РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
КОМИ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РФ

МАРИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ

МИНИСТЕРСТВО ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ
И ОХРАНЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ
РЕСПУБЛИКИ КОМИ

VII ВСЕРОССИЙСКИЙ
ПОПУЛЯЦИОННЫЙ
СЕМИНАР

МЕТОДЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

СЫКТЫВКАР 2004

Российская академия наук
Уральское отделение
Коми научный центр
Институт биологии
Министерство образования Российской Федерации
Марийский государственный университет
Министерство природных ресурсов
и охраны окружающей среды Республики Коми

МЕТОДЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Сборник материалов докладов
VII Всероссийского популяционного семинара
(часть 1)

16-21 февраля 2004 г.
Республика Коми, г. Сыктывкар

Сыктывкар 2004

УДК 574.3(063) 055(02)7

Методы популяционной биологии. Сборник материалов VII Всероссийского популяционного семинара (Сыктывкар, 16-21 февраля 2004 г.). – Сыктывкар, 2004. – Ч. 1. – 252 с.

Представлены материалы докладов VII Всероссийского популяционного семинара, проходившего на базе Института биологии Коми НЦ УрО РАН (16-21 февраля 2004 г.). Работы посвящены применению различных подходов и методов в решении проблем популяционной биологии – внутрипопуляционного биоразнообразия, исследованиям онтогенеза, структуры и динамики популяций, теории эволюции. Большое внимание уделено вопросам популяционно-биологической оценки состояния окружающей среды, исследованию гомеостатических механизмов, обеспечивающих устойчивость биологических систем на разных уровнях.

Сборник предназначен для биологов и экологов, сотрудников заповедников и национальных парков, преподавателей биологических дисциплин, аспирантов и студентов.

Редколлегия

А.И. Таскаев (отв. редактор), Л.В. Тетерюк (отв. секретарь), Ю.Н. Минеев, В.А. Мартыненко, В.Г. Зайнуллин, А.Г. Татаринов

Семинар проводится при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 04-04-58021)

ISBN 5-89606-182-x

© Коми научный центр Уральского отделения Российской АН, 2004

ПРЕДИСЛОВИЕ

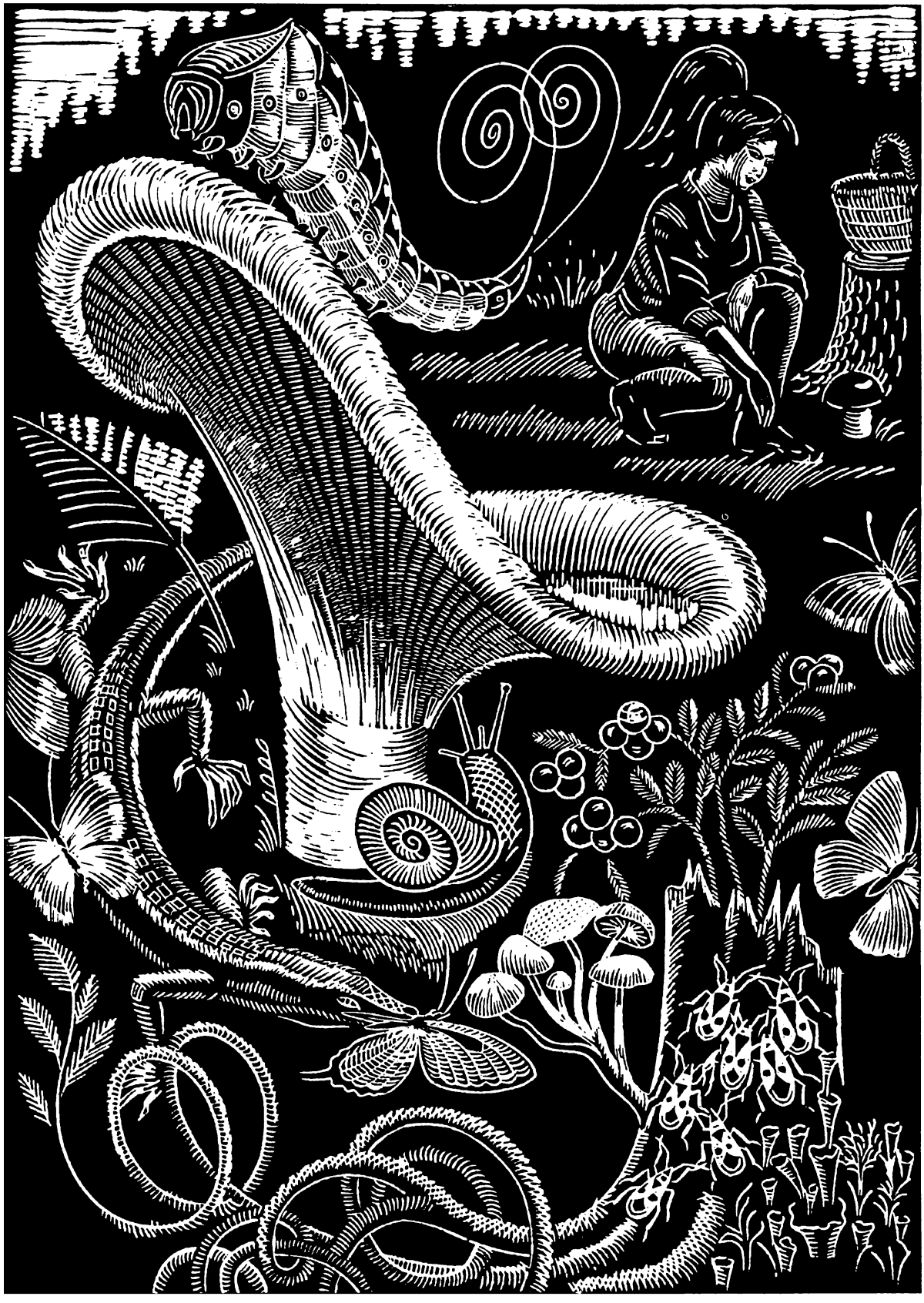
VII Всероссийский популяционный семинар (16-21 февраля 2004 г., Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН) продолжает традиции популяционных семинаров, начатых кафедрой ботаники, экологии и физиологии растений Марийского государственного университета в 1997 г. Первые три семинара прошли в Марийском ГУ (г. Йошкар-Ола, 1997, 1998, 2000 гг.), четвертый – на базе Института биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН (г. Москва, 2000 г.), пятый – в Институте экологии природных систем АН Республики Татарстан (г. Казань, 2001 г.), шестой – в Нижнетагильском государственном педагогическом институте (г. Нижний Тагил, 2002 г.).

Материалы семинаров были опубликованы отдельными книгами, а также в специальных номерах журналов «Экология» (2001, №3) и «Онтогенез» (2001, №6; 2002, №1).

Настоящее издание включает материалы седьмого семинара, присланные исследователями со всей России, а также из Беларуси и Кыргызстана. Планируется отдельное издание заказных докладов, которые будут заслушаны на семинаре, и материалов, не вошедших в настоящую книгу.

Оргкомитет глубоко признателен членам редколлегии, а также И.А. Романовой, И.В. Тюкавиной и В.Д. Пановой за подготовку материалов к печати.

Оргкомитет



ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ *HELICHRYSUM ARENARIUM* В БАШКИРСКОМ ЗАУРАЛЬЕ

Аглиуллина Н.А., Яндавлетова Д.Х.
Сибайский институт Башкирского государственного университета, г. Сибай
ishmuratova@mail.ru

Цмин песчаный (*Helichrysum arenarium* (L.) Moench) – стержнекорневое травянистое войлочно-шерстисто-опушенное многолетнее растение из семейства сложноцветных, с западно-палеарктическим типом ареала (Онтогенетический атлас..., 2000). Цмин песчаный – светолюбивое растение, ксерофит, растет на каменистых и песчаных местах небольшими куртинками, приурочен к степному типу растительности. Растение фармакопейное, кроме этого представляет интерес и как декоративное.

Массовый сбор растений, чрезмерный выпас скота, освоение целинных и залежных земель привели к заметному сокращению численности вида и разрежению популяций в естественных местах его произрастания в районах Башкирского Зауралья. В связи с этим в настоящее время вид включен в «Красную книгу Республики Башкортостан» (2001) в категорию редких видов.

В 2002-2003 гг. нами были изучены восемь ценопопуляций (ЦП) в различных эколого-ценотических условиях. Исследованные ЦП были пространственно изолированы друг от друга и испытывали различную степень антропогенной нагрузки в виде выпаса и сбора растений на сырье.

При изучении биоморфологических характеристик отбирали случайным образом по 30 генеративных особей в каждой ЦП. Статистическую обработку проводили с использованием пакета программ STATISTICA. Индекс морфологической интеграции вычисляли по результатам корреляционного анализа по Ю.А. Злобину (1989), индекс виталитета ценопопуляций по размерному спектру (IVC) по М.М. Ишмуратовой и А.Р. Ишбирдину (2002). С использованием IVC был составлен экоклин.

Возрастные спектры цмина песчаного неполночленные, нормальные, в большинстве случаев одновершинные с преобладанием прегенеративных особей (*im*, *v*). Доля ювенильных особей колеблется в ЦП от 0 до 10%, имматурных – от 24 до 35, виргинильных – от 25 до 39, генеративных – от 10 до 30, субсенильных – от 10 до 27. Базовый возрастной спектр на исследованной территории неполночленный, левосторонний с преобладанием виргинильных особей: 5.12 (*j*) : 29.37 (*im*) : 32.37 (*v*) : 17.50 (*g*) : 15.62 (*ss*).

Цмин песчаный выдерживает антропогенное воздействие слабой и средней степени в виде выпаса и сбора. Антропогенное воздействие усиливает партикуляцию особей, что ведет к интенсификации вегетативного размножения. В то же время увеличивается доля субсенильных и уменьшается доля ювенильных особей вплоть до полного выпадения их из состава популяции. Доля генеративных особей от суммы всех взрослых особей изменяется от 18.6 до 52.8%, причем нами не выявлено зависимости этого показателя от степени антропогенного воздействия.

Численность особей в ЦП на градиенте ухудшения условий роста имеет тенденцию сначала к понижению, а затем – к повышению. На фоне сильного антропогенного воздействия численность и плотность особей в ЦП низкая.

Оценка онтогенетической стратегии вида в условиях стресса показала, что при ухудшении условий роста происходит снижение координированности в развитии растений. Таким образом, в стратегии вида наблюдается лишь стрессовая компонента (см. рис.).

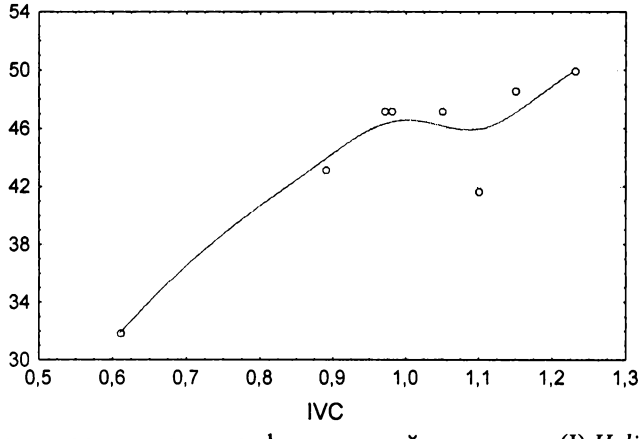


Рис. Изменчивость индекса морфологической интеграции (I) *Helichrysum arenarium* в ряду изменения жизненности популяций по размерному спектру (IVC).

Литература

Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань. 1989. 147 с.

Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р. Об онтогенетических тактиках *Rhodiola iremelica* // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Сб. тез. докл. 4 Всероссийского популяционного семинара. Нижний Тагил, 2002. С. 76-78.

Красная книга Республики Башкортостан. Т.1 Редкие и исчезающие виды высших сосудистых растений / Авторы-составители Е.В.Кучеров, А.А.Мулдашев, А.Х.Галеева. Уфа: Китап, 2001. 280 с.

Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. Марийский гос. университет. Йошкар-Ола, 2000. Т.2. 268 с.

МЕТОДЫ ПОПУЛЯЦИОННОГО МОНИТОРИНГА ГОРНО-РАВНИННЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

Акшенцев Е.В.
Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола
akshentsev@marsu.ru

Популяционный мониторинг представляет собой длительные наблюдения за популяциями растений, в том числе и за ценопопуляциями. Проблема проведения популяционного мониторинга разрабатывалась, прежде всего, в работах популяционных ботаников (Жукова и др., 1989; Заугольнова и др., 1993; Zhukova, 2003).

Популяционный мониторинг включает как наблюдения за состоянием конкретной ценопопуляции, так и за качеством среды, в которой она располагается. В последнем случае целесообразно использовать метеорологических данные и(или) анализировать экологические факторы с помощью экологических шкал (Раменский и др., 1956, Цыганов, 1983). Популяционный мониторинг может проводиться над определенной модельной группой особей или над модельным участком ценопопуляции, когда он осуществляется на постоянных площадках или трансектах, которые закладываются в однородных типичных или особенных условиях произрастания исследуемых видов (Изучение структуры..., 1986). Данный метод предоставляет наиболее достоверную информацию для анализа изменений, произошедших в ценопопуляции за период наблюдений.

При проведении мониторинга отслеживаются разнообразные показатели, применяемые при изучении ценопопуляций растений, однако предпочтение отдают тем, что могут быть относительно легко получены или, при получении которых изучаемая ценопопуляция повреждается в меньшей степени (Изучение структуры..., 1986; Заугольнова и др., 1993; Zhukova, 2003). При многолетних наблюдениях над ценопопуляциями одного из горно-равнинных видов, купальницы европейской (*Trollius europaeus* L.), мы использовали:

1) численность и плотность;

2) морфологическую структуру особей в ценопопуляции;

3) онтогенетическое состояние элементов (счетных единиц) ценопопуляции, возрастной состав, возрастность (Уранов, 1975);

4) индексы восстановления, замещения (Жукова, 1987);

5) жизненное состояние элементов ценопопуляции и ее жизненность;

6) характер процессов возобновления: количество появившихся диаспор семенного и вегетативного происхождения, число проростков;

7) характер протекания феноритмов.

Методы определения данных популяционных показателей сложились в ходе развития популяционно-онтогенетического направления популяционной биологии растений и описаны в литературе (Ценопопуляции растений, 1976, 1977, 1988; Изучение структуры..., 1986; Жукова, 1995).

На протяжении вегетационных сезонов 1999-2001 гг. нами исследовалась возрастная структура четырех ценопопуляций купальницы европейской на стационарных участках (по 10 площадей 1×1 м, всего около 400 особей) в окрестностях г. Юрюзань Челябинской области. Изученные участки располагались в сосновом лесу (один участок), в экотонном опушечном сообществе (два участка), на разнотравном лугу лесной поляны (один участок). В ходе проведенного мониторинга выявлено, что молодые нормальные ценопопуляции на протяжении периода наблюдений относительно стабильно существовали при волнообразно-сукцессионном типе динамики ценопопуляций. Их возрастные спектры характеризовались наличием 1-3 максимумов, которые представляли собой «малые волны возобновления» (Уранов, 1975) и с течением времени перемещались по спектру (Акшенцев, 2003). В то же время обнаружено, что численность и плотность данных ценопопуляций оставалась достаточно стабильной и изменялась в пределах 2-4%, в основном за счет появления проростков и ювенильных растений либо их же элиминации.

Осуществление популяционного мониторинга имеет особенности в зависимости от объектов и их местообитаний. В частности, мониторинг ценопопуляций горно-равнинных видов растений во многом определяется характером занимаемого ими пространства. Последнее в горных местностях по характеру как абиотических, так и биотических условий в большей степени гетерогенно, чем в равнинных. В то же время участки с однородными экологическими условиями имеют небольшую протяженность и высокую расчлененность, отличаясь разнообразной геометрией границ. Горно-равнинные виды в таких условиях достаточно неоднородно распределены по территории, пригодной для их произрастания. Это может, с одной стороны, облегчить работу исследователя, так как в пределах одного района можно изучить значительное количество ценопопуляций в разных условиях обитания, и в то же время затруднить, ввиду малого размера исследуемых местообитаний и необходимости поиска дополнительных

подобных участков для достижения достоверной выборки, что в горных условиях сопряжено с большими физическими трудностями.

Многолетний опыт наблюдений за ценопопуляциями купальницы европейской показал, что популяционный мониторинг лучше всего производить на трансектах длиной 15-20 и шириной 1 м, поделенных на площадки 0.5×0.5 м, либо в серии сопряженных площадок (своеобразной ломаной трансекте, состоящей из смещенных относительно друг друга площадок 1×1 м). Используя данные методы, мы можем полнее охватить территорию, занимаемую ценопопуляцией вида, для достижения достаточного объема выборки.

Гетерогенность условий в горных местностях влияет на реализацию биологических особенностей у исследуемых горно-равнинных видов. Например, разница в протекании фенофазы цветения в ценопопуляциях купальницы европейской в горных местностях составляет около 45 дней. Срок начала данной фенофазы варьирует от 15 мая на субальпийских лугах до 30 июня на опушках горных ельников (на высоте 1000–1100 м над ур. м.). Фенофазы растений в ценопопуляциях, обитающих на разных высотах, протекают в разные периоды, что обеспечивает их изоляцию и позволяет в один полевой сезон исследовать большой спектр местообитаний и гетерогенность самих ценопопуляций.

Популяционный мониторинг, проводимый на постоянный площадках или трансектах, дает возможность с большей детальностью и четкостью описать текущее состояние ценопопуляций. Осуществляемый в течение длительного периода времени он позволяет исследовать популяционные процессы, сукцессионные изменения, происходящие в ценопопуляции под воздействием разнообразных экологических факторов, что, в конечном счете, делает вероятным прогнозирование путей ее дальнейшего развития. Однако необходимо помнить, что характер популяционного мониторинга ценопопуляций горно-равнинных видов растений в значительной степени зависит от гетерогенности пространства среды обитания в горных местностях.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 01-04-48949.

Литература

Акшенцев Е. В. Динамика возрастной структуры ценопопуляций купальницы европейской // Биология – наука XXI века: 7-ая Пущинская школа-конференция молодых ученых, Пущино, 14–18 апреля 2003 г. Пущино, 2003. С. 146.

Жукова Л. А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев: Наукова Думка, 1987. С. 9-19.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.

Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Мичурин В.Г. и др. Программа и методические подходы к популяционному мониторингу // Биологические науки, 1989. № 12. С. 65-75.

Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Комаров А.С. Мониторинг фитоценопопуляций // Успехи современной биологии, 1993. Т. 113. Вып. 4. С. 402-414.

Изучение структуры и взаимоотношений ценопопуляций. М.: МГПИ, 1986. 74 с.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функции времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7-34.

Ценопопуляции растений: (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 215 с.

Ценопопуляции растений: (Развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1977. 183 с.

Ценопопуляции растений: (Очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.

Zhukova L.A. Population monitoring // Modern problems of bioindication and biomonitoring. Proc. XI Intern. Symp. On bioindicators. Syktyvkar, 2003. P. 451-463.

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН КАК КРИТЕРИЙ УСТОЙЧИВОСТИ РАЗВИТИЯ

Алексеева Т.А.
Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, г. Москва
taalexseeva@mail.ru

Энергетический обмен (дыхание и гликолиз) является основным поставщиком энергии для всех процессов и реакций, протекающих в живых системах. Поэтому он может служить эквивалентом всех тысяч и десятков тысяч биохимических реакций и физиологических процессов, которые протекают в организме. И, следовательно, является объективным и одним из возможных путей изучения устойчивого состояния живых систем, как и реакций организма на различные воздействия.

Процесс поддержания устойчивого состояния живых систем получил название гомеостаз. В наиболее общей форме – это свойство живых систем сохранять в некоторых пределах постоянство внутренних параметров при изменении параметров внешней среды в данный момент времени. Однако живые организмы находятся в состоянии непрерывного развития, поэтому для характеристики отдельных периодов онтогенеза используется понятие гомеорез. Гомеорез представляет собой непрерывный ряд гомеостазов. Гоомеорез определенного периода развития можно характеризовать суммарным потреблением кислорода за этот период.

Одним из важнейших факторов внешней среды для пойкилотермных организмов является температура. Исследовали ее влияние на суммарное потребление кислорода в отдельные периоды развития *Drosophila melanogaster* и весь онтогенез в целом. Показано, что данная зависимость имеет вид параболы. Существует зона оптимальных температур (в районе 23 °С), в пределах которой за период развития зародышей, личинок, куколок гомеорез характеризуется минимальным суммарным потреблением кислорода. В то время как за пределами зоны температурного оптимума (при 18 и 30 °С) энергозатраты возрастают в 1.5 раза, поскольку энергозатраты идут не только на процессы развития, но и на поддержание устойчивого состояния организма при адаптации к среде.

Полученные данные позволяют по-новому рассмотреть вопрос о гомеорезе, который в данном случае трактуется как суммарное потребление кислорода за определенный период. *Минимальные значения суммарного потребления кислорода могут быть использованы как критерий устойчивого состояния организмов.* Рассогласование биохимических и физиологических процессов выражается в избыточноном суммарном потреблении кислорода в предимагинальный период, вызывает повышенную смертность.

ВЛИЯНИЕ ИСКУССТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА ЧЕТЫРЕХ РАС БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ НА МОРФОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ СЕГОЛЕТОК

Алехин И.Е.
Тюменский государственный университет, г. Тюмень
alexin@telesib.ru

Биологией байкальского омуля занимались многие исследователи ввиду высокой значимости этого вида. Байкальский омуль является эндемичным видом, состоит из четырех рас, широко мигрирующих по озеру и отличающихся по многим признакам. В связи с меняющимися условиями среды обитания байкальского омуля, главным образом из-за неблагоприятной экологической обстановки отдельных районов Байкала, вызванных загрязнением производственными сточными водами, возникает необходимость систематического мониторинга для выявления возможных изменений в состоянии популяции ценного вида.

Байкальский омуль живет только в Байкале и впадающих в него реках и образует самостоятельный подвид *C. autumnalis migratorius*. Из работ Талиева (1941), Мухомедиярова (1942), Мишарина (1953) следует, что он существенно отличается от ледовитоморского и представлен, по крайней мере, четырьмя экологическими расами, а именно: северобайкальской (ангарской), селенгинской, чивыркуйской, посольской, каждая из которых имеет свои нагульный и нерестовый ареалы и отличается от других по морфологическим признакам, по скорости роста и созревания и возрастному составу рыб в нерестовом стаде (Смирнов, 1985, 1987; Smirnov, 1992).

Каждая раса имеет свои места размножения. Омули северобайкальской расы откладывают икру в реках северного Байкала – Кичере и верхней Ангаре, а также частично в р. Баргузин. Омули селенгинской расы – только в р. Селенга. Чивыркуйские омули – в реках, впадающих в Чивыркуйский залив, Большом и Малом Чивыркуе, Безымянке, а также частично в р. Баргузин и в реках, впадающих в Малое море – Халури и Сарме. Посольские омули размножаются главным образом в реках, впадающих в Посольский сор – Большой, Култучной, Абрамихе и Толобозихе. По времени и условиям захода различают два косяка: сентябрьский и октябрьский, последний заходит с менее зрелыми половыми продуктами. Таким образом, каждая из рас байкальского омуля занимает в озере собственную экологическую нишу.

В задачу исследований входило изучение особенностей воспроизводства и влияние искусственного разведения на морфобиологические показатели сеголеток.

На основании литературных данных можно прийти к заключению, что вклад искусственного разведения байкальского омуля составляет примерно от 8 до 15%. Согласно данным В.Н. Ахтеева (2002), при искусственном воспроизводстве омуля преобладают следующие показатели: оплодотворяемость икры колеблется в пределах 85-90%, отход икры на стадии четырех бластомеров составляет у северобайкальской и селенгинской рас 8-12, у посольской – 11-15, у чивыркуйской – 11-13% (см. рис.). На стадии бластулы отход у северобайкальской и селенгинской рас составляет 5-8%, у посольской и чивыркуйской – 7-9%. На стадии гаструлы отход у северобайкальской и селенгинской рас снижается и составляет 1-2, у посольской – 2-3, у чивыркуйской – 1-3%. На стадии закладки внутренних органов все четыре расы имеют отход, равный 1%, в дальнейшем он составляет менее 1%.

Наибольшее количество видимых отклонений также приходится на самые ранние стадии развития, и большинство из них элиминируется в период формирования бластулы. В основном отклонения связаны с

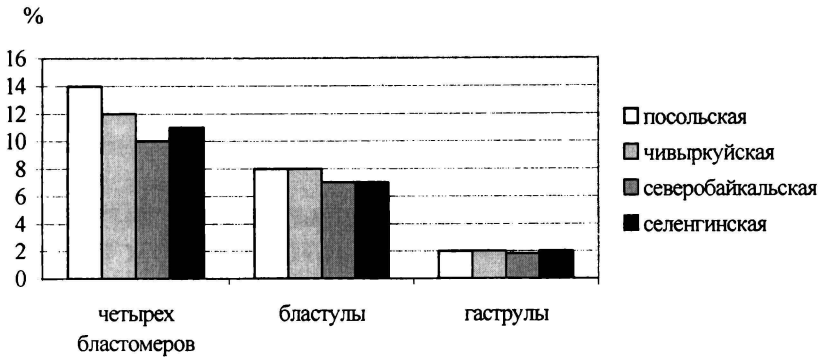


Рис. Гибель эмбрионов на ранних стадиях развития.

нарушением хода митотического деления первых трех стадий. Изучение погибших эмбрионов выявило наличие отклонений в развитии на стадии четырех бластомеров у 91% особей, бластулы – 84, гаструлы – 52, закладки внутренних органов – 23 и до момента выпуска – 5% случаев.

Сравнительный анализ сеголеток позволил установить достоверные различия между расами по многим морфологическим показателям, и в то же время прослеживается высокая стабильность изученных морфологических признаков внутри рас (см. табл.). Более высокой изменчивостью обладают северобайкальская и селенгинская расы,

Морфометрическая характеристика рас байкальского омуля

Признак	Морфометрические показатели в % длины головы			
	селенгинская	северобайкальская	чивыркуйская	посольская
D глаза	24.07±0.14	23.71±0.12	26.71±0.21	22.85±0.18
Дл. рыла	26.90±0.15	29.25±0.20	28.63±0.18	26.60±0.17
Загл. отдел головы	50.77±0.21	48.75±0.18	45.74±0.22	50.53±0.19
Дл. ср. части головы	62.51±1.01	48.25±0.52	65.44±0.81	61.57±0.75
Выс. гол. у затылка	65.58±1.00	64.35±0.95	70.42±1.09	65.54±1.21
Выс. гол. у середины глаза	52.38±0.99	47.41±0.85	43.64±0.87	42.61±0.92
Морфометрические показатели, % длины тела по Смитту				
Дл. головы	21.52±0.17	20.61±0.21	19.98±0.19	21.48±0.18
Наиб. выс. тела	19.19±0.10	18.71±0.09	18.46±0.11	17.16±0.15
Наим. выс. тела	5.21±0.05	6.23±0.07	5.73±0.05	5.30±0.09
Дл. хв. плавника	8.11±0.07	5.94±0.09	7.04±0.10	11.41±0.15
Дл. осн. спин. плавника	10.20±0.39	11.33±0.28	10.40±0.41	9.77±0.29
Дл. осн. анального плавника	11.25±0.43	11.76±0.51	11.48±0.49	8.60±0.29
Дл. гр. плавника	12.60±0.36	13.36±0.29	13.06±0.35	12.64±0.41
Дл. бр. плавника	10.91±0.29	13.18±0.31	12.14±0.28	12.57±0.33
Расстояние между гр. и бр. пл	30.31±0.47	28.46±0.48	26.71±0.39	29.45±0.51
Антедорсальное	47.27±0.99	46.69±0.10	45.34±0.15	46.15±0.12
Постдорсальное	40.73±1.05	41.72±1.13	36.62±1.18	38.31±1.09
Антевентральное	53.46±1.09	52.80±1.29	50.57±1.23	51.85±1.19
Антеанальное	76.91±1.32	77.06±1.28	72.37±1.35	74.92±1.25
Расстояние между бр. и ан. пл.	26.91±0.21	26.53±0.29	24.41±0.30	25.15±0.24

по сравнению с чивыркуйской и посольской. Сеголетки байкальского омуля в наибольшей степени различаются по пластическим признакам, что, очевидно, связано с экологическими особенностями среды обитания различных рас на ранних стадиях жизни.

Литература

Мухомедияров Ф.Б. Расы байкальского омуля, их морфологические и биологические особенности и роль в промысле // Изв. Биолого-географ. НИИ при Вост.-Сиб. госуниверситете. Иркутск, 1942. Т. IX. Вып. 3-4.

Мишарин К.И. Биолого-морфологическая характеристика посольской расы омуля // Тр. Ирк. госуниверситета. Иркутск, 1953. Т. III. Вып.1-2.

Талиев Д.Н. Серологический анализ рас байкальского омуля // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. М.-Л., 1941. Т.VI. Вып. 4.

Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С. Байкальский омуль, вопросы его охраны и рационального использования // Проблемы Байкала. Улан-Удэ, 1985. С. 124-130.

Смирнов В.В., Провиз Л.И., Воронов М.Г. Морфо-экологическая характеристика омуля Верхнекичерских озер // Морфология и экология рыб. Новосибирск: Наука, 1987. С. 42-48.

ГЕНОТОКСИЧНОСТЬ НЕФТЯНЫХ ЗАГРЯЗНЕНИЙ В ЭКСПЕРИМЕНТАХ НА РАСТИТЕЛЬНЫХ ТЕСТ-СИСТЕМАХ

Аниськина М.В., Маркарова М.Ю., Зайнуллин В.Г.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
aniskina@ib.komisc.ru

Почвенный покров принимает на себя давление промышленных и коммунальных выбросов, аккумулирует тяжелые металлы, пестициды, детергенты и другие химические загрязняющие вещества. Загрязнение почв нефтью и нефтепродуктами вызывает нарушение динамического равновесия в экосистеме вследствие изменения структуры почвенного покрова, геохимических свойств почв, а также токсического действия на растения. В районах добычи и транспортировки нефти возникают зоны перестройки исходных экосистем. В связи с этим появляется необходимость оценки состояния биоты в этих зонах.

Тест-объект *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. отличается высокой чувствительностью к стрессовым воздействиям физической и химической природы. Он широко применяется во всем мире для тестирования мутагенных веществ, но при оценке нефтяных загрязнений используется впервые. В настоящей работе был использован короткостебельный мутант *Landsberg erecta.*

Цель данной работы – оценка генотоксичности нефтяного загрязнения почвы при помощи растительного биоиндикатора *Arabidopsis thaliana.*

Семена *Arabidopsis thaliana* высевали в горшки с песком и торфом, которые в лабораторных условиях были загрязнены нефтью. Концентрация нефтяного загрязнения варьировала в песке от 0 до 4.5, в торфе – от 0 до 15%. Первые всходы стали появляться на четвертый день. У взрослых растений *Arabidopsis thaliana* (через семь недель после посева) изучали следующие признаки: фазу развития, высоту растений и количество нормальных стручков.

Исследование всхожести семян показало, что малые дозы нефти оказывают стимулирующее действие.

При концентрации нефти 0.25 и 0.5% в торфе и 0.07; 0.15; 0.3; 0.6% в песке всхожесть семян возрастала (рис. 1, 2), но при увеличении концентрации она снижается. Причем токсичность нефти, концентрацией более 1%, ярче выражена на песке, где всхожесть семян в последних трех вариантах (1.1; 2.2; 4.5%) составила менее 2 %. Меньший токсический эффект на торфе можно объяснить его рыхлой структурой, наличием почвенных комплексов, которые частично связывают углеводороды нефти, благоприятным воздушно-водным режимом.

Растения *Arabidopsis thaliana,* которые выращивали в песке, через две-три недели стали высыхать из-за неблагоприятных условий выращивания и бедности субстрата. Поэтому дальнейшие наблюдения вели только за растениями, выращиваемыми в торфе.

Рис. 1. Всхожесть семян *Arabidopsis thaliana* в торфе, загрязненном нефтью.

Рис. 2. Всхожесть семян *Arabidopsis thaliana* в песке, загрязненном нефтью.

При измерении высоты растений была обнаружена четкая, обратно пропорциональная зависимость высоты от концентрации загрязнения нефтью (рис. 3). Средняя высота растений в контроле составила 9.13 см, во втором варианте (0.25% нефти) почти в 2.5 раза меньше (P_o<0.001) – 3.85 см. В остальных вариантах высота растений была более чем в 10 раз меньше контроля (P_o<0.001). Это указывает на ярко выраженный токсический эффект нефтяных загрязнений для вегетативной сферы растений, даже в малых концентрациях.

Рис. 3. Зависимость высоты растений *Arabidopsis thaliana* от концентрации нефти в почве.

Чтобы дать оценку действия нефтяных загрязнений на генеративную сферу растений, изучали количество нормальных стручков на растении (рис. 4). Нормальными считали стручки, несущие в среднем 16-20 семян. Количество стручков также находится в обратно пропорциональной зависимости от концентрации нефти (P_o<0.05). При больших дозах загрязнения нефтью (3.8; 7.5; 15%) растения вообще не имели стручков.

Рис. 4. Зависимость количества стручков у растений *Arabidopsis thaliana* от концентрации нефти в почве.

Очень показательными являются наблюдения за стадиями развития растений (в возрасте семи недель). В первых двух вариантах почти все растения достигли зрелости и находились на стадии плодоношения. В последующих трех вариантах количество плодоносящих растений резко снижается, и увеличивается их доля на стадии бутонизации, цветения и вегетации. Все растения, произрастающие в почве с концентрацией нефти 3.8; 7.5 и 15%, находились только на стадии вегетации.

Таким образом, наши исследования показали, что в концентрациях до 1% нефтяное загрязнение почвы оказывает стимулирующее воздействие на всхожесть семян *Arabidopsis thaliana*, но угнетающее действие на рост и развитие растений. Токсический эффект тем выше, чем больше концентрация загрязнения.

ОСОБЕННОСТИ ВОЗРАСТНОГО СПЕКТРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *GYMNADENIA CONOPSEA* (L.) R.BR. НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

Афанасьева О.Е.[1], Тетерюк Л.В.[2]
[1]Сыктывкарский государственный университет, [2]Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
teteryuk@ib.komisc.ru

Одной из характеристик возрастной структуры ценопопуляции (ЦП) является ее возрастной спектр (соотношение разных возрастных групп). Определение базового спектра (наиболее часто встречающегося в районе исследований) и его сравнение с характерным, который обусловлен биологическими особенностями вида, позволяют выявить специфичность структуры исследованных ЦП и получить представление о степени благоприятности эколого-фитоценотических условий местообитаний для возобновления и развития вида.

Основной целью наших исследований было выявление особенностей возрастного спектра *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. или кокушника комарникового (сем. Orchidaceae) на известняках Тимана (Республика Коми).

Кокушник комарниковый – травянистый клубнеобразующий поликарпик с ассимилирующими побегами несуккулентного типа. Это бореальный евразиатский вид, широко распространенный в западной части своего ареала и малочисленный, редкий – в восточной. В Республике Коми (РК), на северной границе своего распространения, кокушник встречается преимущественно в южных и юго-западных районах, где произрастает на осоково-сфагновых и сфагновых болотах, сыроватых лугах, в травяно-сфагновых сосняках, в зеленомошных травяных и сфагновых ельниках, сырых травяных смешанных лесах, ольшаниках, высокотравных ивняках (Флора северо-востока ..., 1976). Наиболее северные местонахождения вида приурочены к обнажениям известняков Южного и Среднего Тимана.

Материал собран в 2002-2003 гг. в районах выхода известняков на Южном (реки Сойва и Нижняя Омра, Троицко-Печорский р-н РК) и Среднем Тимане (р. Мыла, Усть-Цилемский р-н и р. Белая Кедва с притоком - руч. Изъель, Ухтинский р-н РК). В целом, нами были обследованы 25 ЦП кокушника комарникового на обнажениях известняков различной экспозиции, где он образует большие скопления, и на пойменных лугах. Для выявления флуктуационных изменений возрастного спектра были проведены повторные наблюдения в пяти ЦП на Южном Тимане. По общепринятым методикам были сделаны геоботанические описания растительности, заложены трансекты. Все растения *Gymnadenia conopsea* (исключая протокормы и особи, находящиеся в состоянии вторичного покоя) регистрировали с учетом их онтогенетического состояния (Вахрамеева и др., 1993). Счетной единицей являлась особь семенного происхождения.

В результате исследований выявлено, что для нормальных дефинитивных ЦП кокушника комарникового на Тимане характерны факультативно неполночленные возрастные спектры с отсутствием виргинильной возрастной группы. В связи с этим в базовом возрастном спектре вида на Тимане минимум приходится именно на эту возрастную группу. Максимум наблюдается на группе молодых имматурных особей (рис. 1).

Рис. 1. Базовый онтогенетический спектр ценопопуляций кокушника комарникового на известняках Тимана. Условные обозначения возрастных групп: *j* – ювенильные, *im* – имматурные, *v* - виргинильные, *g* – генеративные.

Для возрастных спектров ЦП кокушника в ареале характерно доминирование генеративных и взрослых виргинильных особей. Однако в экстремальных условиях (на северной границе ареала, на верхней границе распространения в горах) виду присуща задержка в развитии особей и, как следствие, – преобладание в составе популяций молодых возрастных групп (Экзерцева и др., 1987; Вахрамеева и др., 1993). Возможно, что важную роль в нашем случае играют подвижность субстратов, развитие на выходах известняков несформированных растительных сообществ, что способствует активному семенному возобновлению ЦП.

Существенное значение для растений на известняках имеет температурный режим склонов разной экспозиции. У кокушника комарникового прослеживается следующая закономерность – чем менее благоприятны условия по фактору теплообеспеченнности, тем больше молодых особей в ценопопуляциях. В координатах индексов возрастности (Δ) и эффективности (ω) (Животовский, 2001) видно, что наиболее молодые ЦП, с доминированием имматурной возрастной группы и высоким процентом ювенильной, приурочены к холодным склонам известняков северной экспозиции (рис. 2). ЦП западных склонов также молодые, но в них немного больше цветущих растений. Условия на теплых южных склонах благоприятнее для развития кокушника, здесь встречаются как молодые, так и переходные ЦП.

Наиболее благоприятные условия для развития кокушника комарникового на Тимане существуют на пойменных лугах, для которых характерны переходные или даже старые ЦП, в которых генеративные особи составляли до 40-45 %. Возможно, здесь сказывается действие еще одного фактора. Все эти ЦП, по нашим наблюдениям, подвергались умеренному антропогенному влиянию (выпас животных, скашивание и т.д.), что, по данным И.В.Блиновой (2001), обеспечивает увеличение скорости онтогенеза растений.

Повторные исследования пяти ЦП показали, что в 2002-2003 гг. численность особей в них оставалась постоянной, возрастные спектры изменялись незначительно, в пределах выявленных закономерностей (рис. 3).

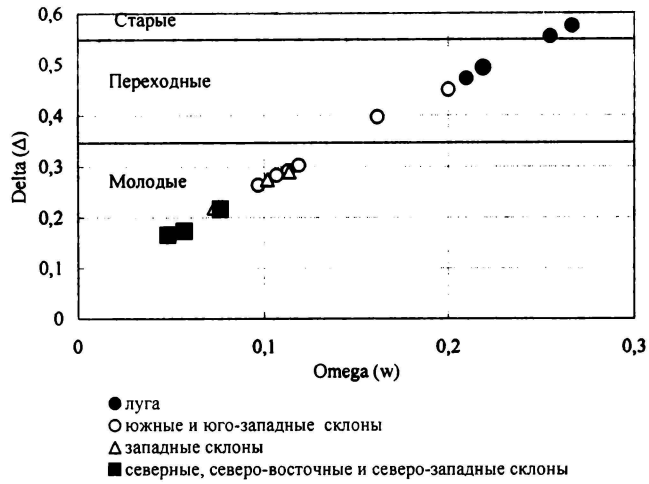


Рис. 2. Типы ЦП кокушника комарникового на Южном Тимане на основе значений индексов возрастности (Δ) и эффективности (ω).

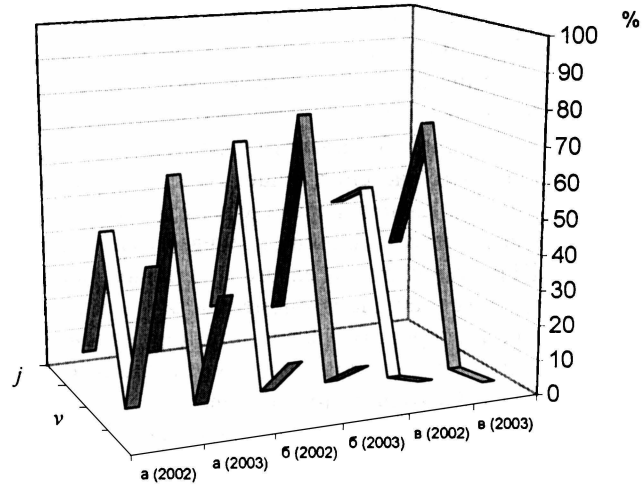


Рис. 3. Изменения возрастных спектров ЦП кокушника комарникового на Южном Тимане: на пойменном лугу (а), на склонах южной (б) и северной (в) экспозиции.

