваемыми парами выборок, которые, однако, часто не образуют устойчивого тренда, и потому должны быть отнесены либо к категории хронографических флуктуаций актуального масштаба, либо к просто случайным; и те, и другие непригодны для расчета скоростей направленного эволюционного процесса.

Выполнение этой работы стало возможным благодаря разработке оригинального программного обеспечения для ПК, выполненного Л.Н.Смирновым. Большое содействие на разных этапах сбора и обработки материалов оказали Т.П.Коурова, И.Б.Головачев, П.А.Косинцев, Е.А.Кузьмина, за что автор выражает им свою благодарность.

Гилева Э.А. Хромосомная изменчивость и эволюция. М.: Наука, 1990. 141 с. - Головачев И.Б., Смирнов Н.Г., Добышева Э.В., Пономарев Д.В. К истории современных подвидов узкочерепной полевки // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Вып.2.; Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург». 2001. С.49-57. - Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн.общ.биологии. 1979. Т.40, N 4. С.587-601. - Паавер К.Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1965. 497 с. - Симпсон Дж.Г. Темпы и формы эволюции. М.: Иностранная лит-ра, 1948. 360 с. - Смирнов Н.Г. Копытные лемминги: морфологическая, таксономическая и экологическая эволюция //Жизнь популяций в гетерогенной среде (Часть 1). Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. С.43-52. - Смирнов Н.Г. Зональное распределение млекопитающих в позднем валдае на Урале // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: ГЕОС, 2001. С.209-219. - Смирнов Н.Г., Головачев И.Б., Бачура О.П., Кузнецова И.А.,

Чепраков М.И. Сложные случаи определения зубов грызунов из отложений позднего плейстоцена и голоцена тундровых районов Северной Евразии // Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири. Челябинск: Изд-во «Рифей», 1997. С.60-90. - Смирнов Н.Г., Кузьмина Е.А., Коурова Т.П. Новые данные о грызунах Северного Урала в позднеледниковье // Биота Приуральской Субарктики в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 1999. С.68-77. - Фадеева Т.В, Смирнов Н.Г. Форма и размеры первого нижнего коренного зуба ископаемых и современных полевок-экономок Пермского Предуралья // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Вып.2.; Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2001. С.258-265. - Barnosky, A.D. Punctuated equilibrium and phyletic gradualism. Some facts from the Quaternary mammalian record. In: Current Mammalogy. 1987. Vol.1 (H.H.Genoways, ed.). Plenum Press, New York and London. P.109-147. - Haldane J.B.S. Suggestion as to quantitative measurement of rates of evolution // Evolution, 1949. Vol.3, N 1. P.51-56. - Morphological change in Quaternary mammals of North America / edited by R.A.Martin, A.D.Barnosky. Cambridge University Press, 1993. 450 pp.

ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКАЯ ТАЙГА: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ГЕНЕЗИС

Смирнова О.В.*, Ханина Л.Г.**, Бобровский М.В.**,
КалякинВ.Н.***, Турубанова С.А.**.
*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
117810, Москва, Профсоюзная ул., д.84/32
**Пущинский государственный университет
142292, Московская обл., г. Пущино, просп. Науки, 3
***Московский государственный университет,
119899, Москва, Воробьевы горы, географический факультет

"Естественность таежной зоны очевидна для каждого.
Во внетропических широтах северного полушария тайга
является самым распространенным типом растительности"
(А.И.Толмачев, 1954, стр.8).

На основании собственных исследований структуры и видового разнообразия наименее нарушенных сообществ (рефугиумов) темнохвойной тайги Восточной Европы и анализа палеоареалов видов деревьев-эдификаторов, а также переосмысления палеоботанических и флорогенетических данных предложена собственная модификация концепции автохтонного формирования таежной зоны из арктотретичных лесов вследствие их непрерывного развития в плейстоцене и голоцене. Показана определяющая роль антропогенных воздействий на структуру и видовое разнообразие современных темнохвойных таежных лесов.

Предлагаемая читателям статья представляет собой попытку пересмотреть представления о европейской тайге как естественном типе растительности, сформировавшемся в результате только природных процессов. В связи с ограниченным объемом статьи изложение носит конспективный характер.

Исследования истории природопользования на территории восточной Европы в голоцене (Восточноевропейские.., 1994; Смирнова и др., 2001а) показали, насколько велик вклад предшествующих и современных способов природопользования в создание современного облика тайги. В связи с этим, мы рассматриваем восстановление облика потенциальной растительности современной европейской тайги как необходимый этап в познании генезиса этого типа растительности. Как

справедливо отмечал В.Б.Сочава (1946), в решении проблем генезиса растительности, помимо палеоботанических и флорогенетических методов, значительную роль играют геоботанические исследования, особенно исследования рефугиумов растительности. Под рефугиумами в настоящей работе мы понимает наиболее хорошо сохранившиеся участки растительного покрова, в наиболее полной мере отражающие облик потенциальной (не испытывавшей природных или антропогенных катастроф) растительности данной природной зоны. Анализ структурного и таксономического разнообразия растительности рефугиумов позволяет вычленить природные особенности растительного покрова и, сопоставляя полученные результаты с палеоботаническими и флорогенетическими данными, составить представление о генезисе данного типа растительности.

Цель данной работы: пересмотреть существующие гипотезы и сформировать собственные представления о происхождении тайги. Для этого были поставлены следующие задачи: 1) исследовать видовое и структурное разнообразие рефугиумов растительности тайги Восточной Европы; 2) реконструировать историю формирования тайги Восточной Европы в голоцене на основе анализа палеоареалов видов деревьев-эдификаторов; 3) в свете полученных данных пересмотреть существующие гипотезы происхождения тайги.

Методологические подходы и методы исследования.

1. В качестве методологической основы анализа рефугиумов таежных лесов мы руководствовались разработанным ранее перечнем признаков ненарушенных лесов разных природных зон (Коротков, 1991; Смирнова и др., 1991; The mosaic-cycle..., 1991; Смирнова, 1998; Сукцессии..., 1999; Смирнова, Коротков, 2001): 1) максимальная представленность флоры территории; 2) абсолютная разновозрастность особей в популяциях деревьев-эдификаторов; 3) максимальная внутриценотическая гетерогенность (наличие разнообразных микроместообитаний – microsites), обусловленная мозаикой окон возобновления (gap mosaic), ветровально-почвенных комплексов (tree fall), зоогенных и микогенных нарушений и определяющая возможность обитания в пределах сообщества экологически различных групп видов; 4) дифференциация возобновления древесных видов по

микроместообитаниям; 5) отсутствие следов антропогенных воздействий (рубки, распашки, пожары) в растительности и почве.

2. Методологической основой для реконструкции истории формирования тайги Восточной Европы в голоцене стали представления о средопреобразующей роли видов деревьев-эдификаторов (ключевых видов) и наличии компаний подчиненных видов растений разных эколого-ценотических групп, связанных с темнохвойными или широколиственными видами–эдификаторами (Смирнова и др., 2001а).

Методы сбора геоботанических данных включали предварительный анализ космических карт с целью выбора самых крупных из наименее нарушенных лесных массивов в таежной зоне, геоботанические описания на площадках размером 10x10 $м^2$ с точной привязкой на местности с помощью GPS. На площадках отмечалось обилие видов в каждом из трех ярусов растительности по методике Браун-Бланке (Оценка..., 2000). Материал включает 240 описаний на территории республики Коми и 156 описаний на территории республики Карелия.

Методы обработки геоботанических данных. Анализировались геоботанические описания темнохвойных старовозрастных лесов с доминированием ели и/или пихты в древостое. Данные видовых обилий были ординированы для нахождения основных осей варьирования растительности с использованием метода DCA (Hill, 1979). По шкалам Элленберга (Ellenberg, 1974) были рассчитаны балловые значения освещенности (L), увлажнения (H), кислотности (R) и обеспеченности почвы азотом (N) для каждой геоботанической площадки. Эти значения использовались для интерпретации осей ординации по методу Перссона (Persson, 1981). Для анализа структуры травяного яруса были использованы эколого-ценотические группы видов (Ниценко, 1969 с модификациями, предложенными авторами статьи): неморальная Nm, бореальная мелкотравно-кустарничковая Br, бореальная высокотравная TH, нитрофильная Nt, боровая Pn, водно-болотная Wt, лугово-опушечная Md. Анализ описаний проводился с использованием программ в СУБД DataEase (автор Е.М.Глухова), пакета PcOrd (McCune, Mefford, 1999). По положению в рельефе и доминированию видов той или иной группы в составе напочвенного покрова все описания в каждом исследуемом регионе были разделены на пять групп по типам сообществ: А. в речных

долинах – 1. высокотравные темнохвойные леса (R - River); Б. на водоразделах: 2. высокотравные темнохвойные леса (TH - Tall Herbs), 3. темнохвойные леса с доминированием бореальных и неморальных трав (NB - Nemoral-Boreal), 4. темнохвойные леса с доминированием бореальных кустарничков в напочвенном покрове (DS - Dwarf Shrubs), 5. зеленомошные темнохвойные леса (GM - Green Mosses).

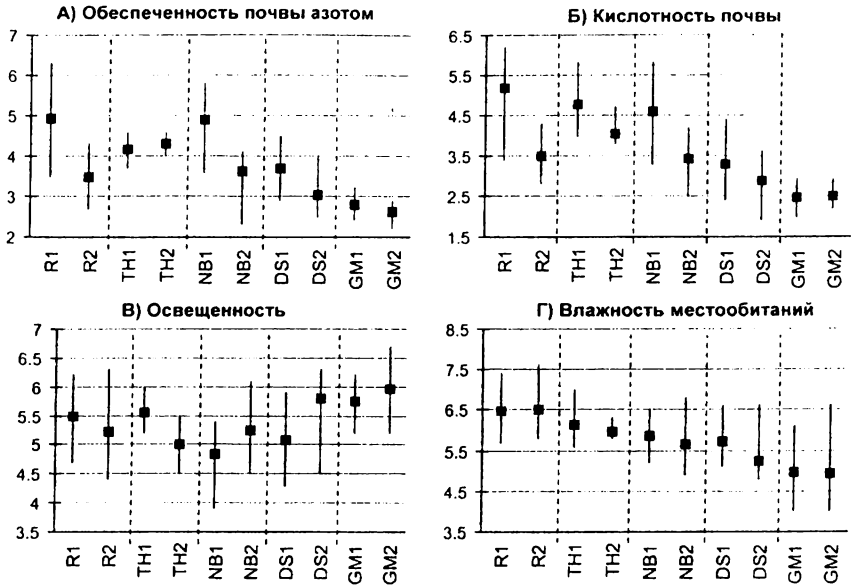
Методы построения палеоареалов включали: 1) создание базы данных (БД), которая содержит сведения о 593-х споропыльцевых диаграммах и макроостатках растений на разных временных срезах голоцена (по литературным источникам) и 2) построение электронных карт ареалов (по литературным источникам) с помощью ГИС-технологий (Турубанова, 1999). Собран и проанализирован материал по палеоареалам следующих родовых комплексов деревьев-эдификаторов: дуб (*Quercus* sp.), бук (*Fagus* sp.), ясень (*Fraxinus* sp.), клен (*Acer* sp.), липа (*Tillia* sp.), вяз (*Ulmus* sp.), лещина (*Corylus* sp.), ель (*Picea* sp.), пихта (*Abies* sp.), сосна сибирская (*Pinus sibirica*). Материал анализировался на четырех временных срезах: 1) конец плейстоцена и древний голоцен (поздний и финальный палеолит), 2) ранний голоцен (мезолит), 3) средний голоцен (неолит и бронза) и 4) поздний голоцен (эпоха железа).

Результаты

1. Анализ темнохвойных лесов Коми и Карелии и выявление признаков ненарушенных таежных лесов.

Результаты ординации подтвердили правомерность выделения пяти групп описаний и позволили уточнить принадлежность конкретных описаний к той или иной группе. В качестве примера на Рис.1 показана ординация темнохвойных лесов Коми в абстрактных осях 1 и 2. Анализ показал высокую корреляцию распределения площадок в абстрактных осях с богатством почвы азотом (N), кислотностью (Rc) и освещенностью (L).

Пять выделенных групп сообществ темнохвойных лесов были проанализированы на предмет наличия признаков ненарушенных лесов, максимальная выраженность этих признаков зафиксирована в 2 группах: в водораздельных и долинных высокотравных ельниках и пихто-ельниках. Сообщества групп TH и R - высокотравные темнохвойные леса на водоразделах и в поймах рек соответственно - отличаются наиболее



Диапазоны и средние экологические значения, вычисленные по шкалам Элленберга для различных типов леса. Ось Y - . Ось X - типы леса. Обозначения типов леса см. в тексте; индексы: 1 - Коми, 2 - Карелия.

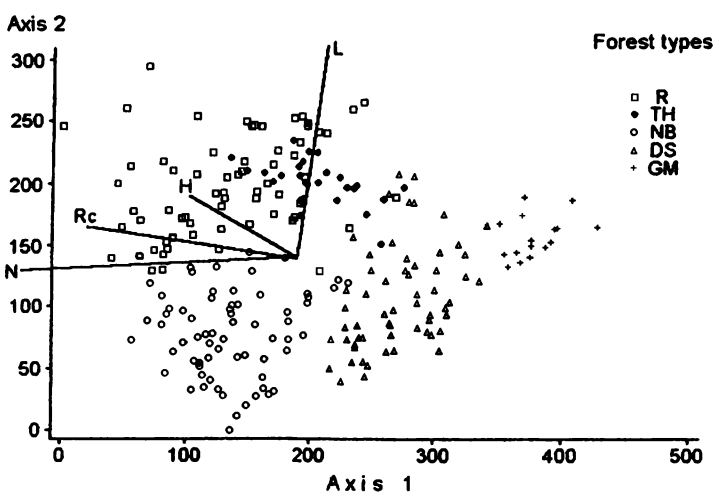


Рис. 1. Ординация темнохвойных лесов Коми.