Таким образом, наши исследования показали, что ЦП кокушника комарникового на Тимане факультативно неполночленные. Базовый спектр вида значительно отличается от характерного, в нем доминирует имматурная возрастная группа. Чем менее благоприятны условия по фактору теплообеспеченности (пойменные луга – южные склоны – западные склоны – северные склоны), тем больше молодых (ювенильных и имматурных) особей в ЦП кокушника.

Исследования выполнены при поддержке гранта РФФИ 04-04-96027р2004урал.

Литература

Блинова И.В. Онтогенетическая структура популяций некоторых орхидных на нарушенных местообитаниях в Мурманской области // Бот. журн., 2001. № 6.С 83-91.

Вахрамеева М.Г., Быченко Т.М., Татаренко И.В., Экзерцева М.В. Кокушник комарниковый // Биологическая флора Московской области, 1993. - Вып. 9, ч. 1. - С. 51-64.

Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология, 2001. № 1. С. 3-7.

Флора Северо-Востока европейской части СССР. Т.2. Л.: Наука, 1976. 316 с.

Экзерцева Л.В., Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. Некоторые особенности структуры ценопопуляций орхидных на северной границе ареала // Охрана и культивирование орхидей: Тез. докл. III Всесоюзного совещания. М., 1987. С. 46-47.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ВИДОВ РОДА SEDUM L. НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ

Бабак Т.В., Бачаров Д.С.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
babak@ib.komisc.ru, bacharov@ib.komisc.ru

Виды семейства Crassulaceae D.C. широко распространены по всему Земному шару, преимущественно в сухих теплых и умеренных областях. На территории Республики Коми (РК) по данным «Флоры европейского Северо-Востока» имеется два рода данного семейства: Sedum и Rhodiola, включающие четыре вида: *Sedum acre, S. purpureum, Rhodiola rosea* и *R. quadrifida,* ранее упоминавшийся пятый вид – *S. telephium* – впоследствии был объединен с *S. purpureum.* По данным современной номенклатуры (Черепанов, 1995), вышеперечисленные виды отнесены к трем родам: Rhodiola, Sedum и Hylotelephium. К настоящему времени более полно описан род Rhodiola, два других требуют интенсивных исследований.

Целью нашей работы было сравнительное изучение биоморфологических и популяционных характеристик *Sedum acre* L. (очиток едкий) и *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub. (очиток пурпурный), произрастающих в таежной зоне европейского Северо-Востока. Использованы общепринятые методы изучения ценопопуляций (Работнов, 1950; Ценопопуляции растений, 1976; Злобин, 1989) в комплексе с геоботаническими и онтогенетическими исследованиями. Проведено сопоставление растений из природных популяций с выращенными на делянке.

В процессе исследований распространения в пределах РК нами было выявлено, что основная часть ценопопуляций (ЦП) очитка едкого встречается в подзонах южной и на юге средней тайги. В 2001 и 2002 гг. проведено изучение ЦП этого вида в бассейне р. Луза (подзона южной тайги) и вдоль автодорожной трассы Сыктывкар-Ухта (подзона средней тайги). *S. acre* – наземно-ползучее, зимнезеленое, суккулентнолистовое, поликарпическое, травянистое растение, гемикриптофит с двухтипными укореняющимися ползучими побегами. При изучении возрастного спектра локусов ЦП за единицу счета была взята фитоценотическая единица – главный побег, границей которого считали базальную часть ползущего растения, лишенную листьев и выполняющую, главным образом, коммуникативную функцию. Зеленый побег с таким основанием имеет собственную корневую систему. Возрастное состояние системы побегов, как фитоценотической единицы, оценивается по возрастному состоянию материнского побега. В результате исследований ЦП растений очитка едкого в подзонах южной и средней тайги был составлен базовый возрастной спектр, который отражает общие закономерности развития вида на границе распространения под влиянием эколого-географических факторов. Выявлено, что доминирование имматурной и виргинильной возрастных групп обусловлено преимуществом вегетативного размножения и появлением новых растений, главным образом, за счет обламывания и распадения материнских побегов.

Сравнительное изучение ценопопуляций очитка едкого показало, что ЦП, расположенная вдоль левого берега р. Луза, характеризуется низким проективным покрытием (10-15%), малой плотностью; все растения представлены вегетативными особями третьего (c) класса виталитета (Злобин, 1989). ЦП представлена растениями, появляющимися в ценозе за счет периодически заносимых извне семян или вегетативных зачатков, которые уже в первые годы жизни обнаруживают признаки угнетения. В таком состоянии они могут оставаться в течение длительного времени, а затем погибают, не оставляя потомства. ЦП относится к инвазионно-регрессивному типу. Депрессивность ЦП можно объяснить нехарактерным местообитанием для о. едкого, который не переносит временного затопления и относится к эколого-ценотической группе растений сухих боров. Приуроченность очитка едкого к соснякам и нейтральным почвам можно наблюдать в ЦП, имеющих высокое проективное покрытие (70-80%) и максимальную плотность. Растения данных ЦП характеризуются значительным числом генеративных побегов, основную долю составляют особи первого (a) и второго (b) классов виталитета, ЦП относятся к нормальному типу. Ценопопуляции, локализованные между автотрассой и сосновым бором, не испытывают сильной антропогенной нагрузки и значительной конкуренции со стороны других растений, однако находятся в относительно равновесном, близком к депрессивному, состоянии. Такое поведение ЦП *S. acre*, по нашему мнению, обусловлено крайним положением на границе ареала вида.

Сравнительное морфофизиологическое изучение растений из природных ЦП и культивируемых на делянке показало, что основные изменения параметров о. едкого наблюдаются в генеративной сфере: у деляночных растений увеличиваются высота генеративных побегов и количество цветков в соцветии, при этом количество листьев на генеративном побеге остается относительно постоянным, а на вегетативном достоверно различается, что связано с их опадом в фазу цветения (см. табл.).

Для более полной характеристики растений, ранее относившихся к одному роду Sedum, в вегетационные периоды 2000-2003 гг. нами изучены ценопопуляции *H. triphyllum*, находящиеся в бассейнах рек Луза (подзона южной и средней тайги), Сысола и Вычегда (подзона средней тайги), верховьях р. Щугор и средней части р. Печорская Пижма (подзона северной тайги). Очиток пурпурный – это многолетнее травянистое растение с монокарпическими побегами. Исследования ЦП *H. triphyllum* в пределах таежной зоны европейского Северо-Востока показали, что вид обладает широкой экологической амплитудой и достаточно широко распространен в пределах европейского Северо-Востока. Ценотическая приуроченность его несколько уже, ЦП очитка пурпурного обнаружены, в основном, в поймах рек. Обследованные ЦП очень разнообразны по численности и продуктивности, что обусловлено биологией

Морфометрические показатели очитков природных ценопопуляций и выращенных на делянке

Показатели	*Sedum acre*	
	Делянка	ЦП вдоль сосняка
Высота генеративного побега, мм	75.3±2.7	57±3.0*
Высота вегетативного побега, мм	30.3±1.2	24.3±2.7
Количество листьев, шт./ген. побег	31.5±1.6	28.4±1.9
Количество листьев, шт./вег. побег	42.7±1.8	37.5±2.2*
Количество цветков, шт./ побег	8.5±0.4	5.4±0.5*
	Hylotelephium trifillum	
	Делянка	Пойменный луг (устье р. Сысола)
Высота ген. побега, см	59.9±1.2	44.6±8.4
Количество побегов, шт./раст.	8.6±0.9	4.3±1.5*
Количество листьев, шт./ген. побег	44.5±1.3	41.5±2.8

данного растения и условиями местообитания, где главными факторами являются влажность, освещенность и ценотические условия. Для всех типов ЦП *H. triphyllum* выявляется следующая закономерность: наибольшая численность характерна для окраин луга с пойменными кустарниками, где она сочетается с более мощным развитием генеративных особей; наименьшая – для местообитаний с избыточным увлажнением и под пологом леса. К популяциям с наибольшей численностью чаще приурочены средневозрастные нормальные ЦП. Под пологом леса преобладают либо неполночленные стареющие ЦП, если происходит сукцессионный процесс (зарастание пойменных кустарников и бечевников лесом), либо молодые – в том случае, если обсеменение идет от находящихся вблизи средневозрастных ЦП закустаренных опушек или пойменного луга. Наибольшая численность *H. triphyllum* отмечена в пойменных разнотравно-злаковых ивняках.

При сравнении морфологических параметров растений *H. triphyllum*, выращенных на делянке (1) и изученных в наиболее типичных для данного вида природных местообитаниях (пойменные луга подзоны средней тайги) (2), не выявлено достоверных отличий по высоте генеративного побега и количеству листьев, при этом количество побегов деляночных растений увеличивалось в два раза (см. табл.). Количество вегетирующих листьев в расчете на побег у растений в течение вегетационного периода сильно варьировало: растения делянок, подвергавшиеся воздействию солнечного света вследствие накопления антоцианов в количестве 4-4.5 мг/г сухого вещества листа, сбрасывали листья интенсивнее, чем растения природных популяций, произрастающие в густом травостое.

Итак, изучение распространения двух видов очитков на территории европейского Северо-Востока показало, что *S. acre* находится на северо-восточной границе своего ареала. Ценопопуляции, относящиеся к нормальному или равновесному типам, сосредоточены в подзоне южной и на юге средней тайги. Второй вид – *H. triphyllum* имеет достаточно широкое распространение по территории европейского Северо-Востока, ценопопуляции обнаружены, главным образом, в поймах рек и относятся к нормальному типу. Сравнительное изучение растений на делянках и в природных местообитаниях показало, что при переносе растения в культуру основные изменения морфологических параметров у *S. acre* наблюдаются в увеличении высоты генеративных побегов и количестве цветков в соцветии, а у *H. triphyllum* в увеличении количества побегов и уменьшении количества вегетирующих листьев.

Литература

Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Бот. журн., 1989. Т.74. №6. С.769-781.

Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники / Под ред. В.Н. Сукачева. М.-Л., 1950. Вып.1. С.465-483.

Рысин Л.П., Казанцева Т.Н. Метод ценопопуляционного анализа в геоботанических исследованиях // Бот. журн., 1975. Т.60. № 2. С.199-208.

Флора Северо-Востока европейской части СССР. Т.4. Л.: Наука, 1976. С.87-89.

Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. СПб.: Мир и семья, 1995. С.367-374.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ *VALERIANA DUBIA* BUNGE. В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ И ПРИ ИНТРОДУКЦИИ

Барышникова Н.И.
Сибайский институт Башкирского государственного университета, г. Сибай
barunya@mail.ru

Задачей исследований было изучение онтогенетических тактик и стратегий *Valeriana dubia* Bunge – многолетнего, травянистого, короткокорневищного растения в природных условиях и при интродукции.

Определение стратегий вида предполагало выявление изменения уровня морфологической интеграции растений (I), рассчитываемого по результатам корреляционного анализа (Злобин, 1989) вдоль градиента ухудшения условий роста, исследование возрастного спектра ценопопуляций (ЦП), способа размножения и т.д. Направление ухудшения условий роста устанавливали как ряд ЦП по мере уменьшения индекса жизненности по размерному спектру (IVC) (Ишмуратова, Ишбирдин, 2002). Особенности биологии *V. dubia* изучены в восьми природных ЦП, приуроченных к горно-степным и горно-лесным сообществам, а также при интродукции в трех вариантах с различной площадью посадок. В каждой ЦП и репродукции нами было изучено не менее 30 особей генеративного состояния. Были произведены измерения 25 параметров каждого растения. Для каждого параметра вычислены средние значения, ошибки средних значений и коэффициенты вариаций (CV). Для расчета IVC произведена процедура взвешивания всех средних значений исследованных параметров в каждой ЦП по среднему значению для всей выборки с усреднением для каждой ЦП. Репродуктивное усилие оценивали по соотношению длины соцветия к длине репродуктивного побега.

Градиент ухудшения условий для роста особей *V. dubia* составил ряд: интродуцированные растения с низкой плотностью посадок – интродуцированные растения с высокой плотностью посадок – природные ЦП (см. рис.). Наиболее благоприятными являются условия интродукции (ЦП 9-11). Надо отметить, что растения в условиях низкой плотности посадок (при плотности 25×45; IVC = 1.6) находятся в более благоприятных условиях роста, чем растения при загущенных посадках (при плотности 16×45 и 8×45; IVC соответственно равен 1.3 и 1.25). Природные ЦП, в отличие от интродуцированных, находятся в менее благоприятных условиях (IVC=0.72-1.04). Здесь ряд ухудшения условий роста совпал с увеличением градиента высотности, соответственно, в крайне неблагоприятных условиях находятся горные ЦП.

На рисунке представлен тренд онтогенетической стратегии *V. dubia*. Индекс морфологической целостности растений в природных ЦП и при интродукции меняется от 9.8 до 44%. При этом с ухудшением условий роста сначала наблюдаются повышение корреляции развития морфологических признаков и усиление морфологической интеграции (от 23.6 до 31.5). При дальнейшем усилении стресса корреляционные зависимости в развитии признаков ослабевают, а индекс морфологической интеграции падает до 9.8%. Это позволяет в онтогенетической стратегии *V. dubia* выделить сначала защитную, а затем стрессовую компонент (по определению Ю.А. Злобина, 1989).

В стратегии защиты *V. dubia* проявляются различные механизмы, способствующие выживанию растений в неблагоприятных условиях обитания при ухудшении эколого-фитоценотической обстановки в естественных местах обитания или усилении внутривидовой конкуренции при интродукции. На градиенте ухудшения условий роста в природе (ЦП 1-8) на фоне абиотического стресса уменьшаются параметры генеративного побега (от 112.2±3.6 до 72.5±2.5 см), листьев срединной формации (от 17.2±0.9 до 10.2±0.6 см), высота (от 14.9±1.5 до 7.9±0.4 см) и диаметр

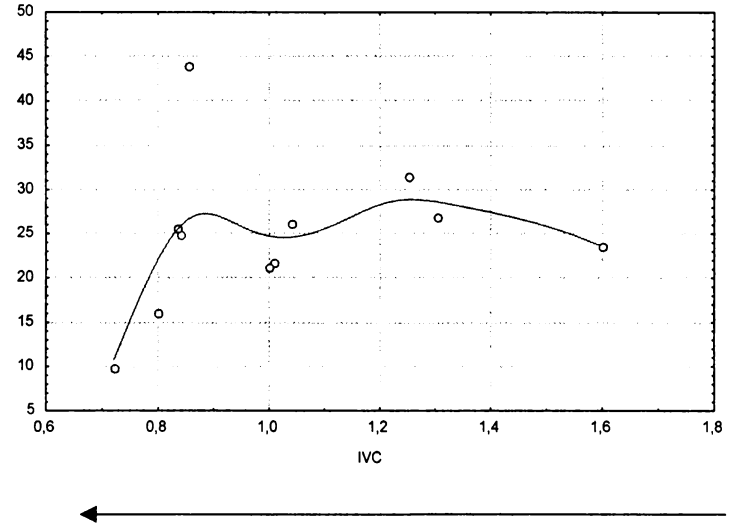


Рис. Изменение интегрированности *Valeriana dubia* на морфологическом уровне (I) в зависимости от индекса виталитета ценопопуляций по размерному спектру (IVC).

соцветия (от 11.6± 1 до 8.2± 0.4 см) (см. табл.). При этом наблюдаются тенденция увеличения репродуктивного усилия и числа вегетативных побегов с незаконченным типом развития, усиление вегетативного размножения и

Изменчивость репродуктивных признаков *Valeriana dubia* Bunge в ряду ухудшения условий обитания в природных местообитаниях и при интродукции

ЦП	IVC	Репродуктивное усилие	Число вегетативных побегов, шт.	Число соцветий, шт.	Высота соцветия, см	Диаметр соцветия, см	Порядковый номер первого метамера с пазушным соцветием
ЦП 11	1.60	0.08	1.2±0.08	18.3±0.4	10.3±0.5	13.5±0.5	3.8±0.2
ЦП 10	1.30	0.10	1.6±0.14	23.3±0.8	11.9±0.5	15.0±0.4	3.9±0.2
ЦП 9	1.25	0.15	1.0±0.02	19.0±0.7	16.1±0.7	15.8±0.4	4.0±0.4
ЦП 3	1.04	0.09	1.8±0.13	10.9 ±0.3	9.9±0.6	11.8±0.5	4.6±0.2
ЦП 1	1.01	0.13	1.8±0.14	10.5±0.3	14.9±1.5	11.6±1.0	Нет данных
ЦП 2	1.00	0.10	1.2±0.08	10.0±0.3	8.4±0.5	8.2±0.4	5.0±0.1
ЦП 6	0.86	0.09	2.0±0.20	10.9±0.4	8.0±0.5	9.8±0.5	4.7±0.2
ЦП 4	0.84	0.12	1.9±0.16	10.4±0.2	8.9±0.3	11±0.5	4.7±0.2
ЦП 8	0.83	0.08	1.8±0.14	10.0±0.2	7.9±0.4	10.8±0.4	5.4±0.1
ЦП 5	0.80	0.10	1.4±0.10	9.6±0.3	8.5±0.5	10±0.4	5.4±0.1
ЦП 7	0.72	0.12	1.3±0.14	9.5±0.2	8.6±0.5	8.7±0.4	5.3±0.2

замедление темпов онтогенетического развития (увеличение доли прегенеративных особей в возрастном спектре). Это позволяет растениям в неблагополучной эколого-фитоценотической обстановке надежно удерживать жизненное пространство. В условиях интродукции (ЦП 9-11) при ухудшении условий, связанных с внутривидовой конкуренцией, также наблюдается тенденция увеличения репродуктивного усилия, однако число вегетативных побегов при этом уменьшается. При благоприятных условиях (интродукция) стратегия выживания направлена на быстрое прохождение этапов онтогенеза и раннее вступление в генеративное состояние (преобладающее большинство достигает его на втором году вегетации), что позволяет растениям интенсивнее занимать благоприятствующие росту местообитания.

Литература

Ишмуратова М.М, Ишбирдин А.Р. Об онтогенетических тактиках *Rhodiola iremelica* // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Тез. докл. VI Всерос. популяц. семинара (2-6 декабря 2002). Нижний Тагил, 2002. С. 76-78.

Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань, 1989. 147 с.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ *POTENTILLA BIFURCA* L. В УСЛОВИЯХ ЦЕНТРАЛЬНОГО И ЮГО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ И ТЫВЫ

Басаргин Е.А., Черемушкина В.А., Годин В.Н.
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск
basargin@ngs.ru

Онтогенетическая структура вида в естественных условиях произрастания – одна из основных составляющих популяционной биологии, отражающая стратегию жизни вида (Работнов, 1975; Смирнова, 1987). Объект исследования – *Potentilla bifurca* L. (семейство Rosaceae) – травянистое длиннокорневищное многолетнее растение. Ареал вида охватывает европейскую часть России, Западную и Восточную Сибирь, Монголию, Китай и Тибет (Крылов, 1933). По экологической природе *P. bifurca* – ксеромезофит. Характерные места обитания – настоящие и опустыненные степи, остепненные луга. Ранее структура популяций данного вида не изучалась. Цель исследований – изучение онтогенетической структуры популяций *P. bifurca* в различных эколого-фитоценотических условиях.

Материал собран в Центральном и Юго-Восточном Алтае и на территории Тывы. Исследовано 11 ценопопуляций (ЦП) *P. bifurca*. В луговых сообществах: 1 – в долине р. Кучерла, Центральный Алтай, 2 – на террасе по правому бер. р. Юстик, Центральный Алтай, 3 – в долине р. Баян-Хем, Тыва; на опушке лиственничного леса: 4 – окрестности оз. Кара-Холь, Тыва; в настоящих степях: 5 – на склоне правого берега р. Кучерла, Центральный Алтай, 6 – на надпойменной террасе р. Карагай, Центральный Алтай, 7 – на надпойменной террасе р. Аргамджи, Юго-Восточный Алтай, 8 – в верховьях левого притока р. Бугузун, Юго-Восточный Алтай, 9 – в окрестностях пос. Хайы-Ракан, Тыва; в песчаной степи: 10 – в окр. пос. Чадан, Тыва; в каменистой степи: 11 – в горах Хайы-Ракан, Тыва.

Онтогенетическую структуру изучали методом учетных площадок в 1 кв. м, число которых зависело от плотности популяции. Описание онтогенетических спектров проводили по общепринятой методике (Ценопопуляции растений, 1976). При анализе онтогенетической структуры использовали классификацию «дельта-омега» (Животовский, 2001) и некоторые демографические показатели (Уранов, 1975; Жукова,1995; Глотов, 1998; Животовский, 2001).

P. bifurca размножается исключительно вегетативным путем. Вегетативно возникшие дочерние особи, как правило, неглубоко омоложены (на один-два онтогенетических состояния). Изученные ЦП – нормальные неполночленные. Базовый возрастной спектр ЦП – бимодальный, с двумя пиками, приходящимися на виргинильные и старые (*g3, ss*) особи. Максимум на виргинильных растениях объясняется активным вегетативным возобновлением, образованием длиннокорневищных парциальных побегов. Максимум на старых генеративных и субсенильных растениях связан, по-видимому, с длительностью пребывания особей в этих состояниях и переходом виргинильных особей в постгенеративный период, минуя генеративный. Но, несмотря на схожесть реальных спектров изученных популяций с базовым, все они отличаются друг от друга соотношением особей тех или иных групп, что влияет на возрастность и эффективность ценопопуляции.

Согласно классификации «дельта-омега», изученные популяции относятся к четырем типам (см. табл.). Четыре ЦП относятся к «молодым», обобщенный спектр которых левосторонний с сильным преобладанием виргинильных

Демографические показатели популяций *Potentilla bifurca*

Номер ЦП	Дельта (Δ)	Омега (ω)	$I_в$	$I_{ст}$	Плотность, шт./м^2	Эффективная плотность
Молодые популяции						
3	0.35	0.42	0.94	0.23	66.5	28.0
6	0.24	0.52	0.73	0.06	45.1	23.3
10	0.35	0.48	0.79	0.24	25.7	12.5
11	0.35	0.59	0.54	0.06	16.0	9.5
Переходные популяции						
2	0.42	0.61	0.42	0.12	21.3	13.0
4	0.51	0.62	0.35	0.24	31.4	19.4
Старые популяции						
1	0.61	0.49	0.40	0.52	24.4	12.1
7	0.59	0.50	0.56	0.48	16.2	8.2
8	0.68	0.51	0.44	0.57	24.7	12.5
9	0.62	0.56	0.16	0.33	7.6	4.3
Стареющие популяции						
5	0.59	0.61	0.20	0.25	17.3	10.5

(65%) и незначительной частью старых особей (*g3* – 2%; *ss* – 11%), причем, две из них близки по своим показателям к переходным, а одна – к зреющей. К переходным отнесены две ЦП, обобщенный спектр которых бимодальный с максимумами на молодых (*v* – 43%) и старых растениях (*g3* – 15.5%; *ss* – 17%). К стареющим отнесена одна ЦП, бимодальный спектр которой с преобладанием особей старой фракции (*g3* – 31%; *ss* – 27%). Четыре популяции классифицируются как старые с бимодальным обобщенным спектром: в отличие от стареющей, в старых ЦП имеется большая доля субсенильных растений (41%).

Существенное возобновление, характерное для популяций 3, 6 и 10 ($I_в$=0.73-0.94), которые произрастают на супесчаном субстрате или при незначительном его задернении, привело к высокой популяционной плотности (45.1-66.5 особей на единицу площади). Однако относительно высокая степень восстановления не отразилась на увеличении плотности ЦП 11 из-за развития длинных корневищ и разрастания особей на крутом каменистом степном склоне. Наиболее слабое восстановление наблюдается в популяциях 5 и 9 ($I_в$=0.16-0.20), в них же отмечена низкая плотность (7.6-17.3 особей на единицу площади). Вероятно, высокая степень задернения в этих сообществах отрицательно сказывается на плотности и возобновлении *P. bifurca*. Небольшая плотность обнаружена в популяции 7. Она описана в высокогорной степи на крутом склоне. Эффективная плотность в изученных популяциях в 1.5-2 раза ниже, за исключением ЦП 3, в которой преобладают виргинильные особи (68%), а процент генеративных составляет всего 5.3%.

Исходя из рассмотренного материала, можно сделать следующие выводы. Базовый спектр ценопопуляций *P. bifurca* определяется биологий вида, и он, как правило, бимодальный. На онтогенетическую структуру реальных ценопопуляций и ее плотность в большей мере влияние оказывают характер субстрата и крутизна склонов.

Литература

Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде (часть 1). Йошкар-Ола, 1998. С. 146-149.

Животовский Л. А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология, 2001. № 1. С. 3-7.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 223 с.

Крылов П. Н. Флора Алтая и Томской губернии. Томск, 1933.

Работнов Т. А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения «стратегий жизни « видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 5-7.

Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 206 с.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки, 1975. № 2. С. 7-34.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с.

ДИНАМИЧЕСКИЕ ТРЕНДЫ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «МАРИЙ ЧОДРА»

Бекмансуров М.В.
Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола
ecology@marsu.ru

При изучении сукцессионной динамики лесных фитоценозов очень важно проследить изменения в растительном покрове за возможно бóльший промежуток времени. Использование архивных документов наряду с лесотаксационными показателями разных лет облегчает решение этой сложной задачи.

На протяжении четырех лет – с 2000 по 2003 г. – мы проводили исследование биоразнообразия лесного покрова национального парка «Марий Чодра». Наряду с оценкой современного состояния лесов, мы попытались проследить изменения в растительном покрове территории, на которой в настоящее время расположен национальный парк (НП). Для этой цели использованы документы, имеющиеся в фондах Государственного архива Республики Марий Эл, и данные таксационных описаний 1966, 1977, 1984 и 1994 гг.

Лесной покров территории парка в течение длительного времени подвергался влиянию хозяйственной деятельности человека. Выгодное положение лесного марийского массива в зоне сплавных притоков Волги и удобная связь с такими крупными рынками сбыта, как Казань, Царицын, Астрахань, широко использовались лесопромышленниками. Интенсивная эксплуатация древесных ресурсов в нижнем и среднем течении левых притоков Волги, которая велась с начала XVIII в., привела к усиленной динамике ландшафтообразующих компонентов. На месте коренных лесов возникали производные (Водовозов, 1956; Васильева, 1979).

На рубеже XIX-XX вв. на большей части территории, занятой сейчас национальным парком, располагалась Лушмарская казенная дача Царевококшайского уезда Казанской губернии. Здесь проводились работы, связанные с рубкой и сбытом леса (Годовой отчет..., 1896; Лесоустроительный отчет..., 1902). Заготовка древесины велась, главным образом, методом сплошных рубок. При этом оборот рубки составлял 120 лет для сосны, ели и дуба; 80 – для липы, 60 – для березы, осины, клена, вяза. Сплошные рубки с указанными оборотами возможны только в том случае, если древостой одновозрастный. Достичь этого можно было или посадками или естественным возобновлением на лесосеках и пожарищах, соответственно 120-, 80- и 60-летней давности.

Срубленный лес, преимущественно в зимнее время, по квартальным просекам и лесным дорогам вывозился к сплавным рекам – Илети (левый приток Волги) и Юшуту (правый приток Илети). Сплав осуществлялся только в период паводка: по Юшуту – молевой, а по Илети – в плотах. Помимо рубок велись и посадки лесных культур и уход за ними. Так, с 1902 по 1912 г. на вырубках, необлесившихся сосновых гарях, на безлесных прогалинах в хвойных и дубовых насаждениях планировалось посадить 1479.5 десятин сосны, ели и дуба.

Анализ соотношения лесов Лушмарской казенной дачи и НП «Марий Чодра» по преобладающим видам деревьев (см. табл.) свидетельствует о том, что большая часть лесов НП, а, возможно, и все, претерпели сильные изменения в результате хозяйственной деятельности человека и являются производными в той или иной степени.

Итак, резкое снижение доли ели в древостое за последние 100 лет сопровождалось столь же существенным увеличением доли березы (см. табл.). Эта тенденция отмечена для всего лесного покрова Республики Марий Эл и Волго-Вятского региона в целом и связана, прежде всего, с деятельностью человека (Денисов, 2002). Однако не только рубки явились причиной снижения участия ели в древостое. Анализ таксационных описаний участков еловолиповых лесов в кварталах 21 и 30 Керебелякского лесничества НП «Марий Чодра», где, по крайней мере, с 1966 г. по настоящее время рубки не проводились, показал продолжение этой тенденции. Основной причиной отсутствия самоподдержания ценопопуляций ели финской на этих участках являются мощная лесная подстилка, препятствующая прорастанию семян, и хорошо развитый травянистый ярус из широкотравья, создающий затенение.

Заметно снизилось и количество дуба. По данным лесоустройства 1902 г., его доля в широколиственных лесах (сейчас это кварталы 17, 25, 35 Керебелякского лесничества) достигала 50%, а в насаждениях с доминированием ели – 20. В настоящее время популяция этого вида находится в плачевном состоянии, особенно на водоразделах. Лишь изредка встречаются исполины с диаметром ствола более метра и высотой около 30 м средневозрастного, старовозрастного и субсенильного онтогенетических состояний. Молодые генеративные особи встречаются еще реже.

На протяжении всего XX в. в лесах данной территории неизменным оставалось только соотношение сосны обыкновенной, которое поддерживалось созданием посадок этого вида на вырубках и пожарищах.

Соотношение лесов по преобладающим видам деревьев
в Лушмарской казенной даче и национальном парке «Марий Чодра»

Вид	Лушмарская казенная дача, 1902 г.		НП «Марий Чодра», 2002 г.	
	Площадь, га	%	Площадь, га	%
Сосна обыкновенная	14790	50.26	16846	50.12
Береза (повислая и пушистая)	628	2.13	8992	26.76
Липа сердцелистная	1988	6.75	2628	8.24
Осина	257	0.87	1790	5.32
Ель *	9597	32.61	1548	4.6
Ольха черная	452	1.54	916	2.73
Дуб черешчатый	1576	5.36	581	1.73
Ивы	Нет данных		141	0.48
Пихта сибирская	Нет данных		15	
Лиственница сибирская	0		8	
Клен остролистный	10		142	0.48
Вяз (шершавый и гладкий)	10		Нет данных	
Всего	29308		33451	

Исследования современного состояния лесного покрова показали, что в связи со снижением, а на заповедной территории и прекращением хозяйственной деятельности после организации НП «Марий Чодра» в 1985 г., в растительном покрове наметились динамические тренды, направленные на восстановление зональной растительности подзоны хвойно-широколиственных лесов, в которую входит территория Республики Марий Эл. Активное внедрение ели финской, липы сердцелистной, клена остролистного в сосновые леса, в которых практически отсутствует естественное возобновление сосны обыкновенной, в дальнейшем может привести к уменьшению биологического разнообразия за счет снижения участия в растительном покрове светолюбивых видов боровой эколого-ценотической группы сосудистых растений. Принимая во внимание такую тенденцию, необходимо наладить мониторинг в сосновых лесах с учетом их возраста и сукцессионного положения.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 01-04-48949.

Литература

Васильева Д.П. Ландшафтная география Марийской АССР. Йошкар-Ола: Марийское кн. изд-во, 1979. 134 с.

Водовозов С.А. Марийская АССР. Экономико-географический очерк. Йошкар-Ола: Марийское кн. изд-во, 1956. 156 с.

Годовой отчет по Лушмарскому лесничеству за 1896 г. Ф-154, опись 1, дело 32. С. 9.

Денисов С.А. Роль березы в формировании лесного покрова // Экология и леса Поволжья. Йошкар-Ола, 2002. С. 176-187.

Лесоустроительный отчет Лушмарской дачи Лушмарского лесничества Царевококшайского уезда ревизии 1902 г. Ф.-154, опись 1, дело 33. 1000 с.

КОЛОНИЯ РУКОКРЫЛЫХ В ДИВЬЕЙ ПЕЩЕРЕ: ВИДОВОЙ СОСТАВ, ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОЙ И СУТОЧНОЙ ДИНАМИКИ

Белоусов А. С.
Пермский государственный университет, г. Пермь
belous5@psu.ru

Крупные колонии рукокрылых в пещерах являются своеобразными центрами расселения животных и определяют характер хироптерофауны региона.

Крупнейшая на Северном Урале Дивья пещера представляет собой карстовую полость, расположенную в трещиноватых известняках пермского периода. Пещера находится на правом берегу р. Колва (бассейн р. Кама), в 10 км к северу от г. Ныроб Пермской области. Общая длина ходов пещеры составляет около 10 км.

Полевой материал был собран в июле-августе 2001-2003 гг., в январе 2002 г. провели предварительный подсчет зимующих рукокрылых.

При проведении исследований были поставлены следующие задачи: изучение видового состава колонии рукокрылых в Дивьей пещере; оценка сезонной и годовой динамики численности; изучение ночной активности летучих мышей; учет численности рукокрылых в колонии пещеры Дивья.

В темное время суток рукокрылых отлавливали при помощи мобильных ловушек (Борисенко, 1999) рядом с входом в пещеру. Пойманных летучих мышей после определения отпускали. Для установления видовой принадлежности использован «Определитель млекопитающих СССР» (1965) и «Определитель рукокрылых Поволжья» (1999).

Всего было обнаружено пять видов летучих мышей, относящихся к одному семейству – гладконосых летучих мышей (Vespertilionidae): ночница Брандта (*Myotis brandtii*), усатая ночница (*Myotis mystacinus*), водяная ночница (*Myotis daubentonii*), прудовая ночница (*Myotis dasycneme*), бурый ушан (*Plecotus auritus*). Большинство отловленных и осмотренных зверьков разных видов являлись половозрелыми самцами.

В 2001 г. проведено ночное наблюдение активности летучих мышей и осуществлен предварительный подсчет животных во входной части пещеры (до грота Рычкова). В этой части пещеры учтено 78 животных 4 (5) видов: ночница Брандта и (или) усатая ночница (41)* , прудовая ночница (20), водяная ночница (4), ушан бурый (13). Не были обнаружены двухцветный кожан (*Vespertilio murinus*), отмеченный там ранее (Чащин, 1988), и северный кожанок (*Eptesicus nilssoni*). Последний вид, согласно имеющимся данным, вообще не использует пещеры в качестве летних убежищ (Орлов, 2000).

В январе 2002 г. (ДДЮТЭ совместно с Институтом экологии растений и животных УрО РАН) был проведен учет зимующих рукокрылых. Обнаружено в общей сложности свыше тысячи животных, примерно для тысячи из них была установлена видовая принадлежность. Среди них было более 950 экз. ночницы Брандта и(или) усатой ночницы, по 20 – ушана бурого и северного кожанка, единично отмечены прудовая и водяная ночницы).

В 2003 г. при более тщательном изучении видового состава удалось подтвердить обитание в пещере видов-двойников: ночницы Брандта и усатой ночницы.

Изучение ночной активности рукокрылых осуществляли следующим образом: у входа в пещеру в течение одной минуты подсчитывали летучих мышей, пролетевших в луче фонаря на фоне выбранной мишени (в нашем случае это была старая береза в 10-15 м от входа). Эти подсчеты повторяли с регулярностью в пять минут на протяжении всей ночи. Одновременно производили подсчет общего числа животных, вылетевших и влетевших в пещеру. Активность животных была наиболее высока в вечернее и утреннее время. Вечерний пик активности менее продолжителен по времени и характеризуется меньшим числом животных, летающих у входа в пещеру.

На основании вышеизложенного можно сделать следующие выводы.

Видовой состав рукокрылых Дивьей пещеры представлен шестью видами: ночница Брандта, усатая ночница, водяная ночница, прудовая ночница, бурый ушан, северный кожанок, которые относятся к одному семейству – Vespertilionidae. Последний вид присутствует только на зимовке.

Структура летнего населения рукокрылых представлена половозрелыми самцами. Самки покидают пещеры и формируют выводковые колонии на удалении от мест зимовок.

Активность рукокрылых приурочена к вечерним и утренним часам суток. Пики активности разных видов могут накладываться друг на друга. Вечерний пик активности менее продолжителен по времени и характеризуется меньшим числом животных.

Численность колонии составляла около 1500-2000 особей. С учетом самок с детенышами, еще не прибывших к месту зимовки, и северных кожанков, не использующих пещеры в качестве летних убежищ, общая численность колонии рукокрылых в Дивьей пещере приближается к 3-4 тысячам особей.

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ КАК ОДИН ИЗ АСПЕКТОВ ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУРЫ И ДИНАМИКИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПАПОРОТНИКОВ ВИСИМСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Беляева Н.В.
Висимский государственный природный биосферный заповедник, г. Кировград
visim@mail.utnet.ru

Изучение ценопопуляций играет важную роль для выяснения организации и динамики фитоценозов. По определению Т.А.Работнова (1978), ценотическая популяция – форма существования вида в соответствующем фитоценозе, форма его приспособления к обитанию в данных условиях, отражающая стратегию жизни растений. Одним из приспособительных свойств ценопопуляций являются их фенологические особенности. Ведь ценопопуляции испытывают все изменения, свойственные фитоценозам, в состав которых они входят, и в первую очередь сезонные.

Получить наиболее полные и точные фенологические данные можно, применяя в сочетании различные методы сбора и обработки информации (Батманов, 1972; Куприянова, 2001). С 1976 г. по программе Летописи природы в Висимском заповеднике проводятся фенологические наблюдения за многими видами сосудистых растений с помощью первичного описательного метода, т. е. отмечается фенологическое состояние растений в день посещения постоянной фенологической площади. При работе первичными методами результат получается без указания меры точности, поскольку отчет берется от одной учетной единицы объекта, которой в данном случае является ценопо-

*Ночница Брандта и усатая ночница – виды-двойники; их точное определение возможно лишь при тщательном рассмотрении.

пуляция как таковая. Полученные полевые результаты затем обрабатываются по схеме первичного метода из группы регистраторов срока – определяются даты начала фенологических фаз. В 1990-1994 гг. нами были опробованы интегральные методы, суть которых та же, что и первичных, но в наблюдение включается n-ое количество учетных единиц, которыми уже в данном случае являются отдельные особи или побеги растений.

Объекты настоящего исследования – некоторые виды папоротников, важные компоненты горных темнохвойных лесов Среднего Урала. Анализировались фенологические фазы «появление розеток с полностью развернувшимися вайями» у щитовника расширенного (*Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray) и «полное раскручивание одиночных вай» у диплазиума сибирского (*Diplazium sibiricum* (Turcz. ex G.Kunze) Kurata), фегоптериса связывающего (*Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt), голокучника трехраздельного (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman). Наблюдения проводились в восточной горной части заповедника в рамках единого топоэкологического профиля (пойма р. Сакальи – вершина г. Большой Сутук) в пихто-ельниках крупнопапоротниковом, высокотравно-папоротниковом, большехвостоосоково-липняковом и нагорном, а также в кедрово-ельнике хвощово-сфагновом.

Согласно многолетним данным, начальный этап вегетации папоротников в горной части заповедника в основном приходится на подсезон «начального лета» (9 июня – 9 июля). Мелкие виды папоротников отличаются от видов с крупными вайями достоверно более ранним началом фазы. Первые, полностью развернувшиеся вайи у голокучника и фегоптериса появляются еще в подсезон «предлетья», у щитовника и диплазиума на неделю позже, что совпадает с началом летнего сезона. Продолжительность фенофазы, по-видимому, определяется эндогенно и менее зависит от погодных колебаний, чем начало процесса.

По сравнению с первичными методами чувствительность интегральных методов при изучении фенологических различий ценопопуляций значительно выше (Беляева, 1996, 2001). По данным интегрального метода, из группы регистраторов срока большинство средних дат появления полностью развернувшихся вай у папоротников различных ценопопуляций достоверно отличаются друг от друга. Ранее всего их вегетация начинается в зоне оптимальной теплообеспеченности на высоте 450-500 м над ур. м., чему в нашей работе соответствует пихто-ельник большехвостоосоково-липняковый. Напротив, в последнюю очередь разворачивание вай наблюдается в наиболее холодных экотопах с соответствующими им кедрово-ельником хвощово-сфагновым в пойме Сакальи и пихто-ельником нагорным на вершине Большого Сутука. Продолжительность явлений в экстремальных фитоценозах короче оптимума.

Для территории Средне-Уральского биогеоценологического стационара, существовавшего ранее на территории Висимского заповедника, в качестве зонально-регионального плакорного типа внутриландшафтных природных комплексов Э.Г. Коломыцем (1979) были определены пихто-ельники крупнопапоротниковый и высокотравно-папоротниковый. По нашим данным, эти фитоценозы можно считать и фенологическим плакором, поскольку полученные для них значения средних дат начала вегетации папоротников близки к средним датам для всего профиля.

При регистрации фенологических фаз растений необходимо всегда помнить о неоднородности каждой ценотической популяции и о том, что в каждый момент растения одного и того же вида в данном фитоценозе находятся в различном состоянии (Воронов, 1973). Интегральный описательный метод позволяет полностью проследить процесс появления расправившихся одиночных вай или их розеток у папоротников в каждой ценопопуляции с помощью построения реальных и эталонных кривых накопленных частот – кумулят. Для каждой кривой определялся центральный элемент ряда – медиана. По величине средних квадратических отклонений можно судить о скорости процессов в ценопопуляциях, т. е. об их индивидуальной феноизменчивости. Выявлено, что индивидуальная изменчивость диплазиума и голокучника меньше, чем у щитовника и фегоптериса. Эталонные кумуляты щитовника, построенные для ценопопуляций плакорных пихто-ельников крупнопапоротникового и высокотравно-папоротникового, ближе всего к обобщенной кривой, а пихто-ельников большехвостоосоково-липнякового и нагорного занимают относительно него, соответственно, крайнее левое и правое положение. Для фегоптериса и голокучника все эталонные кривые очень близки к обобщенной кумуляте. Для диплазиума анализировались два плакорных фитоценоза – крупнопапоротниковый и высокотравно-папоротниковый. Несколько раньше процесс происходит в более теплом и лучше дренированном высокотравно-папоротниковом лесу по сравнению с холодным и влажным крупнопапоротниковым.

Литература

Батманов В.А. К постановке фенологических исследований над дикорастущими ягодниками // Продуктивность дикорастущих ягодников и их хозяйственное использование. Киров, 1972. С. 151-153.

Беляева Н.В. Возможности применения первичного и интегрального методов регистраторов срока для изучения экологической феноизменчивости видов растений (на примере *Maianthemum bifolium*) // Проблемы заповедного дела. 25 лет Висимскому заповеднику: Тез. докл. Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург, 1996. С. 34-35.

Беляева Н.В. Сочетание первичных и интегральных методов (по В.А.Батманову) при изучении сезонной динамики природы в Висимском заповеднике // Фенологические методы в научных исследованиях и школе: Матер. регион. научно-практ. конф., посвящ. 100-летию со дня рожд. В.А. Батманова, Екатеринбург, 16 декабря 2000 г. Екатеринбург, 2001. С. 31-35.

Воронов А.Г. Геоботаника. М.: Высш. шк., 1973. 384 с.

Коломыц Э.Г. Эколого-географические аспекты изучения горной тайги Среднего Урала // Темнохвойные леса Среднего Урала. Свердловск, 1979. С. 51-83.

Куприянова М.К. В.А. Батманов – основатель нового направления в фенологии // Фенологические методы в научных исследованиях и школе: Матер. регион. научно-практ. конф., посвящ. 100-летию со дня рожд. В.А. Батманова, Екатеринбург, 16 декабря 2000 г. Екатеринбург, 2001. С. 8-17.

Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с.

ЭКОЛОГИЯ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS RUTILUS* PALL.) В ГРАДИЕНТЕ РАВНИННЫХ И ГОРНЫХ ЛАНДШАФТОВ

Бобрецов А.В.

Печоро-Илычский государственный природный биосферный заповедник, пос. Якша

Горные популяции широко распространенных видов мелких млекопитающих отличаются от равнинных целым комплексом экологических особенностей (Большаков, 1972; Бердюгин, 1997). Однако в литературе существуют противоречивые точки зрения на сходство и различие горных и равнинных форм по ряду популяционных параметров (Маликов, Мейер, 1990), что указывает на необходимость дальнейшего изучения экологии фоновых видов животных в данном ландшафтном градиенте.

В работе использованы результаты многолетних исследований (1984-2002 гг.), которые проводились в трех ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника – равнинном (восточная окраина Русской равнины), предгорном и горном (западный макросклон Северного Урала). Расстояние между крайними стационарами – около 130 км, перепад высот – 500 м. Отмечено направленное изменение некоторых климатических показателей (понижение температуры воздуха и увеличение количества осадков) от равнины в направлении гор. В качестве объекта исследований была выбрана красная полевка – самый массовый вид мелких грызунов. Просмотрено 6 тыс. 845 особей этого вида, в основном из лесных стаций.

Анализ показал, что многие экологические показатели популяции красной полевки меняются в ландшафтном градиенте (см. табл.). Так, относительная численность вида имеет отчетливо выраженный тренд – увеличение от равнины к горам. Среднее обилие полевок в горах в три раза превышает аналогичные показатели, полученные для равнины. В годы высокой численности показатели обилия полевок в равнинных лесах не превышали 12.5 экз., в предгорной тайге колебались в пределах 13-15 экз., в горных лесах – в пределах 19-28 экз. на 100 ловушко-суток. Население красной полевки в последних двух ландшафтных районах более стабильно (коэффициент вариации численности – 60%), чем на равнине (100%). Пространственная структура животных горных местообитаний существенно отличается от таковой равнинного и предгорного районов. Заселенность территории в этих биотопах в два раза выше, чем на равнине. Вместе с тем уменьшается агрегированность населения животных (Бобрецов, Лукьянова, 2001).

Сроки размножения красной полевки напрямую связаны с ходом весенних процессов. Поэтому в горах животные приступают к размножению на 10-15 дней позже, чем на равнине. В некоторые годы (1985) эти различия

Экологические показатели красной полевки в разных типах ландшафтов

Показатели	Ландшафтные районы		
	Равнина	Предгорье	Горы
Относительная численность, экз. на 100 л/с	4.6±0.8	7.8±1.1	15.4±2.6
Заселенность территории, %	22.0±2.1	26.4±2.0	44.5±1.7
Агрегированность населения	1.26±0.15	1.21±0.13	0.89±0.07
Доля перезимовавших особей в августе, %	9.0±1.4	16.8±2.8	19.2±2.1
Доля самок в популяции, %:			
перезимовавшие	46.3	35.7	47.2
половозрелые сеголетки	43.4	43.4	49.2
неполовозрелые сеголетки	36.3	44.5	39.6
Величина выводка: перезимовавшие	6.0±0.1	6.5±0.1	6.9±0.1
сеголетки	5.6±0.1	6.0±0.1	6.3±0.1
Доля половозрелых сеголеток в годы			
высокой численности, %	11.7	5.2	7.2
Доля половозрелых сеголеток в годы			
низкой численности, %	45.2	42.0	75.4
Доля перезимовавших самок с числом			
выводков, %: один	36.4	33.6	15.4
два	62.1	63.7	69.2
три	1.5	2.7	15.4
Исследовано животных	1921	3159	1761

достигали почти месяца. Сроки окончания размножения более стабильны и приходятся на третью декаду августа. Однако уменьшение репродуктивного периода компенсируется большей интенсивностью размножения горных популяций. Возрастают величина выводка как у перезимовавших животных ($t=4.2$; $p<0.001$), так и сеголеток ($t=2.5$; $p<0.05$), а также число пометов за репродуктивный период. Последний показатель на равнине достигает 1.65, в предгорье – 1.69, в горах – 2.0. Если в первом районе велика доля самок с одним пометом (36.4%), то в последнем она уменьшается в два раза. В то же время, в горах почти в 10 раз увеличивается число самок с тремя выводками.

Важная роль в темпах нарастания численности принадлежит молодым животным, участвующим в размножении (Кошкина, 1965). В годы низкой численности и на фазе ее нарастания сеголетки быстро растут, значительная часть их созревает и принимает участие в размножении. На равнине в такие годы они составляли 37.5-64.2%, в горах – 65.6-100.0. В годы высокой численности происходило торможение созревания молодых животных, и лишь небольшая их часть размножалась. В равнинной тайге доля таких полевок достигала 15.4%, в горных лесах – 6.1. Изменчивость числа половозрелых сеголетков на равнине составила 64.8, в предгорье – 86.1, в горах – 133.6%.

В данном градиенте отмечены явные различия и в структуре популяций красной полевки. Так, в горных лесах в среднем в два раза больше перезимовавших животных доживает до конца репродуктивного периода, увеличивая, таким образом, воспроизводительный потенциал популяции. Соотношение полов в горном и равнинном районах очень близко 1:1, в предгорье оно уклоняется в сторону самцов. Однако у горных популяций наблюдается четкая зависимость полового состава полевок от уровня их численности. В годы низкой плотности среди перезимовавших зверьков значительно преобладали самцы (61.4%), тогда как в годы высокой плотности их доля была близка 1:1. В период нарастания численности в популяции превалировали самки. Впервые на эту особенность в динамике полового состава красной полевки на Северном Урале указал Б.В. Тестов (1983). В равнинном районе, где полевок относительно немного, подобной тенденции не прослеживается.

Выявленные различия обусловлены, в первую очередь, экологической емкостью местообитаний разных типов ландшафтов, которая определяется структурной организацией растительного покрова. В горных лесах западного макросклона Северного Урала складывается более благоприятная среда обитания для красной полевки, чем в равнинной тайге. В них значительно больше разнообразных убежищ, богаче и стабильнее по годам кормовая база. Полевки равномернее распределены по территории, которая потенциально может вместить значительное количество животных. В этих условиях их воспроизводительные способности возрастают (Смирнов, 1968). При высокой плотности населения животных в горах начинают четко проявляться механизмы авторегуляции численности.

Литература

Бердюгин К.И. Экология грызунов Уральских гор // Экология млекопитающих горных территорий: популяционные аспекты: Матер. Всерос. совещ. Нальчик, 1997. С. 141-143.

Бобрецов А.В., Лукьянова Л.Е. Пространственное размещение красной полевки в ельниках Печоро-Илычского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. Екатеринбург, 2001. С. 251-253.

Большаков В.Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.

Кошкина Т.В. Плотность популяции и ее значение в регуляции численности красной полевки // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. № 1. С. 5-17.

Маликов В.Г., Мейер М.Н. Особенности размножения и постнатального онтогенеза горных и равнинных видов полевок (Rodentia, Arvicolinae) в связи с характером их распространения // Фауна, систематика и эволюция млекопитающих / Тр. ЗИН РАН. Л.: 1990, Т. 225. С. 21-33.

Смирнов П.К. Эколого-физиологическое исследование некоторых видов грызунов. Л.: Наука, 1968. 135 с.

Тестов Б.В. О связи динамики численности и полового состава микропопуляций красной полевки // Грызуны: Матер. Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 456-457.

ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МЕТОДИКИ ЛИНЕЙНОГО МЕЧЕНИЯ ПРИ МОНИТОРИНГЕ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Бобрецов А.В.[1], Щипанов Н.А.[2], Калинин А.А.[2]

[1]Печоро-Илычский государственный природный биосферный заповедник, пос. Якша

[2]Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва, shilab@eimb.ru

Мониторинг популяций мелких млекопитающих – одно из важных направлений деятельности заповедников. Обычно он проводится традиционными методами – давилками и(или) ловчими канавкам, которые дают представление об относительной численности и демографической структуре популяции. Однако при этом такие важнейшие популяционные параметры, как плотность, размеры индивидуальных участков, характер использования пространства и соотношение оседлой и подвижной (нерезидентной) частей популяции, выпадают из поля зрения. Если оценка нерезидентного населения может быть получена и при отлове давилками с последующим расчетом числа оседлых животных (Лукьянов, 1988), то использование пространства животными изучается лишь при индивидуальном

мечении, традиционно проводимом на площадках живоловками. Этот метод трудоемок и дает ограниченные данные. Нами разработана методика линейного мечения, позволяющая одновременно наблюдать различные виды и охватывать обширные пространства при небольших трудозатратах. Возможность использования методики живоотлова определяется сопоставимостью данных мечения, учетов с помощью давилок и ловчих канавок.

Пробное испытание этой методики было проведено в предгорном районе (Гаревка-Левобережная) Печоро-Илычского заповедника. В сентябре в ельнике зеленомошном плакорном в течение 10 дней метили животных. Для этого 100 живоловок оригинальной конструкции (Щипанов, 1986) было выставлено в линию с интервалом 7 м. Проверку проводили два раза в сутки (в начале и конце срока наблюдений – в течение светового дня) с интервалом 1.5 ч, затем ловушки закрывали. Помечено 78 особей четырех видов, которые дали 317 поимок. Плотность населения рассчитывалась по формуле: $d = 40000N^2/pL^2$, где N – число оседлых животных на линии, L – длина линии (Щипанов и др., 2000). Для сравнения были взяты результаты учетов, проведенных в том же биотопе давилками и канавками. Отработано 1 тыс. ловушко-суток (100 давилок поставленных через 5 м и работавших 10 дней) и 32 канавко-суток (две 50-метровые канавки). Количество оседлых животных, отловленных в давилки, рассчитывали по методике Щипанова (1990), так как она больше подходит для малых выборок.

Численность мелких млекопитающих в 2003 г. (табл. 1) была ниже средней (Бобрецов, 2000). Как и ожидалось, разные методы учета дали большой разброс в оценках. Избирательность давилок неоднократно обсуждалась в литературе: в них обычно велика доля лесных полевок. Канавки, наоборот, дают большую выборку по землеройкам. Известно, что они ловят преимущественно нерезидентов (Моралева, 1992; Shore et al., 1995) и в большей степени отражают подвижность, чем плотность. Наиболее близкие цифры к реальной картине в природе получены живоловками.

Оседлая часть животных составила 76% всего населения: *Sorex caecutiens* – 18 экз, *S. araneus* – 9 экз., *Cl. rutilus* – 23 экз, Размеры участка у средней бурозубки в аналогичных местообитаниях Тверской области и в заповеднике очень близки и составляют, соответственно, 45.8±2.3 (Щипанов и др., 2001) и 40.6±5.0, как и доля ловушек, посещаемых совместно – около 30% (табл. 2). У обыкновенной бурозубки в заповеднике размеры участков больше – 45.7±17.8 против 35.5±4.5. Этот вид характеризовался также большой долей совместно посещаемых ловушек – 22 %, что отмечалось в Тверской области лишь при высокой численности. Увеличение размеров участка может свидетельствовать о худших условиях обитания обыкновенной бурозубки у северного края ареала. Большее перекрывание участков может отражать как различия в использовании территории разными хромосомными расами, так и действие других факторов и требует детальных исследований.

На наш взгляд, соотношение видов в населении Micromammalia корректнее оценивать на основе плотности. Если показатели плотности красной полевки по давилкам и живоловкам очень близки, то для землероек такой расчет в первом случае невозможен. При мечении данные сопоставимы для всех фоновых видов, обитающих на месте работ.

Жизнестойкость популяций определяется способностью вида заселять опустевшие участки. Выделяется три типа функционирования популяций: высокая доля нерезидентов или стабилизация плотности при минимуме нерезидентов – изменчивый, стабильно большая доля нерезидентов, стабильно малая доля нерезидентов. Виды, изменяющие тип функционирования, пригодны для оценки состояния экосистемы, а виды со стабильно малой долей нерезидентов – для выявления пороговых нарушений (Щипанов, 2002). Представляют интерес выявление таких видов и разработка системы их мониторинга. Апробированная методика позволяет получать необходимые данные. В целом, испытанную методику можно оценить как перспективную для мониторинга популяций. Ее использование позволяет расширить представления, получаемые с помощью традиционных методов. Применение живоловок

Таблица 1

Численность фоновых видов мелких млекопитающих

Вид	Давилки			Канавки			Живоловки		
	n	P*	%	n	P	%	n	P	%
Sorex caecutiens	9	0.9	13.0	86	26.9	41.7	28	10.6	40.6
Sorex araneus	12	1.2	17.4	85	26.6	41.3	15	7.3	21.7
Clethrionomys rutilus	47	4.7	68.1	33	10.3	16.0	23	12.0	33.3
Clethrionomys glareolus	1	0.1	1.4	2	0.6	1.0	3	0.4	4.4

* P – индекс обилия (соответственно на 100 ловушко-суток, 10 канавко-суток и 100 ловушко-дней); % – доля вида в уловах.

Таблица 2

Плотность и характеристики использования пространства животными

Вид	Диаметр участка, м		Доля совместно посещаемых животными ловушек, %	Плотность, особей/га
	M ± σ	lim		
Sorex caecutiens	40.6±5.0	21-78	31.6	10.0
Sorex araneus	45.7±17.8	14-78	22.2	2.5
Clethrionomys rutilus	44.1±18.5	21-85	33.3	16.5

имеет и то преимущество, что сохраняет поголовье мелких млекопитающих на месте наблюдения практически без изменений, что гораздо больше соответствует задачам заповедника, чем методы учетов с изъятием.

Литература

Бобрецов А.В. Динамика численности мелких млекопитающих // Закономерности полувековой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья. Сыктывкар, 2000. С. 69-90.

Лукьянов О.А. Оценка демографических параметров популяций мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология, 1988. №1. С. 47-55.

Моралева Н.В. Пространственно-этологическая структура популяции обыкновенной бурозубки: Автореф. ... канд. дис. М., 1992. 26 с.

Щипанов Н.А. Оценка плотности населения оседлых и величины потока нетерриториальных мелких млекопитающих при учетах с безвозвратным изъятием // Зоол. журн., 1990. Т. 69. № 5. С. 113-123.

Щипанов Н.А. Функциональная организация популяций мелких млекопитающих – возможный подход к изучению устойчивости. Прикладной аспект (на примере мелких млекопитающих) // Зоол. журн., 2002. Т. 81. № 9. С. 1029-1047.

Щипанов Н.А., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю. и др. К методике изучения использования пространства землеройками-бурозубками // Зоол. журн., 2000. Т. 79. № 3. С. 362-371.

Щипанов Н.А., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю. и др. Использование пространства средней бурозубкой Sorex caecutiens (Insectivora, Mammalia). Характеристики участков и дальних перемещений // Зоол. журн., 2001. Т. 80. № 5. С. 576-585.

Shore R.F., Myhill D.G., Lhotsky R., Mackenzie S. Capture success for pygmy and common shrews (Sorex minutus and S. araneus) in Longwaorth and pitfall traps on upland blanket bog // J. Zool., 1995. V. 237. № 4. P. 657-662.

ЭТАПЫ ФОРМИРОВАНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *CHIMAPHILA UMBELLATA* (L.) W.BARTON И *ORTHILIA SECUNDA* (L.) HOUSE (*PYROLACEAE* DUM.)

Бобров Ю.А.
Вятский государственный гуманитарный университет, г. Киров
urii-bobrov@botany.kirov.ru

Исследование этапов формирования ценопопуляций *Chimaphila umbellata* (L.) W.Barton и *Orthilia secunda* (L.) House (Pyrolaceae Dum.) проведено на территории ООПТ «Медведский бор» (Нолинский район Кировской области) в 2001-2002 гг., окрестностях городов Киров и Дзержинск (Нижегородская область) в 2001-2003 гг.

Изучали этапы формирования ценопопуляций разного возраста путем их сравнения. Это связано с тем, что при исследовании морфологического строения входящих в популяцию особей, она полностью изымалась из природы.

В результате получены следующие данные.

Все обнаруженные ценопопуляции с молодыми растениями развивались на нарушенных субстратах в отсутствии взрослых особей.

Первоначально популяция, очевидно, состоит из нескольких протосом – недифференцированных вегетативных тел, развивающихся из корневого полюса зародыша (Терехин, Никитичева, 1968). Эта структура формируется под поверхностью субстрата и не была выявлена в полевых условиях.

Уже в это время возможно вегетативное размножение растения (Терехин, Никитичева, 1968; Терехин, 1977), но партикуляция, скорее всего, является травматической (терм.: Ценопопуляции ... , 1976). Растения в ценопопуляции находятся в догенеративном периоде развития.

Когда из адвентивных почек протосомы развиваются почвенно-воздушные побеги, особь переходит в фазу протосомного растения. Под термином «протосомное растение» мы понимаем растение, которое обладает хорошо развитой протосомой и почвенно-воздушными побегами, образующимися из ее адвентивных почек. После появления побегов особь выходит на поверхность субстрата и становится доступной для наблюдения в полевых условиях.

В результате формируется ценопопуляция из протосомных растений семенного происхождения. В некоторых случаях она может образовываться и в итоге партикуляции единственной протосомы на предыдущем этапе и дальнейшего независимого развития протосом вегетативного происхождения (т. е. ценопопуляция будет представлять собой клон), а также при совмещении того и другого способов. Но большие расстояния между протосомными растениями (около 1 м) позволяют считать доминирующим первый способ формирования ценопопуляции.

Протосомные растения тоже обладают способностью к партикуляции; так же как и на предыдущем этапе при этом разрушается протосомная часть растения. В результате ценопопуляция становится образована не только особями семенного, но и вегетативного происхождения. Характер партикуляции, по-видимому, остается травматическим.

Все особи ценопопуляции из протосомных растений (как семенного, так и вегетативного происхождения) обычно являются догенеративными. В очень редких случаях побеги, образовавшиеся из придаточных почек протосомы, зацветают.

Постепенно количество побегов протосомных растений увеличивается, среди них появляются вегетативно-генеративные побеги. Как вегетативные, так и вегетативно-генеративные побеги активно ветвятся с формированием систем побегов в поздемной и надземной частях растения.

Первые побеги как протосомного, так и побегового происхождения отличаются малой цикличностью и быстро отмирают в надземной части. Из их резидов (терм.: Нухимовский, 1997) формируется симподиальное гипогеогенное корневище. После этого особь вступает в фазу протосомно-корневищного растения, обладающего более или менее развитой протосомой и побеговой системой, составной частью которой обязательно является корневище.

Побеговая система, начавшая ветвиться на предыдущей стадии, приобретает вид ветвистой структуры. Нарастание ее скелетных осей (число их может превышать 10) в основном центробежное, радиальное, с наиболее старой частью в центре особи.

Одновременно с образованием протосомно-корневищных растений усиливается конкуренция между особями за субстрат, и, как правило, в ценопопуляции постепенно остается только одно растение из большого числа почвенно-воздушных побегов, связанных в почве длинными коммуникационными корневищами. Оно также способно к партикуляции, но морфологической дезинтеграции подвергается побеговая система. При этом разрушается наиболее старая (центральная) часть корневища.

В результате этой партикуляции формируется ценопопуляция в виде клона из корневищных растений. Их развитие во многом повторяет развитие материнской особи, т. е. побеговая система преимущественно формируется центробежно, с отмиранием центральной части побеговой системы.

В результате партикуляции омоложение происходит редко, поэтому клонисты (терм.: Нухимовский, 1997) обычно находятся в генеративном периоде развития.

Постепенно клонисты стареют, их ветвление (как в надземной, так и в подземной частях) практически прекращается, и они имеют вид одноосных структур. Их годичные приросты значительно увеличиваются, что приводит к быстрому расселению с прежних мест произрастания.

При омоложении особей в результате партикуляции молодые растения образуются из почек наиболее ранних участков корневища, и таким образом формируется клон с молодыми (одним, реже несколькими) особями в центре и несколькими старыми – на периферии.

Следовательно, в развитии ценопопуляций *Chimaphila umbellata* и *Orthilia secunda* отмечены следующие основные этапы:

- протосомы семенного происхождения;
- протосомные растения;
- протосомно-корневищные растения;
- протосомно-корневищное растение;
- клон из одновозрастных корневищных растений;
- клон из разновозрастных корневищных растений.

Литература

Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. М., 1997. Т.1. 630 с.

Терехин Э.С. Паразитные цветковые растения: Эволюция онтогенеза и образа жизни. Л., 1977. 220 с.

Терехин Э.С., Никитичева З.И. Постепенное развитие паразитных Angiospermae. 1. Метаморфоз // Бот. журн., 1968. Т. 53. № 1. С. 39-57.

Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М., 1976. 214 с.

ОБ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ *RUBUS IDAEUS* L. (ROSACEAE)

Быструшкин А.Г.
Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург
manpuriner@rambler.ru

Биологическое разнообразие растений, в том числе и на популяционном уровне, во многом определяется разнообразием условий произрастания. Познание закономерностей экологической изменчивости вида открывает возможности прогноза, в каком направлении изменятся признаки растения при воздействии того или иного природного или антропогенного факторов, и в значительной мере облегчает задачу охраны, использования или управления популяциями растений. Экологическая изменчивость заключается в различном проявлении однотипных признаков у растений под действием разных экологических факторов и является одной из форм внутривидовой изменчивости (Мамаев, 1973).

Объект нашего исследования – малина обыкновенная, геоксильный корнеотпрысковый клонообразующий кустарник с двухлетним циклом развития побегов. Побеги малины в первый год вегетативные. После перезимовки из пазушных почек развиваются вегетативно-генеративные побеги, называемые латералами. Часть почек в нижней части побега не развиваются в латералы, а остаются спящими. После плодоношения осенью второго года жизни весь побег вместе с латералами отмирает. Для изучения мы использовали полностью развитые побеги второго года жизни, перенесшие зиму 2001-2002 гг. Предметом исследования изменчивости послужили пять признаков, характеризующих размеры и габитус куста малины. Экологические особенности морфологии малины обыкновенной мы изучали на Южном Урале в природных популяциях, расположенных по высотному профилю на разной высоте над ур. м. Высотный профиль охватывает местообитания на северо-западном склоне г. Большой Нургуш от вершины до побережья оз. Зюраткуль. Краткая характеристика местообитаний приведена в таблице. Расстояние между соседними местообитаниями во всех случаях превышало 200 м, что позволяет предполагать отсутствие в разных местообитаниях одних и тех же клонов. Выборка осуществлялась отбором одного двухлетнего побега возобновления от каждого из 20 зрелых генеративных кустов, расположенных на расстоянии не более 20 м друг от друга, что позволяет предположить возможность эффективного перекрестного опыления между ними. Отбор производился методом ближайшего соседа вдоль транссекты, пересекающей заросль.

Вычисление коэффициента благоприятности условий произрастания (К) проводили на основе габитуальных признаков (признаки 1-5) методом средневзвешенного (Ишмуратова, Ишбирдин, 2002).

В таблице представлено распределение морфологических признаков побегов малины обыкновенной в градиенте высоты над уровнем моря. С увеличением высоты местообитания наблюдается уменьшение параметров, характеризующих размер побега (признаки 1-5). Вычисленный на основе этих признаков коэффициент благоприятности условий произрастания (К) также уменьшается с увеличением высоты местообитания над уровнем моря. Наиболее благоприятны для развития побегов малины местообитания в лесном поясе, в особенности в ельнике поручейном, характеризующемся глубокими дренированными почвами с постоянным проточным режимом увлажнения. Местообитания выше границы леса менее благоприятны, особенно расщелины скал и промежутки между валунами в поясе горных тундр и гольцов (курумов). Меристические признаки, связанные с развитием побега, – количество тех или иных метамеров (признаки 3-5), максимально выражены в наиболее благоприятном местообитании – ельнике поручейном (см. табл.).

Степень благоприятности условий произрастания и морфологические параметры побегов в градиенте высоты местообитания над уровнем моря (среднее±ошибка)

Местообитание	Высота над ур. м., м	Длина побега, мм	Максимальная длина междоузлия, мм	Количество, шт.			К
				узлов	узлов с латералами	спящих почек	
Курумник	1400	376.6±20.2	69.3±4.4	11.9±0.5	3.1±0.4	1.5±0.2	0.57
Горный луг 1	1250	474.1±18.2	77.2±2.4	11.4±0.5	4.1±0.4	2.4±0.2	0.70
Горный луг 2	1200	655.5±24.5	97.9±3.9	13.6±0.5	5.2±0.4	2.4±0.2	0.85
Подгольцовое редколесье	1050	752.6±23.8	84.6±2.5	14.6±0.5	4.6±0.4	4.5±0.3	0.96
Ельник крупнотравный	880	1141.0±43.9	126.3±3.9	16.1±0.5	5.9±0.5	4.8±0.3	1.21
Ельник заболоченный	770	1001.9±43.7	122.0±6.1	16.5±0.7	7.7±0.6	4.0±0.3	1.19
Ельник поручейный	730	1322.5±45.3	119.7±3.8	22.2±0.8	11.0±0.6	5.1±0.3	1.52

Признак № 2 – максимальная длина междоузлия характеризует интенсивность интеркалярного роста побегов и имеет минимальное значение на гольцах, максимальное значение в ельнике крупнотравном, что можно объяснить вытягиванием побега в период интенсивного роста весной при конкуренции за свет с крупнотравной растительностью (см. табл.). На конкуренцию за свет, как основную причину интенсивного удлинения междоузлий у малины, указывал ранее Е.И. Ярославцев (1979). Изменение морфоструктуры популяций *R. idaeus* в высотном градиенте местообитаний имеет в большинстве случаев клинальный характер. Степень благоприятности местообитания для произрастания малины обыкновенной определяется расположением популяции в высотном градиенте.

Литература

Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р. Об онтогенетических тактиках *Rhodiola iremelica*. Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной экологии: Сб. тез. докл. VI Всерос. популяционного семинара 2-6 декабря 2002 г. Нижний Тагил, 2002. С. 76-78.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1973. 284 с.

Ярославцев Е.И. Малина. М.: Колос, 1979. 159 с.

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИИ ИЗОПОД, ОБИТАЮЩИХ В ГЕТЕРОГЕННЫХ УСЛОВИЯХ ВОДНОЙ СРЕДЫ

Варзугина Е.Н., Барабанова Л.В., Дукельская А.В.
Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург
katya@ev10784.spb.edu

Постоянно меняющиеся условия среды обитания живых существ обуславливают потребность организмов приспосабливаться к действию разнообразных факторов, а также реагировать на их действие изменениями, происходящими на разных уровнях биологических систем. Особый интерес представляют изменения, которые затрагивают генетический материал, поскольку их возникновение указывает на генетическую активность действующего агента. Непосредственное воздействие варьирующих факторов водной среды, в первую очередь, испытывают на себе гидробионты, многие из которых к тому же являются отдельными звеньями пищевых цепей, замыкающихся на человеке. В этой связи выбор адекватных объектов и использование доступных методов непосредственно в естественных условиях позволят осуществить популяционно-биологическую оценку состояния водной среды.

Мелкие рачки из отряда Isopoda, в том числе и представители группы видов *Jaera albifrons: albifrons, ischiositosa, praehirsuta, forsmani, posthirsuta,* широко распространены на литорали морей Северной Атлантики. В популяциях Белого и Баренцева морей в основном встречаются два вида этих беспозвоночных животных – *J. albifrons albifrons* и *J. albifrons ishiositosa*. Йеры, как обитатели литорали, подвержены комплексному влиянию постоянно меняющихся экологических условий данной зоны, а также давлению со стороны антропогенного фактора. Кроме того, неоценимым преимуществом этих рачков для цитогенетических исследований является наличие в онтогенезе особей митотически активно делящейся ткани. Перечисленные особенности позволяют рассматривать йер в качестве модельного объекта в биоиндикации.

С целью изучения влияния гетерогенности среды обитания морских равноногих рачков на стабильность их генетического аппарата были проведены сборы в различных биотопах Белого моря, контрастно различающихся по действию отдельных факторов. Среди основных средовых факторов учитывали соленость воды, тип литорали, степень антропогенного загрязнения. Критерием показателя изменчивости генетического материала служила частота хромосомных нарушений в митотически делящихся клетках самок йер, учитываемая ана-телофазным методом. Полученные данные по частоте хромосомных аберраций в клетках рачков, обитающих в различных экологических условиях, убедительно показывают достоверное повышение уровня хромосомных перестроек в случае антропогенного загрязнения водной среды. Так, при оптимальных значениях солености и отсутствии антропогенного давления частота хромосомных аберраций составила 2.8±0.19%, в то время как в условиях повышенного загрязнения продуктами переработки нефти этот показатель достиг значения 12.3±1.0%.

Аналогичные исследования были проведены на равноногих рачках, обитающих в акватории Кольского залива Баренцева моря. Достоверно документировано, что данный район Кольского полуострова является одним из наиболее загрязненных в результате его активной эксплуатации человеком (сброс городских сточных вод, наличие крупных промышленных предприятий, круглогодичная работа морского порта и т.д.) В этой связи концентрация основных компонентов загрязнения водной среды в несколько раз превышает предельно допустимые дозы. Анализ материала, собранного в четырех различных точках залива, также выявил повышенную частоту хромосомных аномалий. В зависимости от силы влияния фиксированного фактора среды обитания значения частоты хромосомных аберраций варьировали от 11.33±1.07% (устье р. Колы) до 19.7±1.29% (судоремонтный завод).

Представленные результаты позволяют сделать заключение, что существование популяций в гетерогенных условиях среды приводит к изменениям на уровне генетического материала у организмов, обитающих в разных биотопах. Нарушение стабильности генетического аппарата выражается в изменении доли структурных перестроек хромосом в активно делящихся клетках, частота которых может рассматриваться как адаптивный признак.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИОННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ МЕТОДОВ ДЛЯ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Ведерникова О.П.
Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола
gentiana@inbox.ru

Популяции лекарственных растений некоторых видов испытывают все возрастающие антропогенные воздействия, а в ряде экосистем они находятся на грани исчезновения. Поэтому чрезвычайно актуальна оценка современного состояния популяций лекарственных растений. Диагностику состояний популяций ценных, в том числе редких лекарственных растений, а также оценку возобновляемых биологических ресурсов в природных популяциях лекарственных растений можно провести используя популяционно-онтогенетические методы.

Л.А.Жукова, Л.Б.Заугольнова и И.М.Ермакова (1986) предложили методику обработки полевого материала, собранного на организменном и популяционном уровнях. Для оценки состояния природных популяций лекарст-

венных растений необходимо учитывать онтогенетическое (Работнов, 1950; А.А.Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976, 1977, 1988; Динамика ценопопуляций, 1985) и жизненное (Уранов, 1960; Злобин, 1980, 1984) состояние особей, поливариантность или мультивариантность (Сабинин, 1963; Воронцова, Заугольнова, 1978; Жукова, 1986, 1995; Жукова, Комаров,1990) развития. Поливариантность развития особей в популяции определяется модификационной изменчивостью и генетическим полиморфизмом. Этот адаптационный механизм обеспечивает поддержание гетерогенности популяции, ее устойчивость в состоянии динамического равновесия.

В настоящее время описаны онтогенезы более 700 видов растений разных жизненных форм (Диагнозы и ключи..., 1980, 1983а, 1983б, 1987, 1989; Онтогенетический атлас лекарственных растений, 1997, 2000, 2002; Нухимовский, 2000, 2002). Выделение онтогенетических состояний очень важно, так как особи на разных этапах онтогенеза имеют разные биометрические показатели и играют разную роль в ценопопуляции (ЦП).

Изучение онтогенеза лекарственных растений позволяет определить возрастную структуру их ценопопуляций. Зная тип ЦП, можно сделать прогнозы о ее состоянии в будущем.

Обобщающей сводкой методических подходов и измеряемых параметров при изучении ценопопуляций и характеристики условий среды является «Программа и методические подходы к популяционному мониторингу растений» (Жукова, Заугольнова, Мичурин и др., 1989).

При анализе лекарственных растений на популяционном уровне мы использовали следующие показатели: плотность ЦП, полночленность возрастного спектра, тип ЦП, индексы возрастности (Уранов, 1975, 1977), скорость развития ценопопуляций, индекс восстановления и замещения (Жукова, 1985), индекс старения (Глотов, 1998), эффективная плотность (Животовский, 2001) и другие.

Особое значение для диагностики состояния ЦП имеет индекс восстановления, если он менее 1, то состояние ЦП близко к критическому (Жукова и др., 1990). В этом случае проведение заготовок лекарственного сырья приведет к сокращению площади данной ЦП и даже к ее исчезновению.

Нами исследована возрастная структура более 100 ЦП 33 видов лекарственных растений разных жизненных форм. Чаще всего встречаются короткокорневищные, длиннокорневищные и стержнекорневые растения. Для малолетников, короткокорневищных и длиннокорневищных растений характерны левосторонние спектры с максимумом на группах виргинильных или молодых генеративных растений. Такие ЦП были молодыми нормальными. Для стержнекорневых характерны спектры с максимумом на средневозрастных генеративных группах. Данные ЦП – зрелые нормальные.

Если высокие индексы восстановления и замещения в ЦП, процессы самоподдержания не затруднены, то такие ЦП можно использовать для заготовки лекарственного сырья.

Определено прямое и косвенное влияние экологических факторов на состояние популяций и биологических ресурсов лекарственных растений. Полученные результаты позволят выбрать ЦП в условиях экологического оптимума и экологически стабильных условиях.

Популяционно-онтогенетический анализ состояния ЦП лекарственных растений на территории Республики Марий Эл показал, что 26 видов лекарственных растений в пяти лесничествах являются перспективными и могут быть рекомендованы к заготовке для нужд населения и аптек.

Следовательно, популяционно-онтогенетический подход позволяет с разных сторон оценить состояние ЦП и имеет большое значение для оценки возобновляемых растительных ресурсов лекарственных растений и охраны редких и исчезающих видов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 01-04-48949.

Литература

Воронцова Л.И., Заугольнова Л.Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. 1978. № 4. С. 555-562.

Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч.1. Йошкар-Ола, 1998. С. 146-149.

Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М.: МГПИ, 1980. Ч. 1. 10 с.; 1983а. Ч. 2. 96 с.; 1983б. Ч. 3. 80 с.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Эфемероиды. М.: МГПИ, 1987. 80 с.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М.: МГПИ, 1989. 105 с.

Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985. 206 с.

Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций // Экология, 2001. №1. С. 3-7.

Жукова Л.А. Поливариантность луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: Изд-во МГПИ им. Ленина, 1986. С. 104-114.

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.

Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. Методика изучения динамики ценопопуляций // Изучение структуры и взаимоотношений ценопопуляций. М., 1986. С. 18-27.

Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Мичурин В.Г. и др. Программа и методические подходы популяционного мониторинга у растений// Биол. науки, 1989. № 12. С. 65-75.

Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. и др. Критическое состояние популяций растений // Проблемы устойчивости биологических систем: Тез. докл. Всесоюз. школы. Харьков, 1990. С. 199-201.

Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биол., 1990. Т. 51, № 4. С. 450-461.

Злобин Ю.А. О неравноценности особей в ценопопуляциях растений // Бот. журн., 1980. Т. 65, № 3. С. 311-322.

Злобин Ю.А. Ценопопуляционный анализ в фитоценологии. Владивосток, 1984. 60 с.

Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. М.: Недра, 1997. Т. 1. 630 с.; М.: Оверлей, 2002. Т. 2. 859 с.

Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 1997. Т. 1. 240 с.; 2000. Т.2. 268 с.; 2002. Т.3. 280 с.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр./ БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. М.-Л., 1950. Вып. 6. С. 77-204.

Сабинин Д.А. Физиология развития растений. М.: АН СССР, 1963. 96 с.

Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65. Вып. 3. С. 77-92.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки, 1975. № 2. С. 7-34.

Уранов А.А. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций // Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М.: Наука, 1977. С. 8-20.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.

Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1977. 183 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 236 с.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ НА ГРАНИЦАХ АРЕАЛА

Велисевич С.Н.
Филиал Института леса им. В.Н.Сукачева СО РАН, г. Томск
velis@forest.tsc.ru

Изучение адаптационных возможностей древесных растений представляет большой интерес для современной науки. Благодаря длительному циклу развития деревья способны накапливать ценную информацию, необходимую для реконструкции многих природных процессов (Горчаковский, Шиятов, 1985). Особенно интересны в этом отношении верхние (Tranquillini, 1979) и полярные пределы лесов (Абаимов и др., 1997), а также переходные зоны – экотоны, между двумя типами растительных сообществ, например, лесостепной и лесоболотный, где четко проявляется действие лимитирующих факторов. Весьма перспективны с этой точки зрения представители прогрессивного рода Larix. Благодаря высокой экологической пластичности лиственница занимает огромный ареал и считается одной из главных лесообразующих пород на территории России (Дылис, 1961). Однако формирование целостного представления о механизмах морфологической адаптации лиственницы сибирской к пессимальным условиям среды ограничивается недостаточностью сведений о закономерностях ее роста и развития не только на границах распространения, но и в оптимальных условиях. Поэтому целью данной работы стал сравнительный анализ структуры побеговых систем кроны лиственницы сибирской в зоне оптимума и на границах распространения (верхней и полярной, в лесоболотном и лесостепном экотонах).

Для изучения морфогенеза кроны на верхнем пределе распространения были заложены два экологических профиля в Горном Алтае (долина р. Джазатор 49°35′-49°38′ с.ш.; 88°10′-88°15′в.д.; 2260-2550 м над ур. м. и центральная часть Семинского хребта 51°03′-51°05′ с.ш.; 85°73′-85°73′ в.д.; 1033-2150 м над ур.м.). Анализ роста и развития в лесостепном экотоне проводили на примере модельных популяций Горного Алтая (Курай, урочище Тюргунь, 50°14′ с.ш., 87°03′ в.д., 1630 м над ур.м.) и Республики Хакасия (оз. Теплое, 54°05′ с.ш., 90°15′ в.д., 764 м над ур.м.). Структура кроны изучалась также у деревьев из предтундрового редколесья (Тюменская обл., пос. Коротчаево, 65°58′ с.ш., 78°12′ в.д., 40 м над ур.м.). Гидроморфное местообитание представлено лесным евтрофным болотом (надпойменная терраса р. Томи, 51°45′ с.ш., 89°56′ в.д., 100 м над ур.м.). Для характеристики роста и развития в оптимальных почвенно-экологических условиях в 20 км к северу от г. Томска была заложена серия пробных площадей.

Возраст модельных деревьев 50-80 лет. Непосредственным объектом изучения были закончившие рост годичные побеги и состоящие из них многолетние ветви. Последовательность и количество заложения различных типов метамеров восстанавливали методом ретроспективного анализа структуры побегов по следам от опавших органов.

Контрастные группировки заметно различались по всем количественным морфологическим признакам. Так, у деревьев, растущих в условиях избыточного увлажнения, на 60 % уменьшалась длина побега за счет снижения длины междоузлий и числа пазушных органов. Доля ауксибластов (удлиненных побегов) у деревьев болотной популяции сокращается незначительно (на 9%), благодаря активному формированию вторичной кроны из ветвящихся

брахибластов (укороченных побегов), расположенных в основании скелетных ветвей. В гидроморфных условиях обитания уменьшаются средняя длина и число хвои брахибласта, но при этом на 32% возрастает ее сухой вес. Резко снижается способность к заложению женских (на 61%) и мужских (на 40%) стробилов. Однако, несмотря на редукцию пазушных органов побега, соотношение брахибластов, ауксибластов, женских и мужских стробилов оставалось фиксированным.