сложной структурой древесного и травяного ярусов, абсолютной разновозрастностью популяций деревьев, максимальным видовым и эколого-ценотическим (Рис. 1) разнообразием. В сообществах этих групп деревья имеют максимальные размеры, их отмирание сопровождается педотурбациями; хорошо развита мозаика окон возобновления, определяющая мозаичность светового режима в напочвенном покрове; присутствуют крупный валеж на разных стадиях разложения. Высокие мезофильные травы определяют облик полидоминантного травянистого яруса, в котором можно выделить несколько подъярусов со многими доминантами. В растительности и почвах отсутствуют следы пожаров, изредка встречаются следы выборочных рубок. В сообществах R-группы преобладают аллювиальные почвы с модер-мулль горизонтом толщиной 35-50 см. В сообществах TH- группы преобладают почвы с гомогенным профилем, с хорошо развитым модер-мулль-гумусовым горизонтом, достигающим 60 см.

Сообщества группы NB - темнохвойные леса с доминированием бореальных и неморальных трав в напочвенном покрове - имеют более простую структуру древесного яруса и меньшее видовое и эколого-ценотическое разнообразие (Рис. 2). Насаждения NB-группы более темные по сравнению с насаждениями TH и R групп вследствие более высокой сомкнутости крон, меньшего размера или отсутствия окон в пологе леса. В сообществах этой группы отмечены только единичные крупные поваленные деревья. Облик олигодоминантного травяного яруса определяют травы среднего и мелкого размера с небольшими пятнами высокотравья, подъярусы слабо выражены. Часто встречаются следы выборочных рубок. В сообществах этой группы почва обычно имеет хорошо выраженный подзолистый горизонт (10-25 см) и скопления углей, что свидетельствует о проходивших ранее верховых пожарах. Мощность модер- или модер-мулль-гумусовых горизонтов достигает 30 см.

Сообщества групп DS и GM - темнохвойные леса с доминированием в напочвенном покрове кустарничков и зеленых мхов соответственно - характеризуются наиболее простой структурой древесного яруса и наименьшим (среди исследованных сообществ) видовым и эколого-ценотическим разнообразием (Рис. 2). Практически полностью отсутствует мозаика окон возобновления и нет скоплений хорошо развитого подроста

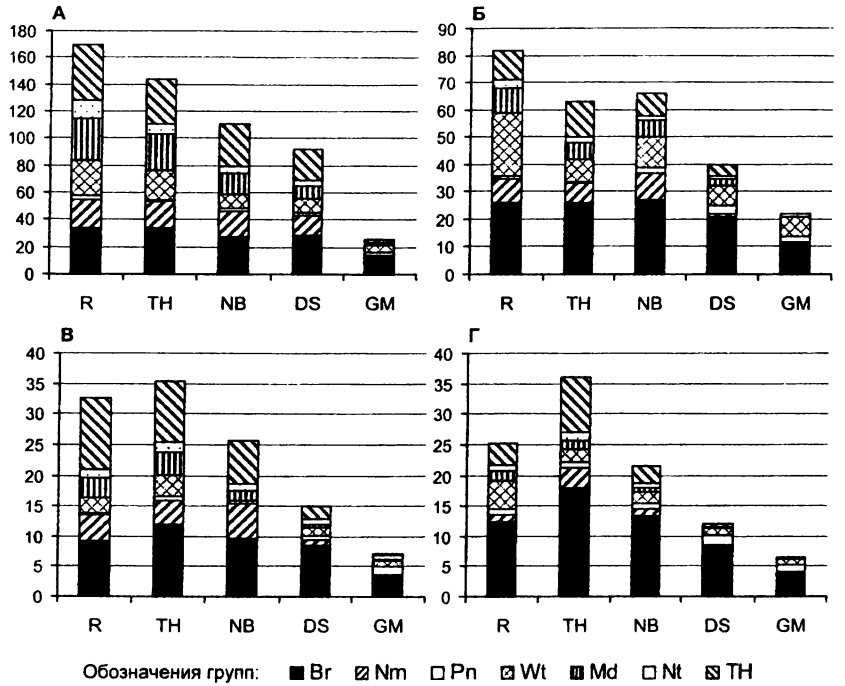


Рис. 2.

Эколого-ценотическая структура травяного яруса различных типов леса республик Коми (А, В), Карелия (Б, Г): А, Б - число видов в сообществе (видовое богатство), В, Г - среднее число видов на площадке 10 х 10 м (видовая насыщенность). Ось Y - число видов трав. Ось X - типы леса. Обозначения эколого-ценотических групп и типов леса см. в тексте.

и молодых деревьев. В связи с небольшими размерами взрослых деревьев, слабо развитой поверхностной корневой системой, а также поражением большинства деревьев грибными инфекциями, смерть деревьев не сопровождается педотурбациями. Как и в сообществах предыдущей группы травяной ярус олиго- или монодоминантный, наиболее хорошо представлены бореальные кустарнички (черника, брусника), в меньшей степени - бореальное мелкотравье; большую роль в напочвенном покрове играют зеленые мхи. В сообществах этих групп обычны следы выборочных рубок и следы пожаров в виде пожарных подпалин на старых одиночных соснах. Господствуют подзолистые почвы с мор-гумусовым горизонтом и слоями углей, что свидетельствует о неоднократных верховых и низовых пожарах. Сообщества этих групп в наибольшей степени соответствуют описанию «естественной» тайги, которое дает А.И.Толмачев: «Типичной темнохвойной тайге свойственен не только ограниченный набор деревьев-лесообразователей, но и общая бедность состава флоры. С ограниченностью видового состава гармонирует и скудость растительного покрова, ...растения, живущие под пологом темнохвойного леса, образуют в своей совокупности лишь ничтожную массу...»(1954, стр.11).

Предшествующие исследования показали (Сукцессионные процессы..., 1999; Смирнова, Коротков, 2001), что облик таких темнохвойных лесов – результат катастрофических антропогенных воздействий, в первую очередь, пожаров, затем рубок и распашек.

Совсем другой облик имеют высокотравные таежные леса (сообщества групп TH и R). Анализ показал, что высокая видовая насыщенность и сложная эколого-ценотическую структура (Рис. 2) этих сообществ определяется их гетерогенностью (Табл.), которая создается в результате устойчивого оборота многих поколений деревьев-эдификаторов (Смирнова, Бобровский, 2001).

Полученные данные и проведенные ранее исследования рефугиумов таежных лесов (Smirnova et al., 1995; Сукцессионные процессы..., 1999; Смирнова, Коротков, 2001) позволяют заключить, что без катастрофических антропогенных воздействий высокотравные темнохвойные леса господствовали бы на большей части таежной зоны Восточной Европы.

Таблица

Основные элементы структуры высокотравных водораздельных и долинных темнохвойных лесов Коми и Карелии

Типы микросайтов	Эколого-ценотические группы	Индикаторные виды
А: Окно в пологе леса:		
1. лежащий ствол крупного дерева:		
слабогумифициро-ванный	бореальные кустарнички; зеленые мхи	*кустарнички - Vaccinium vitis idea, V. myrtillus, мхи – Pleurozium shreberi, Hylocomium splendens*
гумифицированный	бореальное мелкотравье	*Gymnocarpium dryopteris, Trientalis europaea,. Maianthemum bifolium*
2. Холмик из почвы (бугор), возникший в результате вывала		
стадия обнажен-ного субстрата	бореальные деревья и кустарники R стратегии; нитрофильное высокотравье R стратегии	*всходы деревьев - Betula, Populus, Salix, и кустарников - Sambucus racemosa; травы – Chamaenerion angustifolium Rubus idaeus*
3. Яма в почве, возникшая в результате вывала:		
обводненная	прибрежно-водные	*Caltha palustris, Comarum palustre, Equisetum palustre.*
переувлажненная с глеевым горизонтом	Виды верховых болот (сфагновые мхи и сосудистые растения)	*мхи - Sphagnum sp., кустарнички - Vaccinium uliginosum, травы - Carex globularis, Rubus chamaemorus.*
4. Ровное пространство		
переувлажненное без глеевого горизонтам	нитрофильное высокотравье	*Athyrium filix-femina, Filipendula ulmaria, Cirsium heterophyllum.*
дренированное	мезофильное высокотравье (опушечное)	*Diplazium sibiricum, Dryopteris assimilis, Crepis sibirica, Senecio nemorensis, Delphinium elatum.*
Б полог леса из		
темнохвойных видов	бореальное крупнотравье	*Calamagrostis arundinacea, Lerchenfeldia flexuosa, Melampyrum pratense*
мелколиственных видов	лугово-опушечные виды	*Crepis paludosa, Geranium sylvaticum, Solidago virgaurea*
широколиственных видов	неморальные виды	*Dryopteris cartusiana, Milium effusum, Melica nutans*
светлохвойных видов	боровые виды	*Diphaziastrum complanatum, Calluna vulgaris, Antennaria dioca*

2. Изменение растительного покрова в голоцене и формирование современной таежной зоны

Конец плейстоцена и древний голоцен (поздний и финальный палеолит)

Особенность растительного покрова Восточной Европы в это время – сочетание господствующих по территории лугово-степных (пастбищных) экосистем, формирование которых обусловлено мощной средопреобразующей деятельностью видов мамонтового комплекса (Пидопличко, 1954; Верещагин, Барышников, 1980; Martin, 1984; Пучков, 1989) с фрагментами лесных (детритных) экосистем, в которых постоянно присутствуют широколиственные и темнохвойные виды деревьев. Анализ точечных ареалов видов деревьев-эдификаторов показывает отсутствие членения живого покрова на зоны, аналогичные современным (Смирнова и др., 2001б).

Ранний голоцен (мезолит). Деградация мамонтового комплекса, завершившаяся в раннем голоцене (Пучков, 1989), обусловила трансформацию пастбищных экосистем в детритные. Деревьями-пионерами залесения территорий покинутых пастбищ были виды с легколетучими семенами и быстрым оборотом поколений (*Betula*, *Salix*, *Populus*, *Pinus sylvestris*). За ними следовали широколиственные (*Quercus*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Acer*, *Tillia*, *Ulmus*, *Corylus*) и темнохвойные (*Picea*, *Abies*, *Pinus sibirica*) виды, характеризующиеся малыми скоростями распространения (Удра, 1988; Коротков, 1992). Присутствие этих видов в древнем голоцене на большей части территории Восточной Европы подтверждается данными о наличии их пыльцы практически во всех спектрах древнего и раннего голоцена (Смирнова и др., 2001а, б). Вероятно, они постоянно присутствовали в непосредственной близости к пастбищным экосистемам в сравнительно небольших по площади рефугиумах. Полученные результаты свидетельствуют против представлений некоторых исследователей (см. Нейштадт, 1957; Кинд, 1976) о широкомасштабных инвазиях видов деревьев-эдификаторов, поскольку они не соответствуют биологическим возможностям этих видов.

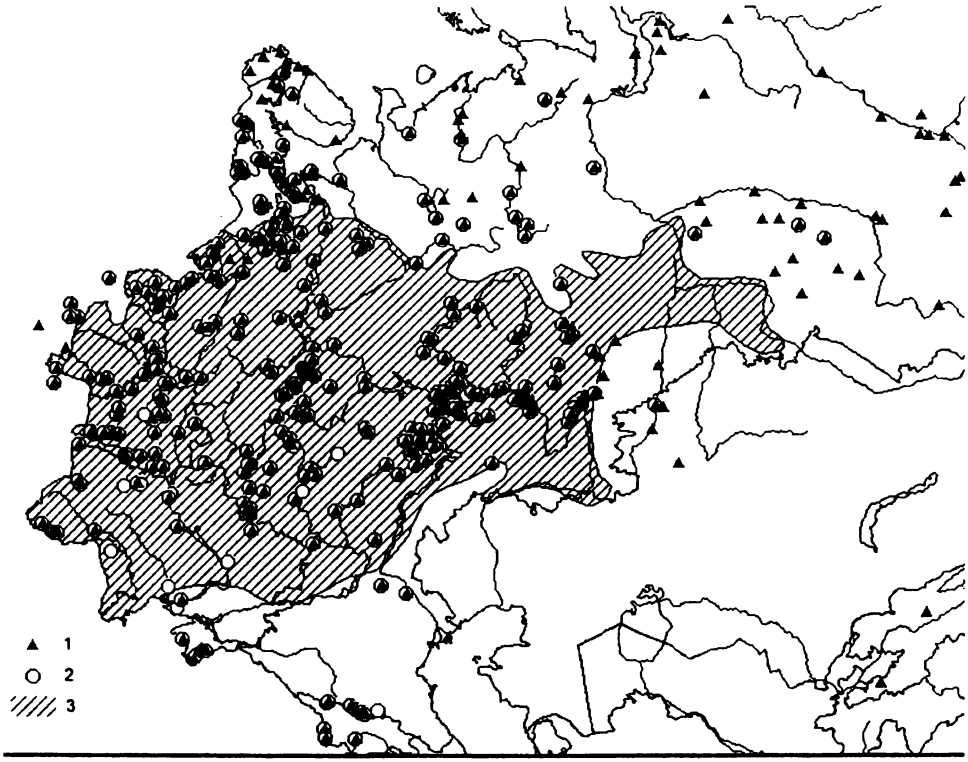
Таким образом, в раннем голоцене, за счет перераспределения доли лесных и травянистых сообществ в растительном покрове, на территории Восточной Европы формируется лесной пояс, дендрофлора которого

состоит из мелколиственных, широколиственных, светло- и темнохвойных видов. Это первый этап формирования современной зональности Восточной Европы.