На верхней границе распространения крона деформировалась из-за многократных перевершиниваний и гибели побегов с наветренной стороны. Это инициировало рост пучков коротких ветвей, состоящих из трех-четырех годичных приростов, в основании скелетных ветвей. При ухудшении условий существования резко увеличивались продолжительность жизни брахибластов (до 40 и более лет) и число ветвящихся брахибластов. В норме ветвление одного из проксимальных брахибластов происходит, примерно, у каждого 50-го побега (в нижней части кроны чаще). У модельных деревьев с верхней границы распространения каждый пятый побег имел в среднем по два ветвящихся брахибласта, меристемы которых образовывали от одного до шести дочерних брахибластов. Активное ветвление брахибластов в условиях высокогорья является важным морфологическим приспособлением лиственницы к увеличению ассимилирующей поверхности и количества генеративных органов при малых энергетических затратах (без формирования удлиненного побега).

Несмотря на сокращение всех признаков вегетативного и генеративного развития побегов, доля ассимилирующей массы (хвои) с увеличением высоты становится больше. Так, у деревьев на высоте 1033 м над ур.м. вес неассимиллирующей массы (побеги без брахибластов) составляет 76%, в то время как вес хвои только 24. На высоте 2150 м это соотношение было 54% и 46 соответственно, т. е. в неблагоприятных климатических условиях высокогорья лиственница, несмотря на снижение ростовых параметров, сохраняет на оптимальном уровне наиболее значимые для жизни показатели, такие как объем фитомассы хвои, необходимый для успешного фотосинтеза, и число живых брахибластов, меристема которых способна формировать и вегетативные, и генеративные органы.

В отличие от значительных различий морфологических показателей побегов на разной высоте произрастания, при переходе «лес-лесостепь-степь» побеги практически не меняют своих характеристик. Различия по соотношению ассимилирующей и неассимилирующей масс также несущественны. Лиственница сибирская приспосабливается к водному дефициту почвы, являющемуся лимитирующим фактором в степных условиях, путем формирования стержневой корневой системы, способной к интенсивному связыванию воды при минимальном запасе почвенной влаги.

У деревьев зоны предтундрового редколесья увеличивается продолжительность жизни брахибластов (до 20-25 лет) и повышается их способность к ветвлению (каждый 15-й побег имеет разветвленные брахибласты). Отмечаются различные нарушения естественного хода органогенеза и роста побегов: недоразвитие брахибластов, приостановка растяжения междоузлий побегов, что сказывается на итоговой длине побегов, частые перевершинивания из-за повреждения почек. Приуроченность этих явлений к определенному году позволяет в качестве одной из причин появления аномалий считать заморозки в период активного роста побегов или формирования зимующей почки.

Таким образом, морфологическая адаптация лиственницы сибирской к существованию в неблагоприятных условиях среды идет по пути формирования эргономичной структуры кроны. В условиях, когда «энергетическая цена» жизни растет, наиболее устойчивыми оказываются особи, поглощающие максимум энергии за счет развития мощного ассимиляционного аппарата при минимальных затратах на рост (сокращение доли ауксибластов, увеличение продолжительности жизни брахибластов, их ветвление, развитие вторичной кроны и т.д.), а сэкономленная таким образом энергия может быть потрачена на воспроизводство.

Работа выполнена при финансовой поддержке СО РАН (Интеграционный проект СО РАН № 53).

Литература

Абаимов А.П., Бондарев А.И., Зырянова О.А., Шитова С.А. Леса Красноярского Заполярья. Новосибирск: Наука, 1997. 208 с.

Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 203 с.

Дылис Н.В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 209 с.

Tranquilini W. Physiological of the alpine timberline: tree existence at high altitudes with special references to the European Alps. New York: Springer-Verlag. 1979. 137 p.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КРАЙНИХ ВАРИАНТОВ ИЗМЕНЧИВОСТИ ДЛЯ АНАЛИЗА ПОПУЛЯЦИОННОЙ СПЕЦИФИКИ (НА ПРИМЕРЕ *RANA ARVALIS* NILSS.)

Вершинин В.Л.
Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург
wow@ipae.uran.ru

Высокая мозаичность среды и крайнее разнообразие условий биотопов способствуют заметному расширению пределов изменчивости некоторых популяционных показателей. Подобные варианты изменчивости нередко называют уродствами или аномалиями, хотя граница между нормой и патологией весьма условна. Зачастую уклоняющиеся морфологические варианты отбрасываются исследователями как аномальные, что неверно, поскольку таким образом мы отсекаем часть общего спектра изменчивости. Если взглянуть на кривую распределения признака, то становится ясно, что множество вариантов, представляющих «норму», и множество вариантов, составляющих крайние (отклоняющиеся) варианты, являются членами единого множества, которое и представляет собой всю индивидуальную изменчивость.

Если животное жизнеспособно, доживает до половозрелости, участвует в размножении и оставляет жизнеспособное потомство, то его вряд ли можно называть «уродом» и отбрасывать при анализе изменчивости.

Проведен анализ встречаемости морфологически уклоняющихся вариантов среди сеголеток и взрослых особей *R. arvalis* из популяций, населяющих территории с разным уровнем антропогенной преобразованности среды (городская агломерация Екатеринбурга) и загородной популяции. Проанализирован коллекционный материал, накопленный за период с 1977 по 2001 г. В общей сложности обследована 14 тыс. 691 особь. В числе просмотренных сеголеток имеется часть материалов с идентифицированным полом (2 тыс. 107 самцов и 2 тыс. 179 самок).

В пределах крупного промышленного города, мы выделяем четыре зоны, к которым приурочены места обитания земноводных: многоэтажная застройка (зона II), малоэтажная застройка (III), лесопарки (IV), в качестве контрольного (К) был выбран участок в 23 км от г. Екатеринбурга. Зональная принадлежность местообитания определяется не столько его топографическим положением, сколько степенью суммарной антропогенной трансформированности территории. Приемлемость настоящей типизации для подобного рода исследований в ходе работы была подтверждена данными гидрохимических анализов нерестовых водоемов.

В целом, по частоте встречаемости сеголетки *R. arvalis* из популяций всех зон значимо различаются от контроля и друг от друга (χ^2 15.8-86.0; p 0.05-0.001), кроме популяций зон II и III. У взрослых – только животные из популяций зоны II от контроля и лесопарка (χ^2=4.7, p<0.05; χ^2=6.7, p<0.05).

Изменчивость спектра морфологических аномалий сеголеток и взрослых особей остромордой лягушки свидетельствует о его расширении с ростом урбанизации (с 9 в контроле до 13 в популяциях зоны многоэтажной застройки у сеголеток и от 4 до 8 типов у взрослых – соответственно). Возрастные изменения спектров аномалий *R. arvalis* также обладают зональной спецификой – во всех зонах, кроме II-й, различий намного больше сходства. Так, в контрольной популяции степень перекрывания спектров взрослых и сеголеток всего 18.5%, во взрослом состоянии исчезает пять типов аномалий, в лесопарковой зоне спектры перекрываются на 26.8% и у взрослых исчезает два типа аномалий, в зоне малоэтажной застройки сходство спектров аномалий – 17.3%, к взрослому состоянию исчезает восемь типов аномалий. Только в популяциях зоны многоэтажной застройки спектры сеголеток и взрослых перекрываются почти наполовину – 45.0%, исчезает пять типов аномалий.

Картина дистанцированности спектров морфологических отклонений у сеголеток и взрослых животных из городских популяций говорит об их высокой специфичности, которая усиливается с возрастом (рис.1, а и б).

Установлены различия между самцами и самками по разнообразию морфологических отклонений, по их частоте и топографии (χ^2=4.07, p<0.05). По количеству скелетных аномалий между самцами и самками получены достоверные различия (χ^2=4.89, p<0.05). На наш взгляд, в связи с тем, что основной и важнейшей функцией самок

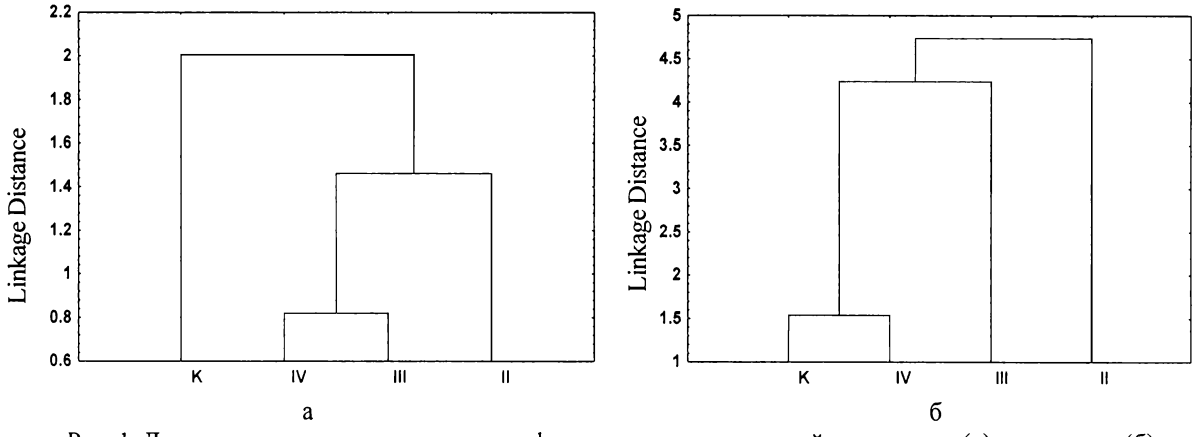


Рис. 1. Дистанцированность спектров морфологических отклонений у сеголеток (а) и взрослых (б).

является воспроизводство, изменчивость всех основных параметров и частота отклонений у самок ниже, чем у самцов.

Из общего числа отклонений 38.3% имеет билатеральное проявление. Следовательно, использование данных по флуктуирующей асимметрии в качестве критерия стабильности онтогенеза имеет некоторые существенные ограничения.

Изучение пролиферативной активности (1995-1997 гг.) показало наличие у сеголеток II-ой зоны слабой, но значимой линейной зависимости (рис. 2) между митотическим индексом и индексом печени (р изменяется в пределах 0.0012-0.046). Это, по нашему мнению, свидетельствует о высокой степени согласованности процессов морфогенеза в городских популяциях, что способствует снижению вероятности онтогенетических сбоев в нестабильных условиях среды.

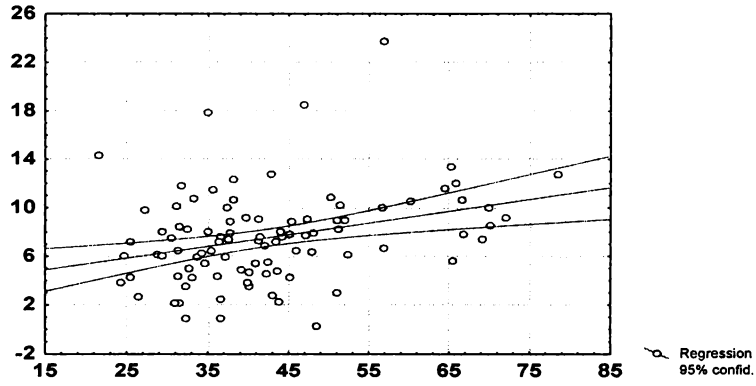


Рис. 2. Связь между индексом печени и пролиферативной активностью.

Прослеживается определенное сходство процессов урбанизации и доместикации, что выражается в смене направления отбора и выпадении ряда факторов естественной смертности. На уровне реакций нервной системы отмечается рост доли особей с наследственно обусловленным низким порогом нервной возбудимости (особи морфы *striata*).

На наш взгляд, существует несколько причин расширения спектра морфологической изменчивости в популяциях *R. arvalis*, обитающих на территории городской агломерации, среди которых: 1 – высокая мозаичность и нестабильность среды обитания, в которой протекает онтогенез животных; 2 – наличие территориально-пространственной изоляции и повышение мутационного фона в городской черте; 3 – смена гормонального фона под действием поллютантов и в связи с селективной выживаемостью животных с высокой устойчивостью нервной системы.

ИЗУЧЕНИЕ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА ОСНОВЕ ИНДЕКСНОЙ ОЦЕНКИ ПРИЗНАКОВ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ

Видякин А.И.
Кировская лаборатория НИИ лесной генетики и селекции, г. Киров

При изучении популяционной структуры вида можно использовать генетически детерминированные фенотипические признаки (Петрова, Санников, 1996). Наиболее полно этому удовлетворяют элементарные качественные признаки-фены (Яблоков, 1980). Развитие количественных признаков сильно зависит от факторов среды (Айала, 1984; Меркурьева и др., 1991), они в значительной мере подвержены действию естественного отбора (Шеппард, 1970).

Известно, что развитие количественных признаков генеративных органов, по сравнению с вегетативными у древесных растений, наиболее жестко контролируется генотипом (Правдин, 1964; Мамаев, 1973). Однако эти признаки также непостоянны в метамерах кроны дерева, меняются на сравнительно малых площадях при незначительных колебаниях экологических факторов и фитоценотических особенностей, зависят от погодных условий в год формирования, а также возраста деревьев (Правдин, 1964; Мамаев, 1973; Семериков,1986; Махнев, 1987).

По нашим данным размеры генеративных органов сосны обыкновенной (например, длина и ширина шишек, семян, апофизов) варьируют в пространстве часто хаотично, значительно изменяясь на двух находящихся поблизости опытных участках. Одновременно наблюдается клинальное изменение размеров органов в широтно-зональном направлении. Например, длина шишек сосны на востоке европейской части России в направлении с севера на юг увеличивается на 5 мм на 13° широты. Данная трансформация размеров генеративных органов обусловлена динамикой экологических факторов и погодных особенностей определенных территорий, а также широтно-зональной изменчивостью природно-климатических условий района исследований. Выделить районы со стабильными и спе-

цифическими значениями размеров генеративных органов, которые бы отражали особенности популяционной структуры сосны в восточно-европейской части ареала, нам не удалось. Абсолютные значения размеров генеративных органов не могут являться признаками-маркерами популяционной структуры вида.

Положительные результаты в решении данной проблемы получены при преобразовании абсолютных значений этих признаков в относительные, характеризующие форму, пропорции органов или их частей. Относительные показатели (индексы) характеризуются меньшей изменчивостью, чем исходные, в первую очередь, за счет уменьшения экологической составляющей, и лучше дифференцируют выборки (Высоцкий, 1979). Пропорции строения органов, которые характеризуют индексы, наследуются более полно, чем исходные размерные признаки (Шварц, 1970). Методика вычисления индексов генеративных органов сосны обыкновенной изложена в специальной статье (Видякин, 1991). Исходные данные настоящей работы были получены следующим образом.

У шишек каждого дерева измеряли длину (L) и диаметр (Д), у семян – длину (а) и ширину (в), у семенных чешуй – длину передней (A_1) и задней (A_2) частей, ширину (В) и высоту (Н) апофиза, у семенных крылышек – длину

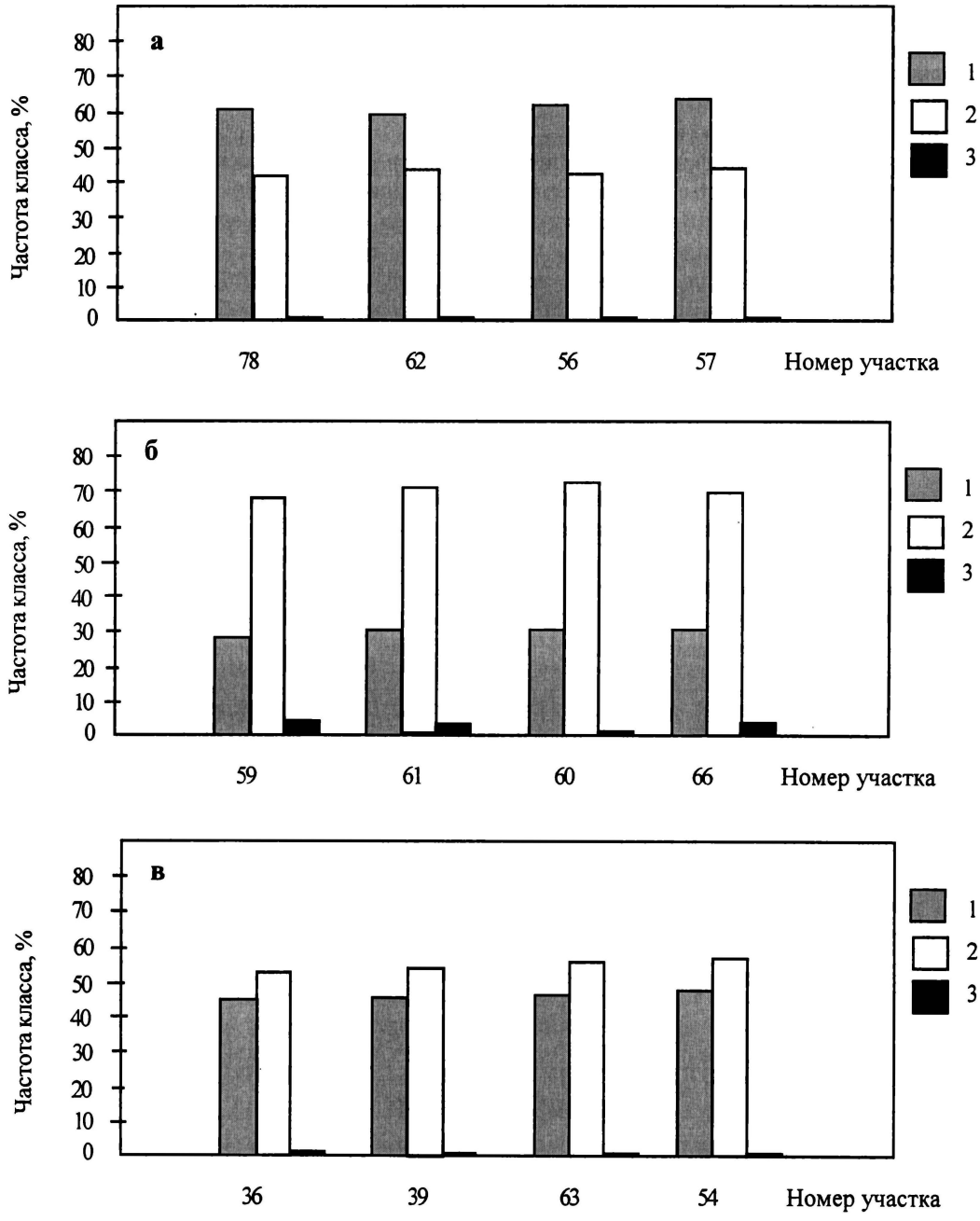


Рис. Частоты индекса формы шишек сосны обыкновенной в трехклассовых рядах распределения на пространственно смежных опытных участках в: а) Вятско-Камском и Чепецко-Кильмезском физико-географических районах [лесхозы: Глазовский (№78), Зуевский – Мухинское лесничество (№62), Омутнинский (№56), Кирсинский (№57)] ; б) Центрально-Вятско-Увальском физико-географическом районе [лесхозы: Кировский – Адышевское лесничество (№59), Куменский (№61), Кировский – Раменское лесничество (№60), Нолинский (№66)]; в) Вятско-Пижемском и Когшагском физико-географических районах [лесхозы: Кикнурский (№63), Уренский (№36), Котельничский (№54), Тонкинский (№39)]. Условные обозначения: 1, 2, 3 – частоты классов.

(С) и ширину (Е). Длина основания апофиза (А) равна A_1+A_2. На основании полученных данных для каждой шишки и каждого дерева вычисляли следующие индексы: индекс формы шишек (ИФШ) – Д/L , индекс формы апофиза шишек (ИФАШ) – Н/В, индекс формы основания апофиза (ИФОА) – В/А, индекс формы передней части апофиза (ИФПЧА) – A_1/В, индекс расположения центра апофиза (ИРЦА) – A_1/A_2, индекс формы семенных крылышек (ИФСК) – Е/С, индекс формы семян (ИФС) – в/а.

Результаты изучения изменчивости этих индексов на востоке европейской части России показали, что по средним значениям индексов на опытных участках выделить районы стабилизации их, а следовательно, и внутривидовые структурные подразделения, невозможно. Поэтому для изучения популяционной дифференциации населения вида применяли не средние значения индексов, а классовые частоты рядов распределений.

Для анализа географической изменчивости индексов по каждой выборке использовали два варианта построения рядов распределения. В первом варианте значения индексов каждого дерева данной выборки группировали по трем классам, во втором – по семи-восьми. Первый вариант применялся для анализа частот с целью группировки пространственно смежных выборок в ареальные совокупности особей. Основанием для этого является то, что трехклассовые ряды распределений пространственно смежных опытных участков, как правило, характеризуются очень близкими значениями относительных частот индекса (см. рис.). Поэтому при нанесении на географическую карту эти выборки легко объединяются в ареальные совокупности особей. При втором варианте построения рядов распределений выделенные ареальные совокупности с помощью критерия χ^2 оценивали на однородность включенных вариационных рядов и достоверность различий.

В результате изучения географической изменчивости рядов распределения индексов установлено, что в пределах определенных территорий классовые частоты отличаются значительным постоянством и специфичностью.

Это позволило объединить опытные участки с одинаковыми классовыми частотами в ареальные группы особей и провести границы между ними. Всего на востоке европейской части России, включающей таежную зону и подзону хвойно-широколиственных лесов, по индексам ИФШ, ИФАШ, ИФОА, ИФПЧА, ИРЦА, идентично маркирующих структурную организацию вида, выделено 15 ареальных совокупностей особей в ранге групп популяций. Пространственно смежные группы популяций по индексам ИФСК, ИФС объединяются в четыре крупных ареальных подразделений вида – миграционные зоны.

Литература

Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику: пер. с англ. М.: Мир, 1984. 232 с.

Видякин А.И. Индексная оценка признаков популяционной структуры сосны обыкновенной // Лесоведение, 1991. № 1. С. 57-62.

Высоцкий А.А. Селекция смолопродуктивных форм сосны. М.: ЦБНТИлесхоз, 1979. 34 с.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1973. 284 с.

Махнев А.К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секций Albae и Nanae. М.: Наука, 1987. 128 с.

Меркурьева Е.К., Абрамова З.В., Бакай А.В., Кочиш И.И. Генетика. М.: Агропромиздат, 1991. 446 с.

Петрова И.В., Санников С.Н. Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 1996. 60 с.

Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная: изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 190 с.

Семериков Л.Ф. Популяционная структура древесных растений (на примере видов дуба европейской части СССР и Кавказа). М.: Наука, 1986. 140 с.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.

Шеппард Ф.М. Естественный отбор и наследуемость. М.: Просвещение, 1970. 215 с.

Яблоков А.В. Фенетика: эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 136 с.

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ОНТОГЕНЕЗА ТУИ ЗАПАДНОЙ

Воскресенская О.Л., Сарбаева Е.В.
Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола
ecology@marsu.ru

В озеленении г. Йошкар-Олы широко используется интродуцированный вид туя западная (*Thuja occidentalis* L.). Это обусловлено высокими эстетическими и санитарно-гигиеническими качествами данного вида, а также его устойчивостью к загрязнению атмосферы. Изучение эколого-физиологических особенностей особей различных возрастных состояний позволит провести оценку жизненности и перспективности использования этого растения для улучшения качества окружающей среды.

Работа проводилась в период с 1999 по 2003 г. в г. Йошкар-Ола. На начальном этапе исследовали посадки разных декоративных форм на территории города с инвентаризацией насаждений. Нами было проведено определение онтогенетического состояния (семена, проростки, ювенильные, имматурные, виргинильные и генеративные растения), жизненности и жизненной формы растений типичной формы туи западной. Изучение онтогенеза проводилось по характеристике ряда биометрических показателей, в результате был описан неполный онтогенез туи западной от семян до средневозрастного генеративного состояния (Сарбаева, и др., 2002). В каждом онтогенетическом состоянии определялась активность окислительно-восстановительных ферментов: каталазы – титрометрическим методом (уровень активности выражен в с г) и пероксидазы – фотометрическим методом (в Д670 г-1 с-1). Для определения жизненного состояния генеративных особей использовали шкалу жизненности, основанную на дифференциации деревьев по характеру роста, развития и морфологическим особенностям строения вегетативных органов (Алексеев, 1989).

Для особей туи западной в условиях г. Йошкар-Ола мы выделили три наиболее распространенных класса: здоровое дерево, угнетенное и сильно угнетенное дерево. Данные классы были выделены по морфометрическим признакам: форма и размеры кроны, количество сухих побегов различного порядка, обилие семеношения, характер растрескивания корки. Установлено, что в г. Йошкар-Ола 44% растений относятся к категории здоровых, а 47 – к категории угнетенных растений, на долю сильно угнетенных приходится менее 10% из изученных особей. Сильно угнетенные деревья произрастали преимущественно в тех местах, где уровень рекреационного воздействия достаточно высок. Растения выделенных категорий жизненности имели различную семенную продуктивность. Возможно, это отражает адаптационные способности вида в условиях интродукции. Однако семена, собранные с растений разных групп, не имели значимых различий по всхожести. Окислительно-восстановительные ферменты являются наиболее чувствительными к изменению факторов окружающей среды. Пероксидаза играет важную роль в метаболизме растений, ей принадлежит определенная роль в использовании кислородных ресурсов клетки. Известно, что в случае снижения аэрации органов растений активность пероксидазы увеличивается. Также известно, что под влиянием различных инфекций происходит активирование пероксидазы, и по данной биохимической реакции судят об устойчивости растений (Андреева,1998). Каталаза в растительных клетках активирует процесс разложения перекиси водорода и ее деятельность связана с нормально функционирующей цитохромной системой. Однако даже при незначительном повышении содержания диоксида серы в атмосфере каталаза инактивируется. Активность пероксидазы в какой-то мере связана с ингибированием каталазы, вследствие чего пероксидазная активность в неблагоприятных условиях повышается (Николаевский, 1979).

При изучении растений туи западной различного уровня жизненности установлено, что у здоровых деревьев по сравнению с другими группами наблюдаются высокая активность каталазы (до 2.9 отн.ед.) и низкий уровень пероксидазной активности (0.017 отн. ед) (см. табл.). Сильно угнетенные особи, наоборот, характеризовались более высоким, по сравнению со здоровыми и угнетенными растениями, значением активности пероксидазы, и это может указывать на то, что данная группа, действительно, находится в неблагоприятных условиях существования.

Уровень активности окислительно-восстановительных ферментов в побегах туи западной

Классы жизненности растений	Активность каталазы, 1с 1г	Активность пероксидазы Д670 г-1 с-1
Здоровые	2.9±0.81	0.017±0.0089
Угнетенные	2.1±0.38	0.018±0.0019
Сильно угнетенные	1.1±0.42	0.119±0.006

Изучение активности железосодержащих ферментов в онтогенезе туи западной показало, что в семенах и проростках полностью отсутствовала пероксидазная активность, и наблюдался довольно высокий уровень активности каталазы (около 12.4 отн.ед.). У средневозрастных генеративных растений этот показатель на порядок ниже – 2.9 отн.ед. Активность пероксидазы в побегах здоровых растений (как виргинильных, так и генеративных) повышалась до 0.017 отн.ед. Вероятно, в процессе онтогенеза при действии комплекса внешних факторов происходит перестройка метаболических процессов, в результате которой начинает преобладать действие пероксидазной системы. Это характерно для неблагоприятных условий произрастания, что имеет место в городских условиях. В ходе нашей работы установлены достоверные различия (при $p<0.05$) по уровню активности железосодержащих ферментов как у особей различного возрастного состояния, так и у генеративных растений различного уровня жизненности.

Таким образом, нами определено, что у исследуемого вида происходит повышение пероксидазной активности у растений, характеризующихся низким уровнем жизненности. Показано, что в процессе индивидуального развития наблюдается изменение активности ферментов в побегах туи западной.

Литература

Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение, 1989. №4 С.51-57.

Андреева В.А. Фермент пероксидаза. Участие в защитном механизме растений. М.: Наука, 1998. 120 с.

Николаевский В.С. Биологические основы газоустойчивости растений. Новосибирск: Наука, 1979. 278 с.

Сарбаева Е.В., Воскресенская О.Л, Жукова Л.А. Онтогенез туи западной // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Т 3. Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. С.25-28.

ЧИСЛЕННОСТЬ СИБИРСКОГО ШЕЛКОПРЯДА НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА ВРЕДОНОСНОСТИ В ПРИКЕТЬЕ (ТОМСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Высотина С.В.[1], Кривец С.А.[2]
[1]*Центр защиты леса и радиационной экологии Томской области, г. Томск*
[2]*Филиал Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, г. Томск*
krivec@forest.tsc.ru

В сообщении приведены сведения о результатах многолетних наблюдений (1987-2001 гг.) за численностью сибирского шелкопряда в Прикетье. Эта территория, согласно лесопатологическому районированию Азиатской России (Эпова, Плешанов, 1995), охватывает северную часть Кетско-Чулымского и юг Среднеобского лесопатологических районов, где проходит граница зоны максимальной вредоносности сибирского шелкопряда в темнохвойно-кедровых лесах. Очаги повышенной численности сибирского шелкопряда в Прикетье регистрировались в период самой крупной вспышки массового размножения этого вредителя в 50-х гг. прошлого столетия (Коломиец, Майер, 1963). Это определяет необходимость мониторинга состояния популяции сибирского шелкопряда в районе с ценными массивами кедровых лесов, актуальность которого повышается в связи с потеплением климата.

В соответствии с методикой детального надзора за хвое- и листогрызущими насекомыми (Наставления по надзору..., 1988), учет численности сибирского шелкопряда проводился в его резервациях, которые в Прикетье приурочены к темнохвойно-кедровым насаждениям мшистого типа леса с полнотой 0.4-0.7 III-IV бонитета. Подробные таксационные характеристики резерваций опубликованы нами ранее (Высотина, Кривец, 2002).

Детальный надзор осуществлялся на постоянных пробных площадях (S=800-1000 га), на которых были заложены постоянные маршрутные ходы. На маршрутных ходах через каждый километр в местах, благоприятных для заселения шелкопряда, проводилась валка модельного дерева (пихты или кедра) с последующим осмотром кроны, а также около трех модельных деревьев на лесопатологический полог.

По результатам анализа модельных деревьев рассчитывалась абсолютная заселенность сибирским шелкопрядом деревьев как отношение общего количества учтенных гусениц к количеству модельных деревьев на пробной площади.

Результаты детального надзора за сибирским шелкопрядом в Прикетье (1987-2001 гг.)

Лесхоз	Лесничество	Номера кварталов	Абсолютная заселенность, гусениц/модельное дерево														
			1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001
Вис-сарионов бор	Ягодн-инское	118.119	0.33	0.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		84	0.33	0.33	-	0.11	0.11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		101	0.33	0.66	-	0.11	0.11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		102	0.33	0.33	-	0.11	0.11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		123.124	-	-	-	-	0.13	0.22	0.4	0.38	-	-	-	-	-	-	-
		125.126	-	-	-	-	-	-	0.4	0.38	0.9	-	-	-	-	-	1.5
	Ни-бегин-ское	34.35	0.33	-	0.2	0.4	0.2	-	0.3	0.3	0.17	-	-	0.3	-	-	0.7
	Лиси-цын-ское	711.687	0.33	-	-	-	0.22	-	0.4	0.38	-	-	-	-	-	-	-
		710	-	-	-	-	0.22	-	0.4	-	-	-	-	-	-	-	-
		455-457	-	-	-	-	0.2	0.2	0.4	-	-	-	-	-	-	-	-
	Тай-нин-ское	19-21	-	0.35	0.4	0.22	0.2	0.2	0.44	1	0.88	-	-	-	-	-	-
		32	-	-	-	-	-	-	0.2	1	0.88						
	Кет-ское	206	-	-	-	-	-	0.2	0.2	0.17	-	-	-	-	-	-	-
		165	-	-	-	-	-	0.2	0.17	0.17	-	-	-	-	-	-	-
		200	-	-	-	-	-	-	0.2	2	-	-	-	-	-	-	-
Ка-тайгин-ский	Ка-тайгин-ское	5.6	1	-	-	0.5	0.2	0.43	0.5	-	0.37	-	-	-	-	-	-
	Обь-Ени-сей-ское	139.140	0.2	-	-	0.5	0.22	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		152.153	-	-	-	0.2	0.22	0.28	0.6	-	-	-	-	-	-	-	-
		123	-	-	-	-	-	-	0.5	-	0.38	-	-	-	-	-	-
Мак-симо-ярский	Мак-симо-ярское	97	0.33	-	-	-	-	2.75	0.4	-	-	-	-	-	-	-	-
		121	0.33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		122	0.33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	По-луде-нов-ское	199	-	-	-	-	-	-	0.6	-	-	-	-	-	-	-	-
		200	-	-	-	-	-	-	0.6	-	-	-	-	-	-	-	-
Кет-ский	Клюк-винское	211	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		212	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Проведенный детальный надзор позволил получить ряды многолетних наблюдений, которые приведены в таблице. Из них можно сделать заключение о том, что за весь период наблюдений численность сибирского шелкопряда в Прикетье ни разу не достигала порога вредоносности. Абсолютная заселенность варьировала в пределах 0.11-2.75 гусениц/модельное дерево.

Поскольку проведение наземных обследований с околотом большого числа модельных деревьев сопряжено с большими затратами времени и физического труда, полученные результаты позволяют оптимизировать систему наблюдений, выделить те резервации, в которых сибирский шелкопряд встречается достаточно постоянно, и в дальнейшем учеты сосредоточить в них (Тайнинское лесничество, кв. 19-21; Лисицынское лесничество, кв. 711, 687; Нибегинское лесничество, кв. 34-35; Ягоднинское лесничество, кв.84, 123-124).

Литература

Высотина С.В., Кривец С.А. О результатах многолетних наблюдений за сибирским шелкопрядом в Прикетье // Тез. докл. Междунар. науч. конф. «Мониторинг состояния лесных и урбо-экосистем». М., 2002. С. 101-103.

Коломиец Н.Г., Майер Э.И. Важнейшие вредители лесов Томской области и меры борьбы с ними. Томск, 1963. 35 с.

Наставления по надзору, учету и прогнозу хвое- и листогрызущих насекомых в европейской части РСФСР. М., 1988. 84 с.

Эпова В.И., Плешанов А.С. Зоны вредоносности насекомых-филлофагов Азиатской России. Новосибирск: Наука, 1995. 46 с.

СТРУКТУРНО-ИНФОРМАЦИОННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ ОРГАНИЗМОВ В БИОИНДИКАЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Гелашвили Д.Б., Логинов В.В., Мокров И.В., Силкин А.А.
Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, г. Нижний Новгород
ecology@bio.unn.ru

Симметрия, точная или приблизительная, является важнейшим свойством подавляющего числа живых организмов. При этом следует учитывать, что изменения структур и функций сравнительно независимы, т.е. морфофункциональная организация не жесткая система; конструкция имеет некоторый люфт в отношении каждой функции, и, наоборот, условия функционирования, задаваемые естественным отбором, допускают определенного масштаба селективно-нейтральные изменения структур. К такому типу изменений можно отнести флуктуирующую асимметрию (ФА), под которой понимают незначительные и случайные (ненаправленные) отклонения от строгой билатеральной симметрии биообъектов. Таким образом, ФА организмов по билатеральным признакам можно рассматривать как случайное макроскопическое событие, заключающееся в независимом проявлении либо на левой, либо на правой, либо на обеих сторонах тела, но в разной степени выраженных признаков, являющихся итогом стохастических микроскопических процессов. На макроскопическом уровне флуктуирующую асимметрию предлагают использовать в качестве меры в оценке стабильности развития организма. Уровень морфогенетических отклонений (т.е. ФА) от нормы оказывается минимальным лишь при определенных (оптимальных) условиях среды и неспецифически возрастает при любых стрессовых воздействиях. В качестве показателей стабильности развития обычно рассматривают нарушения развития (фенодевиации) и онтогенетический шум, мерой которого может служить ФА (Захаров и др., 2001).

Применение в формулировках таких терминов, как «симметрия/асимметрия», «флуктуации», «шум», имеющих вполне конкретное содержательное наполнение в физико-математической литературе, дает основание рассмотреть проблему ФА с междисциплинарных позиций физики, теории вероятностей и теории информации.

Для оценки средней (популяционной) величины ФА по комплексу признаков нами предложена свертка функций, которая в виде конечных сумм может быть записана как

$$A = 1 - \eta_{ij} = 1 - \frac{1}{m}\sum_{i=1}^{m}\frac{2\sum_{j=1}^{n} L_{ij} \cdot R_{ij}}{\sum_{j=1}^{n}(L_{ij}^2 + R_{ij}^2)},$$

где η_{ij} – степень инвариантности (симметричности) выборки из m особей (i = 1,m), характеризующихся набором n асимметричных признаков (j = 1,n) на левой (L) и правой (R) сторонах тела. Поскольку в природных популяциях

частоты встречаемости асимметричных признаков различаются, то для оценки средней вероятности любой возможной комбинации признаков целесообразно применение информационной энтропии

$$H = -\sum_{i=1}^{m} p_i \log_2 p_i,$$

где p_i – нормированная ($\sum_{i=1}^{m} p_i = 1$) частота проявления асимметричных признаков i-го организма. Показана применимость показателей внутрипопуляционного разнообразия м и структуры разнообразия h, предложенных Л.А. Животовским (1980) для оценки ФА. Установлена высокая скоррелированность H и μ, а также h и показателя выравненности $E = H/log_2 m$.

И.И. Шмальгаузен указывал, что «...каждая особь – самостоятельный и дискретный носитель информации». В то же время, на биоценотическом уровне передача информации осуществляется на уровне популяций. В рамках информационной модели флуктуирующая асимметрия может быть интерпретирована следующим образом. Фенотипическое разнообразие при равнопредставленности признаков достигает максимума и определяется логарифмом числа особей ($H_{max}=log_2 m$), напротив, при высокой упорядоченности (т.е. низком уровне ФА) информационная энтропия стремится к минимуму. Отметим, что для матрицы B_{ij}, все элементы которой $b_{ij}=0$, т.е. симметричны (максимальная упорядоченность), H=0, что соответствует маловероятному состоянию. И.И. Шмальгаузен подчеркивал информационную интерпретацию такого эволюционно бесперспективного состояния: «Во вполне однородной популяции количество информации падает до нуля и регуляция ее состава становится невозможной». Он же обратил внимание на проблему «шума» «... в случае передачи фенотипической информации от популяции к биогеоценозу шум представлен всеми теми абиотическими и биотическими компонентами среды, которые уничтожают носителей обратной информации, мешают им воспроизвести себя, препятствуют или, по крайней мере, затрудняют передачу обратной информации» (Шмальгаузен, 1968). И, наконец, в проспекте неоконченных глав находим: «... возможность оценки количества информации – в теории связи (пропускная способность канала!)», что можно рассматривать как развитие идеи Н. Винера: «Организм противоположен хаосу, разрушению и смерти, как сигнал противоположен шуму» (Винер, 2003).

В общем виде пропускная способность канала с шумом выражается формулой Хартли-Таллера-Шеннона: $C = \beta\omega \ln(1+P/P_N)$ (1), где β – постоянная, зависимая от выбора единиц, ω – верхняя граничная частота полосы, P – средняя мощность сигнала, P_N – средняя мощность шума.

Рассматривая «... особь как онтогенез» (Захаров, 2001), можно сказать, что онтогенез, в свою очередь, есть самосборка конструкции фенотипа. Основываясь на информационной значимости фенотипа, в первом приближении, можно принять, что средний уровень симметрии билатерально симметричного организма соответствует «сигналу» (η_g), а средняя асимметрия (в данном случае ФА) – «шуму» или «онтогенетическому шуму» (A), определяемому генетическим и/или средовым стрессом. Тогда, с учетом принятых обозначений, равенство (1) может быть записано в виде $C = \beta\omega \ln(1+h_g/A)$ (2). Поскольку $A + \eta_g = 1$, то выражение в скобках может быть преобразовано: $\ln(1/A) = -\ln A$, и формула (2) примет вид $C = -\beta\omega \ln A$ (3). Частота колебаний ω связана с периодом колебаний T соотношением $\omega = 1/T$. В рамках парадигмы онтогенеза T можно принять пропорциональной продолжительности жизни. Для популяции, находящейся в стационарном состоянии, распределение особей по возрастным группам (классам) можно принять подчиняющимся нормальному закону. Из анализа кривой нормального распределения следует, что $2\sigma = T_{84} - T_{16}$, где T_{84} и T_{16}, продолжительности жизни, составляющие соответственно 84 и 16% от максимальной. С учетом вышесказанного w как верхняя граничная частота полосы, определяется соотношением $\omega = 1/T_{16}$. Поскольку выражение (3) с точностью до постоянного множителя совпадает с формулами для физической $S = k\ln W$ и информационной энтропии $I = \log_2 W$, то для перехода к битам физическую энтропию надо разделить на $(k \ln 2)=9.57\cdot10^{-24}$, где k – постоянная Больцмана $1.38\cdot10^{-24}$ Дж/К, т.е. $\beta = 1/(k \ln 2)$. Так, например, для зеленых лягушек *Rana esculenta complex* примем следующие значения параметров уравнения. Значение ФА, $A = 0.45$; максимальная продолжительность жизни в природе, $T_{max} \approx 11$ лет; $T_{16} \approx 1.8$ года, или $1.8\cdot3\cdot10^7 \approx 5.4\cdot10^7$ с; $\omega = 1/T_{16} \approx 0.2\cdot10^7$ с. Тогда пропускная способность канала «зеленые лягушки» составит

$$C = -\frac{0.2\cdot10^{-7}\cdot\ln 0.45}{9.57\cdot10^{-24}} \approx 2\cdot10^{15}$$

бит/с, что сопоставимо с оценками потоков информации через различные компоненты биоты, имеющиеся в литературе (Горшков, 1996 и др.). Таким образом, полученный порядок оценки пропускной способности только канала передачи «зеленые лягушки» на основе фенотипической (незапоминаемой) информации представляется приемлемым.