Средний голоцен (неолит и бронза). В это время в растительном покрове максимальной представленности по числу видов достигают как темнохвойные, так и широколиственные виды деревьев и кустарников (Нейштадт, 1957; Серебрянный, 1973; Хотинский, 1977). Эти виды найдены в наибольшем числе местонахождений, их ареалы имеют максимальные (по сравнению с предшествующими и последующим периодами голоцена) размеры и почти полностью совпадают (Смирнова и др., 2001а,б). В среднем голоцене на территории Восточной Европы окончательно формируется лесной пояс с темнохвойными и широколиственными видами деревьев-эдификаторов.

Одновременно в среднем голоцене оформляется производящее хозяйство (Краснов, 1971; Мерперт, 1974). К концу среднего голоцена одним из его результатов стало формирование степной зоны на юге Восточной Европы (Восточноевропейские..., 1994). Это событие можно считать очередным этапом формирования современной зональности (Смирнова и др., 2001а, б).

Поздний голоцен (эпоха железа). Сравнение ареалов древесных видов, построенных по палеоботаническим данным, датируемым поздним голоценом, показывает, что широколиственные и темнохвойные виды, как и в среднем голоцене (Смирнова и др., 2001б), практически всюду встречаются вместе (Рис. 3). Однако оценка количественного участия видов деревьев в споро-пыльцевых спектрах показывает сокращение доли темнохвойных видов на юге и увеличение на севере, по сравнению со средним голоценом (Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977). Эти изменения свидетельствует о начале процесса трансформации ареалов темнохвойных и широколиственных видов. Он завершился оформлением зон тайги и широколиственных лесов. Значительные перемещения на север южной границы ели и пихты по сравнению со средним голоценом, видимо, обусловлены антропогенной аридизацией юга Восточной Европы и расширением сформировавшейся в среднем голоцене степной зоны. Отступление на юг северных границ ареалов широколиственных видов (ильма, липы, дуба и др.) было результатом развития подсечно-огневого



1 - находки пыльцы темнохвойных видов деревьев
2 - находки пыльцы широколиственных видов деревьев
3 - современный ареал липы мелколистной

земледелия (Краснов, 1971) и домашнего оленеводства, сопряженных с массовым выжиганием лесов на севере Восточной Европы (Смирнова и др., 2001а). Результат этих процессов - формирование на огромных территориях пирогенных темно- и светлохвойных лесов, рассматриваемых как природная таежная зона.

Таким образом, антропогенно обусловленное расчленение лесного пояса Восточной Европы на зоны тайги и широколиственных лесов, можно рассматривать как завершающий этап формирования современной зональности.

Сопоставление особенностей развития дендрофлоры Восточной Европы с конца плейстоцена до позднего голоцена и видового состава и эколого-ценотической структуры растительных сообществ современных таежных рефугиумов позволяет следующим образом реконструировать состав и структуру растительности, существовавшей на территории современной тайги в конце плейстоцена. Плейстоценовые таежные сообщества имели облик сходный с таежными сообществами современных рефугиумов. Это были высокотравные пихто-ельники с кедром, в древесном ярусе которых были представлены широколиственные и мелколиственные виды деревьев. В травяном покрове таких лесов на паритетных началах доминировали неморальные, бореальные, нитрофильные и высокотравные виды трав.

Дискуссия по поводу происхождения современной таежной зоны включает следующие основные вопросы: 1) тайга есть или автохтонное или аллохтонное образование по отношению к той территории Евразии и Северной Америки, которую она сейчас занимает; 2) какой тип растительности следует признать исходным для тайги современного облика (Толмачев, 1954; Попов, 1957; Юрцев, 1962; Прилепский, 1993). На наш взгляд, решение этих вопросов в значительной степени определяется теми характерными чертами современной тайги, которые тот или иной автор рассматривает как результат генезиса древнего типа растительности. По представлению большинства авторов (Баранов, 1954; Толмачев, 1954; Юрцев, 1972; Гричук, 1989) на территории современной тайги Евразии и Северной Америки в плиоцене господствовали арктотретичные леса с богатейшей дендрофлорой (более 30 родовых комплексов на территории Русской равнины). Если рассматривать, вслед за А.И.Толмачевым (1954),

современные пирогенные темнохвойные леса как эталон природной тайги, то вывести их из арктотретичных лесов достаточно сложно. В результате возникли гипотезы об аллохтонном происхождении современной тайги, при этом в качестве исходной рассматривалась растительность территории вокруг северного полюса (приполярная гипотеза, по М.Г.Попову, 1957), древняя суши в области Берингового моря (Берингия, по Б.К.Штегману, 1931), горы умеренного пояса (по А.И.Толмачеву , 1954).

В гипотезах приполярного и берингийского происхождения тайги она рассматривалась как молодое образование, а процессы развития таежного ландшафта трактовались как перемещение сложившихся комплексов с севера на юг. В гипотезе горного происхождения тайги А.И.Толмачева она рассматривалась как древнее образование, существовавшее, по крайней мере, одновременно с арктотретичной растительностью или сформировавшееся ранее ее. Детальный анализ ареалов бореальных видов травяно-кустарничкового яруса, проведенный А.И.Толмачевым (1954), убедительно продемонстрировал их значительную древность.

В том случае, если в качестве эталонных (наименее нарушенных таежных лесов) рассматривались хвойно-широколиственные леса Дальнего Востока (Сочава, 1946; Васильев, 1958) и Кавказа (Лесков, 1943), сформировалась гипотеза об автохтонном происхождении современной таежной зоны из арктотретичных лесов в результате постепенного изменения климата с конца плиоцена до конца плейстоцена. Эти же представления возникают при анализе материалов В.П.Гричука (1989), П.И.Дорофеева (1963) и многих других авторов. По их данным изменения арктотретичной флоры на Русской равнине в течение плейстоцена происходили весьма постепенно, и в течение всего плейстоцена флора имела «смешанный» неморально-бореальный характер. Эти данные входит в явное противоречие с представлениями о наличие сплошных покровных оледенений на территории Восточной Европы.

Несоответствие концепции сплошных покровных оледенений, во время которых лесной покров уничтожался на огромных территориях, восстановительным способностям видов растений (Удра, 1988) и наличие эндемичных и реликтовых видов на территориях, подвергавшихся покровному оледенению, привело некоторых исследователей к

формированию альтернативной, антигляциалистической концепции (Пидопличко, 1954; Линдберг, 1955; Чувардинский, 1998 и др.). Использование упомянутыми авторами представлений о спонтанном развитии Земли и связанными с этим явлением периодическими трансгрессиями и регрессиями океанов, вулканической деятельностью и изменениями площадей континентов и океанов позволило сформулировать следующую последовательность событий, приводящих к изменениям природной обстановки в плейстоцене. Регрессия океана - увеличение удельной доли площади материков в общей поверхности Земли - континентализация климата - увеличение площади и массы горного оледенения, а также сезонных ледовых покровов на водоемах. Трансгрессия океанов - сокращение площадей континентов и формирование эпиконтинентальных морей и океанического климата – уменьшение площади и массы горных оледенений и сезонных ледовых покровов на водоемах. Концепция чередования морских трансгрессий и регрессий приводит к формированию представлений о мозаично-пульсирующем состоянии лесного покрова в течение плейстоцена. Принципиальные отличия этой концепции от концепции покровных оледенений состоят в следующем. Во время трансгрессий, как и во время покровных оледенений, растительный покров уничтожался на значительных площадях; и в прадолинах и на прилегающих территориях создавался арктический или близкий к нему режим. Однако на участках суши, не повергавшихся затоплению и удаленных от непосредственного влияния холодных вод, сохранялся «смешанный» неморально-бореальный растительный покров. Во время регрессий такой покров восстанавливался из рефугиумов, расположенных значительно ближе друг к другу, чем при огромных сплошных оледенениях. Полнота восстановления растительности определялась расстоянием от ближайших рефугиумов и особенностями макроклимата континента и мезоклимата конкретной территории.

Концепция морских трансгрессий - регрессий имеет следующие преимущества перед концепцией покровных оледенений: 1) она объясняет наличие эндемичных и реликтовых видов на территориях, «подвергавшихся покровному оледенению» и «смешанный» характер флоры; 2) она дает возможности моделирования пространственной

структуры территории и выделение потенциальных (еще не обнаруженных) рефугиумов растительного покрова. Кроме того, эта концепция, несомненно, свидетельствует в пользу представлений об автохтонном происхождении таежной растительности, которая в наиболее хорошо сохранившемся состоянии (в рефугиумах) и в настоящее время имеет «смешанный» неморально-бореальный характер.

Заключение. Исследование рефугиумов таежной растительности на территории Восточной Европы и анализ палеоареалов видов деревьев-эдификаторов подтверждает гипотезу В.Б.Сочава об автохтонном происхождении этого типа растительности. Кроме того, эти исследования выявляют постепенность трансформации арктотретичных лесов и сохранение до настоящего времени их «смешанного» неморально-бореального характера в напочвенном покрове описанных рефугиумов. В то же время проведенные исследования позволяют понять, что причины гипотез об аллохтонном происхождении тайги, развивавшиеся А.И.Толмачевым и его последователями, коренятся, главным образом, в представлениях об «естественности» этого, кардинальным образом преобразованного человеком, типа растительности.

Работа выполнена при поддержке фонда РФФИ (01-04-49098)

Баранов В.И. Этапы развития флоры и растительности СССР в третичном периоде. Казань.: Изд-во КГУ. 1954. 362 с. - Васильев В.Н. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири//Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 3. М.-Л. Изд-во АН СССР.1958. С.361-457. - Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф. Ареалы копытных фауны СССР в антропогене //Млекопитающие Восточной Европы в антропогене. Изд-во ЗИН АН СССР. 1980. С. 3-17. - Восточноевропейские широколиственные леса М.: Наука. 1994. 363 с. - Гричук В.П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене М.: Наука.1989. 183 с. - Дорофеев П.И. Новые данные о плестоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области//Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 4. М.-Л. Изд-во АН СССР.1963. С.5-180. - Кинд Н.В. Палеоклиматы и природная среда голоцена//История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука. 1976. С. 5-14. - Коротков В.Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биологические науки.1991.№ 8. С. 7-20. - Коротков В.Н. Демутационные процессы в островных лесных массивах (на примере ГИЗЛ «Горки Ленинские» и «Каневского заповедника») Автореф. диссер. Канд биол. наук М.: МГПИ. 1992. 16 с. - Краснов Ю.А. Ранее земледелие и животноводство в лесной полосе Восточной Европы. М.: Наука. 1971. 168 с. - Линдберг Г.У. Четвертичный период в свете биогеографических данных. М.: Изд-во АНСССР. 1955. 335 с. - Мерперт Н.Я. Древнейшие скотоводы Волжско уральского междуречья. М.: Наука. 1974 154 с. - Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М. Изд-во АН СССР. 1957. 256 с. - Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова //Бот. журнал. 1969.Т.54. С.1002-1014. - Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках европейской России». М.: Научный мир. 2000. 185 с. - Пидопличко И.Г. О ледниковом периоде Вып.3. История четвертичной фауны европейской части СССР. Киев: Изд-во АН УССР.1954. 220 с. - Прилепский Н.Г. Проблема происхождения тайги. К истории вопроса //Бот. журнал1993.Т.78.№8.С.1-16. - Пучков П.В. Некомпенсированные вымирания в плейстоцене. Препринт АН УССР Ин-т зоологии. Киев 1989 Ч.1. 60 с., Ч.2.60 с. - Серебрянный Л.Р. Распространение древесных пород на северо-западе СССР в последниковое время//Палинология голоцена и маринология. М.:Наука. 1973. С.14-18. - Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В. и др. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий. Пущино: ОНТИ НЦБИ АН СССР. 1990. 92 с.1991; - Смирнова О.В. Популяционная

организация биоценотического покрова лесных ландшафтов // Успехи соврем. биологии. 1998, Т. 118. Вып. 2. С.148-165. - Смирнова О.В., Турубанова С.А.; Бобровский М.В., Коротков В.Н., Ханина Л.Г. Реконструкция истории лесного пояса Восточной Европы и проблема поддержания биологического разнообразия //Успехи современной биологии. 2001. Т. 121. № 2. С. 144-159. - Смирнова О.В., Калякин В.Н., Турубанова С.А., Бобровский М.В. Современная зональность Восточной Европы как результат преобразования позднеплейстоценового комплекса ключевых видов // Мамонт и его окружение: 200 лет его изучения. М.: Геос, 2001. С. 200-208. - Смирнова О.В., Коротков В.Н. Старовозрастные леса Пяозерского лесхоза северо-западной Карелии // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 1. С. 98-109.Сочава В.Б. Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса//Материалы по истории флоры и растительности СССР1946. М.-Л. : изд-во АНСССР. С.283-320. - Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. Санкт-Петербург, ВБО. 1999.549 с. - Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги М.-Л.: Изд-во. АН СССР. 1954. 155 с. - Турубанова С.А. Реконструкция ареалов широколиственных и темнохвойных видов на территории Восточной Европы в голоцене // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения. Материалы международной научно-практической конференции. Петрозаводск, 1999. С. 171-172. - Удра И.Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии Киев.: Наукова думка. 1988.196 с. - Хотинский Н А Голоцен Северной Евразии М.: Наука. 1977. 198 с. - Чувардинский В.Г. О ледниковой теории. Происхождение образований ледниковой формации. Аппатиты: Мурмангеолком. 1998. 302 с. - Юрцев Б.А. Вопросы происхождения темнохвойной тайги в свете новейших палеоботанических исследований//Бот. журнал.1972.Т57.№11.С.1455-1569. - Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Gottingen1974. 216 p. - Hill, M.O. 1979. DECORANA – a FORTRAN programm for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Cornell University, Ithaca, N.Y. 31p. - Martin P.S. Preshistoric Overkill The Global Model. Quaternary Extinction. Tucson. 1984. P.1-198. - McCune, B. & Mefford, M.J. 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Version 4.0. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon. - Persson, S. 1981. Ecological indicator values as an aid in the interpretation of ordination diagrams. Journal of Ecology. 69: 71-84. - The mosaic-cycle concept of ecosystems. H. Remmert –ed. Ecological Studies. Analysis and synthesis. 1991. Vol.85. 168 p.