ИССЛЕДОВАНИЕ ДЕЙСТВИЯ СИНТЕТИЧЕСКОГО СТИМУЛЯТОРА РОСТА РАСТЕНИЙ – ПРЕПАРАТА «РИФТАЛ» НА ДРЕВЕСНО-КУСТАРНИКОВУЮ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ В УСЛОВИЯХ АЭРОТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Глобус О.И.[1], **Кулагин А.А.**[2]
[1]*Башкирский государственный университет,*
[2]*Институт биологии Уфимского научного центра РАН, г. Уфа*
kaa_ufa@chat.ru

В растениеводстве и озеленительной практике достаточно часто применяются синтетические стимуляторы роста с целью повышения устойчивости растений к вредителям, болезням и неблагоприятным факторам окружающей среды.

Синтетический препарат «Рифтал» является новым химическим соединением, действие которого направлено на ускорение роста растений и повышения их устойчивости в техногенно загрязненных условиях города.

Растения березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth), ели сибирской (*Picea obovata*), чубушника широколистного (*Philadelphus latifolius* Schrad. ex DC), боярышника кроваво-красного (*Crataegus sanguinea* Pall.) были однократно обработаны препаратом «Рифтал» в фазе распускания листьев. Водными растворами препарата концентрации 0.001, 0.005, 0.01, 0.05% было обработано по 25 берез и елей, по 30 кустов чубушника и боярышника, произрастающих вдоль оживленной автотрассы в пределах г. Уфа. Контрольные растения тех же видов, произрастающие в идентичных условиях, обработке препаратом «Рифтал» не подвергались.

Для определения влияния синтетического препарата «Рифтал» на древесно-кустарниковую растительность изучали дыхание, содержание суммы пигментов фотосинтеза, количество устьиц на листьях, а также рост листьев и однолетних побегов.

Для изучения дыхания использовался манометрический метод с использованием аппарата Варбурга. В результате измерения дыхания листьев опытных и контрольных растений были получены следующие результаты: при обработке берез раствором препарата «Рифтал» концентрации 0.01% – 55.5 мкл поглощенного O_2/г сырой массы в час (контроль и другие концентрации – 58), при обработке ели раствором препарата концентрации 0.001% – 21.1 (контроль и другие концентрации – 12.2). Дыхание листьев боярышника при действии на растения раствора «Рифтала» различных концентраций составило 84 мкл поглощенного O_2/г сырого веса в час и не отличалось от контрольных значений. При обработке растений чубушника раствором препарата концентрации 0.05% – 108.9 (контроль и другие концентрации – 102.5).

Определение количества пигментов проводили с помощью спектрофатометра SPECOL 21 (Польша). Были получены следующие результаты: в листьях березы (контроль) содержится 0.49 мг/г сырой массы суммы хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов. При обработке растений березы раствором препарата «Рифтал» концентрации 0.005% в листьях содержится 0.42 мг/г. В хвое ели (контроль) содержится 0.05 мг/г сырой массы пигментов, а при обработке раствором концентрации 0.01% – 0.08. В листьях боярышника (контроль) содержится 0.65 мг/г сырой массы пигментов, а в листьях опытных растений при обработке раствором концентрации 0.01% – 0.2 мг/г. В листьях чубушника (контроль) содержится 0,29 мг/г пигментов, а при обработке растений раствором концентрации 0.001% – 0.54 мг/г.

Установлено, что наибольшее количество хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов содержится в листьях березы, обработанных препаратом «Рифтал» концентрации 0.005%, у боярышника при обработке концентрацией 0.01%, но эти значения не превышают контрольные. Содержание пигментов фотосинтеза в хвое ели, при обработке раствором концентрации 0.01%, у чубушника, при обработке раствором концентрации 0.001%, выше содержания пигментов в листьях контрольных растений.

Изучали также содержание устьиц в листьях растений после обработки препаратом «Рифтал». Подсчет количества устьиц проводили в июне, июле и августе. Для определения количества устьиц листья опытных и контрольных растений отбеливали в хлорсодержащем растворе «Белизна» – одна часть раствора: две части воды в течение 15-17 ч, затем готовили временные препараты и микроскопировали их с использованием микроскопа Amplival (Carl Zeiss Jena, Germany), количество устьиц на листьях выражали в штуках на квадратный миллиметр листа (шт./мм^2).

В результате исследований были получены следующие результаты: листья берез, обработанные раствором препарата концентрации 0.005%, содержат наибольшее количество устьиц (45 шт./мм^2) в июне по сравнению с контролем (38), а в остальные месяцы количество устьиц в обработанных листьях не превышает контрольного значения. Листья чубушника в июне, обработанные раствором препарата концентрации 0.005% содержат 46 устьиц на 1 мм^2 (контроль – 23 шт./мм^2). При обработке растений боярышника раствором «Рифтала» концентрации 0.005% в июне на листьях обнаружено 35 шт./мм^2 устьиц, при 0.01% – 34. В остальные месяцы достоверные различия между показателями контрольных и опытных растений не обнаружены.

После обработки растений препаратом «Рифтал» наблюдали за ростом листьев березы, боярышника, чубушника и побегов березы, ели. Изучение роста листьев березы показало, что при обработке растений растворами препарата концентрации 0.01, 0.05 и 0.005% стимуляция роста листьев отмечается в различной степени. При обработке раствором «Рифтала» 0.001%-ной концентрации отмечается некоторое замедление роста листьев. Скорость увеличения площади листьев опытных растений и их конечный размер на 25-30% больше по сравнению с контрольными

значениями. Наиболее эффективным в плане увеличения листьев показал себя раствор концентрации 0.005%, поскольку листья быстро растут и сохраняют большую площадь продолжительное время. Изучение роста листьев боярышника показало, что при обработке раствором концентрации 0.01% площадь листьев превышает значения листьев, обработанных другими концентрациями, и контрольные. Значительных изменений в опытных листьях чубушника по сравнению с контрольными листьями не отмечается.

При наблюдении за ростом побегов установлено, что происходит увеличение линейных размеров побегов березы бородавчатой под действием препарата «Рифтал» различных концентраций по сравнению с контролем. Следует отметить, что рост побегов контрольных растений березы прекращается к началу июля, в то время как рост побегов опытных растений, обработанных растворами «Рифтала» концентрации 0.005, 0.01 и 0.05% продолжается до конца июля. После обработки растений ели «Рифталом» резкое увеличение роста побегов по сравнению с контролем отмечалось для тех растений, которые были обработаны препаратом концентрации 0.005% – изменения колебались в пределах 20-30%. В случае с другими концентрациями достоверных изменений роста побегов по сравнению с контролем не отмечалось.

На основании полученных данных можно сделать заключение о том, что наибольшее поглощение кислорода осуществляется хвоей ели при обработке водным раствором препарата «Рифтал» концентрации 0.001% и листьями чубушника при обработке раствором концентрации 0.05% по сравнению с листьями контрольных растений. Количество поглощенного кислорода листьями опытных растений березы и боярышника не превышает контрольных значений этих же видов растений.

По результатам исследований можно сделать вывод о том, что «Рифтал» не оказывает значительного влияния на рост и физиологические процессы в листьях чубушника широколистного и боярышника кроваво-красного (кроме раствора концентрации 0.01%). Достоверных различий между размерами листьев опытных и контрольных растений не обнаружено. Однако следует отметить, что препарат «Рифтал» оказывает стабилизирующий эффект на древесно-кустарниковую растительность, обеспечивая устойчивость растений к действию токсичных компонентов.

Исследования поддержаны РФФИ (грант № 02-03-97913 (Конкурс «Агидель»)).

ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ СОЧЕТАННОГО И РАЗДЕЛЬНОГО ДЕЙСТВИЯ РАДИАЦИИ И МЕДНОГО КУПОРОСА НА ЛАБОРАТОРНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Глушкова И.В., Аношенко И.П., Моссэ И.Б., Волчок Н.М.
Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, г. Минск
mosse@biobel.bas-net.by

С увеличением техногенного загрязнения окружающей среды физическими и химическими факторами особое значение приобретает изучение комбинированного действия нескольких агентов как на отдельные биологические объекты, так и на популяции в целом. Работ по данной тематике выполнено крайне мало. Поэтому целью нашей работы было исследование комбинированного и раздельного действия $CuSO_4 \times 5H_2O$ и γ-радиации на генетические процессы в экспериментальных популяциях дрозофилы.

Исследования проводились на синтезированной экспериментальной популяции дрозофилы, разделенной на четыре субпопуляции, которые с первого по 35-е поколение подвергались воздействию медным купоросом и γ-радиации. В зависимости от фактора воздействия эти популяции обозначили: К – контрольная, содержавшаяся на стандартной питательной среде, О – популяция, подвергавшаяся γ-облучению в дозе 15 Гр/поколение, Cu – популяция, содержавшаяся на питательной среде с добавлением 1мМ $CuSO_4 \times 5H_2O$, CuO – популяция, содержавшаяся на среде с 1мМ $CuSO_4 \times 5H_2O$ и подвергавшаяся облучению в дозе 15 Гр/поколение.

В каждом поколении регистрировались аберрантные фенотипы у имаго. Частоту морфозов у самок и самцов определяли отдельно.

В 1, 6, 12 и 30-м поколениях определяли частоту доминантных летальных мутаций (ДЛМ) согласно стандартной методике. В каждой семье учитывали количества отложенных, неразвившихся яиц и вылетевших имаго. Исследование ДЛМ проводили по эмбриональным (ЭЛ), постэмбриональным (ПЭЛ) и суммарным (СЛ) леталям.

В 35-м поколении выборки самцов из исследуемых популяций подвергали однократному острому γ-облучению в дозе 40 Гр или воздействию $CuSO_4 \times 5H_2O$ в более высокой концентрации (3мМ) для определения адаптированности экспериментальных популяций к воздействующим агентам.

Результаты и обсуждение. Наиболее эффективным морфогенетическим фактором как у самок, так и у самцов с первого по 25-е поколения оказалось облучение в дозе 15 Гр на поколение. Однако на последних этапах мониторинга (26-35-е поколения) наибольшее количество морфозов у самцов и самок было обнаружено при сочетанном действии облучения и $CuSO_4$. Использование в качестве воздействия медного купороса было менее эффективным, при этом у самцов на протяжении эксперимента выявили больше морфогенетических изменений, чем у самок.

Максимальный мутагенный эффект получен в популяции CuO при совместном действии облучения и медного купороса. В популяции Cu, содержавшейся на среде с добавлением медного купороса, по тесту ДЛМ не выявлено

различий по сравнению с контролем. Следовательно, медный купорос, не обладая мутагенной активностью в исследуемой концентрации, выступает в качестве сенсибилизирующего фактора, усиливающего действие облучения. И, хотя учитываемые в работе ДЛМ обусловлены в основном нарушениями в структуре хромосом, вызывающими гибель яиц, личинок и куколок, т.е. не передающимися по наследству, тем не менее, полученные нами данные указывают на усиление мутационного процесса в популяциях CuO и O.

Для оценки адаптации изучаемых популяций дрозофилы к длительному воздействию мутагенных факторов выборки самцов из исследуемых экспериментальных популяций в 35-м поколении подвергали однократному острому γ-облучению в дозе 40 Гр или воздействию 3мМ $CuSO_4 \times 5H_2O$. В популяциях были определены частоты ДЛМ.

При дополнительном облучении в дозе 40 Гр в популяции Cu выявлено достоверное и более значительное, чем в популяциях O и CuO, увеличение всех показателей ДЛМ по сравнению с 30-м поколением, что может свидетельствовать в пользу предположения об отсутствии резистентности популяции Cu к облучению. Это не удивительно, поскольку медный купорос в концентрации 1мМ не оказывал мутагенного действия на данную популяцию. При дополнительном однократном воздействии 3мМ $CuSO_4$ в популяциях Cu, CuO и O выявлено достоверное снижение большинства показателей ДЛМ по сравнению с таковыми в 30-м поколении и по сравнению с контрольной популяцией. Это явление можно объяснить гибелью особей, несущих мутации, под воздействием высокой токсичной концентрации медного купороса.

При воздействии острого облучения в дозе 40 Гр в популяциях CuO и O частоты ДЛМ оказались ниже, чем при облучении контрольной популяции, что свидетельствует о возникновении адаптации этих популяций к облучению (см. табл.). Причем адаптация популяции CuO была выше, чем популяции O.

Сравнение частот доминантных летальных мутаций в экспериментальных популяциях дрозофилы до дополнительного острого облучения в дозе 40 Гр (30-ое поколение) и после воздействия (35-ом поколение)

Параметры ДЛМ	Популяция							
	Контроль (К)		Облучение (О)		Медь (Cu)		Медь и облучение (CuO)	
	до	после	до	после	до	после	до	после
Количество отложенных яиц	2918	4079	3617	3736	1601	2441	1800	2707
Количество неразвившихся яиц	154	1359	151	974	171	1040	362	628
Количество имаго	2366	1706	2321	1955	1398	988	1011	1436
ЭЛ, %	5.28±0.41	33.32±0.74*	4.17±0.33	26.07±0.72^{*,xx}	10.68±0.77	42.61±1.00^{*,xx}	20.11±0.94^{x}	23.20±0.81^{**,xx}
ПЭЛ, %	14.40±0.65	37.28±0.76*	33.04±0.19^{x}	29.22±0.74^{***,xx}	2.24±0.37	29.48±0.92^{*,xx}	29.69±1.08^{x}	30.93±0.89^{xx}
СЛ, %	18.92±0.73	58.18±0.77*	35.83±0.80^{x}	47.67±0.82^{*,xx}	12.68±0.83	59.52±0.99*	43.83±1.17^{x}	46.95±0.96^{***,xx}

* $p<0.001$,

** $p<0.01$,

*** $p<0.05$ по сравнению с 30-м поколением в той же популяции.

^{x} $p<0.001$ по сравнению с популяцией К до облучения в дозе 40 Гр,

^{xx} $p<0.001$ по сравнению с популяцией К после облучения в дозе 40 Гр.

Таким образом, в популяциях могут происходить различные процессы отбора и адаптации в зависимости от природы воздействующего фактора.

ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* В УСЛОВИЯХ ГОРНОГО АЛТАЯ И РЕСПУБЛИКИ ТЫВА

Годин В. Н.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск

godin@ngs.ru

Половая структура ценопопуляций – одна из биологических характеристик цветковых растений с половой дифференциацией. Однако это мало изучаемая сторона популяционной жизни растений. В качестве объекта исследований выбран *Pentaphylloides fruticosa* – кустарник из сем. Rosaceae. Ранее нами было выявлено наличие у этого вида трех типов ценопопуляций – моноэцичных, ди- и триэцичных, в распределении которых по разным растительным сообществам не обнаружено определенной закономерности (Годин, 2002). В связи с этим основная задача исследований – изучение половой структуры ценопопуляций *P. fruticosa* в ботанико-географическом аспекте. Материал собирали на территории Горного Алтая (центральный и юго-восточный Алтай) и Республики Тыва в 2002-2003 гг. в различных сообществах. Половую структуру изучали по общепринятой методике (Демьянова, 1990).

Изучена половая структура 80 ценопопуляций: 52 в условиях Горного Алтая и 28 на территории Тывы. По составу они разделены на два типа: мономорфные и гетероморфные (термины по: Gender ..., 1999). К первому типу

отнесены популяции, состоящие из особей одной половой формы, несущие обоеполые цветки. Гетероморфные популяции представлены двумя или тремя разными половыми типами особей и подразделены на две группы: диэцичные и триэцичные.

Моноэцичные ценопопуляции встречаются во всех поясах, но в основном приурочены к низкогорным (центральный Алтай и Тыва) или высокогорным степным сообществам (юго-восточный Алтай).

Диэцичные ценопопуляции встречаются в лесном и высокогорном поясах в различных растительных сообществах. В зависимости от соотношения мужских и женских особей среди них выделяются две группы: 1) с равным соотношением мужских и женских особей (доля женских особей варьирует от 42 до 62%); 2) с преобладанием женских особей (доля последних колеблется от 62 до 78%).

Диэцичные ценопопуляции встречаются и в Горном Алтае, и в Тыве, однако распределение популяций крайне неравномерное. Ценопопуляций с равным соотношением мужских и женских особей больше в Горном Алтае (70%), чем в Тыве (20%). В то же время диэцичные ценопопуляции центрального и юго-восточного Алтая различаются по половому спектру. В ценопопуляциях центрального Алтая соотношение мужских и женских особей не отличается от теоретического – 1:1, за исключением одной. Это, по-видимому, свидетельствует о благоприятных условиях для произрастания *P. fruticosa* и отсутствии или ослаблении механизмов, отклоняющих соотношение от 1:1. В юго-восточном Алтае и в Республике Тыва доля женских особей увеличивается, и в большинстве ценопопуляций соотношение достоверно отличается от теоретического 1:1. Вероятная причина этого – разная требовательность мужских и женских растений к факторам среды. В направлении от центрального к юго-восточному Алтаю и далее к Тыве увеличивается степень дискомфортности условий произрастания для этого вида: большая аридность климата, повышенная инсоляция и большая высота над ур. м., что, вероятно, способствует увеличению доли женских особей.

Триэцичные ценопопуляции встречались в лесном и высокогорном поясах в различных растительных сообществах. Доля женских, мужских и обоеполых особей в этих ценопопуляциях чрезвычайно изменчива. В зависимости от преобладания в половом спектре особей разных половых форм выделяются три группы триэцичных ценопопуляций: 1) ценопопуляции с преобладанием обоеполых растений (доля которых варьировала от 64 до 89%); 2) ценопопуляции с преобладанием раздельнополых растений над обоеполыми (доля женских особей составляла 58.5-84.1%); 3) ценопопуляции с равным соотношением обоеполых и раздельнополых особей (доля женских особей 32, обоеполых – 49%).

Распределение указанных типов и групп ценопопуляций в разных географических районах показало следующее. В центральном Алтае в большинстве случаев наблюдается равновесное участие женских и мужских особей или реже преобладание женских в пределах как диэцичных, так и триэцичных популяций. Не обнаружено триэцичных популяций с преобладанием обоеполых растений. В юго-восточном Алтае чаще всего встречались женские особи в составе диэцичных популяций, в триэцичных – наблюдалось преобладание обоеполых (50% популяций) или женских особей (40% популяций). В условиях Тывы в подавляющем большинстве популяций доминировали женские особи как в диэцичных, так и в триэцичных популяциях *P. fruticosa*.

Тип ценопопуляции и ее половой спектр зависят от типа растительности. В условиях настоящих и луговых степей единственным вариантом являются мономорфные популяции *P. fruticosa*. *P. fruticosa* – соэдификатор кустарниковых луговых степей (Куминова, 1960). По-видимому, луговые степи – это фитоценотический оптимум для данного вида, который часто в этих условиях образует сплошные монодоминантные или с небольшой примесью других кустарников заросли. На низкогорных долинных лугах доминируют мономорфные популяции или в популяциях преобладают обоеполые особи. Для лесных суходольных низкогорных лугов характерны разные типы популяций. На нижней границе лесного пояса встречаются только мономорфные популяции. В пределах лесного пояса и на его верхней границе доминируют диэцичные или триэцичные популяции с преобладанием женских особей в половом спектре или равным соотношением половых форм. В условиях высокогорных лугов доминируют триэцичные популяции с преобладанием обоеполых (особенно в юго-восточном Алтае – Курайский хребет) или, реже, женских особей и диэцичные популяции с явным преобладанием женских (Тыва). С увеличением высоты доля диэцичных популяций возрастает. В светлохвойных (лиственничных) лесах особенно в нижней части лесного пояса доминируют мономорфные популяции. На верхней границе лесного пояса чаще всего встречаются диэцичные популяции с преобладанием женских особей или равным соотношением мужских и женских особей и намного реже триэцичные популяции с преобладанием женских или обоеполых растений. В темнохвойных лесах по берегам рек доминирующими являются мономорфные популяции или очень редко триэцичные популяции с преобладанием женских особей. В низинных болотах преобладают ди- и триэцичные популяции с ведущей ролью женских особей, а в тундровых высокогорных сообществах доминируют диэцичные популяции с равным соотношением мужских и женских растений. В нижней части лесного пояса в кустарниковой растительности отмечены мономорфные популяции. В средней части и на верхней границе лесного пояса в зарослях кустарников встречаются ди- и триэцичные популяции только с преобладанием женских особей. Аналогичная ситуация наблюдается и в кустарниковой растительности высокогорного пояса.

Исходя из сказанного, можно сделать следующие обобщения. В пределах степного пояса выявлены только мономорфные ценопопуляции. В лесном поясе наблюдается постепенное изменение состава: от преобладания мономорфных популяций на нижней границе леса, появление ди- и триэцичных популяций с преобладанием женских особей или равным соотношением мужских и женских особей и доминированием женских особей в этих ценопо-

пуляциях на верхней границе леса. В различных растительных сообществах высокогорий встречаются только ди- и триэцичные ценопопуляции с преобладанием женских особей или реже обоеполых. В поясно-высотном градиенте наблюдается закономерная смена половых форм в пределах ценопопуляций: от доминирования обоеполых особей в низкогорных сообществах к преобладанию женских особей в условиях высокогорий.

Литература

Годин В.Н. Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) в естественных условиях Горного Алтая // Бот. журн., 2002. Т. 87. № 9. С. 92-99.

*Демьянова Е.*И. Половой полиморфизм цветковых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. 36 с.

Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: Наука, 1960. 450 с.

Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Berlin: Springer-Verlag, 1999. 305 p.

ПОДЗЕМНЫЙ МЕТАМЕРНЫЙ КОМПЛЕКС КОРНЕВИЩНЫХ И СТОЛОНООБРАЗУЮЩИХ МНОГОЛЕТНИХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ: МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ

Головко Т.К.[1], Маркаров А.М.[2], Маслова С.П.[1], Табаленкова Г.Н.[1]

[1]*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар*

maslova@ib.komi.ru

[2]*Коми государственный педагогический институт, г. Сыктывкар*

kspi@parma.ru

Вопросы структурно-функциональной организации подземных побегов корневищных и столонообразующих видов многолетних травянистых растений изучены слабо. В то же время растения, формирующие подземный метамерный комплекс, составляют основу растительных сообществ и используются в культуре. Подземные побеги у многих культурных растений являются хозяйственно ценной частью урожая, а у дикорастущих видов служат органами размножения, возобновления, расселения вида и переживания неблагоприятных условий. Поэтому изучение закономерностей роста, влияния экзогенных и эндогенных факторов на функционирование корневищ и столонов представляет практический интерес и имеет большое теоретическое значение.

Лабораторией экологической физиологии растений Института биологии совместно с кафедрой ботаники Коми пединститута в течение многих лет ведутся исследования по морфофизиологии подземного метамерного комплекса. Впервые рассмотрены вопросы заложения, ростовых ориентаций, ветвления, покоя подземных побегов, изучены ростовые корреляции между надземными и подземными побегами, и в пределах подземного побега определены важнейшие функциональные параметры столонов и корневищ (Маркаров, Головко, 1995; Маркаров, Головко, Табаленкова, 2001; Маслова, 2001). Объектами служили в полевых и вегетационных опытах около 10 корневищных видов рода Achillea, Mentha, Bromopsis, Fectuca, Phalaroides, 20 столонообразующих видов, форм и сортов рода Solanum, Oxalis, Ullucus, Stachys, Helianthus.

Показано, что у травянистых многолетних растений подземные побеги закладываются на втором этапе органогенеза независимо от фотопериода и вида растения. Почки боковых побегов надземной части формируются после почек подземных структур, что является одним из механизмов надежности вегетативного размножения.

Подземные побеги травянистых многолетних растений формируются на базальной (подземной) части ортотропного монокарпического побега. Доказано формирование двух типов подземных побегов: корневища и сармента или столона и сармента. У столона апикальная почка остается недифференцированной (в составе клубня или без него) до конца вегетации. Переход столона в надземный побег происходит после периода покоя. До покоя столон имеет диатропную (горизонтальную) ориентацию роста. Апикальная почка сармента дифференцируется в текущем вегетационном сезоне, что выражается в формировании конусом нарастания сармента примордий будущих фотосинтезирующих листьев, т.е. сармент в начале своего развития растет диатропно под поверхностью почвы, затем переходит в ортотропный (ассимилирующий) надземный побег, минуя период покоя. Тип подземного побега и его ориентация роста не зависят от продолжительности фотопериода, обработки фитогормонами и декапитации главного (надземного) побега. Это обеспечивает формирование постоянного фонда подземных почек, отрастание и возобновление фитоценозов при скашивании, стравливании, вытаптывании или поедании животными.

В опытах по влиянию света на морфогенез подземных побегов впервые показано, что ориентация роста подземных побегов контролируется фитохромной системой. Облучение естественным и красным светом вызывало реакцию отрицательного фототропизма апикальной части корневища и столона. Дальний красный свет снимал эффект красного. Следовательно, фитохром в форме КС обуславливает поддержание диатропного роста корневищ и столонов под поверхностью почвы. Регуляторные функции фитохрома реализуются в зависимости от процессов органообразования конуса нарастания подземного побега. Спектральный состав света является важнейшим фактором, определяющим интенсивность побегообразования и, следовательно, продуктивность и устойчивость ценопо-

пуляций. Под плотным пологом соотношение КС/ДКС сдвинуто в сторону ДКС, что является одной из причин подавления побегообразования. Скашивание или стравливание восстанавливает соотношение, что благоприятствует интенсивному отрастанию и формированию корневищами новых побегов. В плотных, задерненных фитоценозах усиливаются ценотические взаимодействия между особями в подземной сфере.

Показано, что извлеченные на поверхность почвы подземные побеги «уходят» в почву, проявляя отрицательный фототропизм. Однако ориентация роста боковых почек не зависит от ростовой реакции апикальной почки подземного побега. Реакция апикальной почки на свет была всегда отрицательной (отрицательный фототропизм). Реакция же боковых почек зависела от условий их заложения: почки, сформированные в темноте, проявляли отрицательный фототропизм, а на свету – положительный. Такие ростовые реакции обнаружены для корневищ и столонов. Автономность ростовых реакций боковых почек обеспечивает успех вегетативного размножения травянистых многолетников, формирующих фитоценозы в широком диапазоне климатических и эколого-географических условий.

Хотя направление роста апикальной почки подземных побегов не влияет на ориентацию роста боковых почек, принцип апикального доминирования на уровне трофических взаимосвязей действует в пределах подземного побега. В наших опытах ингибирование роста при помощи хлорхолинхлорида или удаление апикальной почки подземного побега усиливало рост боковых почек в длину. При этом наблюдали увеличение длины и числа метамеров боковых побегов в опыте. Число боковых побегов не изменялось. Это является одним из механизмов надежности вегетативного размножения и поддержания вида в фитоценозе.

Однодольные травянистые многолетники, образующие длинные корневища, характеризуются большим количеством почек на подземных побегах. Например, в период начала созревания семян корневища растения *Bromopsis inermis* имели более тысячи узлов в расчете на особь. Образование множества очагов меристематической активности свидетельствует о высоком вегетативном репродуктивном потенциале растений данного вида. Об этом же свидетельствует и накопление биомассы корневищами: их доля в биомассе целого растения к фазе созревания семян составила 30%. Корневища сохраняют высокий уровень метаболической активности до глубокой осени. Сравнительно высокий уровень гормонов роста (цитокининов и гиббереллинов) в апикальной и базальной частях корневищ *Bromopsis inermis* и *Phalaroides arundinacea* после первых осенних заморозков отражает их высокую метаболическую активность в этот период. Результаты исследований по тепловыделению свидетельствуют о том, что корневища сохраняют высокую скорость роста и эффективность метаболизма при низких положительных температурах. По-видимому, состояние покоя корневищ вынужденное, и они не переходят в глубокий покой.

Одним из ключевых вопросов изучения роста и развития подземных побегов является исследование коррелятивных взаимосвязей между подземными и надземными побегами. На существование взаимосвязей в процессе формирования надземных и подземных побегов у видов рода Helianthus указывает постоянство соотношения между числом метамеров надземных и подземных побегов (2.5:1). Подземные побеги клубнеобразующих представителей рода Helianthus начинают формироваться в период, когда в надземной части появляются третий и четвертый метамеры. Выявленная закономерность может быть использована при разработке методов управления ростом подземных побегов.

Результаты исследований свидетельствуют о том, что во время образования генеративных структур происходит интенсивный рост подземных побегов, выполняющих роль вегетативного размножения. Показано увеличение поглощения O_2 столонами, связанное с началом клубнеобразования. Активный рост и высокая аттрагирующая способность корневищ *Bromopsis inermis* выявлены в фазу колошения растений, о чем свидетельствуют сравнительно высокая интенсивность дыхания, содержание общего азота и азота белковых аминокислот.

Таким образом, высокая продуктивность, пластичность и устойчивость травянистых многолетних фитоценозов, формирующих корневища и столоны, связаны с наличием подземного меристематического фонда почек. Вегетативный способ репродукции обуславливает надежное закрепление и доминирование травянистых многолетников в луговых сообществах. Определенная автономность роста подземных побегов, а также их высокий репродуктивный потенциал являются основой для создания и восстановления культурных сенокосов и пастбищ.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 01-04-96434р2001урал, ФЦП «Интеграция» (№ А0010, № Б0084/1318).

Литература

Маркаров А.М., Головко Т.К. Ростовая ориентация подземных побегов многолетних травянистых растений 1. Декапитация надземного побега и продолжительность фотопериода не влияют на ориентацию роста корневищ и столонов // Физиология растений, 1995. Т.42. № 4. С. 526-532.

Маркаров А.М., Головко Т.К, Табаленкова Г.Н. Морфофизиология клубнеобразующих растений. СПб: Наука, 2001. 187 с.

Маслова С.П. Особенности роста и развития надземных и подземных побегов представителей рода Helianthus // Бюл. Гл. ботан. сада, 2002. Вып.184. С.46-51.

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РАСТЕНИЙ *RHODIOLA ROSEA* L. ИЗ РАЗНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ

Головко Т.К., Далькэ И.В., Захожий И.Г., Табаленкова Г.Н.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
golovko@ib.komisc.ru

Изучение вида на уровне популяции позволяет решать задачи, связанные с биоразнообразием организмов и их особенностями в разных точках ареала. Сравнительный анализ популяций на структурном и/или функциональном уровне особенно важен для видов, подверженных антропогенной нагрузке или характеризующихся незначительным потенциалом возобновления в природных условиях.

Природные популяции *Rhodiola rosea* испытывают интенсивное техногенное и антропогенное воздействия, вид занесен в Красные книги различных рангов.

По жизненной форме родиола розовая является травянистым многолетником, формирующим мощную систему подземных органов. Практический интерес обусловлен тем, что каудекс и придаточные корни накапливают широкий спектр биологически активных веществ – салидрозида, розавина (Государственная фармакопея СССР, 1989). Для изучения путей сохранения и восстановления вида проведены многочисленные исследования ценопопуляций *R. rosea* в местах естественного произрастания и при интродукции в различных регионах (Фролов, Полетаева, 1998). Изучена популяционная изменчивость, показатели внутрипопуляционного разнообразия генеративной сферы (Лавриненко и др., 1998; Фролов, Далькэ, 1999). Однако о функциональных особенностях изучаемых популяций известно недостаточно. Целью нашей работы было сравнительное изучение структурно-функциональных характеристик растений из различных популяций *R. rosea*.

У молодых генеративных растений в фазу цветения-плодоношения изучали морфологические параметры, структуру накопления биомассы, CO_2-газообмен, содержание хлорофиллов и каротиноидов.

Исследования проводили на Приполярном Урале в бассейне р. Балбанъю (северная часть национального парка «Югыд ва») 1-12 июля 2002 г. Образцы отбирали с территории, подвергшейся техногенному воздействию, из прирусловых и наскальных экотопов. На Кольском п-ове (пос. Дальние Зеленцы) работу проводили с 22 июля по 4 августа 2003 г. Растения отбирали по побережью и на скалистых участках о-вов Жилой и Немецкий. В подзону средней тайги растения были перенесены в 1992-1995 гг. из арктической и уральской частей ареала европейского Северо-Востока России в виде каудексов. Исследования проводили в 1999-2001 гг.

Выявлено, что изучаемые группы растений различаются по побегообразованию и степени генеративности (табл. 1). Наименьшим количеством побегов в расчете на особь характеризовались растения с нарушенного участка. У растений наскальных и прирусловых экотопов Урала и Кольского п-ова наблюдали увеличение побегообразования. Вариабельность этого признака была выше у растений с участка технической рекультивации и прирусловых экотопов с коэффициентом вариации (C_v) 45-65%. В наскальных экотопах C_v не превышал 35%. При культивировании в условиях подзоны средней тайги побегообразование было наибольшим у особей уральского происхождения. Доля генеративных побегов от их общего числа варьировала в пределах 9-64%. У растений с нарушенного участка количество генеративных побегов было наименьшим. Следует отметить, что растения арктического происхождения в условиях подзоны средней тайги характеризовались высокой степенью генеративности. Высота побегов растений прирусловых экотопов была в два раза выше, чем наскальных и с нарушенного участка. В подзоне средней тайги растения сохраняли высоту побега, характерную для природных экотопов Урала и Арктики (Фролов, Полетаева, 1998; Лавриненко и др., 1998).

Таблица 1

Характеристика побегообразования растений *Rhodiola rosea* L. разных ценопопуляций

Показатель	Делянка		Экотопы				
	1	2	3	4	5	6	7
Количество побегов, шт./особь:							
генеративных	10.8±3.2	8.4±5.1	0.3±0.4	3.6±0.7	4.3±0.7	3.3±1.3	4.3±2.0
вегетативных	11.7±2.5	4.5±1.5	3.0±1.2	10.6±4.3	3.2±1.9	16.0±7.5	9.3±3.4
всего	22.5±4.1	12.9±5.3	3.3±1.1	14.2±3.8	7.5±1.5	19.3±7.6	13.7±3.4
Степень генеративности средняя, %	48	64	9	25	30	17	31
Высота побегов, см	23.7±2.3	10.4±1.4	16.5±2.8	29.6±1.9	13.0±1.6	14.3±1.4	4.3±0.7
Соотношение побеги/каудекс/корни, % от сырой биомассы целого растения	39/35/26	44/37/19	32/40/28	23/72/5	18/77/5	39/39/22	40/46/14

Усл. обозначения: 1 – растения уральского и 2 – арктического происхождения, выращенные в подзоне средней тайги (вблизи г. Сыктывкар); экотопы Приполярного Урала: 3 – нарушенная территория (искусственная насыпь, р. Кожим), 4 – прирусловый (р. Сана Вож), 5 – наскальный (хребет Малдынырд); экотопы Кольского п-ова: 6 – наскальный (о-в Немецкий), 7 – орнитогенный участок побережья (о-в Жилой).

Растения из разных мест обитания мало отличались по количеству сухого вещества. Подземные органы содержали до 20-30, стебли и листья – 10-15% сухого вещества. В фазе плодоношения основная доля биомассы (60-80%) приходилась на мощную подземную часть, состоящую из каудекса и корня. Растения наскальных экотопов Приполярного Урала отличались наибольшей долей подземной массы. У растений прирусловых экотопов, на делянках и на орнитогенном участке побережья, по сравнению с наскальными, доля надземной массы была в два раза выше. Особи с делянки, антропогенного участка, наскальных экотопов Кольского п-ова характеризовались высокой долей корней (22-26 %) от общей биомассы по сравнению с другими. Показатель удельной поверхностной плотности листьев (УППЛ) растений разных экотопов варьировал незначительно. Судя по этой величине, листья *R. rosea* на Приполярном Урале тоньше, чем в среднетаежных условиях (Далькэ, Головко, 2001).

Физиологические показатели листового аппарата позволяют судить о функциональном статусе и адаптивном потенциале вида. Листья растений разных экотопов различались по накоплению хлорофиллов, каротиноидов и их соотношению (табл. 2). Сумма хлорофиллов *а* и *б* в листьях варьировала в пределах 0.3-0.7 мг/г, а количество каротиноидов составляло 0.1-0.3 мг/г сырой массы. Соотношение между хлорофиллами *а* и *б* изменялось от 2.1 до 3.9. В состав светособирающего комплекса (ССК) входило около 50 % пигментов. Увеличение ССК до 70% отмечено у особей с о-ва Немецкий (Кольский п-ов).

Измерения видимого фотосинтеза (Фв) показали, что для листьев растений естественных местообитаний, по сравнению с растениями на делянках, характерна высокая вариабельность процессов ассимиляции CO_2 (см. рис.). Положительный газообмен начинается при ФАР около 10-15 Вт/м^2. Повышение освещения приводит к увеличению Фв. При насыщающей освещенности листья *R. rosea* на Урале в среднем поглощали CO_2 со скоростью около 10-15 мг CO_2/дм^2×ч. Отдельные особи при максимальном уровне освещения ассимилировали до 20 мг CO_2/дм^2×ч и выше. Растения уральского и арктического происхождения на делянках характеризовались более высокими и стабильными показателями CO_2-газообмена. На Кольском п-ове скорость ассимиляции CO_2 не превышала 5 мг CO_2/дм^2×ч. Высокая эффективность использования света низкой интенсивности, величина УППЛ характеризуют растения как теневыносливые, а насыщение Фв высокими интенсивностями света указывает на светолюбивые черты *R. rosea*. Интенсивность темнового дыхания (Дт) листьев не превышала 10% от максимального поглощения CO_2 при насыщающем свете и составляла около 3 мг/г сухой массы×ч при 20°С. По дыхательной способности листья превышали побеги и подземную часть в четыре-шесть раз.

Таблица 2

Пигментный комплекс листьев растений *Rhodiola rosea* разного происхождения, мг/г сырой массы

Местообитание	Хл *a* + *b*	Хл *a* / *b*	Хл *a* + *b* / Каротиноиды	ССК, %
Сыктывкар, 1999-2000 гг.				
Растения на делянке: уральского происхождения	0.59	3.5	2.57	45
арктического происхождения	0.55	3.1	2.39	45
Приполярный Урал, 2002 г.				
р. Сана Вож	0.92	3.1	2.88	53
хребет Малдынырд	0.69	3.9	2.56	45
Кольский п-ов, 2003 г.				
о-в Немецкий	0.28	2.1	1.80	71

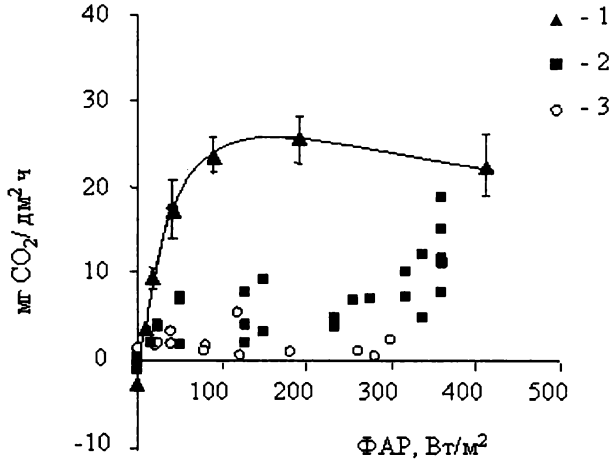


Рис. Скорость видимого фотосинтеза в зрелых листьях *Rhodiola rosea* L. при разной освещенности:
1 – растения, культивируемые в подзоне средней тайги, 2 – прирусловой экотоп на Приполярном Урале, 3 – наскальный экотоп на Кольском п-ове.

Таким образом, в результате сравнительного исследования были получены сведения о структурно-функциональной организации *R. rosea* в местах естественного произрастания и при культивировании в подзоне средней тайги. При длительном выращивании на делянке растения уральского и арктического происхождения сохраняли различия по габитусу, побегообразованию. Растения уральского происхождения превышали арктические вдвое. Растения на делянках сохраняли признаки олигомеризации, характерные при продвижении на север. В природных условиях это выражалось в снижении высоты, биомассы, метаболической активности у растений с наскальных экотопов по сравнению с прирусловыми и на орнитогенном участке. На делянке и в местах естественного произрастания листья и стебли растений сохраняют высокую оводненность. Особи *R. rosea* можно отнести к группе светолюбивых растений с признаками теневыносливости. В условиях культивирования растения характеризуются усилением ассимиляционной активности и незначительным снижением пигментного фонда.

Литература

Государственная фармакопея СССР: Вып.2. Общие методы анализа. Лекарственное растительное сырье / МЗ России. 11-е изд., доп. М.: Медицина, 1989. С. 364-366.

Далькэ И.В., Головко Т.К. Оптимальная температура и освещенность для фотосинтеза толстянковых на Севере (на примере *Rhodiola rosea* L.) // Вестник Башкирского ун-та (Спецвыпуск: Матер.годичного собрания Всерос. об-ва физиологов растений). 2001. №2 (I). С.29-31.

Лавриненко И.А., Ткаченко К.Г., Елсаков В.В. Популяционная и межвидовая изменчивость двух видов рода Rhodiola (Crassulaceae) // Бот. журн., 1998. Т.83. № 9. С.63-70.

Фролов Ю.М., Далькэ И.В. Показатели внутри популяционного разнообразия генеративной сферы *Rhodiola rosea* L. арктического происхождения // Репродуктивная биология растений на Севере. Сыктывкар. 1999. С.15-24. (Тр. Коми научного центра УрО РАН, № 160).

Фролов Ю.М., Полетаева И.И. Родиола розовая на европейском Северо-Востоке. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 192 с.

ВОЗРАСТНАЯ И МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ СИБИРСКОЙ НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

Горшков В.В., Катютин П.Н.
Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург
dima@IB6521.spb.edu

Особенности структуры популяций основных лесообразующих видов хвойных на северном пределе распространения до настоящего времени остается недостаточно изученной. Особенно мало уделяется внимания оценке значимости разных компонентов популяции.

Исследования были выполнены на территории Мурманской области (68°08′ с.ш., 33°56′ в.д.) на двух постоянных пробных площадях (ППП) размером 0.1 га в кустарничково-зеленомошных еловых (*Picea obovata* Ledeb.) лесах с давностью последнего пожара более 200 лет. Состав древесного яруса исследованных сообществ – 89Е11Б, относительная сумма площадей сечений – 12.9 м²/га (ППП 1) и 11.4 м²/га (ППП 2). На ППП по квадратам размером 5×5 м были проведены учет всех особей ели высотой более 0.20 м и измерение их биометрических характеристик: диаметра у основания ствола, диаметра на высоте 1.3 м (для особей высотой более 1.3 м), высоты. Для определения возраста господствующей части популяций ели (деревья с диаметром на высоте 1.3 м более 4 см) отбирались керны у основания ствола и на высоте груди. Возраст особей с диаметром на высоте 1.3 м менее 4 см определялся по срезам и спилам модельных экземпляров, которые отбирались в пределах рабочих зон шириной 5 м, закладываемых по периметру ППП. Основные количественные закономерности структуры популяций ели сибирской представлены на примере ППП 1.

В исследованной популяции ели возраст деревьев варьирует от 7 до 260 лет, их абсолютное большинство представляет собой послепожарный компонент популяции. Частотное распределение особей разного возраста (рис. 1а, б) достоверно отличается от нормального (критерий Колмогорова-Смирнова [ККС], $\sigma < 10^{-5}$, М = 149, д = 45, А = -2.0, К = 4.0), а также от распределения долей особей разного возраста от общего запаса древесины (ККС, $\sigma < 0.01$). По величине доли от общего числа особей (от 18 до 23%, в сумме – 60%) и общего запаса древесины (21-32, в сумме – 80%) в исследованных популяциях абсолютно доминируют деревья возрастом от 170 до 190 лет. Максимальная разница долей от числа и от запаса характерна для особей возрастом менее 150 и более 180 лет.

Распределение встречаемости особей ели в зависимости от величины диаметра на высоте 1.3 м (рис. 1 в, г) соответствует нормальному распределению (ККС, $\sigma = 0.59$, М = 9.9, д = 5.2, А = -0.2, К = -0.4) и достоверно отличается от распределения долей особей с разным диаметром от общего запаса древесины (ККС, $\sigma < 0.001$). Максимальную долю от общего числа особей (от 12 до 18, в сумме – 75%) составляют деревья с диаметром от 6 до 14 см на высоте 1.3 м, основная доля (около 90%) от общего запаса древесины приходится на деревья с диаметром от 8 до18 см на

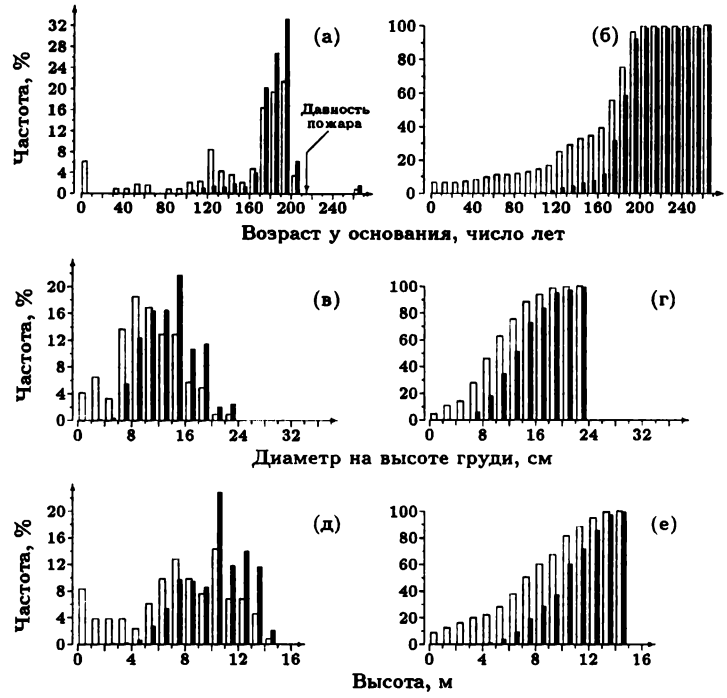


Рис. 1. Частотное распределение особей ели сибирской по возрасту (а-б), диаметру (в-г) и высоте (д-е) в предтундровых еловых лесах Кольского п-ова. а, в, д – абсолютные частоты, б, г, е – кумулятивные частоты; светлые столбики – % от общего числа особей, залитые столбики – % от общего запаса древесины.

высоте 1.3 м. Максимальная разница долей от числа и от запаса характерна для особей с диаметром 6, 8 14, 16 и 18 см.

Высота особей в изученной популяции ели сибирской варьирует в пределах от 0.6 до 15 м. Частотное распределение деревьев разной высоты (рис.1 д, е), также как частотное распределение особей разного диаметра, соответствует нормальному распределению (ККС, $\sigma = 0.36$, $M = 7.5$, $д = 3.7$, $A = -0.4$, $K = -0.6$) и достоверно отличается от распределения долей особей разной высоты от общего запаса древесины (ККС, $\sigma < 0.001$). Максимальная доля (в сумме – 60%) от общего числа особей и общего запаса древесины зарегистрирована для деревьев высотой, соответственно, от 6 до 10 м и от 10 до 13 м. Деревья высотой от 5 до 7 и от 10 до 13 м имеют максимальную, соответственно положительную и отрицательную, разницу долей от числа и от запаса (в 1.5-2 раза).

Распределения высот и диаметров особей в зависимости от возраста в изученной популяции ели сибирской (рис. 2 а, б) с высокой степенью точности описываются экспоненциальным уравнением. Отличительной чертой распределений является резкое (примерно 10-кратное) снижение диапазона варьирования высот и диаметров наиболее молодых особей (возрастом 20-60 лет) по сравнению с особями первых послепожарных генераций (180-205 лет); в составе последних высоты деревьев варьируют от 4 до 15 м, а диаметры на высоте 1.3 м – от 6 до 24 см.

Анализ особенностей возрастной и морфометрической структуры популяций ели сибирской позволяет на количественной основе определить закономерности их формирования после полного разрушения в результате пожара. Восстановительная динамика исследованных популяций ели характеризовалась ранним началом колонизации территории после пожара (через 10-15 лет) и быстрым, в течение 30 лет, формированием основного ядра популяции (рис. 1а, 2а, б). Конкуренция среди практически одновозрастной группы особей привела к их значительной дифференциации по скорости роста и, как следствие, по основным морфометрическим параметрам, но не вызвала 100%-ной гибели наиболее ослабленных, существенно отстающих в росте деревьев (рис. 2а, б). Последующий период продолжительностью 160 лет характеризовался значительно более низкой плотностью вновь появляющихся

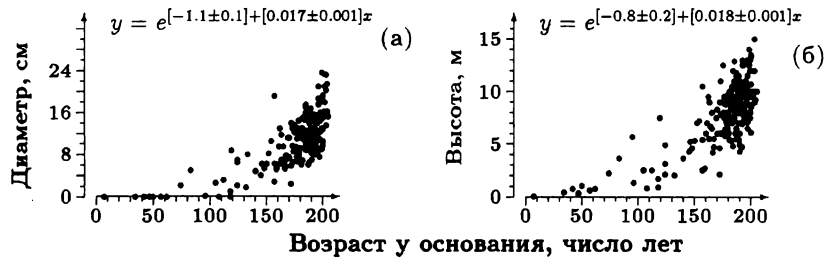


Рис. 2. Распределение диаметров на высоте 1.3 м (а) и высот (б) особей в зависимости от их биологического возраста в послепожарном компоненте популяции ели сибирской в предтундровых лесах Кольского п-ова.

генераций ели (рис. 1а) и 10-кратным снижением диапазона варьирования биометрических параметров особей в их составе (рис. 2а, б). Указанное явление обусловлено жесткой конкуренцией со стороны господствующего компонента популяции, ограничивающего рост и выживаемость особей последующих генераций.

О РЕАКЦИИ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОСОБЕЙ ЭФЕМЕРОИДНЫХ ГЕОФИТОВ НА РАЗНУЮ СТЕПЕНЬ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЙ СРЕДЫ (НА ПРИМЕРЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *TULIPA PATENS*)

Гребенюк А. В.
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск
root@botgard.nsk.su

Генеративный период в жизни эфемероида, пожалуй, наиболее показательный не только при идентификации вида, но и для диагностики его состояния в сложившихся условиях среды. Именно в генеративной фазе степень морфологической изменчивости становится отчетливой и важнейшей характеристикой жизненного уровня как особи, так и популяции в целом.

Род Tulipa L. – тюльпан – в Алтайском крае представлен четырьмя видами, из которых *T. patens* Agardh ex Schult. & Schult. f. распространен довольно широко. Тем не менее, изредка встречаясь в предгорьях и низкогорьях Западного Алтая, в равнинной части края, вид становится очень редким. Указанные П.Н. Крыловым (1929) местонахождения в Кулундинской степи не подтверждаются последующими сборами, и видимо, их следует считать окультуренными. Поскольку следствием тотальной распашки земель является безвозвратное исчезновение вида, как редкий вид *T. patens* включен в Красную книгу Алтайского края, то одной из мер по сохранению традиционно предложен «контроль за состоянием популяций» (Верещагина, 1998).

В 1999 г. автором обнаружен новый локалитет вида в окрестностях оз. Кучукского (Центральная Кулунда), в приблизительно равном удалении (100 км) от местонахождений по Крылову, ныне не существующих. В 2001 г. здесь было выделено и согласно методике (Ценопопуляции..., 1976) изучено пять ценопопуляций (ЦП). Две из них выявлены на антропогенно трансформированных участках.

ЦП 1 – выделена в составе генетически однородной типчаково-ковыльной сухой солонцеватой степи на лугово-каштановой почве древней озерной террасы. В результате пастбищной дигрессии ковыли из состава сообщества выпадают, вся растительность находится в состоянии сбоя. Заметно повышена ценообразующая роль *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Artemisia nitrosa* Weber ex Stechm., *A. frigida* Willd., *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze. *Festuca valesiaca* Gaudin s. str. и *Stipa capillata* L. участвуют как субдоминанты, местами вообще исчезают, участие же таких видов, как: *Herniaria polygama* J. Gay, *Poa bulbosa* L., *Ranunculus polyrhizos* Steph. ex Willd. значительно выше, чем в менее трансформированных аналогичных сообществах. Проективное покрытие редко более 50%, часто на учетной площадке с тюльпаном отмечаются только всходы эфемеров. Здесь же тюльпан произрастает на участке с уничтоженным вследствие строительных работ растительным покровом: бульдозером снято около 8-10 см верхнего слоя почвы.

ЦП 2 – выделена в составе пустынно-степной растительности на южном возвышенном берегу оз. Кучукского. Почва – легкий суглинок. Содоминируют *Ferula caspica и Psathyrostachis juncea* (Fischer) *Nevski.* Значительное влияние на растительный покров оказывают грызуны, ввиду их активной роющей деятельности. Здесь тюльпан произрастает прямо по оси проселочной дороги. Травянистый покров на момент исследования не выражен.

На рисунке приведены спектры средней абсолютной численности онтогенетических состояний на учетной площади, равной 0.25 м^2. Столбчатые диаграммы соответствуют структуре измененных участков тех же ЦП. Несмотря на внушительную разность плотности, обе естественные ЦП обнаруживают значительное сходство в распределении особей по состояниям, что, видимо, в оптимальных эколого-ценотических условиях является видоспецифичным. Приведенные структуры нормальных ЦП характеризуются малой вариабельностью, вследствие их гомеостаза. Более высокий виталитетный уровень ЦП 2 по сравнению с ЦП 1 определяется не только общей плотностью, но и качественными характеристиками генеративных особей. В ЦП 2 отмечена высокая степень морфологической изменчивости: здесь встречаются самые разнообразные варианты многоцветковости за счет фасциации стеблей, гораздо чаще отмечены 3-4-листные генеративные особи. В силу описанных выше условий, генеративные особи в ЦП 1 имеют однородно низкие жизненные показатели при отсутствии морфологического полиморфизма. Интересно, что на экстремальные условия обе ценопопуляции реагируют изменением в спектре доли виргинильных растений.

Большая часть особей ранних возрастных групп в нарушенной ЦП 1 была уничтожена, всходы наблюдали как явление случайное, и их численность не достоверна. Однако, согласно особенностям онтогенеза, можно с достаточной степенью вероятности утверждать, что все взрослые особи остались в составе нарушенного фитоценоза и «обязаны» каким-либо образом себя проявить. Разности численностей генеративных и виргинильных особей в нарушенной части ЦП 1 достоверны. Учитывая отсутствие на всех этапах вегетативного размножения, в сравнении становится очевидным происхождение группы растений, габитуально сходных с виргинильными. В экстремальных условиях значительная часть генеративных особей покидает эту возрастную группу и переходит в сенильную, квазисенильную, либо образует новую – генеративных, временно не цветущих. В возрастном спектре нарушенной ЦП 1 резко

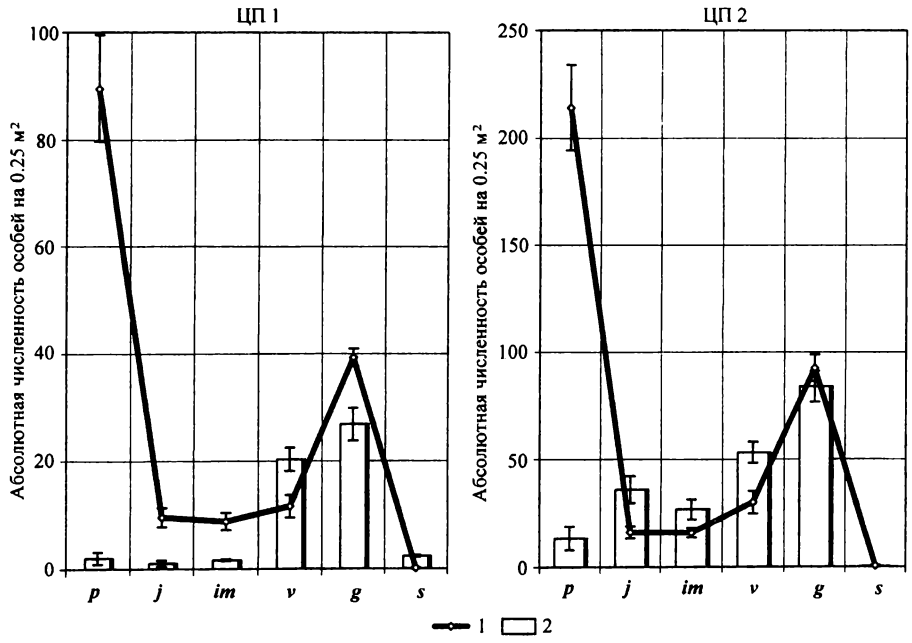


Рис. Спектры онтогенетических состояний ценопопуляций *Tulipa patens*.
1 – спектр вида в пределах естественного растительного сообщества, 2 – спектр вида на антропогенно измененных участках в пределах того же фитоценоза. Индексы возрастных групп: *p* – всходы, *j* – ювенильные, *im* – имматурные, *v* – виргинильные, *g* – генеративные и *s* – сенильные особи.

увеличивается доля виргинильных растений, в действительности ими не являющихся. Последнее обстоятельство и есть наглядное следствие перехода. Таким образом, в нарушенном участке ЦП 1 отрицательная разница генеративных особей равна сумме положительных приращений растений сенильного периода и виргинильного состояния (теперь гетерогенного).

На нарушенном участке ЦП 2 генеративные особи оказываются декапитированными (скошенными). Участок ЦП 2, лишенный диаспор, со всей очевидностью обнаруживает отсутствие полноценного возобновления. Увеличение численности ювенильных и имматурных особей связано, во-первых, с большей площадью выявления, вследствие отсутствия покрытия других видов, во-вторых, с одновременной задержкой пребывания особей по состояниям. Та же численность в большей степени вариабельна, что можно объяснить случайностью в возобновлении. В итоге нарушенный участок, зависимый от поступления зачатков из ЦП 2, имеет полночленную возрастную структуру, с меньшим количеством генеративных и большим числом виргинильных особей. Весьма вероятно, что в последнем состоянии визуально неразличимы некоторые генеративные особи, значительно потерявшие в жизненном уровне.

Таким образом, при существенной степени антропогенного давления левосторонние возрастные спектры претерпевают реверсию. Нарушенные ценопопуляции имеют правосторонний спектр с преобладанием генеративных и виргинильных растений и значительной долей сенильных особей. Подобные структуры не характерны для эфемероидов, и существование тюльпана в нарушенных сообществах полностью зависит от гомеостаза и высокого жизненного уровня соседних ценопопуляций. К охране последних и необходимо принимать меры.

Литература

Верещагина И.В. Tulipa patens Agardh ex Schult. et Schult. – Тюльпан поникающий // Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Барнаул: Изд.-во АГУ, 1998. С. 202.

Крылов П.Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1929. Вып. III. С. 639-640.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с.

СВЯЗЬ РАДИОРЕЗИСТЕНТНОСТИ ГРЫЗУНОВ С БИОТОПИЧЕСКОЙ ПРИУРОЧЕННОСТЬЮ ВИДА

Григоркина Е.Б.
Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург
grigorkina@ipae.uran.ru

Проблема радиорезистентности и модифицирующих ее факторов остается одной из центральных проблем радиоэкологии. Ранее нами (Григоркина, 1998; 2002) на серии видов описано межтаксонное разнообразие по

радиационной устойчивости в отряде Rodentia, показаны неоднородность и радиоэкологическая специфичность крупных таксонов по этой форме толерантности, а также выявлено существенное влияние факта принадлежности грызунов к тому или иному семейству на уровень средней полулетальной дозы ($ЛД_{50/30}$).

В настоящем сообщении обсуждается взаимосвязь радиорезистентности вида с его биотопической приуроченностью. В исследование включена 51 выборка грызунов 22 родов четырех семейств (Sciuridae – Наземные беличьи; Muridae – Мышиные; Cricetidae – Хомяковые; Heteromyidae – Мешотчатые прыгуны). В соответствии с морфотипическим обликом, образом жизни, характером осваиваемых местообитаний и ландшафтов они разделены на шесть биологических типов: «генерализованный» биологический тип крыс и мышей, полевок, хомяков, песчанок, сурков, сусликов (Воронцов, 1982). Разнообразие экологических сред, осваиваемых анализируемыми видами, охватывает глобальные биогеографические области Старого и Нового Света и широкий спектр гетерогенных сред: леса, лесостепи, степи, дельтовый ландшафт, полупустыни и тундры Евразии, различные типы горных местообитаний Средней Азии и Урала, пустыни и жестколистные леса Северной Америки. Мы полагаем, что изучение такой совокупности может достаточно объективно характеризовать взаимосвязь исследуемых параметров. Специфика видов формально описана рядом переменных (материалы взяты из крупных источников: Флинт и др., 1970; Соколов, 1977), которые отражают основные экологические и биологические особенности вида и могут быть дискретно измерены.

Применение линейного пошагового регрессионного анализа (Дрейпер, Смит, 1987) позволило определить влияние частных факториальных переменных (11 характеристик) на зависимую переменную – отклик ($ЛД_{50/30}$) при условии, что остальные фиксированы на одном уровне. Установлено, что биотопическая приуроченность вида является одной из трех характеристик (в том числе размеры тела и тип питания), которые достоверно связаны с видовыми $ЛД_{50/30}$ и на 39% обусловливают разброс значений полулетальных доз (см. рис).

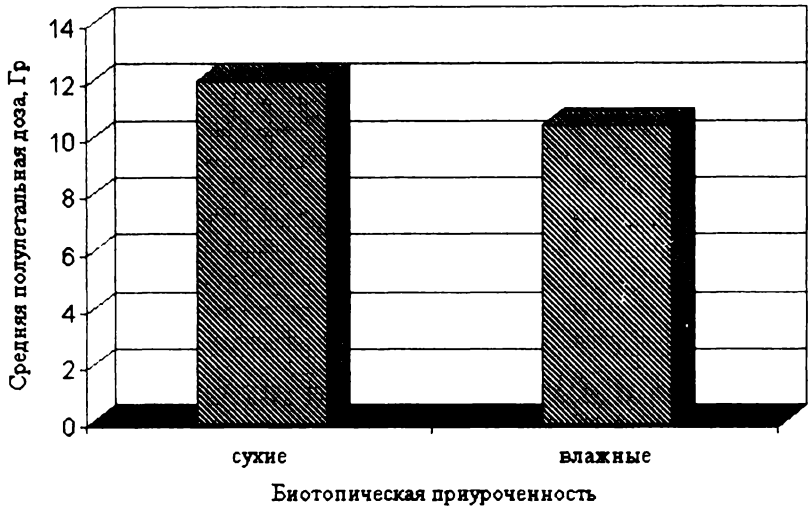


Рис. Ожидаемые значения ЛД50/30 для грызунов, населяющих сухие и влажные биотопы, при фиксированном значении других переменных.

Виды, обитающие в сухих биотопах, характеризуются более высокими значениями $ЛД_{50/30}$ в сравнении с видами, населяющими влажные биотопы. Иллюстрацией тому являются представители семейства Heteromyidae, обитатели мест с засушливым климатом, населяющие аридные регионы США и Мексики, имеют мелкие размеры (масса взрослого животного *Perognathus longimembris* – 8.5 г). Одной из особенностей этих зверьков является способность существовать только на сухом корме без потребления воды (Chew, 1964), другой – способность к гибернации в любых неблагоприятных экологических условиях (понижение температуры, недостаток питания) (Bartholomew, Mac Millen, 1961). Эти животные являются самыми радиорезистентными из всех изученных видов млекопитающих, $ЛД_{50/30}$ для них составляет 15.2 Гр (Gambino, Lindberg, 1964). Очевидно, что сочетание гипоксической гипоксии и дегидратации (радиопротекторный эффект) существенно модифицирует радиационный ответ. По-видимому, комплекс уникальных физиологических адаптаций у представителей этого семейства позволяет им успешно выживать в аридных условиях и, возможно, в силу перекрестных адаптаций, способствует формированию столь высокой радиационной устойчивости.

Другим примером взаимосвязи радиорезистентности с биотопической приуроченностью грызунов является обыкновенная слепушонка – специализированный вид полевок, ведет роющий (подземный) образ жизни и имеет существенно большую, по сравнению с другими мышевидными грызунами, продолжительность жизни (до 6 лет). Кроме того, у слепушонки на Урале обнаружено наличие зимнего сна, причинами которого являются понижение температуры среды, недоступность корма и гипоксия в условиях подземного существования (глубина, на которой находятся зимовочные гнезда в Челябинской области – 150-160 см) (Евдокимов, 2002). Экспериментально показано, что природная радиорезистентность обыкновенной слепушонки (черная морфа) существенно ниже ($ЛД_{50/30}$

5.0±0.7 Гр), чем у других видов грызунов (Григоркина, 2003). Этот результат, несомненно, интересен: относительно крупные (для грызунов) размеры тела и биотопическая приуроченность вида (влажные, затененные местообитания) входят в число выявленных нами биологических особенностей и экологических характеристик, детерминирующих природную радиорезистентность млекопитающих. От действия солнечной радиации обыкновенная слепушонка в значительной степени экранирована солидным слоем почвы.

Таким образом, приведенные материалы, полученные на грызунах разной экологической специализации (образ жизни, тип питания, ареал и др.), но обладающих сходными адаптациями к неблагоприятным условиям среды (гибернация), свидетельствуют о существенной связи радиорезистентности вида с его биотопической приуроченностью. По-видимому, эта взаимосвязь объясняется тем, что животные, адаптированные к постоянному воздействию солнечной радиации, менее чувствительны к воздействию ионизирующих излучений, вероятно, вследствие развития перекрестных адаптаций.

Автор благодарит к.б.н. Н.Г. Евдокимова и асп. Н.В. Синеву за отлов слепушонок.

Литература

Воронцов Н.Н. Фауна СССР. Млекопитающие. Низшие хомякообразные мировой фауны. Ч. 1. Л.: Наука, 1982. Т. 3. Вып. 6. 449 с.

Григоркина Е.Б. Экологический анализ радиорезистентности грызунов: дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1998. 174 с.

Григоркина Е.Б. Природная радиорезистентность как критерий видоспецифичности (на примере крупных таксонов отряда Rodentia) // Докл. АН, 2002. Т. 385. № 2. С. 283-285.

Григоркина Е.Б. Природная радиорезистентность обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) // Териофауна России и сопредельных территорий. М., 2003. С. 98.

Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. М.: Финансы и статистика, 1987. Т. 1. 367 с.; Т. 2. 352 с.

Евдокимов Н.Г. Обыкновенная слепушонка – зимоспящий грызун? // Экология, 2002. № 1. С. 36-41.

Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. Отряды: зайцеобразных, грызунов. М.: Высш. шк., 1977. Т. 2. 487 с.

Флинт В.Е, Чугунов Ю.Д., Смирин В.М. Млекопитающие СССР. М.: Мысль, 1970. 439 с.

Bartholomew G.A., Mac Millen R.E. Oxigen consumption, estivation and hibernation in the kangaroo mouse, Microdipodops pallidus // Physiol. Zool, 1961. Vol. 34. P. 177-183.

Chew R.M. Water metabolism of mammals // Physiol. Mammalogy. New York, 1964. Vol. 2. P. 144-178.

Gambino J.J., Lindberg R.G. Response of the pocket mouse to ionizing radiation // Radiat. Res, 1964. Vol. 22. P. 586-597.

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ КАК ИНДИКАТОРНЫЙ ПРИЗНАК ГОДА «ПИКА» В МНОГОЛЕТНЕМ ЦИКЛЕ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ

Давыдова Ю.А.
Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург
davydova@ipae.uran.ru

Проведен сравнительный анализ сезонной и межгодовой (1995-2003 гг.) изменчивости численности и динамики возрастной структуры двух популяций: рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) и красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus* Sundevall, 1846), совместно обитающих в коренных и условно-коренных пихтово-еловых лесах Висимского заповедника. Рыжая полевка является доминирующим видом в сообществе мелких млекопитающих, в отдельные годы определяющим численность всего населения (доля в отловах колеблется от 34 до 100%) (см. табл.). Среди мышевидных грызунов по уровню численности второе место после рыжей полевки занимает красно-серая полевка. При более низком, по сравнению с рыжей полевкой, среднегодовом уровне численности популяции красно-серой полевки его сезонные колебания имеют небольшую амплитуду. Несмотря на сглаженный характер сезонных изменений численности в многолетней динамике популяции *Clethrionomys rufocanus,* выделяются те же типы сезонных динамик, что и для популяции *Clethrionomys glareolus.*

1. Тип, соответствующий состоянию «роста» популяции, характеризуется значительным подъемом численности от весны к осени и осенним максимумом.

2. Тип, соответствующий состоянию «пика» популяции, характеризуется высокой «весенней» численностью, дальнейшим ростом, ведущим к летнему максимуму и резким осенним спадом численности.

3. Тип, соответствующий состоянию «депрессии» популяции, характеризуется незначительным (либо вовсе отсутствующим) увеличением численности от весны к осени, минимальными абсолютными и относительными показателями численности.

Чередование типов сезонных динамик у изучаемых популяций лесных полевок в период наблюдений носило регулярный характер.

Относительная численность (экз. на 100 лов.-сут.) рыжей и красно-серой полевок

Год	Серия отловов	Рыжая полевка	Красно-серая полевка
1995	Весна	19.5	1.5
	Лето	-	-
	Осень	9.7	0.3
1996	Весна	0	0
	Лето	0.25	0
	Осень	0.5	0
1997	Весна	2.8	0
	Лето	16.3	2.7
	Осень	35.5	6.0
1998	Весна	4.7	2.7
	Лето	9.0	9.3
	Осень	4.3	4.0
1999	Весна	2.0	0
	Лето	3.3	0.3
	Осень	5.6	0
2000	Весна	3.7	0.3
	Лето	14.0	4.0
	Осень	20.0	4.0
2001	Весна	15.3	8.6
	Лето	19.6	10.5
	Осень	3.0	3.0
2002	Весна	1.0	0
	Лето	1.0	0
	Осень	0	0
2003	Весна	3.5	0
	Лето	8.0	1.5
	Осень	11.0	3.5

Таким образом, совместно обитающие популяции *Clethrionomys rufocanus* и *Clethrionomys glareolus*, различаясь количественно, имеют сходную сезонную и многолетнюю динамику численности.

Одним из весомых демографических параметров, описывающих популяцию, является возрастная структура. Ранее было показано, что динамика возрастной структуры популяции рыжей полевки, обитающей в пихто-ельниках Висимского заповедника, имеет особенности (Давыдова, 2002). В годы «пика» созревание сеголеток подавлено, в размножении участвуют только перезимовавшие особи. Возрастная структура популяции рыжей полевки, имеющая только две функционально-возрастные группы зверьков, перезимовавших особей и неполовозрелых сеголеток, стала индикатором всех лет, относимых к «пику», многолетней динамики популяции, наряду с ходом (типом) сезонной динамики. Поэтому интересным представлялось изучение возрастной структуры популяции субдоминантного вида. Предполагалось, что низкий (по сравнению с рыжей полевкой) уровень численности красно-серой полевки не оставит места для «крайних» проявлений последствий увеличения плотности популяции.

Анализ возрастной структуры *Clethrionomys rufocanus* показал следующее. В годы «депрессий» и «роста» популяции в возрастном составе, представленном тремя функционально-возрастными группами – перезимовавшими особями, размножающимися и неразмножающимися сеголетками, происходят закономерные сезонные изменения, касающиеся долевого соотношения всех групп. От весны к осени уменьшается доля перезимовавших зверьков и размножающихся сеголетков и увеличивается доля неразмножающихся в год своего рождения сеголетков. В годы «пиков» популяция красно-серой полевки представлена также тремя функционально-возрастными группами. При этом в выборке самок (n=105) имеется группа размножающихся сеголеток, в выборке самцов (n=101) она отсутствует. Воспроизводство популяции в течение всего репродуктивного сезона обеспечивалось перезимовавшими самцами и разновозрастными самками.

Возможно, что «половинчатое» сходство возрастной структуры популяций рыжей и красно-серой полевок в годы «пика» обусловлено, с одной стороны, общим, чрезвычайно высоким уровнем численности всего населения мелких млекопитающих (например, для июля 2001 г. он составляет 57.5 особей на 100 ловушко-суток), требующим ответа по регуляции численности от каждого вида, составляющего сообщество, и приводящим к торможению (максимально полному) созревания сеголетков; с другой стороны – невозможностью подавления созревания всех сеголетков для видов-субдоминантов, и является «компромиссным решением» популяции красно-серой полевки.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ИСКОПАЕМЫХ ГРЫЗУНОВ ПРИКАСПИЯ В ПОЗДНЕЧЕТВЕРТИЧНОЕ ВРЕМЯ

Дмитриев А.И.
Нижегородский государственный педагогический университет, г. Н. Новгород
zoology@nnspu.ru

Популяционная структура большинства видов млекопитающих на современном этапе их эволюции в целом изучена достаточно хорошо. Однако при анализе ископаемого материала по этой группе животных мы имеем больше вопросов, чем ответов. Отсюда и возникает проблема с понятиями «вида в палеонтологии», «ископаемой популяции», критериями внутривидовой дифференциации, темпами микроэволюции и т.д. Решение ее, на наш взгляд, невозможно без анализа массового палеотериологического материала. Обработка свыше 50 тыс. позднечетвертичных костных остатков мелких млекопитающих Прикаспия с применением популяционного подхода позволила выявить основные направления микроэволюционных процессов внутривидовых группировок во временном аспекте. В качестве модели мы взяли лишь одну караузекскую популяцию, представленную в юго-западной части Волго-Уральского песчаного массива. Именно в ее пределах на площади около 50 тыс. га был собран и статистически обработан ископаемый материал (15 787 костей) по трем семействам отряда грызунов (табл. 1, 2): Cricetidae (желтая и степная пеструшки, обыкновенная слепушонка), Sciuridae (малый и желтый суслики) и Gerbillidae (большая, краснохвостая, гребенщиковая и полуденная песчанки).

Анализ изменений 17 краниометрических показателей свидетельствует, что направление действия отбора на протяжении позднечетвертичного времени неоднократно менялось в зависимости от общих климатических изменений. Причем перестройка морфологической структуры грызунов определялась и их видовой принадлежностью. Так, изменения краниометрических признаков желтой пеструшки в конце плейстоцена – голоцене были незначи-

Таблица 1

Показатели внутрипопуляционного разнообразия (вверху) и распределения доли редких фенов (внизу) фенетических признаков у популяций грызунов северного Прикаспия в позднечетвертичное время

Вид	Всего костей	Поздний плейстоцен	Ранний голоцен	Поздний голоцен	Современность
Eolagurs luteus	10 098	2.01±0.058 0.18±0.023	2.12±0.112 0.17±0.044	2.08±0.171 0.11±0.073	–
Lagurus lagurus	1 405	–	1.28±0.057 0.36±0.029	1.18±0.062 0.33±0.035	–
Ellobius talpinus	241	–	1.96±0.089 0.10±0.041	1.99±0.068 0.11±0.034	–
Citellus pygmaeus	346	–	1.20±0.044 0.01±0.001	1.77±0.143 0.12±0.056	–
Citellus fulvus	941	1.51±0.163 0.12±0.096	1.93±0.103 0.14±0.048	1.96±0.122 0.10±0.056	–
Rhombomis opimus	194	1.32±0.408 0.85±0.056	1.79±0.399 0.87±0.036	1.15±0.412 0.84±0.185	–
Meriones lybicus	228	1.73±0.164 0.14±0.048	2.08±0.216 0.10±0.053	1.62±0.175 0.15±0.099	–
Meriones tamariscinus	1 621	–	1.85±0.149 0.21±0.011	2.09±0.112 0.16±0.007	1.84±0.127 0.21±0.009
Meriones meridianus	713	–	–	2.00±0.191 0.23±0.073	2.18±0.156 0.12±0.060

Таблица 2

Показатели межпопуляционного сходства фенетических признаков грызунов северного Прикаспия в позднечетвертичное время

Вид	Поздний плейстоцен – ранний голоцен	Поздний плейстоцен – поздний голоцен	Ранний голоцен – поздний голоцен
Eolagurs luteus	0.962±0.048	0.961±0.052	0.981±0.061
Lagurus lagurus	-	-	0.972±0.098
Ellobius talpinus	-	-	0.941±0.038
Citellus pygmaeus	-	-	0.686±0.048
Citellus fulvus	0.925±0.029	0.903±0.031	0.989±0.012
Rhombomis opimus	0.436±0.091	0.367±0.088	0.463±0.066
Meriones lybicus	0.847±0.058	0.683±0.038	0.861±0.053
Meriones tamariscinus	-	0.765±0.049	0.765±0.046
Meriones meridianus	-	-	0.925±0.023

тельны, оставаясь на популяционном уровне. То же характерно и для полуденной песчанки, лишь во второй половине позднего голоцена наметилась выраженная тенденция к увеличению размеров этого вида. Для популяций степной пеструшки, желтого суслика и большой песчанки отмечено уменьшение краниометрических показателей на протяжении голоцена. Для краснохвостой песчанки выявлено, что минимальные промеры черепа имели плейстоценовые популяции, к голоцену произошло увеличение абсолютных показателей, а с конца раннего голоцена к современности вновь отмечалось уменьшение краниометрических признаков популяций данного вида (Дмитриев, 1987, 1993).

Сравнение коэффициента дивергенции (Майр, 1971) метрических показателей свидетельствует, что отличия популяций упомянутых видов в плейстоцене и голоцене были невелики. Приняв коэффициент дивергенции подвидового ранга за 1.28 (Майр, 1971), нами установлено, что изменения внутривидовых группировок грызунов во времени оставались в основном на популяционном уровне. Так, для популяций степной пеструшки (голоцен) коэффициент дивергенции составил 0.16; обыкновенной слепушонки (голоцен) – 0.16; гребенщиковой песчанки (голоцен) – 0.23; краснохвостой песчанки (голоцен) – 0.20 и т.д.

Сходная картина наблюдается и при анализе фенетических показателей: внутрипопуляционное разнообразие, доля редких фенов, межпопуляционное сходство (табл. 1, 2), рассчитанных по формулам Л.А. Животовского (1979, 1980, 1982). Отмечено, что внутрипопуляционное разнообразие определялось условиями существования в разные периоды геологического времени, с одной стороны, и видовой принадлежностью – с другой (табл. 1). Их отличия для рассматриваемых видов не выходили за рамки популяций. То же демонстрируют и показатели популяционного сходства большинства видов, находясь в пределах 0.683-0.989 (табл. 2). И хотя этот показатель у большой песчанки был в два раза ниже, чем у других видов, однако отличия ее популяций во времени были невелики (0.367-0.463).

Таким образом, анализ метрических и фенетических признаков показал, что популяция во временном аспекте – достаточно устойчивая единица. Ее эволюционные преобразования во времени незначительны и определяются спецификой видовой структуры и изменением условий существования в разных периодах плейстоцена и голоцена.

Литература

Дмитриев А.И. Краниометрическая изменчивость позднечетвертичных грызунов северного Прикаспия. Автореф. канд. дисс... Новосибирск, 1987. 24 с.

Дмитриев А.И. Вековая изменчивость некоторых грызунов аридной зоны и ее значение в палеоэкологических реконструкциях: Деп. ВИНИТИ. М., 1993. № 2682-В93. 29 с.

Животовский Л.А. Показатели сходства популяций по полиморфным признакам// Журн. общ. биол., 1979. Т. 40, №4. С. 587-602.

Животовский Л.А. Показатели внутрипопуляционного разнообразия// Журн. общ. биол., 1980. Т.41, №6. С. 828-836.

Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам// Фенетика популяций, М.: Наука, 1982. С. 38-44.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.

ИЗУЧЕНИЕ ЧАСТОТЫ ХРОМОСОМНЫХ НАРУШЕНИЙ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК (РОД CLETHRIONOMYS) В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

Дмитриев С.Г.
Институт биологии развития РАН, г. Москва
ecopolicy@ecopolicy.ru

Применение цитогенетического подхода для исследования природных популяций млекопитающих связано, прежде всего, с работами в области систематики, филогенетики и хромосомной эволюции (развитие различных концепций хромосомного видообразования).

В то же время использование цитогенетического подхода представляет интерес для оценки и мониторинга возможных изменений состояния организма в природных популяциях как в пространстве, так и во времени в естественных условиях и при антропогенном воздействии.

Нами на протяжении нескольких лет проводились работы по оценке частоты хромосомных аберраций в соматических клетках ряда видов мелких мышевидных грызунов в естественных условиях. Частота хромосомных нарушений в соматических клетках является характеристикой цитогенетического гомеостаза и используется нами в качестве цитогенетического показателя состояния организма. Уровень клеток с хромосомными нарушениями является важной характеристикой иммунной системы, поскольку в норме аберрантные клетки элиминируются благодаря деятельности системы иммунитета. Частота аберрантных клеток, видимо, может зависеть и от общего состояния организма. При этом выявляются качественные и количественные нарушения кариотипа. К первым относят учет аберраций хромосом. Аберрации хромосом, возникающие в соматических клетках и регистрируемые

на стадии метафазы – есть результат повреждения хромосом на разных стадиях клеточного цикла. Количественные нарушения кариотипа исследуют с помощью учета анеуплоидных клеток.

Для выявления фонового уровня хромосомных аберраций в условно «чистых» районах были проанализированы популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*), красной полевки (*Clethrionomys rutilus*), обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*), домовой мыши (*Mus musculus*).

В исследованных популяциях этих видов из разных районов частота аберрантных клеток не превышает 3%-ный уровень (без учета анеуплоидных клеток). Анализ литературных и наших данных, по-видимому, позволяет рассматривать этот уровень в качестве фонового для природных популяций разных видов мелких мышевидных грызунов.