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ УСТОЙЧИВОСТИ НЕНАРУШЕННЫХ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

Широков А.И.

Нижегородский госуниверситет

603600 Н.Новгород, пр-т Гагарина, 23, kbot@unn.ac.ru

Современные исследования в области популяционной организации сообществ показывают, что структура и внутриценотическая гетерогенность среды в лесных фитоценозах в значительной степени определяются популяционной жизнью эдификаторных видов (Восточноевропейские..., 1994; Смирнова, Бобровский, 2001). Ценотические популяции древесных видов, характеризующиеся устойчивым состоянием, в процессе непрерывной смены поколений формируют большое разнообразие микроместообитаний в сообществе и определяют возможность устойчивого существования эколого-ценотически разнокачественных видов и сообщества в целом. Данная статья является обобщением серии работ посвященных реставрации структурно-функциональной организации климаксового хвойно-широколиственного фитоценоза (Широков и др., 1997; Широков, 1998; Широков и др., 1999; Спирин, Широков, 2002).

Целью работы являлось выявление популяционных механизмов поддержания устойчивого состояния ненарушенных хвойно-широколиственных сообществ. В качестве основных задач выдвигались:

- поиск и выявление ненарушенного хвойно-широколиственного сообщества;
- анализ его структурно-функциональной организации с позиций популяционной экологии растений;

выявление основных внутриценотических динамических процессов определяющих устойчивое состояние сообщества.

Исследования базировались на идеологии такой современной экологической концепции как «Новая парадигма в лесной экологии» или «the mosaic-cycle concept of ecosystems» - в англоязычной литературе (Коротков, 1991; Восточноевропейские..., 1994). Основным объектом исследований являлся лесной массив Килемарского лесного заказника Нижегородской области. В процессе работы нами был проведен комплексный анализ ценофлоры пихтово-ельника липового и выявлен его демутационный комплекс по результатам анализа более 30 геоботанических описаний. Для детального изучения мозаичности и составления схемы парцеллярного сложения был закартирован участок площадью 1 га. В качестве единицы картирования была выбрана возрастная парцелла (Дылис, 1978). При проведении парцеллярного картирования были использованы рекомендации А.А.Чистяковой (Смирнова и др., 1990). При этом было сделано около 100 описаний парцелл, включающих как общую геоботаническую, так и эколого-демографическую характеристики. Для анализа влияния микрорельефа на формирование мозаичности травяного покрова и подроста был заложен геоботанический профиль длиной 275 м. Популяционно-демографические исследования ценопопуляций ключевых видов деревьев выполнялись в соответствии с рекомендациями, изложенными в фундаментальных монографиях по данной теме (Ценопопуляции..., 1988; Восточноевропейские..., 1994).

Демутационный комплекс хвойно-широколиственного сообщества

Многовековая, активная антропогенная деятельность привела к сильнейшей трансформации растительного покрова в пределах лесной зоны Восточной Европы (Восточноевропейские..., 1994). Одним из наиболее хорошо сохранившихся (в плане площадей и стуктурных

особенностей), в настоящее время, хвойно-широколиственных лесных комплексов являются южнотаежные темнохвойно-широколиственные леса. В качестве основного зонального типа которых выступают неморальнотравные пихтово-ельники липовые (Растительность..., 1980).

Рассматривая демутационный комплекс пихтово-ельников липовых, следует отметить, что в процессе их восстановления после вырубок наблюдается четкое пространственное разделение березняков и осинников. Это связано с их выраженной дифференциацией по отношению к увлажнению (осинники в отличии от березняков формируются на более дренированных участках). Высокая степень антропогенного воздействия (рекреация, выпас скота, выборочные рубки) на восстанавливающееся сообщество приводит к формированию фитоценозов с упрощенной структурной организацией (невыраженной мозаичностью, слабой дифференциацией на подъярусы) и монодоминантности древостоев. В целом в демутационном комплексе можно выделить сообщества следующих ассоциаций (названия приводятся по доминантному принципу):

1. Коренное сообщество

1.1. Tilieto-Abiegneto-Piceetum dryopteridoso-aegopodioso-oxalidosum;

2. Короткопроизводные сообщества

2.1. Populetum dryopteridoso-aegopodiosum

2.2. Betuletum aegopodiosum;

3. Длительнопроизводные сообщества

3.1. Piceetum dryopteridoso-oxalidosum;

3.2. Tilietum mercurioso-aegopodiosum;

3.3. Abiegnetum dryopteridoso-eguisetoso-oxalidosum.

Подробная характеристика данных сообществ приводится в работе, посвященной антропогенной трансформации пихтово-ельников липовых

(Широков и др., 1999). В целом, рассматриваемый демутационный комплекс и его краткая структурная характеристика приводится в таблице 1.

Гетерогенность пространственной структуры ненарушенных пихтово-ельников липовых как результат популяционной жизни ключевых видов деревьев

Рассматривая вертикальную структуру ненарушенных пихтово-ельников липовых, следует отметить ее сложный и комплексный характер. В.В.Алехин (1935) обоснованно выделяет до пяти ярусов в данных сообществах. В качестве примера он приводит следующую ассоциацию: *Picea abies* (L.) Karst. - *Tilia cordata* Mill- *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woynar ex Schinz et Thell.- *Galium odoratum* (L.) Scop. - *Oxalis acetosella* L.. Аналогичные данные приводит и С.С.Станков (1936), отмечая при этом чередование ярусов, образованных видами, имеющими различное эколого-географическое происхождение - ярус западно-европейских (дубравных) видов чередуется с ярусом северо-восточно-сибирских (таежных) видов.

Высокий уровень гетерогенности проявляется в мозаичном сложении. Так, парцеллярная структура пихтово-ельников липовых и пространственная структура ценопопуляций эдификаторов характеризуется сочетанием участков с преобладанием в древостое ели, пихты или липы. На основании этого выделено 10 основных вариантов парцелл, объединенных в 5 типов по преобладающей в древостое породе или отсутствия древесного полога (Широков и др., 1997; Широков, 1998):

1. Еловый тип парцеллы;
2. Пихтовый тип парцеллы;
3. Липовый тип парцеллы;
4. Мелколиственный тип парцеллы;
5. Парцеллы вывалов.

Таблица 1

Структурная характеристика сообществ демутационного комплекса пихтово-ельника липового (названия ассоциаций в тексте)

Признаки	Коренное	Короткопроизводные		Длительнопроизводные		
	1.1.	2.1.	2.2.	3.1	3.2.	3.3
Древостой						
Сомкнутость полога	0,6	0,7	0,9	0,8	0,6	0,7
Число слагающих видов	9	3	2	1	4	2
Формула	2П 3Лп 5 Е	10 Ос	10Б	10Е	8Лп 1П 1Б	8П 2Е
Доминанты	Пихта, липа, ель	Осина	Береза	Ель	Липа	Пихта
Подлесок						
Сомкнутость полога	0,3	0,4	0,3	Менее 0,1	Менее 0,1	Менее 0,1
Число слагающих видов	8	3	5	3	3	3
Доминанты	Бересклет, жимолость, рябина	Бересклет, жимолость, рябина	Бересклет, жимолость, клен	-	-	-
Травостой						
Общее проективное покрытие (%)	70	60	80	40	70	60
Число слагающих видов	32-43	17	15	12	21	19
Число подъярусов	3	2	1	2	3	3
Доминанты по подъярусам:						
1	Щитовники, аконит	Щитовники	-	Щитовники	Щитовники, аконит	Щитовники
2	Сныть, медуница, звездчатка	Сныть, ясменник	Сныть, медуница, звездчатка	-	Сныть, пролесник	Хвощ, осока пальчатая,
3	Кислица, цирцея фиалка Сель.	-	-	Кислица, майник	Кислица	Кислица

По результатам проведенного парцеллярного картирования пихтово-ельников липовых парцеллы елового типа занимают 27,1% от площади всего фитоценоза, пихтового - 6,5%, липового - 19,2%, мелколиственного - 7,4%, парцеллы вывалов - 39,8%. При этом средние площади парцелл елового типа - 167,6 кв.м, пихтового - 77,6 кв.м, липового - 135,2 кв.м, мелколиственного - 46,2 кв.м, вывалов на месте парцелл хвойного типа - 249,8 кв.м, вывалов на месте парцелл лиственного типа - 125,9 кв.м. Достоверность результатов подтверждается тестами Вилкоксона и Ван дер Вардена. Пространственная неоднородность распределения особей в ценопопуляциях деревьев была обнаружена и при проведении возрастного анализа. Процентное соотношение особей разных возрастных групп имеет неодинаковое значение при изменении площади учета. Оптимальная площадь выявления возрастного спектра составляет у ели и пихты - 2500 кв.м, в то время как у липы возрастной спектр достаточно хорошо проявляется при площади 400 кв. м. Меньшая площадь выявления возрастного спектра у липы связана, по-видимому, с большей (по сравнению с елью и пихтой) численностью особей в ценопопуляции, большей интенсивностью размножения (за счет вегетативной подвижности) и более активными ростовыми процессами.

Формирование такой гетерогенно-мозаичной системы хвойно-широколиственного сообщества связано с основными этапами онтогенеза деревьев и формированием возрастных популяционных локусов (возрастных парцелл). Образование возрастных локусов происходит в результате конкуренции особей за световой ресурс (главный лимитирующий фактор в нижних ярусах фитоценоза в условиях сомкнутого полога древостоя). При достижении деревьями стадии естественного старения (старое генеративное и сенильное возрастные состояния) происходит выпад их из яруса древостоя. По мере старения и

отмирания особей формируются прорывы в сомкнутом пологе древостоя, которые, в свою очередь, активно заселяются молодыми особями деревьев.

Видовая специфичность древостоя в возрастных парцеллах связана видимо с различными биоэкологическими свойствами ели, пихты и липы, прежде всего - популяционными механизмами захвата и удержания территории. Так, для липы характерен в данных сообществах переход к вегетативному размножению и формирование на начальных этапах онтогенеза кустарниковой формы, что позволяет накапливать значительное число особей под сомкнутым пологом древостоя, а затем переходить к древесной форме при образовании вывала и увеличении жизненных ресурсов. Пихта также способна к вегетативному размножению и накоплению числа особей вегетативным путем при неблагоприятной световой обстановке посредством формирования стланиковой формы. У ели основным механизмом захвата пространства является способность перехода к задержке роста на длительный период.

В процессе возобновления ели прослеживается четкая приуроченность молодых сеянцев к гниющей древесине пней и стволов поваленных деревьев. Данное явление связано с рядом причин. Во-первых, ель, являясь ярко выраженным микотрофом (особенно на первых этапах развития), очень чувствительна к температуре, влажности, химическому и механическому составам почвенного субстрата (Абражко, 1969; Карпов,1969). Микровозвышения, образованные гниющей древесиной, формируют отличные от окружающей обстановки оптимальные условия для существования подроста. Нормальному развитию сеянцев в таких условиях способствует и обильное присутствие потенциальных симбионтов-микоризообразователей (базидиальных грибов-сапротрофов), участвующих в процессе разложения древесины. Второй причиной может являться активное конкурентное воздействие на сеянцы ели сомкнутого покрова неморального широкотравья и плотного полога подлеска. На

гниющей древесине поваленных стволов и пней часто встречаются и сеянцы пихты. Однако, в основном, ее возобновление протекает на почве. Это связано с большей, по сравнению с елью, теневыносливостью и интенсивностью ростовых процессов на первых стадиях онтогенеза пихты, а, следовательно, и большей конкурентоспособностью.

Проведенный эколого-демографический анализ ценопопуляций древесных эдификаторов в модельном лесном массиве пихтово-ельника липового выявил полночленность их спектров возрастных состояний (Широков и др., 1997; Широков, 1998). Продолжительность онтогенетических состояний основных древесных пород в исследуемых сообществах приведены в табл.2.

Таблица 2.

Продолжительность онтогенетических состояний у особей основных древесных пород в пихтово-ельнике липовом

Древесные породы	Продолжительность возрастных состояний (годы)									
	P	J	im1	Im2	v1	v2	g1	g2	g3	S
Ель	До1	1	5-15	10-15	10-15	10-15	20-35	40-70	80-100	2-5
Пихта	До1	1	5-10	10	10-15	10-15	20-35	40-60	70-90	2-3
Липа	До1	1-5	3-15	5-15	10-15	10-15	15-20	30-40	30-60	2-3

В исследуемых сообществах выпад состарившихся особей деревьев с корневой системой наблюдается не всегда. Вывалы ели и пихты с корневой системой можно наблюдать преимущественно на заболоченных участках. Ель и пихта, отличаясь значительной высотой и узкокронностью (в отличие от широколиственных пород), падая в определенном направлении, задевают впереди стоящие особи. Такая система имеет вид ветвящихся коридоров. При этом формируются небольшие (по сравнению с широколиственными лесами) прорывы (окна) площадью 200-600 кв. м. Для развития молодых особей теневыносливых видов (ели, пихты и липы)

вполне достаточно "окон" такого размера. Наличие подобной пространственной организации, в популяциях древесных эдификаторов, наряду с разновозрастностью и полидоминантностью древостоя, свидетельствует о климаксовом характере фитоценоза (Коротков, 1991; Чистякова, 1991; Восточноевропейские..., 1994).