В качестве модели для оценки частоты хромосомных аберраций при разной популяционной плотности изучали симпатрические популяции двух видов рыжих лесных полевок: красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) и рыжей полевки (*Cl. glareolus*) в окрестностях пос. Мирное Туруханского района. Часть материала была собрана на острове площадью 0,5 кв.км, изолированном от левого берега р. Енисей протокой. В 1992 г. остров был реколонизирован этими видами после крайне высокого весеннего паводка. Были собраны выборки из растущих по численности популяций обоих видов полевок на острове в период с 1992 по 1994 г. Кроме того, нами проведены исследования материковой популяции красной полевки в 1994, 2002, 2003 гг. и рыжей полевки в 1995 г. Многолетние наблюдения за материковыми популяциями в исследуемом районе обнаружили у красной полевки, также как и у большинства других видов мелких млекопитающих, хорошо выраженную 4-летнюю цикличность. Динамика численности островных популяций оказалась независимой от материковых. Исследование обоих видов, красной (как островной, так и материковой популяции) и рыжей полевок, показало, что частота аберрантных клеток возрастает при высокой плотности популяции. В качестве возможного объяснения наблюдаемых изменений можно предположить нарушение цитогенетического гомеостаза вследствие стрессирующего воздействия переуплотнения популяции. Однако, если у островной популяции красной полевки нарушение цитогенетического гомеостаза отмечено при плотности, близкой к таковой на пике численности в циклической материковой популяции, то у рыжей полевки оно наблюдается при относительно низкой численности. Возможным объяснением этого является предположение о том, что стрессирующим фактором может быть возрастание численности не только особей своего, но и других видов (Zakharov et al., 1991). Повышенная частота аберрантных клеток в материковой популяции рыжей полевки (более 5%), численность которой всегда ниже, чем у другого близкого вида красной полевки (Шварц и др., 1987), может быть связана с тем, что исследуемый район является периферией ареала для данного вида.

Доминирующим типом фиксируемых несбалансированных хромосомных нарушений практически во всех исследованных популяциях грызунов разных видов были делеции хроматидного типа, тогда как доля других типов нарушений была значительно ниже, что согласуется с данными других авторов, исследовавших природные популяции грызунов. Именно за счет этого типа хромосомных аберраций и происходило увеличение частоты аберрантных клеток.

Менее четкая картина выявлена при учете ахроматических пробелов: их частота не всегда значимо увеличивается при возрастании негативного воздействия.

Во всех исследованных популяциях не было обнаружено статистически значимого увеличения частоты анеуплоидных клеток при сравнении с контролем. В данной работе учитывались только гиперплоидные клетки, поскольку не исключались потери хромосом в процессе приготовления препаратов.

Работа проводится в рамках грантов РФФИ № 02-04-49635 и 03-04-63088.

ОСОБЕННОСТИ БИОДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ПРИ РАЗЛИЧНОМ СОДЕРЖАНИИ ЗАГРЯЗНЯЮЩИХ ВЕЩЕСТВ В ПОЧВЕ

Домрачева Л.И., Дабах Е.В., Ашихмина Т.Я.
Лаборатория биомониторинга Института биологии Коми НЦ УрО РАН и ВГГУ, г. Киров
ecolab@vshu.kirov.ru

Сукцессионно-флуктуационная динамика микрофототрофов обусловлена определенными экологическими факторами. Конкретные отношения между фототрофными популяциями изменяются в зависимости от внешних условий, количественного соотношения видов, обеспеченности почвы биогенными элементами, наличием ксенобиотиков.

Безусловно, ход микробных сукцессий интереснее всего изучать в природных условиях. Однако моделирование сукцессий *in vitro* при постоянной температуре и влажности почвы позволяет преодолевать внешние климатические возмущающие воздействия и в наиболее чистом виде проследить последовательность сукцессионных процессов и особенности биодинамики отдельных популяций. При этом выявление динамико-сукцессионных изменений в альгоценозах при инкубировании нативных почвенных образцов оказывается более простым по сравнению с изучением сапротрофных сообществ, так как не требует инициирования развития определенных группировок путем искусственного внесения пищевого субстрата. Простое увлажнение почвы и достаточная освещенность в

течение нескольких часов в сутки обеспечивают развитие альго-цианобактериальных сообществ на стеклах «обрастания» в чашках Петри. При этом за 30-45 суток сообщество в своем развитии проходит путь, аналогичный всему периоду вегетации в природных условиях, который в Нечерноземной зоне продолжается 4-5 месяцев.

В данном опыте в качестве опытных образцов отобрана почва в окрестностях объекта хранения химического оружия (ОХХО), характеристика которой представлена в таблице.

Некоторые свойства исследуемых почв

Номер разреза	Горизонт	Глубина, см	pH_{KCl}	F водораств.	P_2O_5 подвижн.	Cl^- ион	As	Fe подвижн.
				мг/кг почвы				
А-1	II	5-17	4.6	5.2	62	30	6.9	160
	III	17-32	5.4	-	-	440	19.0	-
	VG	46-53	5.0	-	-	380	58.0	-
	VIIIG	79-130	5.0	-	-	240	69.0	-
А-2	Ат	0-29	5.1	6.9	37	-	18.7	446
	АС	29-40	5.3	7.0	-	-	3.8	177
	С	40-60	6.0	-	-	-	35.0	-
А-7	А1А2	3-19	4.2	7.0	20	260	1.1	87.4
	В1g	27-54	-	-	-	203	-	-
	Cg	90-120	-	-	-	20	21.0	-
М-1	Ао	0-6	4.6	-	232	-	<0.01	-
	АоА1	6-11	4.3	-	12.3	-	<0.01	-

Примечание: – (прочерк) показатель не определялся.

Наиболее близко к объекту находятся почвы разрезов А1 и А2, образцы из верхних горизонтов которых обозначены, соответственно, как варианты А-1 и А-2. Почва разреза А-1 сильно нарушена, сверху перекрыта песчаным слоем, на котором формируется свежая дернина. Легкий гранулометрический состав верхних горизонтов сменяется тяжелосуглинистым на глубине около 60 см. В профиле отчетливо проявляются признаки оглеения. Разрез А-2 аллювиальной болотной перегнойно-торфяно-глеевой почвы также имеет следы антропогенного вмешательства: по-видимому, формирование торфяного горизонта отчасти обусловлено вырубкой хвойного леса и зарастанием участка вторичным березово-черноольховым лесом.

Разрез А-7 среднеподзолистой супесчаной почвы на водноледниковых песках (вариант А-7) расположен в зоне влияния ОХХО, но следов явного антропогенного воздействия здесь не отмечено. Почва разреза М-1 – слабоподзолистая грунтово-глееватая супесчаная на водноледниковых песках, находящаяся примерно в 6 км от арсенала, рассматривается нами как контрольный вариант А-О. Все почвы имеют кислую реакцию среды. Разрезы А-1 и А-2 отличаются повышенным количеством мышьяка, но если в первом случае его содержание равномерно и значительно возрастает вниз по профилю, в профиле болотной почвы (разрез А-2) максимальное накопление элемента отмечено в оторфованном слое и породе. В разрезе А-1 очень высокое содержание хлора. Количество водорастворимого фтора во всех почвах, находящихся вблизи ОХХО, довольно высокое.

Инкубирование почвенных образцов приводит к активному размножению уже на четвертые сутки одноклеточных зеленых водорослей в варианте А-1 с плотностью свыше 1000 кл./см^2 поверхности почвы, в то время как в других вариантах вегетация водорослей отсутствует. В ходе 1.5-месячной экспозиции выявлен разный характер альгодинамики в зависимости от содержания загрязняющих веществ. Эти различия проявляются как в размахе суточных колебаний численности водорослей (см. рис.), так и в структурной гетерогенности фототрофных наземных комплексов. В контрольном варианте (за пределами зоны защитных мероприятий) численность одноклеточных зеленых водорослей стабилизировалась на очень невысоком уровне (от 300 до 900 кл./см^2).

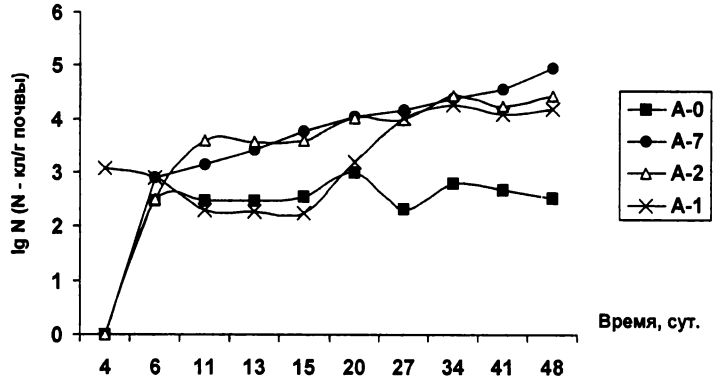


Рис. Динамика одноклеточных зеленых водорослей при различных концентрациях за грязняющих веществ в почве. Характеристика почвенных разрезов – в тексте.

В варианте А-7 происходит непрерывное нарастание численности популяций зеленых водорослей (от 775 клеток в начале сукцессии до 88 тыс. кл./см^2 через полтора месяца), т.е. плотность популяции выросла в 114 раз. При этом на 48-е сутки появились нитчатые зеленые водоросли *Chlorhormidium flaccidum*, которые не встречаются в других вариантах.

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ В ПОЧВЕ ФИТОПАТОГЕННЫХ ГРИБОВ Р. FUSARIUM ПОД ВЛИЯНИЕМ ЦИАНОБАКТЕРИЙ

Домрачева Л.И., Трефилова Л.В., Ветлужских И.Л.
Вятская государственная сельскохозяйственная академия, г. Киров
liko@liko.kirov.ru

Массовое размножение грибов р. Fusarium, которые поражают большинство сельскохозяйственных и лесных культур, является следствием современных агротехнологий, базирующихся на интенсивном выращивании монокультур. Грибные инфекции не только приводят к значительному падению урожая, нанося огромный материальный ущерб. Накопление фузариозных микотоксинов даже в очень малых концентрациях в продуктах и кормах представляет реальную угрозу для здоровья человека и сельскохозяйственных животных, поэтому актуальны все методы контроля за развитием фузариев, включая биометоды.

Оказалось, что среди естественных антагонистов данного гриба лидирующее положение могут занять почвенные цианобактерии. Так, выявлен мощный фунгицидный эффект трех штаммов почвенных цианобактерий из коллекции кафедры ботаники, физиологии растений и микробиологии ВГСХА: *Nostoc paludosum* № 18, *N. linckia* № 271 и *Microchaeta tenera* № 263. Эти цианобактерии вызывают лизис мицелия грибов *Fusarium culmorum* (музейная культура), *F. nivale* (выделен с погибших растений озимой ржи) и *Fusarium spp.* (с погибших сеянцев сосны и ели), выращенных на агаризованной среде Чапека в чашках Петри. Зоны лизиса на газонах гриба колеблются от 15 до 50 мм.

Антифузариозную активность цианобактерии проявляют и при совместном развитии популяций в почве, лишенной высших растений, т.е. в период, когда фузарии проходят сапрофитную стадию развития (табл. 1). При этом особенно сильный эффект подавления развития фузариума отмечен для *Microchaeta tenera*, в присутствии которой гриб не прорастал совсем. В то же время в контрольном варианте суммарная длина мицелия составляла более 5 м/см^2 поверхности почвы.

Эффективным оказалось действие *N. paludosum* на *Fusarium* sp., который обитает в почве лесопитомника, где в течение 15 лет на одном и том же месте выращивались сеянцы ели. С каждым годом поражаемость сеянцев корневой гнилью возрастала, а в 2001 г. семена не взошли совсем.

Инкубирование данной почвы в течение 20 суток в лабораторных условиях в режиме постоянной температуры и влажности с интродукцией цианобактерии *N. paludosum* привело к значительному снижению фитотоксичности почвы (табл. 2). Это проявляется не только в замедлении мицелиального роста более чем в 100 раз. Снижается численность микро- и макроконидий, т.е. тех грибных структур, которые в наивысшей степени обладают вирулентностью. Напротив, численность покоящихся стадий (хламидоспор) возрастает в 5.4 раза.

При наличии в субстрате дополнительного источника питания для фитопатогенных грибов в виде семян и корней высших растений цианобактерии, как правило, не вызывают полной гибели фузариев, но в значительной степени подавляют их развитие. Так, в опыте с озимой рожью грибы *F. culmorum* и *F. nivale* были внесены в стерильный песок вместе с инфицированными семенами. Численность пропагул грибов на одну зерновку составляла 6.2 млн. для *F. culmorum*, 2.2 млн. – для *F. nivale*. Цианобактериальная смесь (жидкая культура *N. paludosum* +

Таблица 1

Влияние цианобактерий на мицелиальный рост *Fusarium culmorum* (мм/см^2) в почве

Сутки с начала опыта	Контроль (*Fusarium culmorum*)	*Nostoc paludosum*	*Nostoc Linckia*	*Microchaeta tenera*
1	0.65 ± 0.075	0.48 ± 0.023	0.62 ± 0.689	0
3	20.2 ± 4.100	0.14 ± 0.031	0 14 ± 0.027	0
7	> 5000	0	0	0

Таблица 2

Снижение фитотоксичности почвы, вызванной *Fusarium* sp., под влиянием *Nostoc paludosum*

Вариант	Длина мицелия, м/см^2	Численность грибных пропагул на 1 см^2		
		Макроконидии	Микроконидии	Хламидоспоры
Фитотоксичная почва	23.3	266	5 332 447	532
Фитотоксичная почва + *Nostoc paludosum*	0.2	833	7 024	2 857

N. linckia + *M. tenera*) наносилась поверхностно. Микробиологический анализ, проведенный через две недели, показал, что происходят миграция грибов в почву с поверхности зерновок и миграция цианобактерий вглубь с поверхности почвы. При этом численность пропагул *F. culmorum* под влиянием цианобактерий снизилась в 2.5 раза, а *F. nivale* – 3.8 раза (табл. 3).

Таблица 3

Снижение фитопатогенных свойств почвы под влиянием цианобактерий

Показатель	*Fusarium culmorum*	*Fusarium culmorum* + смесь	*Fusarium nivale*	*Fusarium nivale* + смесь
Численность пропагул, млн./г	73.7 ± 79	29.4 ± 3.5	162.5 ± 10.2	42.5 ± 4.9
Численность клеток цианобактерий, млн./г	0	150.8 ± 19.8	0	218.7 ± 25.8

Цианобактериальная обработка искусственно инфицированных семян озимой ржи приводит к значительному изменению структуры популяции фитопатогенного гриба *F. nivale* на корнях семисуточных проростков (табл. 4).

Таблица 4

Изменение структуры популяции гриба *Fusarium nivale*, развивающегося на проростках озимой ржи под влиянием цианобактериальной обработки

Вариант	Длина мицелия, м/растение	Микроконидии, млн./растение	Макроконидии, млн./растение	Цианобактерии, млн./растение
1. Контроль (обработка *F. nivale*)	120.0 ± 36.3	36.2 ± 3.6	2.5	0
2. *F.nivale*+ *N. paludosum*	66.3 ± 3.3	13.4 ± 1.0	2.8	2.4
3. *F. nivale* + *N. linckia*	40.1 ± 10.6	18.7 ± 1.2	0.3	6.2
4. *F. nivale* + *M. tenera*	40.6 ± 2.1	12.7 ± 4.6	4.1	15.6
5. *F.nivale* + смесь трех видов цианобактерий	78.71 ± 0.2	15.0 ± 2.6	3.1	12.7

Таким образом, несомненна эффективность цианобактерий в подавлении развития фитопатогенных грибов р. Fusarium. Достоинства цианобактерий как биофунгицидов обусловлены их экологической ролью в биоценозах и, в том числе, способностью выживать и размножаться в почве со скоростью, сопоставимой со скоростью фитопатогенных грибов. Так, методом прямого количественного учета под микроскопом было обнаружено, что через полгода после посева семян сосны, инокулированных цианобактериями, в ризосферной почве сеянцев численность цианобактерий превышала 1 млн. кл./г (табл. 5).

Таблица 5

Выживаемость цианобактерий в почве лесопитомника через полгода после интродукции, тыс. кл./г

Вариант	Численность цианобактерий
Nostoc paludosum	2 800
Nostoc linckia	1 680
Nostoc linckia + *Nostoc paludosum* + *Microchaeta tenera*	3 060

Следовательно, цианобактерии можно рассматривать как надежные, экологически безопасные агенты регулирования популяционной плотности фитопатогенных грибов р. Fusarium до уровня, обеспечивающего супрессивность почвы к грибным инфекциям.

ГЕНОЗАЩИТНЫЕ СВОЙСТВА НАСТОЕВ ПЫРЕЯ ПОЛЗУЧЕГО В УСЛОВИЯХ УФ-МУТАГЕНЕЗА

Дружинина Т.Ю.
Тюменский государственный университет, г.Тюмень
luda-tyumen@mail.ru

Целью настоящей работы явилось изучение антимутагенной активности настоев пырея ползучего (*Elytrigia repens* (L.) Nevski) на семенах лука-порея (*Allium cepa* L.).

Методика. Было заложено восемь вариантов опыта с семенами лука-порея (по 50 штук в каждом): 1)контроль (без УФ-облучения и без настоя пырея); 2) УФ-облучение в дозе 10 000 эрг; 3) настой пырея в концентрации 0.5%-

ный; 4) настой пырея 1%-ный; 5) настой пырея 5%-ный; 6) УФ-облучение + настой пырея 0.5%-ный; 7)УФ-облучение + настой пырея 1%-ный; 8) УФ-облучение + настой пырея 5%-ный. Затем семена в восьми чашках Петри залили соответствующими растворами, объем которых был равен 20 мл. Время воздействия составило 18 ч. Проращивали при температуре 27°С. Через три дня была определена всхожесть семян и измерена длина корешков. Цитогенетический анализ провели по стандартной ацетоорсеиновой методике. Учитывали разные типы хромосомных нарушений: с одиночными и множественными мостами; фрагментами; со сложными аномалиями и микроядрами.

Данные по выживаемости, полученные в результате исследований, занесены в табл. 1. При анализе всхожести семян лука-порея выявлено, что в варианте УФ-облучение + настой пырея 0.5%-ного выживаемость оказалась самой низкой. УФ-облучение и воздействие чистых настоев отрицательно сказываются на показателях выживаемости. При определении длины корней лука-порея отмечено, что УФ-облучение незначительно влияет на этот признак. Наблюдается положительное влияние настоев с концентрациями 1 и 5%, а также УФ+ настой 0.5%-ный; УФ+настой 1%-ный; УФ+настой 5%-ный, которое проявлялось в стимуляции роста корней.

Таблица 1

Показатели выживаемости лука-порея в опытах с УФ-облучением и настоями пырея ползучего

Вариант опыта	Заложено семян, шт.	Выживаемость	
		шт.	%
Контроль	50	32	64.00±6.79
УФ-облучение	50	26	52.00±7.06
УФ-облучение + настой пырея 0.5%-ный	50	20	40.00±6.92
УФ-облучение + настой пырея 1%-ный	50	23	46.00±7.05
УФ-облучение + настой пырея 5%-ный	50	28	56.00±7.02
Настой пырея 0.5%-ный	50	25	80.00±7.07
Настой пырея 1%-ный	50	27	54.00±7.05
Настой пырея 5%-ный	50	26	52.00±7.06

Цитогенетический анализ клеток корневой меристемы лука-порея выявил следующую картину (табл. 2): прослеживается четкий цитотоксический эффект при УФ-облучении семян, который выражается в увеличении числа хромосомных аберраций и микроядер и, соответственно, значительном уменьшении частоты нормальных митозов. Настои пырея при совместном действии с УФ-облучением проявляют антимутагенную активность при всех исследованных концентрациях.

Таблица 2

Частота нормальных митозов в клетках меристемы корешков лука-порея

Вариант опыта	Всего просмотрено клеток	Число просмотренных митозов	Число нормальных митозов	
			%+$m_{\%}$	CV+m_{cv}
Контроль	700	508	70.63±3.24	19.97±0.63
УФ-облучение	1015	534	52.23±3.98	34.91±1.07
УФ-облучение + настой пырея 0.5%-ный	672	502	75.45±3.70	19.64±0.62
УФ-облучение + настой пырея 1%-ный	766	522	72.20±3.86	21.40±0.66
УФ-облучение + настой пырея 5%-ный	618	518	83.00±3.21	12.83±0.40
Настой пырея 0.5%-ный	748	553	73.92±2.84	11.52±0.35
Настой пырея 1%-ный	646	533	83.99±2.21	8.74±0.27
Настой пырея 5%-ный	745	544	74.38±2.37	11.02±0.33

В сравнении с УФ-облучением действие настоев порея не увеличивает число аномальных митозов. При действии настоев число нормальных анафаз и телофаз не только не уменьшается в сравнении с контролем, а увеличивается. Максимальное число нормальных митозов отмечено в варианте с 1%-ным настоем пырея ползучего.

СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ РАСТЕНИЙ *GYMNADENIA CONOPSEA* (L.) R.BR.

Дымова О.В.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
dymovao@ib.komisc.ru

Gymnadenia conopsea (L.) R.Br. (кокушник комарниковый) – многолетнее травянистое полурозеточное корнеклубневое растение из сем. Orchidaceae, способное размножаться преимущественно семенным путем. Вид относят к феноритмотипу поздневесенних-среднелетних растений. *G. conopsea* – бореальный евразиатский вид, который редко встречается на Дальнем Востоке, но широко распространен в западной части ареала (Великобритания, Германия, западные и центральные районы европейской части России). Отличается широкой экологической амплитудой, мезоксерофит. В таежной зоне европейского Северо-Востока, где проходит северная граница ареала данного вида, *G. conopsea* произрастает на сфагновых болотах, сыроватых лугах, в травяно-сфагновых сосняках, в зеленомошных травяных и сфагновых ельниках, сырых травяных смешанных лесах, высокотравных ивняках (Флора Северо-Востока..., 1976). Северные местонахождения *G. conopsea* приурочены к обнажениям известняков Тимана (Афанасьева, Тетерюк, 2003). Некоторыми исследователями показано, что известняковые обнажения со своеобразным микроклиматом заселяются реликтовыми видами, которым не свойственны условия окружающей среды.

Важным и чувствительным показателем физиологического состояния растений, обитающих в различных экологических условиях, является состояние их пигментного комплекса. Для того, чтобы понять физиолого-биохимические механизмы приспособления фотосинтетического аппарата *G. conopsea* к произрастанию на обнажениях известняков, было исследовано содержание хлорофиллов *а* и *б*, каротиноидов, антоцианов в листьях растений из разных ценопопуляций (ЦП) в типичных для вида местообитаниях (во флористическом заказнике «Сойвинский»): 1 – на пойменном лугу, левый бер. р. Сойва; 2 – разнотравный луг на левом бер. р.Н. Омра; 3 – склон южной экспозиции на лев. бер. р.Сойва; 4 – склон южной экспозиции на лев. бер. р.Н.Омра; 5 – склон северной экспозиции на правом берегу р. Н. Омра.

Изучение пигментного состава листьев *G. conopsea* показало, что в расчете как на единицу сухой массы (см. рис.), так и на единицу площади наибольшим содержанием хлорофиллов (в среднем 4.0 мг/дм^2) отличались особи, произрастающие на южных склонах (ЦП 3, 4). Растения из ценопопуляций северного склона (ЦП 5) и лугов (ЦП 1 и 2) содержали в 1.2-1.8 раза меньше зеленых пигментов. Величина соотношения *а/б* варьировала в диапазоне 2.4-2.6 у листьев растений с северного склона и из луговых ценозов, достигала 3.2 у растений на южном склоне. Показатели *а/б*<3 указывают на приспособленность растений к произрастанию в густых травостоях с высоким проективным покрытием, что характерно для данного вида. Об этом же свидетельствует высокая доля хлорофилла в светособирающем комплексе (60-69%) луговых растений по сравнению с растениями, произрастающими на обнажениях южных (52%) и северных (58%) склонов.

Содержание каротиноидов в листьях особей исследованных ценопопуляций варьировало в небольшом диапазоне 0.8-1.2 мг/дм^2 и было максимальным у растений с южных склонов. Судя по соотношению хлорофиллы/ка-

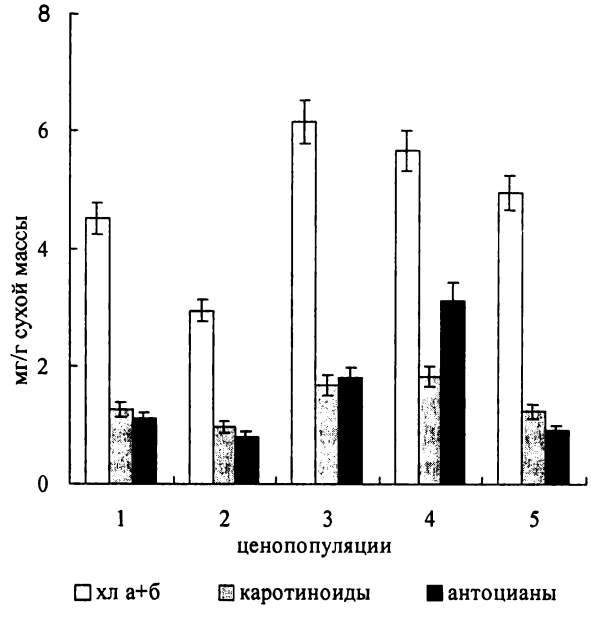


Рис. Содержание пигментов в листьях растений *Gymnadenia conopsea* L. с Южного Тимана, июль 2003 г. Ценопопуляции: 1 – пойменный луг на лев. бер. р.Сойва; 2 – разнотравный луг на лев. бер. р.Н. Омра; 3 – склон южной экспозиции на лев. бер. р. Сойва; 4 – склон южной экспозиции на лев. бер. р. Н. Омра; 5 – склон северной экспозиции на прав. бер. р. Н. Омра.

ротиноиды (3.1-3.9), растения *G. conopsea* с Южного Тимана сходны с растениями высокогорных местообитаний (Maslova, Popova, 1993). Вероятно, фотосинтетический аппарат изученного вида хорошо адаптирован к высокой инсоляции, при которой на первый план выступает фотозащитная роль каротиноидов.

Анализ содержания антоцианов показал, что высоким уровнем накопления (до 3 мг/г сухой массы) этих внепластидных пигментов отличались особи, произрастающие на южных склонах (ЦП 3, 4). Содержание антоцианов в листьях особей остальных ценопопуляций находилось на уровне 1 мг/г сухой массы. Установлено, что в середине северного лета концентрация антоцианов коррелирует с содержанием фотосинтетических пигментов в листьях особей, произрастающих на известняках Южного Тимана. Выявлена сильная степень корреляции (r=0.73) между содержанием антоцианов и каротиноидов. Следует отметить, что обе группы пигментов участвуют в защите фотосинтезирующих клеток от фотоокислительных процессов. Антоцианы могут экранировать излишек света, способствуя более производительному использованию солнечной энергии, особенно в условиях пониженных температур (Шахов, 1993). Рассеивание света высокой интенсивности антоцианами может дополнить или восполнить дефицит более эффективных фотопротективных молекул, таких, например, как ксантофиллы (Woodall et al., 1998). Высокие соотношения хлорофилл/антоцианы и каротиноиды/антоцианы для особей с северного склона, вероятно, сказываются на оптических свойствах их фотосинтетических тканей.

Размеры листовой поверхности *G. conopsea* увеличиваются в ценопопуляциях с изменением условий произрастания (увлажнение, освещенность, богатство почвы и т.д.) (Афанасьева, Тетерюк, 2003). Отмечено, что высокая величина удельной поверхностной плотности листьев (УППЛ), которая у особей разных ценопопуляций составляла 0.6-0.7, указывает на мощное развитие фотосинтетического аппарата и толщину листовой пластинки.

В целом, можно заключить, что условия местообитания влияют на пигментный состав растений *G. conopsea*. Выявлен сходный характер содержания антоцианов и зеленых пигментов в листьях растений, произрастающих в луговых ценозах, на южных и северных склонах обнажений Южного Тимана. Судя по высокому уровню содержания каротиноидов и антоцианов, фотосинтетический аппарат растений, произрастающих на южных склонах, хорошо адаптирован к высокой инсоляции.

Литература

Афанасьева О.Е., Тетерюк Л.В. Особенности демографии и изменчивость морфометрических признаков *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (сем. Orchidaceae) на известняках Южного Тимана (во флористическом заказнике «Сойвинский») // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. X молодеж. науч. конф. (Сыктывкар, 15-17 апреля 2003 г.). Сыктывкар, 2003. С.13-15.

Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1976. Т.2. 316 с.

Шахов А.А. Фотоэнергетика растений и урожай. М.: Наука, 1993. С.27-31.

Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive Properties of the Plant Pigment Systems // Photosynthetica, 1993. V. 29. № 2. P. 195-203.

Woodall G.S., Dodd I.C., Stewart G.R. Contrasting leaf development in the genus Syzygium // Journal of Experimental Botany, 1998. Vol. 49. № 318. P. 79-87.

РОЛЬ ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИХ МЕТОДОВ АНАЛИЗА В ИССЛЕДОВАНИИ ПОПУЛЯЦИЙ ЛИШАЙНИКОВ РОДА PELTIGERA

Елсаков В.В.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
elsakov@ib.komisc.ru

Изучение морфологических и биохимических показателей пространственно изолированных групп отдельных видов лишайников показало, что наблюдаемые в них процессы во многом сходны с процессами, протекающими в популяциях многих растительных организмов (Fahselt, 1996). Симбиотическая природа лишайников, гетерогенность их таксономического состава существенно ограничивают применение термина «популяция» к группам лишайников в генетическом плане, как территориально обособленным совокупностям особей одного вида с единым панмиктическим пространством и общим генофондом. Вместе с тем, работы, изучающие отдельные дискретные морфологические признаки, выступающие в качестве фенотипических маркеров лишайников и использующиеся при изучении их популяционной структуры, в настоящее время достаточно распространены. Подобные исследования затруднены, так как талломы большинства лишайников обладают незначительным набором морфологически дискретных признаков, которые к тому же могут сильно варьировать. В связи с этим использование биохимических признаков, таких как состав спектров ферментных систем и содержание лишайниковых веществ в качестве маркеров отдельных фенотипов достаточно перспективно.

Объектом исследований был выбран трехкомпонентный эпигейный листоватый лишайник *Peltigera aphthosa.* Талломы лишайника были собраны в естественных сообществах тундровой и таежной зон в пяти географически

разделенных точках (см. рис.). Помимо морфологических характеристик – длина и ширина таллома, в качестве маркера был выбран спектр супероксиддисмутазы (SOD – EC 1.15.1.1). Данная ферментная система отличается

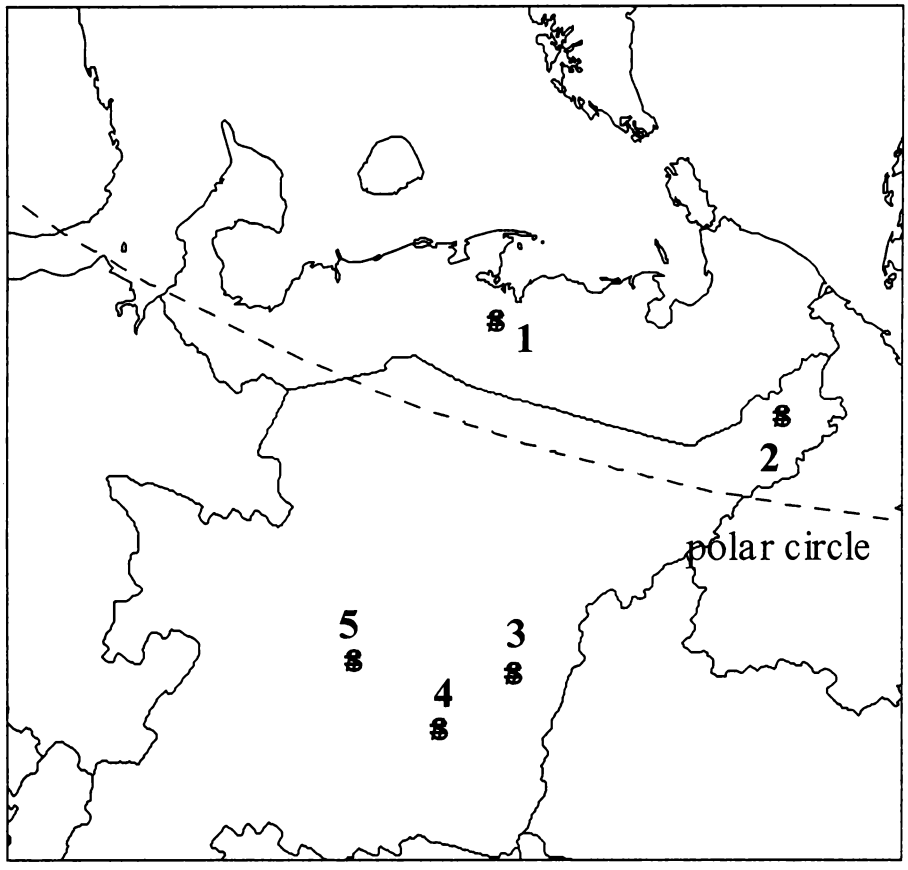


Рис. Расположение модельных участков: 1 – басс. р. Ортина (67° 49' с.ш. 54° 15' в.д.), 2 – окр. г. Воркута. (67° 32' с.ш. 64°01'в.д.), 3 – басс. р. Щугор (64° 00'с.ш. 58°40' в.д.), 4 – окр. г. Вуктыл (63° 50' с.ш. 57° 20' в.д.), 5 – басс. р.Тобысь (63° 20' с.ш. 52° 55' в.д.).

высокой видовой специфичностью (Лавриненко и др., 1996) и сохраняет активность при длительном воздушно-сухом хранении талломов. Электрофоретическое (ЭФ) разделение белков проводили в полиакриламидном геле с последующим специфическим окрашиванием на SOD общепринятыми методами (Гааль и др., 1982). Для всех собранных талломов проводили определение состава лишайниковых веществ (для *P. aphthosa* отмечено наличие десяти соединений) методом тонкослойной хроматографии (Вайнштейн и др., 1990; Arup et all, 1993; Holtan-Hartwig, 1993).

В пределах отдельных локальных групп (или одного сообщества) собранные талломы характеризовались стабильным химическим составом и морфологическим строением. На основании анализа морфологических характеристик и состава лишайниковых веществ образцы были разделены на три морфотипа и пять хемотипов (см. табл.). Выделенные группы соответствовали таковым, представленным Holtan-Hartwig (1993), Orange (1990) и Vitikainen (1994).

В общем ЭФ спектре SOD количество фракций между талломами варьировало в пределах 7-13. Присутствие большинства фракций было обусловлено микобионтом и зеленой водорослью *Coccomyxa* sp., однако некоторые минорные фракции (R_f от 0.66 до 0.72) составлены *Nostoc* sp. Качественный состав ЭФ спектра был стабилен в пределах таллома, интенсивность окрашивания увеличивалась от апикальной к базальной части.

Изменчивость спектра SOD между отдельными талломами лишайника выражалась в наличии двух отчетливо дифференцированных типов, что связано преимущественно с изменчивостью состава SOD грибного партнера.

Распределение выделенных групп в пределах района исследований

Выделенные группы		Географические точки					Всего	Процент
Морфотипы	Хемотипы	1	2	3	4	5		
A	I	11	6	8	2	5	32	74.4
B	II	4					4	9.3
C	III	1					1	2.3
C	V	3		1		2	6	13.9
Всего:		19	6	9	2	7	43	

Первый электрофоретический тип имел наибольшее распространение и был связан с морфотипами А и С. Второй – малочисленный, представлен только для образцов морфотипа В, собранных в бассейне р. Ортина.

Связь изученных показателей с эктопической приуроченностью выделенных групп лишайников позволяет определить два основных направления адаптации. Большинство рассмотренных талломов было приурочено к условиям достаточного и умеренного увлажнения сообществ кустарниково-моховой тундры и сосняков зеленомошных (морфотип А). Морфотип В был отмечен в условиях припечорских тундр в сообществах пятнистой кустарничково-моховой тундры с меньшей насыщенностью влагой. Для талломов данного морфотипа отмечены минимизация линейных размеров, рост влагоемкости и плотности, увеличение количества жилок и ризин на нижней поверхности таллома.

Таким образом, проведенная работа показала, что на рассмотренной территории максимальная вариабельность морфологических и биохимических показателей *P. aphthosa* отмечена у талломов лишайника тундровой зоны, что связано, с одной стороны, с большей мозаичностью и контрастностью экологических условий, в отличие от лесных сообществ, где полог леса значительно сглаживает амплитуду колебаний микроклиматических условий. С другой стороны, наличие существенной дифференциации, обнаруженной на уровне спектральных характеристик SOD, – следствие различной экотопической приуроченности и начальных этапов видовой дивергенции лихенизированных грибов.

Работа выполнена при финансовой поддержке научных проектов молодых ученых и аспирантов УрО РАН 2003 г.

Литература

Гааль Э., Медьеши Г., Верецкей Л. Электрофорез в разделении биологических макромолекул. М.: Мир, 1982. С. 418.

Лавриненко И.А., Лавриненко О.В., Елсаков В.В., Поляница О.А. Изменчивость электрофоретических спектров белков и ферментов у листоватых лишайников. Сыктывкар, 1996. 32 с. (Науч. докл. Коми научный центр УрО РАН; Вып. 381).

Arup U., Ekman S., Lindblom L., Mattsson Ian-Eric. High Performance Thin Layer Chromatography (HPTLC) an Improved technique for screening lichen substances // *Lichenologist*. 1993. № 25 (1). P. 62-71.

Fahselt D. Individuals, populations and population ecology // Lichen biology. 1996. P.181.

Holtan-Hartwig J. The lichen genus Peltigera, exclusive of the *P. canina* group, in Norway // Sommerfeltia. 1993. №15. P. 20.

Orange A. New or interesting lichens and lichenicolous fungi from Iceland // Acta Bot. Isl. 1990. №10. P. 37-44.

Vainshtein E.A., Ravinskaja A.P., Shapiro I.A. The handbook on chemotaxonomy of lichens. Leningrad, 1990. P. 151.

Vitikainen O. Taxonomic revision on Peltigera (lichenized Ascomycotina) in Europe // Acta Botanica Fennica. 1994. V. 152. № 1. P. 96.

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ГРУПП ПОЛЕВКИ-ЭКОНОМКИ НА РАДИОАКТИВНЫХ И КОНТРОЛЬНЫХ УЧАСТКАХ

Ермакова О.В.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
ermakova@ib.komisc.ru

Периодически повторяющиеся подъемы и спады численности популяций мышевидных грызунов являются результатом закономерных изменений как параметров размножения, так и многих морфофизиологических и демографических параметров, зависящих, прежде всего, от плотности и свидетельствующих о существенных перестройках, происходящих в организме зверьков, формирующих популяцию на разных фазах цикла.

На примере двух популяционных групп полевки-экономки, обитающих на территориях, сходных по экологическим условиям, но отличающихся по уровню естественной радиоактивности в 10-100 раз, проведено сравнение изменчивости демографических и морфофизиологических показателей в зависимости от фаз популяционного цикла.

В результате исследований получены данные, подтверждающие связь половозрастной структуры, интенсивности размножения и некоторых морфофизиологических показателей (массы тела, абсолютный и относительный вес сердца, печени, почки и надпочечников) и структурно-функционального состояния некоторых органов контрольной и опытной (радиевый участок) групп полевок с фазами популяционного цикла.

Для стадии нарастания численности выявлены изменения демографических параметров, которые способствуют реализации репродуктивного потенциала (тенденция к увеличению плодовитости, повышенная скорость полового созревания молодняка). В период максимальной численности, по сравнению с фазой роста, интенсивность размножения снижается, что проявляется в замедлении скорости полового созревания сеголеток, уменьшении

количества самок, участвующих в размножении, сокращении средней величины помета. В связи с этим изменяется и половозрастная структура. При высокой численности наибольшую часть отловленных животных на обоих участках составляют неполовозрелые сеголетки. Причем в неблагоприятные годы (депрессия численности) среди потомства преобладают самки, в благоприятные – самцы.

Изменение массы тела и индекса надпочечников происходит синхронно с варьированием относительной численности зверьков, тогда как динамика относительного веса большинства интерьерных показателей демонстрирует обратную зависимость от численности полевок. Подобная закономерность редко прослеживается у животных с радиевого участка. У них часто нарушено не только синхронное изменение численности и массы тела, но и обратная зависимость между массой тела и индексами внутренних органов.

Морфофункциональное состояние щитовидной железы и надпочечника у контрольных животных также зависит от периода численности популяции, При максимальной численности отмечены морфологические признаки усиления функциональной активности коры надпочечника (увеличение индекса, гипертрофия и гиперплазия пучковой зоны, увеличение размеров ядер адренокортикоцитов) наряду с относительно спокойным состоянием щитовидной железы. При минимальной численности снижение активности коры надпочечников сочетается с повышенной активностью щитовидной железы.

На радиевом участке наблюдается меньшее количество самок, участвующих в размножении, чем в контроле, что косвенно свидетельствует о более медленном половом созревании молодняка. Количество неполовозрелых сеголеток, напротив, на участке с повышенным гамма-фоном больше, чем в контроле.