Эндоценотическая динамика хвойно-широколиственного сообщества

Исследуемые южнотаежные фитоценозы характеризуются циклическим типом эндоценотической динамики, типичной для климаксовых ценозов. Эколого-ценотическая разнокачественность и мозаичность распределения древесных эдификаторов определяет выраженную видовую мозаику подчиненных синузий и флористическую гетерогенность. В качестве движущего фактора эндоценотической динамики выступает спонтанное образование окон в пологе древостоя. В условиях олигодоминантного древостоя отмечаются локально-мозаичные смены различных представителей эдификаторов, которые обусловлены регулярным оборотом поколений деревьев и их различными биоэкологическими особенностями. Процесс смены эдификаторов (типов парцелл) протекает по следующей несколько утрированной схеме (рис.1):

1 стадия - парцелла с преобладанием в древостое генеративной ели и пихты, с доминированием в подросте липы вегетативного происхождения и сильно угнетенных особей хвойных пород;

2 стадия - образование вывала - липа, являясь более конкурентоспособной, быстро активизирует ростовые процессы;

3 стадия - парцелла с доминированием генеративной липы в древостое, с отсутствием в подросте липы и доминированием хвойных пород (хвойный подрост, при недостатке света, способен переходить в длительное состояние полупокоя, снижая ростовые процессы до минимума);

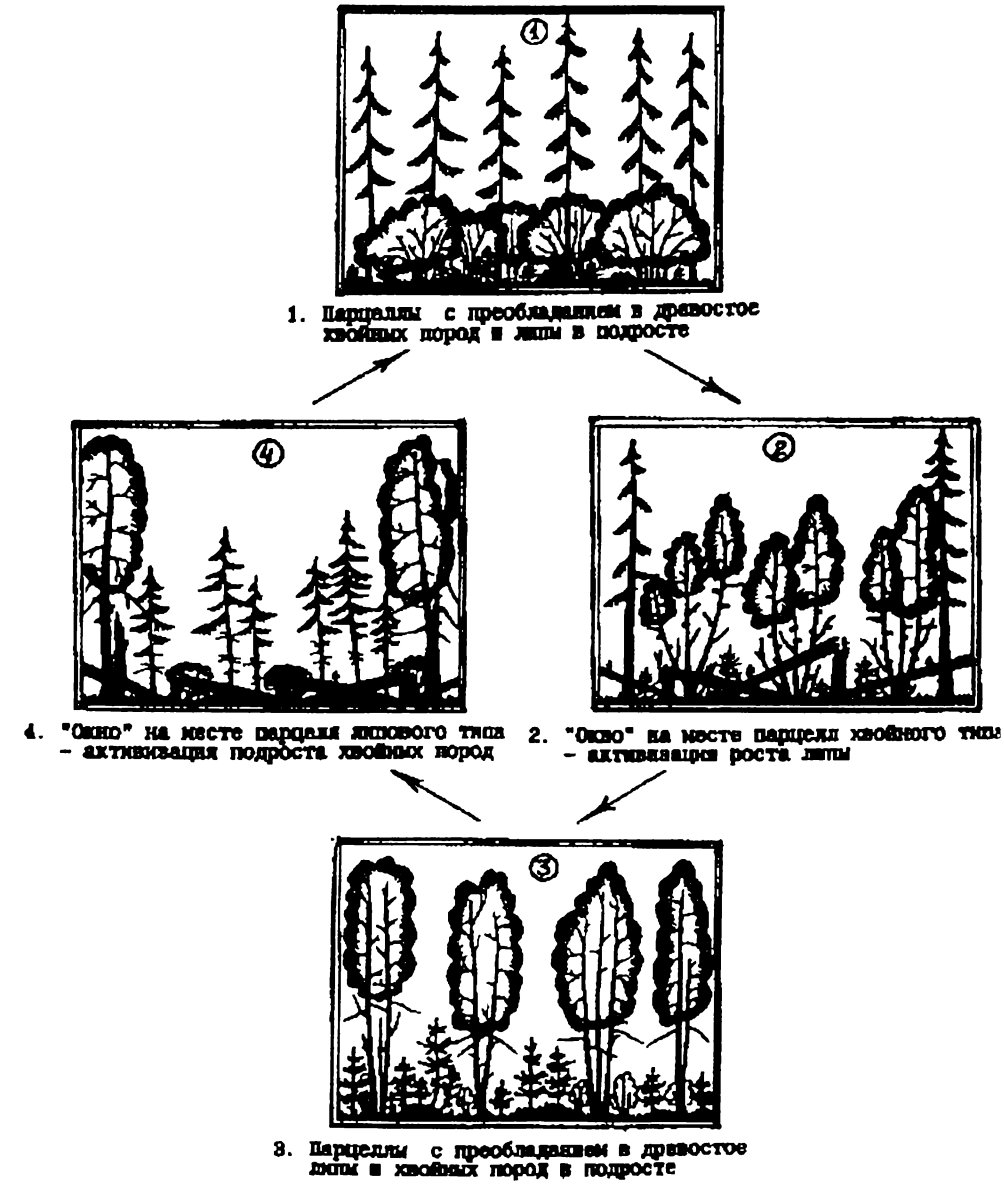


Рис. 1. Схема процесса смены эдификаторов.

4 стадия - образование вывала - активизация роста хвойного подроста в условиях отсутствия конкуренции с липой;

5 стадия - парцелла с преобладанием в древостое хвойных пород.

Описанные процессы происходят спонтанно. Границы пятен мозаики очень динамичны. Смены хвойных пород на лиственные наблюдаются лишь при наличии необходимого количества благонадежного подроста и благоприятных микроусловий для его развития.

Смена парцелл и образование вывалов вызывает сложные динамические процессы в травостое и подлеске. Неоднородность микрорельефа в исследованных сообществах, обусловленная регулярными педотурбационными процессами ветровально-почвенного комплекса, формирует большое разнообразие экологических ниш для совместного сосуществования эколого-ценотически разнокачественных видов в травостое (от гигромезофитов и эвтрофов до ксеромезофитов и олиготрофов). На рисунке 2 приводится схема микросукцессий в травяном покрове пихтово-ельников, связанные с ветровально-почвенным комплексом. При этом выделяются следующие стадии:

1 стадия – (свежеобразовавшийся вывал) в образовавшейся от вывала корневой системы западине скапливается вода, верхние плодородные слои почвы и растительность здесь отсутствуют; бугор (образованный прикомлевой частью и вывернутой корневой системой) осыпается, на нем присутствуют отдельные особи растений, произраставшие здесь до образования вывала;

2 стадия – (начало заселения растениями) дно западины изредка (в период дождей) подтопляется и зарастает мхами – *Marchantia polymorpha*, *Mnium* sp., *Climacium dendroides*; по краям западины появляются влаголюбивые виды – *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro, *Impatiens noli-tangere* L.;

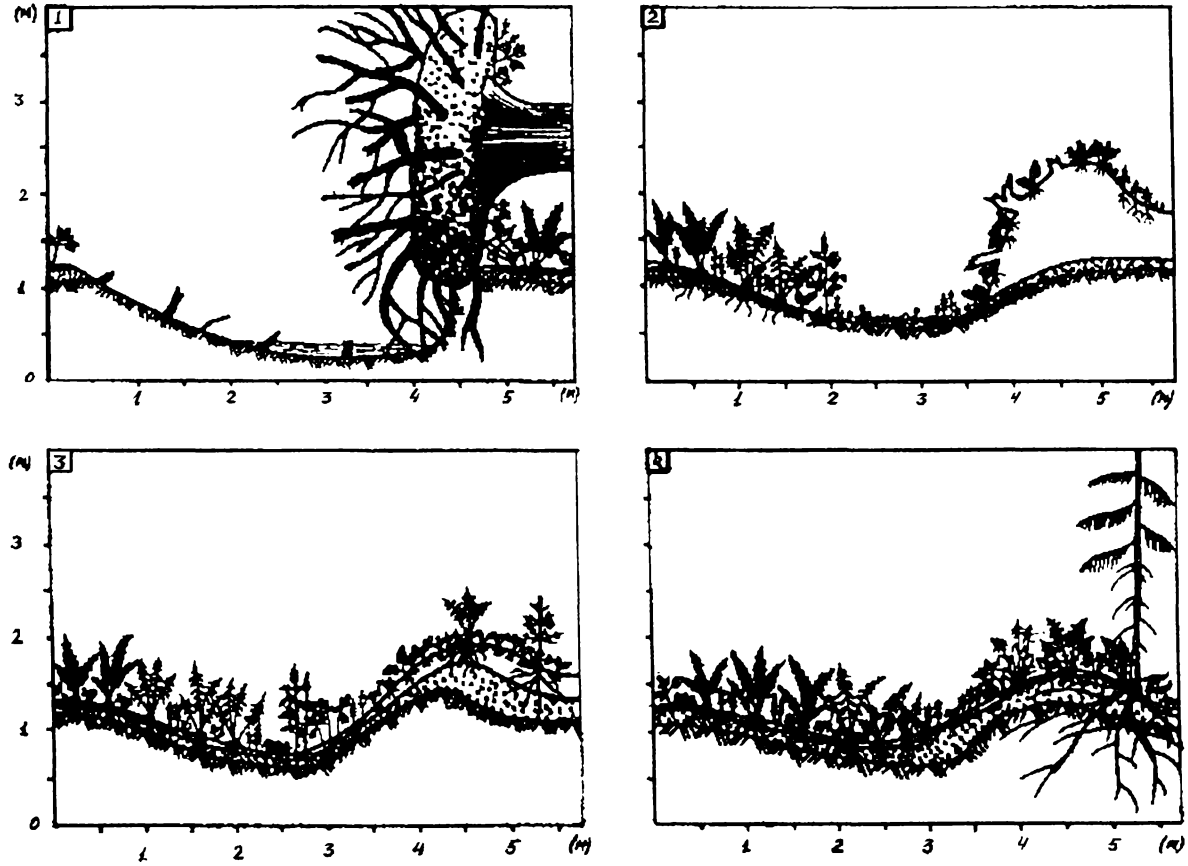


Рис. 2. Схема микросукцессий в травяном покрове пихтово-ельников.

бугор активно зарастает *Cardamine impatiens* L. иногда появляются всходы хвойных пород;

3 стадия – (наблюдается активная гумификация древесины и формирование плодородного почвенного слоя) моховой покров в западине сменяется влаголюбивыми сосудистыми растениями – *Filipendula ulmaria*, *Athyrium filix-femina*, *Equisetum sylvaticum* L., *Myosotis palustris* (L.)L., местами *Glechoma hederacea* L., *Chrysosplenium alternifolium* L.; бугор заселяется бореальным мелкотравьем – *Oxalis acetosella* L., *Viola selkirkii* Purch. ex Goldie , местами *Dryopteris cartusiana* (Vill.) H. P. Fuchs и *D. austriaca*, а так же проростками хвойных пород;

4 стадия – (стабилизация) как в западине, так и на бугре наблюдается смена видов появившихся на первых стадиях; происходит полная гумификация колоды и формирование мощного слоя гумусового горизонта; в западине преобладают крупные папоротники, на бугре мелкотравье вытесняется неморальным широкотравьем.

Заключение

Таким образом, ненарушенные хвойно-широколиственные леса обладают высокой степенью гетерогенности. В качестве основных популяционных механизмов, обусловливающих поддержание устойчивого состояния ненарушенного хвойно-широколиственного фитоценоза, выступают:

- спонтанное осуществление онтогенеза деревьев и образование окон в пологе древостоя в результате отмирания состарившихся особей;
- выраженная разновозрастность олигодоминантного древостоя (возрастная полночленность ценопопуляций деревьев) и регулярный оборот поколений;
- биоэкологическая специфичность древесных видов (способность перехода к вегетативному размножению; поливариантности развития – смена жизненных форм; темпы развития; разделение

экологических ниш в процессе возобновления – поселение сеянцев ели на валеже, а липы и пихты на почве и др.)

Данные механизмы определяют локальные внутриценотические смены парцелл, способствующие поддержанию гетерогенности климаксового фитоценоза и формированию большого разнообразия экологических ниш для растительных и животных организмов.

Абражко В.И. Конкуренция древостоев и интенсивность транспирации сеянцев дуба черешчатого и ели обыкновенной в биогеоценозах южной тайги // Экспереметальное изучение биогеоценозов тайги. Л.: Наука, 1969. С. 14-32. - Алёхин В.В. Объяснительная записка к геоботаническим картам (современной и восстановленной) бывшей Нижегородской губернии (в масштабе 1:500000). Л., 1935. 66с. - Восточноевропейские широколиственные леса / Р.В Попадюк, А.А. Чистякова, С.И. Чумаченко и др.; Под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 1994. 364с. - Дылис Н.В. Основы биогеоценологии. М.: МГУ, 1978. 172 с. - Карпов В.Г. Эксперементальный анализ механизмов конкуренции между елью и дубом черешчатым в биогеоценозах южной тайги // Экспереметальное изучение биогеоценозов тайги. Л.: Наука, 1969. С. 80-105. - Коротков В.Н. Новая парадигма в лесной экологии // Журн. Биологические науки. М., 1991. N 8 (332). С. 7-20. - Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В. и др. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пущино, 1990. 92 с. - Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 429 с. - Смирнова О.В., Бобровский М.В. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного и почвенного покрова // Журн. Экология, 2001, № 3. С. 177-181. - Спирин В.А., Широков А.И. Особенности динамики деструкции валежа в ненарушенных южнотаежных фитоценозах // Журн. Микология и фитопатология, 37 (1), 2002 (в печати). - Станков С.С. Очерки физической географии Горьковского края. Горький, 1936. 280с. - Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) /Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров и др. М.: Наука,1988. 184с. - Чистякова А.А. Мозаичные сукцессии широколиственных лесов европейской части СССР и их роль в самоподдержании сообществ // Биологические науки. М., 1991. N 8(332), С.30-45. - Широков А.И. Экологические особенности, внутриценотическая структура и динамика пихтово-ельников липовых в условиях южной тайги Низменного Заволжья. Автореф. дис.... канд. биол. наук. Н.Новгород: ННГУ, 1998. 19 с. - Широков А.И., Матвеев Н.М., Патова М.А., Шестакова А.А. К вопросу о пространственно-функциональной организации пихтово-еловых фитоценозов Килемарского лесного заказника Нижегородской области // Наземные и водные экосистемы. Н.Новгород: ННГУ, 1997. С.14-22. - Широков А.И., Шестакова А.А., Походяева М.Е. К антропогенной трансформации пихтово-ельников липовых Нижегородского Заволжья // Наземные и водные экосистемы. Н.Новгород: ННГУ, 1999. С.145-152.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РЕЗУЛЬТАТОВ БИОТЕСТИРОВАНИЯ И БИОИНДИКАЦИИ КАЧЕСТВА ВОДЫ

Амосов Д.В.
Институт экологии природных систем Академии наук
Республики Татарстан
420087, Казань, Даурская, 28, hydrobiologya@iens.kcn.ru

Большой интерес для гидробиологии и в целом для природопользования бассейна Куйбышевского водохранилища представляет вопрос комплексного изучения экологического состояния р.Волга и ее притоков с использованием показателей биотестирования, гидрохимии и гидробиологии вод с учетом специфики природных условий и характера антропогенных нагрузок. Недостаточная проработанность этого вопроса в отдельных регионах, в том числе в Поволжье, связана с отсутствием приемов экстраполирования результатов биотестирования с данными биоиндикации (Филенко, 1988; Чаус, 1993).

По данным Госкомстата России, в 1989 году Поволжье занимало первое место по загрязнению пресных вод. Наиболее значима эта проблема для водоемов и водотоков в пригороде г. Казани (Куйбышевское водохранилище, река Казанка, река Нокса), воды которых используются для питьевых целей. В Государственном докладе «Водные ресурсы и питьевая вода Республики Татарстан" в 1997 г. все вышеуказанные водоемы были выделены как наиболее загрязненные. Данные Государственного доклада «О состоянии окружающей среды Республики Татарстан в 2001 году», свидетельствуют, что из года в год в воде, поступающей из Куйбышевского водохранилища, происходит увеличение процента проб (от общего числа выполненных химических анализов), не соответствующих требованиям ГОСТа 28-74-82 "Вода питьевая".

I. Материалы и методы исследования. Впервые в Куйбышевском водохранилище, р. Волга, рр. Казанка и Нокса в течение 1991-2000 гг. проведена комплексная экологическая оценка качества вод с использованием двух методов биотестирования на стандартном тест-объекте *Daphnia magna* Straus (Crustacea, Cladocera) и биоиндикации качества воды по гидробиологическим и гидрохимическим показателям, осуществлен сравнительный анализ результатов.

Пробы воды отбирались из р. Нокса, р. Волга в черте г. Казани (в районе сброса сточных вод с очистных сооружений) (рис. 1), из р. Волга в районе Черемшанского залива (рис. 2). Культивирование тест-объектов, подготовка их к биотестированию, отбор проб воды, постановка опыта проводились согласно (Методическое руководство ...,1990; Строганов, 1971; Лесников, 1971). В опытах достоверность отклонения показателей от контроля оценивалась методами вариационной статистики (Плохинский, 1978). Учитывались следующие показатели: выживаемость, общая плодовитость, внешний вид, сроки выхода молоди из выводковой камеры, состояние гонад и эмбрионов в выводковой камере, поведение тест-объекта.

Анализировались результаты биотестирования 31 пробы воды на основании 107 хронических экспериментов, проведенных с февраля 1991 по декабрь 1992 гг.. Использовались данные по гидрохимии воды (табл. 1) и результаты биоиндикации по видам-индикаторам (табл. 2). Результаты биотестирования сопоставлялись с данными, полученными по методике Госкомгидромета (1988;1989 гг.) и были дополнены оценкой качества воды по методике В.Н Жукинского и др. (1981).

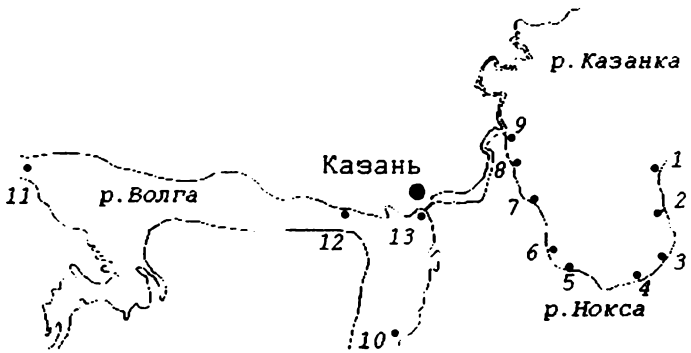
Данные по биоиндикации любезно предоставлены лабораторией экологического нормирования Казанского Госуниверситета.

II. Результаты и обсуждение.

1. Результаты характеристики анализов качества вод по гидрохимическим показателям.

По результатам гидрохимических анализов воды р. Нокса были определены как сильно загрязненные. Кратность превышения нормативов по ХПК, общим жирам в верховье составляла 1.3-7.4 раза. Вода в средней части реки содержала азот аммонийный в концентрациях выше допустимых в 13 раз. В устье реки воды были загрязнены примесями, азотом аммонийным, ХПК, фосфатами в концентрациях, превышающие ПДК для сети городской канализации г. Казани от 1.2 до 15.5 раз. Особенно сильное загрязнение выявлено в устье реки, при впадении ее в р.Казанка (табл.1).

Воды р. Волга в районе сброса с очистных сооружений г. Казани и воды в пригороде г.Казани были определены как грязные. Загрязнителями были: азот аммонийный, азот нитритов, фосфаты, ХПК, $БПК_5$, фенолы,



Масштаб 1:500000

Рис. 1 Расположение станций отбора проб на р. Волга (на примере Куйбышевского водохранилища

Масштаб 1: 750000

Рис. 2 Расположение станций отбора проб на р. Волга (на примере Черемшанского залива Куйбышевского водохранилища).

сероводород. Их количества в 3-12 раз превышали ПДК для водоемов рыбохозяйственного назначения. Концентрации микроэлементов-тяжелых металлов меди и цинка в воде р. Волга в пригороде г. Казани превышали ПДК в 2 и 7 раз, соответственно. Воды р. Волга в районе Черемшанского залива умеренно загрязнены никелем, цинком, медью. Их количества превышали ПДК для водоемов рыбохозяйственного назначения в 1.2, 6.2, 12 раз, соответственно.

2.Результаты биоиндикации качества вод

По гидробиологическим показателям выявлено, что вода р. Нокса в среднем течении относится к бета-мезосапробному классу и к альфа-мезосапробному - в низовье и в верховье. Воды по качеству, соответственно, относятся к загрязненным и грязным водам (IV-V класс).

Таблица 1

Средние результаты гидрохимических анализов поверхностных вод (1991-1992, 1997г.г)

Показатели:	ПДК*	р. Нокса, р. Волга	р. Нокса			
		ст.1-13**	ст. 1 – 3	ст. 4 – 5	ст. 6 - 7	Ст. 8 - 9
ХПК	30		103.5	65.0	117.2	126.7
БПК5	3	12				
Сульфаты	100		12.5	17.4	20.9	266.2
Хлориды	300		12.0	21.2	63.0	259.7
Фосфаты	0.2	800	0.1	0.2	0.2	0.7
Нитраты	10		5.1	7.7	3.6	6.8
СПАВ	0.1					
АПАВ	0.1		0.01	0.01	0.04	0.07
Азот аммонийный	0.39	3.12	0.37	0.67	1.16	1.12
Азот нитритов	0.02	0.16				
ОСП	-		304.333	365.5	345.5	1244.75
ОПП	-		136.667	230.5	165.5	1012
Жесткость(мг-кв.)	-		5.457	5.755	5.535	11.465
Соленость	-		0.285	0.79	1.18	13.1
Общие жиры	9		33.000	30.25	22	29.5
Железо	0.5	4	0.220	0.130	0.130	0.253
Медь	0.001	0.013				
Нефтепродукты	0.05	1.15				
Фенолы	0.001	0.005				

Примечание: * - ПДК для водоемов используемых для рыбохозяйственных целей.
** - среднегодовые максимальные концентрации в (Куйбышевском водохранилище) р. Волга, р. Казанка и р. Нокса (1996 г.).

Таблица 1(продолжение).
Средние результаты гидрохимических анализов поверхностных вод (1991-1992, 1997г.г)

Показатели:	ПДК*	р. Волга				
		ст. 10	ст. 11 – 13	ст. 14 – 15	ст. 16 – 20	ст. 21 – 22
ХПК	30	82.1	41.1			
БПК5	3	13.3	3.1			
Сульфаты	100	120.0	130.8			
Хлориды	300	59.5	39.8			
Фосфаты	0.2	0.6	0.1			
Нитраты	10					
СПАВ	0.1	0.01	0.01			
АПАВ	0.1					
Азот аммонийный	0.39	4.53	2.04			
Азот нитритов	0.02	0.06	0.03			
Азот нитратов	9.1	0.7	0.43			
Калий	50	0	3.0			
Натрий	120	0	16.5			
Сухой остаток	-	0	532			
ОСП	-					
ОПП	-					
Взвешенные вещества	-	17.5	10.35			
Жесткость (мг-экв.)	-	4	4.85			
Соленость	-					
Общие жиры	9					
Железо	0.5	0.200	0.092			
Медь	0.001	0.001	0.003	0.0372	0.0336	0.006
Цинк	0.01	0.00	0.01	0.032	0.01626	0.019
Никель	0.01	0.01	0.01	0.0052	0.00548	0.0135
Кобальт	0.01			0.0004	0.00056	0.0035
Кадмий	0.005			0.0004	0.00012	0.0028
Свинец	0.1			0.00165	0.00396	0.0185
Хром(6)	0.001			0.00275	0.0013	0.0035
Нефтепродукты	0.05	0.03	0.13			
Фенолы	0.001	0.006	0.0003			
pH	6.5-8.5	7.2	7.7			
Сероводород	Отс.***	0.050	0.005			
Цезий 137(Ku/кг*10-11)				1.5	0.878	0.49

Примечание: * - ПДК для водоемов используемых для рыбохозяйственных целей.
** - среднегодовые максимальные концентрации в (Куйбышевском водохранилище) р. Волга, р. Казанка и р. Нокса за 1996 г.
*** - присутствие в воде данного ингредиента недопустимо.

По результатам биоиндикации определено, что вода р. Волга в районе сброса стоков с очистных сооружений г. Казани относится к α - мезосапробному классу, а качество вод - к категории грязные воды (V класс), в пригороде г. Казани - β - мезосапробная - α-β - мезосапробная, т.е. умеренно-загрязненная и загрязненная (III – IV класс), вода в Черемшанском заливе по качеству относится к умеренно-загрязненным и в

районе крупных городов к загрязненным (III – IV класс), а по сапробности соответствует α - мезосапробным и полисапробным водам (табл. 2,4).

Таблица 2

Средние результаты гидробиологических анализов вод р. Нокса и р. Волга (1991-1992 гг.)

Объекты/Номера станций:	р. Нокса				р. Волга				
	1 - 3	4 – 5	6 – 7	8 - 9	10	11 - 13	14 - 15	16 - 20	21 - 22
Зообентос					2		2	3	1.5
Зоопланктон	1.8	1.55	2.31	2.41	1.7	2.4	1.86	1.66	1.39
Фитопланктон	2.31	1.77	2.05	2.41		2.1			
Простейшие	2.31	2.28	2.3	2.5					

Примечание: * - индекс сапробности;
**- биотический индекс по Вудивиссу (ГОСТ 17.1.3.07-82).

3. Результаты биотестирования вод с использованием тест-объекта (*Daphnia magna* Straus).

Биотестирование вод р. Нокса в июле 1991 г. показало, что по сапробности выделяются зоны (участки) α-β и β - мезосапробные в истоке и устьевой части и олигосапробные в средней части водотока (ст. 4 и 5) (табл. 3). Показано, что зоны, выделенные по продолжительности жизни пятидесяти процентов дафний (LT_{50}), были отличными от зон, выделенных по показателю органического загрязнения вод. По выживаемости дафний, воды среднего участка реки (ст. 4 и 5) определились как условно чистые. Вода на ст. 1 - 3 по тому же показателю оценивается как слабозагрязненная, на ст. 6 – 9 - как обладающая наиболее сильным токсичным воздействием.

Выявлено, что наиболее существенные изменения в состоянии дафний наблюдались по показателям плодовитости и срокам выхода молоди первого поколения из выводковой камеры. Так, в водах со станций 1,2,3,4 и 9 плодовитость исходного поколения дафний возросла до 660 % по сравнению с контролем. Однако, вода со станций 2 и 3 на первое и второе поколения оказала противоположное воздействие, плодовитость снизилась. В третьем поколении опытов дафнии вообще не выметали молоди. Возможно, это связано с постепенным ослаблением организма или последовательным накоплением “эффекта” токсиканта от первого поколения к третьему. На основании срока выхода всех 3 генераций из выводковой камеры, можно предположить хронический тип воздействия

уровней загрязнения вод ст. 1,2,3.4,9. Возможно, это один из факторов, вызвавших увеличение срока выхода дафний (на 9-11 суток по сравнению с контролем). У родительских особей наблюдался синхронный выход молоди, в том числе в контроле. Это произошло, вероятно, либо вследствие высокой устойчивости молоди из "маточной культуры", либо нейтрализации токсиканта органическими загрязнителями в неразбавленных пробах воды (особенно в районах истока и устья). Реакции дафний на загрязнение вод (ст. 9) были аналогичны реакциям воздействия воды с содержанием хронических доз циклических соединений и тяжелых металлов. На загрязнение вод ст. 2 дафнии отреагировали однотипно с воздействием на них только циклических соединений. Симптомы отравления у дафний в водах вышеописанных станций различались. Так загрязнение вод на ст. 9 вызывало у рачков выброс абортивных яиц из выводковой камеры и гибель новорожденной молоди. Однако, в опытах на воде ст. 2 у дафний наблюдалось только выдавливание из выводковой камеры недоразвитых яиц. В целом, в двух опытах взрослые особи гибли в сроки от 4 до 15 суток, что является еще одним показателем токсичного хронического воздействия загрязненных вод.

Биотестирование вод р. Нокса в сентябре 1991 г. показало, что по сапробности выделяются два участка: олиго- β-мезосапробный - в верхней части (ст. 1 - ст. 6) и α-β-мезосапробный - в устьевой части (ст. 7 и ст. 9). Наибольшие отличия в контрольной и опытной сериях опытов найдены по показателям плодовитости и срокам выхода из выводковой камеры первого поколения дафний. Так в воде ст. 1, 3 и 8 у дафний 3-ей генерации не образовывались яйца, что видимо, происходило под влиянием хронических доз токсических веществ. О наличии загрязнения воды ст. 9 судили по выявлению факта запаздывания срока выхода первого поколения из выводковой камеры (во второй генерации дафний) до 5 суток (табл. 3). Как и в июле, токсичное воздействие вод ст. 5 не обнаружено. Воздействие, оказываемое водой ст. 3 и 4 характеризуется как слаботоксичное. Воды со ст. 1,2,6,7, как и в пробах, взятых июле, оказывали на тест-объекты среднетоксичное воздействие. Сильнотоксичное воздействие вод ст. 8 и 9 сохранилось и спустя два месяца. Эти факты свидетельствуют о постоянном поступлении токсических веществ в воды данного района.

Влияние загрязнения вод ст. 3,6,7,8,9 на тест-объекты оказалось аналогичным воздействию тяжелых металлов (Таб.4). В экспериментах наблюдалась поголовная гибель новорожденной молоди; летальный исход взрослых особей отмечен в сроки от 5 до 15 суток. В их поведении обнаружены не свойственные им резкие гребковые движения ножек; сроки созревания гонад уменьшились до 2-х суток и увеличились сроки выхода первого поколения из выводковой камеры.

Факты откликов дафний на воздействия токсикантов-ТМ в воде ст. 1, 6, оказались сопоставимыми с воздействием на них хронических доз органических циклических соединений. Влияние загрязненных вод выражалось в гибели 50 % взрослых особей в сроки на 7-12 сутки и запаздывании сроков созревания гонад (до 5 суток), неполном развитии и гибели яиц в выводковых камерах. Воды со ст. 9 повлияли на ухудшение состояния *D.magna* и вызвали изменения показателей его характеризующих. Ответные реакции тест-объектов были сопоставимы с реакциями организма *D.magna* на воздействия токсикантов органического происхождения (инсектициды, формалин, нефтепродукты). Это выразилось в 100 % гибели взрослых особей в сроки до 2 суток, выбросе недоразвитых яиц из выводковой камеры, запаздывании сроков созревания гонад до 5 суток, полном угнетении репродуктивной функции во втором поколении.

Из результатов двух серий опытов следует, что токсичное воздействие воды в июле и сентябре могло быть обусловлено следующими причинами:

• наличием ТМ в воде реки на всем ее протяжении;

• присутствием в воде циклических соединений таких, как фенолы, нефтепродукты, инсектициды и т.п. (ст. 1 и 9);

• избыточными количествами соединений калийных и азотистых солей (ст. 8).

Биотестирование вод р. Волга в районе сброса стоков с очистных сооружений г. Казани (ст.10) выявило их остро-токсичное воздействие. Снижение до уровня слаботоксичного воздействия на тест-объект было достигнуто лишь при четырехкратном разведении. Отмечено влияние воды на репродуктивную функцию и выживаемость материнских особей *Daphnia magna* (табл.3). Едва заметная стимуляция размножения и

увеличение сроков жизни трех поколений дафний отмечалось только в разведенной воде.

По данным биотестирования воды р. Волга в пригороде Казани характеризуются как оказывающие среднетоксичное воздействие, за исключением воды ст.12, оказывающей слаботоксичное воздействие. По ответным реакциям дафний вид загрязнения вод со ст.11,12 определить не удалось (табл.5). В июльских пробах воды ст.13 воздействие отдельных токсикантов, в том числе и тяжелых металлов) выявлено не было. Вместе с тем, в водах той же станции сентябрьского забора было обнаружено влияние тяжелых металлов на дафний. По-видимому, это связано с массовым развитием фитопланктона в летний период и, как следствие, высокой концентрацией органического вещества в воде, поглощающей металлы и снижающей токсичность воздействия их на *D.magna*. В экспериментах с водой со ст.13 замеченное влияние загрязнения сказалось на выживаемости *Daphnia magna* во втором поколении и на других их жизненно-важных функциях (табл.7). Плодовитость стимулировалась в первом и третьем поколении до 500 и 200 %, соответственно, и уменьшилась во втором (56 %) (по сравнению с контролем). Разница в сроках выхода первого помета между контрольной и опытной сериями уменьшалась от 1-го к 3-ему поколению от 10 до 3 суток, соответственно, вероятно, вследствие разложения токсических веществ или адаптации к токсикантам тест-организмов.

Воды верхней части Черемшанского залива р. Волга оказывали хроническое токсическое воздействие на ряд генераций дафний: в средней степени в пробах ст.16, 19, 20; в слабой степени в пробах всех остальных станций. Сапробность увеличивалась от верховья к низовью, от олигосапробной до α-мезосапробной (ст.14 - ст.22). Гибель молоди в первом поколении и запаздывание сроков выхода первого поколения дафний из выводковой камеры на 2 суток могли произойти в результате загрязнения вод на ст. 14, 17, 22 тяжелыми металлами в слабо хронических дозах. Могло оказать влияние и присутствие токсичных для тест-объектов циклических соединений в воде см 14 и 20 в хронических и слабых дозах, соответственно. По степени токсичности и сапробности верхняя часть залива была поделена на три зоны: 1) чистая (ст.15, 18, 21); 2) среднетоксичная или загрязненная (ст.16, 19); 3) грязная (ст. 14, 17, 20, 22).

Выявленные факты стимуляции плодовитости и снижения выживаемости *Daphnia magna,* вероятно, были вызваны небольшими концентрациями тяжелых металлов, присутствующими в водах со станции 17 (табл.3, 6).

Таблица 3

Результаты биотестирования вод р. Нокса и р. Волга на *Daphnia magna* Straus(1991-1992 г г.)

	р. Нокса				р. Волга				
	1 – 3	4 - 5	6 - 7	8 - 9	10	11 - 13	14 - 15	16 - 20	21 – 22
LT 50 (сут.)	10	16	12	16	11	15	14	13	18
Плодовитость (% от конроля)	103	68	70	86	120	240	26	332	108
Разница от контроля в сроке вымета 1-го поколения (сут.)	1	1	1	2	3	3	3	2	3
Токсичность (балл) (Строганов, 1971)	2	1	1	1	1	2	2	3	2
Сапробность (Лесников, 1971)	1	1	2	3	1	1	1	3	4

Примечание: * - потомства не было;** - разведение воды 1:3;*** - разведение воды 1:4.

4. Результаты комплексной экологической оценки качества вод

По эколого-санитарным показателям вода р. Нокса характеризовалась как умеренно загрязненная, по эколого-токсикологическим показателям – предельно грязная. Вода р.Волга в районе сброса вод с очистных сооружений г. Казани по эколого-санитарным показателям характеризовалась как слабо загрязненная, по эколого-токсикологическим показателям – предельно грязная. Подобная градация осуществлена на основании содержания таких токсических веществ как сероводород, фенолы и СПАВы.

Вода р. Волга в пригороде Казани по эколого-санитарным показателям характеризовалась как слабо загрязненная, по эколого-токсикологическим показателям как весьма грязная. Подобные критерии оценки качества воды на этом участке определили такие токсические вещества как нефтепродукты, фенолы.

Таблица 4

Результаты биотестирования и данные по качеству вод р. Нокса и р. Волга

Ст.	Биотестирование		Качество воды	
	Токсичность (Строганов, 1971)	Зона сапробности и вид загрязнения (Лесников, 1971)	Зона сапробности (Пантеле и Бук, 1955)	Ингредиент содержание, которого выше ПДК*
1-2	слабая	β -мезосапробная, циклические соединения	β - мезосапробная	ХПК, общий азот, общие жиры
4-5	Отсутствует	олигосапробная	β - мезосапробная	ХПК, нитраты, общий азот, общие жиры
6-7	Средняя	α-β- мезосапробная	β - мезосапробная	ХПК, общий азот, общие жиры
8-9	Сильная	β-α -мезосапробная, хронические дозы циклических соединений, тяжелые металлы	α - мезосапробная	ХПК, общий азот, общие жиры, примеси
10	весьма сильная	олигосапробная, органические токсические вещества: формалин, фенолы, нефтепродукты	α - мезосапробная	ХПК, $БПК_5$, фенолы, сульфаты, азот аммонийный, азот нитритов, фосфаты, никель, сероводород
11-13	средняя	олигосапробная	β - мезосапробная	ХПК, $БПК_5$, нефтепродукты, азот аммонийный, цинк, азот нитритов, фенолы, сероводород, никель, медь
14-15	слабая	олигосапробная, тяжелые металлы, хронические дозы циклических соединений (фенолов, нефтепродуктов, инсектицидов)	α-β мезосапробная	цинк, хром, медь
16-20	Средняя	олиго-β -мезосапробная, небольшие концентрации циклических соединений, тяжелые металлы	α - мезосапробная	цинк, хром, медь
21-22	слабая	α-β -мезосапробная, хлориды, тяжелые металлы	Полисапробная	цинк, хром, медь

Примечание: * - ПДК для водоемов рыбохозяйственного назначения.

По эколого-санитарным показателям вода в Черемшанском заливе р. Волга характеризовалась как умеренно загрязненная, по эколого-токсикологическим – весьма грязная. Перечень органических загрязнителей в воде этого района аналогичен перечню предыдущего участка.

Таблица 5

Комплексная экологическая классификация качества вод р. Нокса, Волга (Оксиюк и др., 1993).

Участок водоема	Критерии оценки		
	Эколого-санитарные показатели	Эколого-токсикологические показатели	
		Содержание токсических веществ	Уровень токсичности
р. Нокса			
ст.1 – ст.3	3б	3б	4а
ст.4 – ст.5	3а	3б	3а
ст.6 – ст.7	3б	3б	4а
ст.8 – ст.9	4а	4а	5б
р. Волга			
ст. 10	3б	5б	5а
ст.11 - ст.13	3б	5а	4а
ст.14 - ст.15	3б	5а	3б
ст. 16 - ст.20	4а	5а	4а
ст. 21 - ст.22	3б	4б	4б

Примечание: 3а - достаточно чистая, 3б - слабо загрязненная, 4а – умеренно загрязненная, 4б – сильно загрязненная, 5а – весьма грязная, 5б – предельно грязная.

5. Результаты сопоставления данных по гидрохимическому анализу, биоиндикации, биотестированию.

Сопоставление результатов биотестирования вод на всем протяжении р. Нокса с данными гидрохимии и биоиндикации показало, что существовала зависимость только между гидрохимическими показателями качества воды и состоянием тест-объектов. Между плодовитостью родительских особей дафний и общими жирами в июле получена положительная корреляционная зависимость ($r = 0.65$, при $n=9$ и $p<0.05$). Зависимость между гидрохимическими показателями качества вод и показателями изменения нормы реакции подопытных организмов

отмечалась в сентябре у 1-ой и 2-ой генераций рачков, за исключением родительских особей. В опыте плодовитость рачков в первом поколении была связана с ХПК ($r = 0.79$, при $n=9$ и $p<0.01$). В опыте со вторым поколением выживаемость коррелировала с ХПК ($r = 0.68$), а также между выживаемостью и нитратами ($r = 0.72$, при $n = 9$ и $p<0.05$). Между выживаемостью и плодовитостью дафний высокая корреляционная зависимость наблюдалась только у дафний третьей генерации ($r = 0.76$, при $n = 9$ и $p<0.05$). Возможно, это следствие высокой устойчивости исходной популяции тест-объектов к токсическому воздействию. Несмотря на отсутствие связи между показателями состояния дафний и тяжелыми металлами, вероятность их воздействия не исключается.

Оценка качества вод по гидробиологическим методам, в частности, по простейшим, и методом биотестирования выявила однотипный уровень загрязнения: умеренно загрязненный у истока (ст. 2) и сильно загрязненный около устья (ст. 7, 8, 9). На основании гидробиологических методов выявлена более высокая степень загрязнения воды в средней части реки в июле (ст. 2, 3, 4, 5, 6) и в сентябре (ст. 3, 5). Однако, было обнаружено и некоторое несоответствие. Так. вода ст. 7 была определена как чистая по данным биотестирования, но как загрязненная по показателям биоиндикации (табл. 9, 10). Очевидно, поверхностные воды в целом более пригодны для дафний, чем для фитопланктона, зоопланктона и простейших, уязвимость последних на токсичное воздействие значительно выше.

По данным биотестов в водах выявлено высокое содержание тяжелых металлов и их солей (за исключением вод ст. 3, 4, 5, 6, 7 – в июле и ст. 4, 5, 6 - в сентябре). По-видимому, вода по течению ниже населенных пунктов, получала избыточное количество растворимых и взвешенных органических и минеральных веществ. Вероятно, в результате поглощения ими ТМ и их солей произошло снижение токсичности вод. К сожалению, подтверждение этих данных с помощью гидрохимического анализа донных отложений не осуществлено. В воде вышеуказанных станций отмечалась прямая зависимость между снижением токсичности вод и кратностью завышения ПДК гидрохимических ингредиентов: аммонийный азот, нитраты, ХПК. Содержание их в воде превышало ПДК, для водоемов

используемых для рыбохозяйственных целей, и для сети городской канализации г. Казани.

При сопоставлении результатов биотестирования вод р. Волга в районе сброса стоков с очистных сооружений г. Казани с данными гидрохимии и биоиндикации отмечается сходство результатов по влиянию на дафнии органических веществ: ХПК, $БПК_5$, аммонийного азота, азота нитритов, сероводорода, фенола, фосфатов. Качество воды по данным биотеста (вода, оказывающая остро токсичное воздействие) соответствовало ее качеству (грязные воды) по результатам биоиндикации по организмам-индикаторам из зообентоса. Однако, биоиндикация по организмам из фитопланктона и зоопланктона показала, что вода умеренно-загрязненная.

Воды р. Волга в пригороде Казани по данным биотестирования характеризуются как токсичные воды, оказывающие сопоставимое с тяжелыми металлами воздействие. Оценка качества воды была дополнена результатами гидрохимического анализа. Концентрации сульфатов, аммонийного азота, меди, цинка, нефтепродуктов, $БПК_5$, сероводорода в воде этого района почти на порядок превышали ПДК. Оценка качества воды со ст.13 в июле методом биоиндикации по организмам из фитопланктона и зоопланктона соответствовала оценке по биотестированию воды сентябрьского забора со ст. 11, 12 и 13, характеризовались по этим же показателям как- грязные и – очень грязные, соотвественно (табл.5).

Качество воды р.Волга в районе Черемшанского залива (ст. 14, 17, 20, 22) по гидрохимическим показателям соответствовало качеству по результатам биотестирования. Связи между концентрацией тяжелых металлов в воде и токсичностью ее для тест-объектов не обнаружено (табл.6). Наряду с токсичностью и загрязнением в водах верхней части залива (ст.20) по данным биотеста отмечались факты воздействия органических соединений типа: фенолов, нефтепродуктов и т.п. Вероятно, чувствительность биотеста к влиянию данных вод на дафнии обусловлена присутствием значительного количества органического вещества, необходимого для их питания и существования. По данным биоиндикации по организмам зоопланктона и биотестирования воды классифицируются как умеренно-загрязненные (за исключением станций 14 и 15, где вода

оценена как чистая). По данным биоиндикации по организмам из зообентоса соответствие в оценках качества обнаружено лишь для воды со ст.20. В ст. 16, 17, 21, 22 вода по тому же методу биоиндикации оценивалась как очень грязная и как грязная на остальном участке залива.

Выводы

1. Загрязнение вод р. Нокса, оказывающее сильно-токсичное воздействие, обусловлено содержанием тяжелых металлов и токсикантов органического происхождения. Степень чувствительности гидробионтов в этих условиях различна и распределяется (в порядке уменьшения): зообентос > простейшие > зоопланктон > *D.magna* > фитопланктон.

2. Загрязнение вод р. Волги (на участке г. Зеленодольск - устье р. Казанка), оказывающее среднетоксичное воздействие, обусловлено содержанием в них токсикантов органического происхождения. *D.magna*, в отличие от организмов зообентоса, чувствительна к данному виду воздействия в меньшей степени.

3. *D.magna*, организмы зообентоса, зоопланктона одинаково чувствительны к воздействию загрязненной воды в сильно токсичной степени в районе сброса вод с очистных сооружений г. Казани. Присутствие в воде высоких концентраций токсикантов органического происхождения одинаково пагубно влияет на гидробионты.

4. *D.magna*, организмы зоопланктона, в отличие от организмов зообентоса менее чувствительны к загрязнению вод р. Волги (в районе Черемшанского залива). Возможно, это вызвано присутствием в воде больших концентраций тяжелых металлов.

5. Данные биотестирования вод р. Волга (в районе сброса сточных вод с очистных сооружений г. Казани (на участке г. Зеленодольск - устье р. Казанка) и р. Нокса на всем протяжении частично соответствуют данным качеств вод, полученным методом биоиндикации.

6. Наиболее чувствительными критериями токсичности воды для организма *D.magna* следует считать: выживаемость, плодовитость, сроки выхода 1-го поколения из выводковой камеры.

7. Чувствительность теста на дафниях к загрязнению вод токсикантами органического происхождения (фенолы, нефтепродукты и т.д.) и тяжелыми металлами (Cu, Zn), ниже чувствительности биоиндикации по организмам из зообентоса, что, возможно связано с

повсеместным присутствием токсичных загрязнений ниже пороговых концентраций и накоплением их в донных отложениях.

8. В совокупности рассмотренных методов, характеризующих экологическое состояние поверхностных вод на территории Республики Татарстан, особое внимание заслуживает метод биотестирования на дафниях. Для характеристики вида загрязнения вод и степени его опасности он достаточно оперативный и точный.

Абакумов В.А. Контроль качества вод по гидробиологическим показателям в системе гидрометеорологической службы СССР // Научные основы контроля качества вод. Л.: Гидрометеоиздат. 1977. - Жукинский В.Н., Оксиюк О.П., Олейник Г.Н., Комлева С.И. Принципы и опыт построения экологической классификации качества поверхностных вод суши // Гидробиол. жур. 1981. № 2. С. 38-49. - Исакова Е.Ф., Колосова Л.В. Метод биотестирования с использованием дафний // Методы биотестирования вод. Черноголовка, 1988. С. 15-32. - Котов Ю.С., Мингазова Н.М., Загидулин Р.Г., Варламова И.В., Унковская Е.Н., Хасаншин Б.Д. Содержание тяжелых металлов в различных компонентах водных экосистем Волжско-Камского Государственного Заповедника (ВКГЗ) // Эколого-токсикологическая характеристика г. Казани и пригородной зоны. Изд-во. Казанского университета, 1991. С. 12-18. - Лесников Л.А. Методика оценки влияния воды из природных водоемов на Daphnia magna Straus // Методики биологических исследований по водной токсикологии. - М.: Наука.-1971.-С. 157-166. - Методы биотестирования водной среды. - М.: Изд-во. МГУ, 1989. - Методическое руководство по биотестированию воды РД 118-02-90. М., 1990. - Методические указания по биотестированию сточных вод с использованием рачка Daphnia magna. М.. 1986. - Обобщенные перечни предельно-допустимых концентраций вредных веществ в воде водных объектов используемых для рыбохозяйственных целей. Министерство миллиорации и водного хозяйства РСФСР. М., 1986. - Оксиюк О.П., Жукинский В.Н., Брагинский Л.П., Линник П.Н, Кузьменко М.И., Кленус В.Г. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. 1993. № 4. С. 62-76. - Строганов Н.С., Пожитков А.Т. Действие сточных промышленных вод на водные организмы // Уч. зап. МГУ. 1941. № 60. - Строганов Н.С., Путинцев А.И., Исакова Е.Ф., Шигин В.И. О применении экспресс-метода оценки острой токсичности промышленных стоков в экспедиционных условиях // Изв. ГосНИИОРХ, 1974. Т. 98. С. 87-89. - Строганов Н.С. Методика определения токсичности водной среды // Методики биологических исследований по водной токсикологии. М.: Наука. 1971. С. 5-13. - Строганов Н.С., Колосова Л.В. Ведение лабораторной культуры и определение плодовитости в ряду поколений // Методики биологических исследований по водной токсикологии. М.: Наука. 1971. С. 15-37. - Строганов Н.С., Путинцев А.И., Исакова Е.Ф., Шигин В.И. Метод токсикологического контроля сточных вод. М.: Биологические науки, 1979. Вып. 2. С. 90-96. - Строганов Н.С. Развитие исследований по водной токсикологии в отечественной гидробиологии // Очерки по истории гидробиологических исследований в СССР. М.: Наука. 1981. С. 70-81. - Филенко О.Ф. Водная токсикология. - Черноголовка. 1988. С.110-111. - Экологические исследования Волжского бассейна // Информационный бюллетень. Тольятти: Институт Экологии Волжского Бассейна А.Н. СССР. 1991. С. 30-40.

Указатель авторов

Амосов Д.В. 242
Барабанщиков Б.И. 25
Безель В.С. 32
Белан О.Р. 84
Бобровский М.В. 211
Бойко В.А. 50
Гаранин В.И. 5
Горшков Д.Ю. 56
Горшков Ю.А. 56
Дьяков Ю.Т. 70
Жигальский О.А. 84
Жукова Л.А. 103
Калимуллина С.Н. 119
Калякин В.Н. 211
Колесник А.А. 142
Любарский Е.Л. 152
Морозкин А.И. 158
Мухачева С.В. 32
Сарваров А.С. 56
Смирнов Н.Г. 190
Смирнова О.В. 211
Туганаев В.В. 16
Турубанова С.А. 211
Ханина Л.Г. 211
Широков А.И. 228

СОДЕРЖАНИЕ

Решение V Всероссийского популяционного семинара..... 3
ПАМЯТИ ВЫДАЮЩИХСЯ БИОЛОГОВ КАЗАНСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА.....5
Гаранин В.И. ВИКТОР АЛЕКСЕЕВИЧ ПОПОВ - ОСНОВАТЕЛЬ ПЕРВОЙ В СССР КАФЕДРЫ ОХРАНЫ ПРИРОДЫ.....5
Туганаев В.В. МИХАИЛ ВАСИЛЬЕВИЧ МАРКОВ.....16
ПЛЕНАРНЫЕ ДОКЛАДЫ.....23
Барабанщиков Б.И. АДАПТИВНЫЙ МУТАГЕНЕЗ.....25
Безель В.С., Мухачева С.В. МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ В БИОГЕОХИМИЧЕСКИХ ЦИКЛАХ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ.....32
Бойко В.А. АНТРОПОГЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ ПАРАЗИТАРНЫХ СООБЩЕСТВ ПРИРОДНООЧАГОВЫХ БОЛЕЗНЕЙ В ТАТАРСТАНЕ.....50
Горшков Ю. А., Горшков Д. Ю., Сарваров А. С. МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ КОПЫТНЫХ В ВОЛЖСКО-КАМСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ.....56
Дьяков Ю.Т. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ГРИБОВ.....70
Жигальский О.А., Белан О.Р. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ПОЛЕВОК ГЕТЕРОГЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ.....84
Жукова Л.А. ПОПУЛЯЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ.....103
Калимуллина С.Н. ПОЧВЕННО-ГЕОХИМИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН.....119
Колесник А.А. О ПРИНЦИПАХ УПРАВЛЕНИЯ ВОПРОСАМИ ЭКОЛОГИИ И ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ В РЕСПУБЛИКЕ ТАТАРСТАН (ПРАВОВОЙ И ЭКОНОМИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ).....142
Любарский Е.Л. ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ ВЕГЕТАТИВНО-ПОДВИЖНЫХ РАСТЕНИЙ 152
Морозкин А.И. О ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ ДРЕВОСТОЯ И ЭЛЕМЕНТОВ НИЖНИХ ЯРУСОВ В ХВОЙНЫХ НАСАЖДЕНИЯХ.....158

Смирнов Н.Г. СКОРОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ КАК ОДНА ИЗ ХАРАКТЕРИСТИК ХРОНОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА.....190

Смирнова О.В., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Калякин В.Н., Турубанова С.А. ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКАЯ ТАЙГА: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ГЕНЕЗИС.....211

Широков А.И. ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ УСТОЙЧИВОСТИ НЕНАРУШЕННЫХ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ.....228

Амосов Д.В. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РЕЗУЛЬТАТОВ БИОТЕСТИРОВАНИЯ И БИОИНДИКАЦИИ КАЧЕСТВА ВОДЫ.....242

Указатель авторов.....258

Содержание.....259

V ВСЕРОССИЙСКИЙ
ПОПУЛЯЦИОННЫЙ СЕМИНАР
ПОПУЛЯЦИЯ, СООБЩЕСТВО, ЭВОЛЮЦИЯ
26 – 30 ноября 2001 г.
г. Казань
(ЧАСТЬ 2)

Технический редактор: *Салова Л.В.*

Изд. лиц. серия ИД №04973 от 04.06.2001 г.
Подписано в печать 30.06.2002. Бумага офсетная. Гарнитура «Таймс».
Формат 80x108/16. Усл.печ.л. 16,25. Уч.изд.л. 16,5.
Печать ризографическая. Тираж 200 экз. Заказ 06/101.
Издательство ЗАО «Новое знание»
420043, г. Казань, ул. Зеленая, д1.

Отпечатано с готового оригинал-макета
в типографии ООО «ДИАЛОГ-КОМПЬЮТЕРС».
Лицензия серия ПД №7-0157 А001045 от 21.05.2001 г.
420503, г. Казань, ул. Университетская,17