При сравнении морфометрических показателей обнаружено, что у полевок старшей возрастной группы, обитающих на радиевом участке во все фазы популяционного цикла, показатели массы тела выше, чем в контроле. Абсолютный и относительный вес органов в большинстве возрастных групп превышает контрольные значения. Если учесть, что увеличение индекса сердца связано с возрастанием моторной активности , то животных радиевого участка отличают стрессированность, повышенная двигательная активность и активный метаболизм. Увеличение индексов печени, сердца и надпочечника свидетельствует о том, что в условиях повышенной радиоактивности организм полевок работает неэкономно, с напряжением. На это же указывает и морфофункциональное состояние надпочечника у полевок радиевого участка. Длительное воздействие ионизирующего излучения с низкой мощность дозы в природной среде вызывает хроническое напряжение коры надпочечника. Наиболее выражено это в период пика численности популяции, когда гипертрофия адренокортикоцитов сочетается с деструктивными изменениями в паренхиме надпочечника, чего не наблюдается у зверьков данного участка в другие фазы численности популяции. Таким образом, как следует из полученных данных, внутрипопуляционные процессы оказывают модифицирующее действие на морфофизиологические показатели и структурно-функциональное состояние некоторых органов полевок в условиях радиоактивного загрязнения среды обитания. Обитание полевок длительное время в условиях повышенной радиоактивности приводит к существенным изменениям в структурно-функциональном состоянии щитовидной железы и надпочечников зверьков, причем выраженность и характер ответной реакции исследуемого органа зависят от физиологического состояния как отдельной особи, так и популяции в целом.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ ПОЛЕВКИ-ЭКОНОМКИ В РАЗНЫЕ ФАЗЫ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Ермакова О.В., Раскоша О.В.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
ermakova@ib.komisc.ru

Поскольку наиболее выраженными явлениями в разные фазы популяционного цикла являются агрессивность и смертность животных, а также нарушение процессов воспроизводства, внимание большинства исследователей уделялось преимущественно изучению адреналового и репродуктивного звеньев эндокринной системы. Морфофункциональное состояние щитовидной железы животных, в соответствии с фазами численности популяции, изучено недостаточно. Целью настоящего исследования было изучение структурно-функционального состояния щитовидной железы полевок-экономок в разные фазы численности популяции. Животных отлавливали в Ухтинском районе Республики Коми на контрольном (10-15 мкР/ч), радиевом (50-2000 мкР/ч) и урано-радиевом участках (20-6000 мкР/ч).

Биологическую эффективность радиоэкологического фактора оценивали по гистоморфологическим, морфометрическим и радиоиммунологическим критериям.

Результаты проведенного исследования показали, что морфологические признаки функциональной активности щитовидной железы наблюдались в период депрессии численности животных и связаны с вакуолизацией коллоида, увеличением высоты фолликулярного эпителия, уменьшением размеров фолликулов и более выраженной степенью процессов десквамации фолликулярного эпителия. В период пика численности щитовидная железа находится в спокойном состоянии, имеет крупные фолликулы, уплощенный эпителий. Фаза спада численности по сравнению с пиком, судя по морфологическим параметрам щитовидной железы полевок с разных участков, характери-

зуется пониженным уровнем функциональной активности. Это сочетается с уменьшением содержания в сыворотке крови тироксина (T_4) и компенсаторным подъемом уровня трийодтиронина (T_3), что, по всей вероятности, происходит в связи с усилением превращения в периферических тканях T_4 в метаболически более активный T_3. Такое предположение подтверждает и коэффициент дейодирования, значения которого в фазу спада популяционного цикла были достоверно выше (0.198±0.071 усл. ед.), чем при максимальной численности зверьков (0.025±0.002 усл. ед.).

Следует отметить, что при сравнении полученных данных в разные периоды популяционного цикла морфофункциональные изменения щитовидной железы были более выражены у самцов, чем у самок.

Что касается возрастных изменений, то они зависят также от стадии популяционного цикла и сводятся к тому, что состояние щитовидной железы находится в прямой зависимости от темпов полового созревания и интенсивности процессов репродукции. В депрессию численности, когда большой процент сеголеток вступает в размножение, щитовидная железа активнее, чем у зверьков того же возраста в период пика численности. Когда популяция достигает пика численности и идет на спад, темпы репродукции замедленны и щитовидная железа неактивна. Кроме того выявлено, что с возрастом активность щитовидной железы полевок-экономок снижалась, что характерно и для других видов млекопитающих.

Установлено, что общий характер изменений морфологических и функциональных параметров щитовидной железы животных с радиоактивных участков совпадает с контрольными значениями. Обнаружено, что высота фолликулярного эпителия, диаметр ядер тиреоцитов, объемная плотность стромы и сосудов у животных контрольного и опытных участков также изменялись в соответствии с фазами популяционного цикла.

Вместе с тем, долговременное проживание популяций мышевидных грызунов на территориях с повышенной естественной радиоактивностью накладывает большой отпечаток на состояние тиреоидного звена, вызывая значительные количественные и качественные изменения. Так, у животных с радиоактивных территорий выявлено существенное уменьшение объемной плотности и высоты фолликулярного эпителия и увеличение количества коллоида в тиреоидной паренхиме (особенно в спад численности популяции).

Структура железы изменяется в сторону укрупнения размеров фолликулов, наблюдается нарушение зональной структурированности железы, часто встречаются гигантские фолликулы неправильной формы. Вариабельность показателя площади фолликулов резко возрастает по сравнению с контролем. Гетерогенность показателей щитовидной железы является одной из самых характерных особенностей ее ответа на действие ионизирующего излучения в малых дозах.

Увеличение массы тела, обнаруженное нами у полевок с активных участков, и более позднее вступление сеголеток в размножение связано, несомненно, с тиреоидной недостаточностью, так как известно, что угнетение функциональной активности щитовидной железы снижает интенсивность обменных процессов в организме, приводит к увеличению массы тела и задержке полового созревания.

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ЛИПОВОЙ МОЛИ-ПЕСТРЯНКИ НА ПРИРОСТ И ГЕНЕРАТИВНУЮ СФЕРУ ЛИПЫ МЕЛКОЛИСТНОЙ

Ермолаев И.В., Мотошкова Н.В.
Удмуртский государственный университет, г. Ижевск
eiv@udm.net

Липовая моль-пестрянка *Lithocolletis issikii* Kumata (Lepidoptera, Gracillariidae) была описана Тосио Кумата на японских островах (Kumata, 1963). В 1977 г. минер был найден в Южном Приморье (Ермолаев, 1977), в 1983 г. – на п-ове Корея (Kumata et al., 1983). Впервые на территории Европы вид зарегистрирован в 1987 г. в Воронежской области и в дальнейшем отмечен в Москве, Самаре, Уфе и Киеве (Козлов, 1991). В середине 1990-х гг. ареал моли стремительно расширялся и достиг Германии (Кузнецов, Барышникова, 1998). В 2002 г. авторы впервые наблюдали минера в г. С.-Петербург в парках Петергофа и ЛТА. Несмотря на широкое распространение и значительные плотности заселения липовых древостоев (*Tilia cordata* Mill.), биология вида и его влияние на биогеоценозы изучены крайне слабо.

Впервые липовая моль-пестрянка обнаружена в Удмуртии в 1999 г. в Ижевске. Результаты пятилетних исследований показали, что минер широко распространен по всей территории республики, предпочитает концентрироваться в сомкнутых насаждениях и посадках и в некоторых местах создает эруптивные (более одной мины на лист) плотности заселения дерева-хозяина.

В условиях Удмуртии моль может давать два поколения. Перезимовавшие бабочки появляются на стволах липы в середине мая и через некоторое время спариваются. Самки откладывают яйца на нижнюю поверхность листа. Гусеницы вгрызаются в лист и образуют овальные нижнесторонние мины, где в дальнейшем и окукливаются. Бабочки первого поколения появляются в июле. Второе поколение моли развивается в августе-сентябре и, как правило, не успевает завершить свое развитие.

Оценку влияния различных плотностей заселения липовой моли-пестрянки на продуктивность дерева-хозяина провели в 2001-2002 гг. на пробной площади «Малиновая гора» в г. Ижевск. Древостой был представлен липняком

снытевым. Склон северо-западной экспозиции, 5°. Высота деревьев - 25.6±0.2 м (n=100), диаметр на уровне груди 29.9±0.6 см (n=100). Значения поврежденности листьев (% листьев с минами от их общего числа на ветви) и плотности заселения (количество мин на ста листьях) 40 модельных деревьев первым поколением моли определяли как средние соответствующих показателей трех модельных ветвей нижнего яруса кроны (до 2-х м). В конце каждой вегетации в нижнем ярусе каждого модельного дерева измерили длину десяти случайно выбранных ауксибластов текущего года и подсчитали количество образованных на них почек. В 2003 г. на высоте 0.5 м с каждого модельного дерева возрастным буровом взяли керны. Результаты исследования показали, что повышение плотности заселения минером достоверно ($p<0.05$) и негативно влияет как на длину ауксибластов и количество образованных на них почек (табл. 1), так и на общую величину прироста по диаметру (табл. 2).

Таблица 1

Длина ауксибластов и количество почек на них у липы мелколистной при разных плотностях заселения липовой молью-пестрянкой в 2001-2002 гг.

Диапазоны плотности, мин на 100 листьев	Количество промеренных ауксибластов	Плотность, мин на 100 листьев	Повреж-денность, %	Длина ауксибласта, мм	Количество образованных почек, шт
2001 г.					
От 0 до 100	120	63.9±2.0	40.3±1.0	102.0±5.5 **A**	3.9±0.1 **C**
От 100 до 200	140	153.1±2.7	71.7±0.7	100.8±5.0 **B**	3.8±0.1
От 200 до 300	80	233.0±3.4	85.1±0.6	86.3±4.7 **AB**	3.6±0.1 **C**
2002 г.					
От 0 до 100	180	55.6±1.6	34.8±1.1	58.3±3.6 **DE**	3.7±0.1 **FG**
От 100 до 200	150	134.7±1.5	65.1±0.6	47.6±3.4 **D**	3.3±0.1 **F**
От 200 до 300	70	257.8±4.4	85.5±0.6	42.1±3.9 **E**	3.4±0.1 **G**

Примечание: Во всех таблицах достоверные различия ($p<0.05$) отмечены одинаковыми буквами.

Таблица 2

Величина годичного прироста липы мелколистной при разной плотности заселения липовой молью-пестрянкой в 2001-2002 гг.

Диапазоны плотности, мин на 100 листьев	N	Плотность, мин на 100 листьев	Поврежден ность, %	Величина годичного кольца, мм		
				Ранняя древесина	Поздняя древесина	Общая
2001 год						
От 0 до 100	12	63.9±6.8	40.3±3.4	1.5±0.2	0.8±0.4	2.3±0.5
От 100 до 200	13	154.6±9.2	71.3±2.4	2.1±0.3	0.6±0.2	2.7±0.3 **A**
От 200 до 300	11	247.3±17.0	83.7±2.8	1.4±0.2	0.2±0.1	1.6±0.2 **A**
2002 год						
От 0 до 100	18	55.6±5.2	34.8±3.4	1.4±0.1	0.6±0.2	2.0±0.3
От 100 до 200	14	136.1±5.1	65.4±2.0	1.6±0.2 **B**	0.4±0.1	2.0±0.2 **C**
От 200 до 300	6	254.9±16.0	86.3±2.0	1.0±0.2 **B**	0.2±0.1	1.2±0.3 **C**

Примечание: N – количество модельных деревьев.

Оценку влияния различных плотностей заселения липовой моли-пестрянки на генеративную сферу липы мелколистной провели в 2003 г. С этой целью из одной аллеи парка им. С.М. Кирова было отобрано 39 деревьев, на которых оценили плотность заселения дерева минером, а также распределение генеративных органов на метровом апикальном отрезке скелетной ветви каждого модельного дерева. Отрезок брали в нижнем ярусе кроны с южной экспозиции. Результаты исследований показали, что повышение плотности заселения дерева молью приводит к достоверному ($P<0.05$) снижению количества образованных соцветий (табл. 3). При этом содержание сахара в нектаре цветков максимально заселенных растений даже увеличивается.

Результаты исследования впервые позволяют отнести липовую моль-пестрянку к группе экономически значимых филлофагов липы мелколистной и свидетельствуют о необходимости ведения лесопатологического

Таблица 3

Основные характеристики генеративной сферы липы мелколистной при разных плотностях заселения деревьев липовой молью-пестрянкой

Диапазоны плотности, мин на 100 листьев	N	Плотность, мин на 100 листьев	Количество соцветий	Среднее количество цветов в соцветии	Содержание сахара в нектаре, мг/цветок
от 0 до 200	12	122.4±11.6	31.8±3.5 **A**	3.2±0.2	1.4±0.1 **C**
от 200 до 400	11	234.2±10.7	20.8±6.3 **B**	3.3±0.4	1.5±0.1
от 400 до 600	6	497.8±36.6	4.6±1.0 **AB**	2.3±0.4	1.7±0.1 **C**

Примечание: N – количество модельных деревьев.

мониторинга за состоянием ее популяций. Авторы благодарны С.В. Барышниковой (ЗИН РАН) за проверку правильности определения видовой принадлежности минера.

Литература

Ермолаев В.П. Эколого-фаунистический обзор минирующих молей-пестрянок (Lepidoptera, Gracillariidae) южного Приморья // Фауна насекомых Дальнего Востока: Тр. ЗИН АН СССР, т. LXX. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С. 98-116.

Козлов М.В. Минирующая моль-пестрянка – вредитель липы // Защита растений, 1991. № 4. С. 46.

Кузнецов В.И., Барышникова С.В. Краткий каталог минирующих молей сем. Gracillariidae (Lepidoptera) фауны России и сопредельных территорий // Тр. ЗИН РАН, т. 274. С.-Петербург: ЗИН РАН, 1998. 60 с.

Kumata T. Taxonomic studies on the Lithocolletinae of Japan (Lepidoptera: Gracillariidae). Part I. // Insecta matsumurana, 1963. Vol. 25, № 2, P. 53-90.

Kumata T., Kuroko H., Park K.T. Some Korean species of the subfamaly Lithocolletinae (Gracillariidae, Lepidoptera) // Korean J. Plant Prot. Vol. 1983. 22, № 3, P. 213-227.

ОЦЕНКА ВЕЛИЧИНЫ СЛУЧАЙНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАЗВИТИЯ ПРИ ОПТИМАЛЬНЫХ И НЕОПТИМАЛЬНЫХ ТЕМПЕРАТУРАХ РАЗВИТИЯ НА ПРИМЕРЕ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ (*LACERTA AGILIS* L.)

Жданова Н.П., Захаров В.М.

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, г. Москва

zhdanova@ecopolicy.ru

Под стабильностью развития понимается способность развивающегося организма к формированию нормального фенотипа, что применительно к исследованию группы особей означает способность к развитию сходного фенотипического эффекта при данных условиях среды (Mather, 1953). Одним из показателей стабильности развития является случайная его изменчивость (Астауров, 1927), наиболее обычным проявлением которой служит флуктуирующая асимметрия различных билатеральных признаков организма (Захаров, 1987). Ранее была обоснована возможность использования стабильности развития в качестве характеристики оптимальных условий развития (Захаров и др., 2001). Таким образом, исследование этой характеристики перспективно для разработки подхода, связанного с определением оптимальных и неоптимальных условий развития.

Для оценки изменчивости была использована система из 13-ти меристических признаков фолидоза (число щитков на разных участках тела). Были исследованы 476 новорожденных особей прыткой ящерицы, полученных в результате инкубации яиц.

Для оценки случайной изменчивости развития использовли ряд интегральные показатели: 1. *Средняя частота асимметричного проявления на признак*. 2. *Средняя величина асимметрии*. 3. *Обобщенная дисперсия асимметрии*. Для оценки значимости различий использовали: F-критерий Фишера (для обобщенных дисперсий) и t-критерий Стьюдента (для выборочных средних). Для оценки статистической значимости изменения исследуемых показателей в группе используемых признаков применялся непараметрический критерий Фридмана.

Наиболее массовый экспериментальный материал был получен для Воронежской области (338 новорожденных особей). Инкубация кладок яиц, полученных от беременных самок, взятых из природной популяции, проводилась от момента откладки до вылупления при постоянных температурных режимах: 20, 22, 25, 27, 30, 32°С. Величина показателя случайной изменчивости развития (средняя частота асимметричного проявления на признак) в этом диапазоне температур обнаруживает статистически значимые изменения ($p < 0.05$ по критерию Фридмана). Зависимость имеет форму кривой с минимумом, который приходится на зону около 25-27°С. Выявлены статистически значимые различия между средними и крайними температурами ($p < 0.01$ по критерию Стьюдента). Возрастание величины изменчивости ярче выражено при понижении температуры до 20°С, чем при повышении до 32°С.

Зависимость этого показателя от температуры инкубации в других популяциях из разных частей ареала (Махачкалинская, Астраханская, Калужская области) носит сходный характер. Для этих популяций инкубация проводилась при трех температурах (20, 25 и 30°С). Статистически значимых межпопуляционных различий ни при одной температуре инкубации не наблюдается. При этом во всех выборках уровень флуктуирующей асимметрии при 25°С статистически значимо ниже ее уровня при крайних температурах (20 и 30°С) ($p < 0.05$).

Отсутствие межпопуляционных различий, а также независимость используемых интегральных показателей от величины признака позволило нам объединить полученные данные. На рисунке (см. рис., А) видна оптимальная зона (25-27°С) с минимальным уровнем показателя (частота асимметричного проявления на признак), статистически значимо отличающимся от остальных температур инкубации ($p < 0.001$). При учете величины асимметрии картина остается сходной, при статистически значимых различиях между средними и краевыми температурами ($p < 0.001$) (см. рис., В). Аналогичная зависимость от температуры прослеживается и по дисперсии асимметрии (см. рис., С).

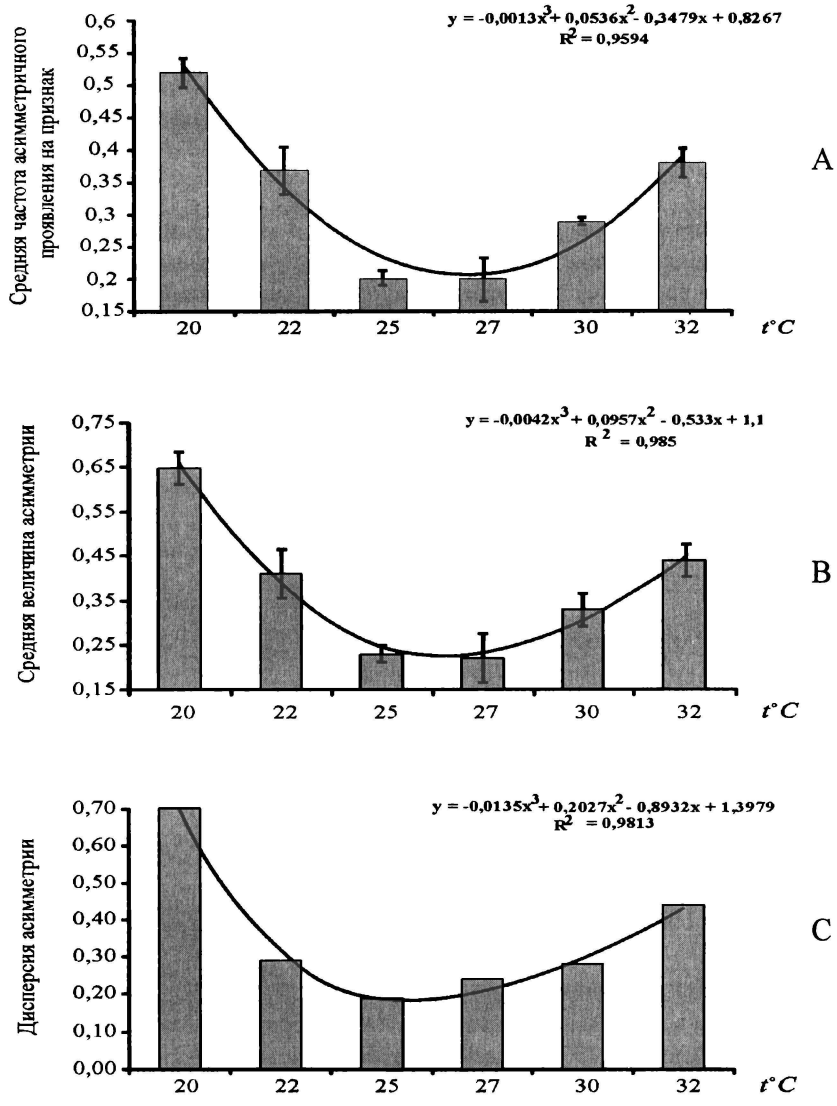


Рис. Величина случайной изменчивости развития (A – средняя частота асимметричного проявления на признак; B – средняя величина асимметрии; C – обобщенная дисперсия асимметрии) при разных температурах инкубации яиц прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*).

При сравнении полученных данных при помощи F-критерия Фишера выявлены статистически значимые различия между величиной дисперсии при 25°C и краевыми температурами ($p<0.01$).

Таким образом, исследование различных показателей стабильности развития для популяций из разных частей ареала вида обнаруживает одну и ту же форму зависимости от температуры развития в виде кривой с минимумом. Это позволяет с достаточной уверенностью говорить о возможности выделения зоны оптимальных температур развития для изучаемого вида порядка 25-27°C, для которой характерен минимальный уровень случайной изменчивости развития. В этом диапазоне температур наблюдается и максимальный процент вылупления (Захаров и др., 1982).

Литература

Астауров Б.Л. Исследование наследственного изменения галтеров у *Drosophila melanogaster* // Журн. эксперим. биологии, 1927. Сер. А. Т. 3, вып.1/2. С. 1-61; То же // Б.Л. Астауров. Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. С. 9-53.

Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 216 с.

Захаров В.М., Баранов А.С., Валецкий А.В. Влияние температуры инкубации на продолжительность развития прыткой ящерицы – *Lacerta agilis* (Squamata, Lacertidae) // Зоол. журн., 1982. Т. 61. Вып. 6. С.761-764.

Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Онтогенез, 2001. Т.32. №6. С. 404-421.

Mather K. Genetical control of stability in development. Heredity, 1953. Vol.7. P. 297-336.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГРЫЗУНОВ И ЗЕМЛЕРОЕК НА ЮГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Жигилева О.Н., Сергеева Е.В.
Тюменский госуниверситет, г. Тюмень
zhigileva@mail.ru

Генетическое разнообразие в популяциях животных является необходимым условием их экологической и эволюционной устойчивости, а генетические параметры популяций служат надежными индикаторами их состояния в конкретных условиях. На формирование структуры популяции большое влияние способны оказать биотические связи в сообществе, в первую очередь паразиты, которые образуют с хозяевами не только трофические и топические связи, но и генетические, используя часть генома хозяина. В процессе коэволюции и коадаптации видов в сообществе складываются определенные количественные соотношения членов паразитарных систем и генетическая структура входящих в их состав популяций. Поэтому большой интерес представляет сравнительное изучение паразитологических и генетических характеристик популяций животных.

Паразитологическому и популяционно-генетическому анализу были подвергнуты грызуны: *Apodemus agrarius* (n=225), *Clethrionomys rutilus* (n=210), *C. glareolus* (n=75) и *Microtus gregalis* (n=193)) и землеройки *Sorex araneus* (n=255), отловленные в подтаежных (Кучак, Тюмень, Решетниково, Лесничество) и лесостепных (Журавли, Ишим, Сладково) районах юга Тюменской области в 1997-2003 гг. (рис. 1).

Рис. 1. Схема расположения и расстояние между местами отлова животных, км.

Для изучения генетической изменчивости по локусам МДГ, ЛДГ, СОД, ААТ, неспецифических эстераз, миогенов, неферментных белков крови применяли метод электрофореза белков в ПААГ. Генетическое сходство рассчитывали по формуле Нея (Пудовкин, 1977), индекс сходства компонентных сообществ паразитов - по Пугачеву (2000). Дендрограммы строили парно-групповым способом по Бейли (1970).

Для оценки степени и характера сходства выборок хозяев по генетическим и паразитологическим параметрам сравнивали индексы сходства компонентных сообществ паразитов и индексы генетического подобия популяций, а также построенные на их основе дендрограммы. У всех изученных видов животных показатели сходства компонентных сообществ гельминтов ниже, чем показатели генетического подобия популяций (см. табл.). Это, на наш взгляд, обусловлено большей чувствительностью структуры сообществ паразитов к изменению экологических условий, по сравнению с генетической структурой популяций, которая стабильнее.

Кроме того не всегда совпадает порядок объединения выборок по показателям паразитологического и генетического сходства. У грызунов характер генетического сходства популяций определяется эколого-географическими факторами: в генетическом отношении ближе соседние популяции, обитающие в сходных природно-климатических условиях, а характер объединения выборок по показателям паразитологического сходства популяций зависит от особенностей биологии видов. У стенотопной узкочерепной полевки порядок сходства компонентных сообществ паразитов совпадает с генетической подразделенностью популяций. У эвритопных мышей компонентные сообщества гельминтов из разных районов практически одинаковы, независимо от генетических характеристик популяций мышей. У красной полевки, очагово распространенной на юге области, напротив, сходство компонентных сообществ гельминтов из разных мест обитания хозяина минимально. У обыкновенной бурозубки характер сходства зависит от стадии численности. При этом характер генетического сходства популяций год от года устойчив, а по паразитологическим параметрам в разные годы выборки группируются в соответствии с разными принципами. На стадии роста

Индексы генетического и паразитологического сходства популяций, %

Вид животного	Индекс сходства компонентных сообществ гельминтов	Индекс генетического подобия Нея
Sorex araneus	28.6- 63.3	91.9-99.9
Apodemus agrarius	71.4- 73.5	97.8-99.3
Clethrionomys rutilus	0-58	90-98.2
Clethrionomys glareolus	-	-
Microtus gregalis	4-58	95-98

численности насекомоядных (2001 г.) сообщества гельминтов бурозубок подразделяются согласно природно-климатическим и географическим факторам. Один кластер образуют подтаежные районы, другой – лесостепные. На стадии пика численности (2002 г.) определяющее значение имеют конкретные экологические условия местообитаний, в частности, степень их нарушенности антропогенным воздействием: один кластер образуют лесные и целинные лесостепные участки, другой – сельскохозяйственные угодья (рис. 2). В год высокой численности сходство сообществ гельминтов бурозубок разных территорий выражено сильнее. Индексы сходства в 2002 г. составляют 37.3-67 %, при низкой численности в 2001 г. – 17-40.1 %.

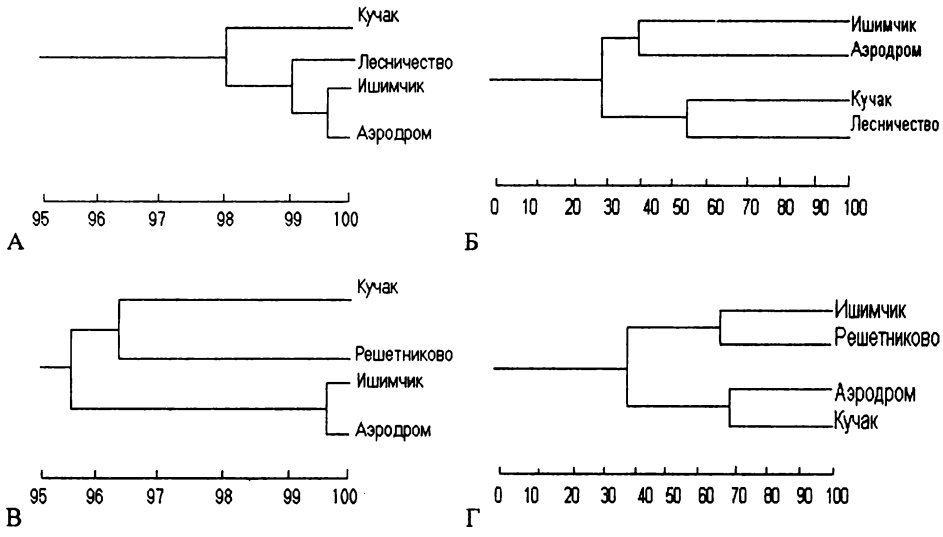


Рис. 2. Дендрограммы генетического сходства популяций обыкновенной бурозубки (А, В) и сходства компонентных сообществ гельминтов бурозубок (Б, Г) в 2001 и 2002 гг. соответственно.

Таким образом, генетическая структура популяций мелких млекопитающих стабильна во времени и складывается в пространстве в соответствии с географическими факторами, а структура сообществ их гельминтов более лабильна и зависит от конкретных условий обитания.

Работа выполнена при финансовой поддержке Минобразования PD02-1.4-8.

Литература

Бейли Н. Математика в биологии и медицине. М.: Мир, 1970. 326 с.

Пугачев О.Н. Паразитарные сообщества речного гольяна (*Phoxinus phoxinus* L.) // Паразитология, 2000. Т. 34. № 3. С. 196-206.

Пудовкин А.И. Использование аллозимных данных для оценки генетического сходства // Биохимичическая и популяционная генетика рыб. Л.: Ин-т цитол. АН СССР, 1979. С. 10-17.

МИГРАЦИЯ МЕТАЛЛОВ В ЦЕПИ «ВОДА-ИЛЫ-РАСТЕНИЯ-ОНДАТРА»

Жиряков А.С.[1], Подольский А.В.[2], Сергеев А.А.[1], Шулятьева Н.А.[1]

[1]Всероссийский НИИ охотничьего хозяйства и звероводства им. Б.М. Житкова, г. Киров

[2]Вятская государственная сельскохозяйственная академия, г. Киров

sable@fur.kirov.ru, wild_grass@vniioz1.kirov.ru

Исследовано содержание тяжелых металлов в околоводных трофических цепях, в качестве основных компонентов которой были выбраны вода, почва, водные и пойменные растения, а также ондатра (*Ondatra zibethicus* L.).

Отбор проб был произведен в 1998-2002 гг. на двух полигонах (предположительно имеющих разную степень и характер загрязненности): 1) в окрестностях городов Киров и Кирово-Чепецк (загрязнение промышленными и бытовыми отходами), 2) в Зуевском, Слободском и Бело-Холуницком районах Кировской области в пределах научно-опытного охотхозяйства ВНИИОЗ («условно чистый» полигон).

Для определения содержания тяжелых металлов (Mg, Fe, Cd, Pb, Cu, Zn, Cr, Ni, Mn) методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии обработано 47 проб илов, 86 проб воды, 554 пробы растений. Для анализа отбирали виды растений, которые служат основным кормом ондатры: хвощ топяной (*Equisetum fluviatile* L.), рогоз широколистный (*Typha angustifolia* L.), многокоренник обыкновенный (*Spirodela polyrhiza* L.), элодея канадская (*Elodea canadensis* Michx), рдест плавающий (*Potamogeton natans* L.) и рдест пронзеннолистный (*P. perfoliatus* L.), горец

перечный (*Polygonum hydropiper* L.), камыш лесной (*Scirpus sylvaticus* L.) и озерный (*S. lacustris* L.), различные виды осок и ив. Отловлены 328 ондатр, на содержание металлов обследовано 134 пробы органов и тканей.

Доля взрослых зверей в промысловой пробе составила в 1999 г. – 18.5, в 2000 г. – 21.2, в 2002 г. – 14.3%, при этом количественное соотношение самцов и самок соответствовало 1.3:1. Преобладание самцов среди добытых сеголетков (свыше 85%), по всей вероятности, свидетельствует об избирательном отлове наиболее мобильных особей в период расселения. По результатам промысла выход молодняка на пару взрослых колебался по годам от 7.2 до 8.8 особей. Средняя плодовитость, определенная по плацентарным пятнам, составила: в 2000 г. – 15.2 щенка на одну взрослую самку (n=6, lim 9-19), 2002 г. – 16.4 (n=8, lim 11-19). Среди 16-ти обследованных самок-сеголеток размножавшихся не оказалось. В 2002 г. половое соотношение очень сильно изменилось. Так, соотношение самцов и самок соответствовало 1:2.4. Причиной данного изменения, по-видимому, стал чрезмерный пресс браконьерской охоты, а возможно, и другие факторы.

Установлено, что на загрязненной территории некоторые металлы накапливаются с возрастом. У половозрелых ондатр обнаружены достоверно более высокие ($P \leq 0.05$), по сравнению с молодыми, концентрации в печени цинка (t=2.36) и хрома (t=-2.37), в легких – марганца (t=-3.85), в мышцах – хрома (t=-2.17) и никеля (t=-2.37), в сердце – железа (t=3.34), никеля (t=3.51) и свинца (t=2.99). Поскольку из «городской» популяции ондатры происходит интенсивное изъятие животных (нелегальный промысел), основу воспроизводственного ядра популяции составляют особи в возрасте 1+. Их организмы еще не успевают накопить опасных доз поллютантов, оказывающих существенное негативное влияние на репродуктивную функцию. Возможно, это является одной из причин высоких темпов воспроизводства популяции в условиях сильного химического загрязнения среды.

В организме ондатр урбанизированной территории обнаружены значительные количества свинца, кадмия, никеля, хрома и меди (см. табл.). Однако сравнение «синантропных» зверьков с ондатрами фоновых участков не выявило достоверных различий в концентрации этих элементов, что, по всей вероятности, связано с недостаточным количеством проб, отобранных на «условно чистом» полигоне. Железо, медь и хром накапливаются в печени и почках, марганец – в легких и печени, цинк и никель – в костях. Самые высокие концентрации свинца и кадмия обнаружены в костной ткани, печени и почках. Наиболее стабильный состав имеют скелетная мускулатура, сердце и гонады. Сравнительно невысокие концентрации большинства токсикантов в легких указывают, что аэрогенный путь абсорбции самых опасных тяжелых металлов является второстепенным. Главными источниками загрязнителей для околоводных грызунов служат кормовые объекты и вода. Ондатра получает поллютанты в основном из камыша, кубышки, рогозов, стрелолиста и некоторых видов осок. Не исключено, что значимым источником ксенобиотиков могут быть также животные корма, например, двустворчатые моллюски, которые, как известно, интенсивно накапливают загрязнители.

Содержание большинства металлов в почвах и илах оказалось выше, чем в растениях и животных (см. табл.). Установлено, что на загрязненных участках в пойменных почвах и донных грунтах накапливаются достоверно более высокие, по сравнению с фоном, количества меди, никеля, марганца, а в илах еще и хрома. Особое беспокойство вызывает повышенная аккумуляция в субстрате водно-болотных угодий особо опасных загрязнителей – свинца и кадмия. Элементный анализ основных кормовых растений ондатры из загрязненных и фоновых водоемов выявил, что содержание меди, кадмия, свинца, цинка, хрома, марганца в кормовых растениях загрязненных водоемов в 1.5-3.0 раза превышает таковое фоновых водоемов. Выявлены видо- и органоспецифичность накопления металлов растениями, отличия в аккумулирующей способности по отношению к металлам растений разных экологических групп.

Содержание тяжелых металлов (мг/кг сухого вещества) в водной цепи питания

Изучаемый объект	Mg	Cu	Ni	Cd	Pb	Zn	Fe	Cr	Mn
Вода									
Фоновый водоем		0.015	0.06	0.001	0.04	0.12	0.21	0.01	0.09
Загрязненный водоем		0.86	0.07	0.006	0.1	0.009	0.2	0.13	0.83
Субстрат									
Ил, фоновый водоем	80.50	2.00	1.00	0.20	1.00	2.90	95.20	0.58	121.4
Ил, загрязненный водоем	511.10	215.80	4.75	3.05	12.80	18.11	235.10	15.20	307.50
Растительность									
Гелогигрофиты	49.91	3.47	2.04	0.24	1.15	19.51	56.92	2.96	111.05
Гидрофиты	42.32	5.96	1.34	0.39	1.12	17.05	58.98	3.77	190.34
Макрофиты, фоновый водоем	34.50	3.27	1.60	0.12	0.6	12.35	98.55	1.67	47.91
Макрофиты, загрязненный водоем	47.39	4.38	1.82	0.28	1.11	18.59	58.02	3.02	130.38
Ондатра									
Кости: фоновый участок		2.78	2.00	1.21	3.28	28.11	5.71	0.71	1.78
загрязненный участок		4.43	2.66	1.52	4.22	42.93	10.77	2.32	4.08
Печень: фоновый участок		5.95	2.11	0.12	1.21	50.80	23.81	3.21	1.58
загрязненный участок		6.41	2.00	1.41	5.39	38.72	53.25	2.96	7.77
Почки: фоновый участок		7.69	2.01	2.11	1.00	19.81	30.53	0.50	1.93
загрязненный участок		8.38	1.98	1.27	2.40	37.28	39.59	2.27	7.73

Прослеживается четкая связь между концентрацией большинства элементов в средах кормовых объектах и организмах изучаемых животных. Значительно большее накопление кормовыми растениями хрома и марганца, в сравнении с органами и тканями околоводных грызунов, свидетельствует о наличии эффективного механизма регулирования обмена этих элементов в организме последних. В то же время защита от не свойственных живой природе металлов (свинца и кадмия) у ондатры гораздо слабее, они накапливаются в некоторых тканях и со временем могут вызывать отравления.

По степени убывания концентраций в растениях незагрязненных территорий тяжелые металлы располагаются следующим образом: Mn-Mg-Fe-Zn-Cu-Cr-Ni-Pb-Cd. У околоводных животных эта последовательность оказалась несколько иной: Fe-Zn-Mn-Cu-Cr-Ni-Pb-Cd, хотя на загрязненных участках она может меняться за счет увеличения уровня никеля, меди, свинца и кадмия.

МЕТОДОЛОГИЯ И МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ВАЛЕНТНОСТИ, СТЕНО-ЭВРИБИОНТНОСТИ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

Жукова Л.А.
Марийский государственный университет, кафедра экологии, г. Йошкар-Ола
pinus@mari-el.ru

Одной из центральных задач популяционной экологии является разработка методов оценки экотопа, выявление влияний каждого конкретного и совокупности факторов на изучаемые популяции, их элементы или внутрипопуляционные группы не только представителей высших растений, но и таксонов других царств.

Эффект синергизма разных экологических факторов учитывать еще труднее, поэтому все большее значение приобретают методы фитоиндикации местообитаний, для которых в качестве фитометров выступают фитоценозы. Последние способны объективнее, чем инструментальные методы, оценить изменение экологической обстановки. Для решения этой задачи в настоящее время используются диапазонные экологические шкалы Л.Г. Раменского с соавторами (1956) и Д.Н. Цыганова (1983) и компьютерные комплексы типа Ecoscale (Ханина, Заугольнова и др., 1995), позволяющие обрабатывать массивы геоботанических описаний и получать диапазонные оценки для любого вида сосудистых растений по каждому исследуемому фактору и совокупную - местообитаний.

Цель проведенного анализа – конкретизация понятий, применение новых количественных методов оценки экологических валентностей (Ev), степени выраженности стено-эврибионтности или толерантности видов растений. Термины «стеновалентность» и «эвривалентность» введены в англоязычной литературе. Их считают синонимами терминам «стенобионтность» и «эврибионтность», принятым в отечественной экологии и фитоценологии, причем те и другие используются как для одного, так и группы факторов. В отличие от некоторых авторов (Гребенщиков, 1965; Реймерс, 1982; Биологический словарь, 1986; Степановских, 2000), мы рассматриваем экологическую валентность вида (EV) как меру приспособленности популяций конкретного вида к изменению только одного экологического фактора. Тогда экологическая валентность рассчитывается как отношение числа ступеней диапазона конкретной шкалы, занятой данным видом, к общей протяженности шкалы в баллах (ступенях). Таким образом, мы получаем величину относительной EV вида, равную доле диапазона ступеней конкретного вида от всей шкалы, принимаемой за единицу или 100%. В основе предлагаемого нами нового принципа определения стено-эвривалентности каждого вида лежит экспертная оценка, согласно которой стеновалентными считаются виды, занимающие менее 1/3 шкалы, а эвривалентными – более 2/3 шкалы, остальные виды – мезовалентные.

Следовательно, каждый вид, включенный в шкалы, обладает набором величин относительной EV, число которых соответствует числу рассматриваемых факторов. При этом следует принять, что EV любого вида будет составлять лишь долю одной шкалы, а их $\sum$ может быть больше единицы и представляет фрагмент экологической ниши (ФЭН) конкретного вида. Суммирование показателей относительной EV вида корректно, поскольку сумма шкал может быть рассмотрена как экологическое гиперпространство экологических ниш всех видов, границы которого определяются верхними границами шкал.

Если соотнести $\sum$ EV с $\sum$ шкал, учитывая, что вклад каждой шкалы равен единице, то мы получим меру стено-эврибионтности или индекс толерантности вида (I_t). Его можно представить в виде формулы: $I_t=\sum EV/\sum$шкал (в долях или %).

Распределение видов по группам толерантности можно производить, используя тот же принцип, что и для распределения видов по фракциям экологической валентности. К стенобионтным отнесены виды, у которых диапазон значений индекса толерантности составляет до 0.34 доли от максимальной $\sum$ шкал; гемистенобионтные – от 0.34 до 0.45; к мезобионтным – от 0.45 до 0.56; гемиэврибионтные – от 0.56 до 0.67; эврибионтные – от 0.67. Чем больше I_t, тем выше теоретическая возможность использования конкретного местообитания популяциями конкретного вида.

Общий объем материала – 411 видов из восьми эколого-ценотических групп (ЭЦГ): бореальная, боровая, неморальная, ольшанниковая – лесных и экотонных опушечных сообществ зоны тайги и широколиственных лесов европейской части России, которые и были проанализированы по десяти шкалам Д.Н. Цыганова (1983), что составляет 4110 экологических позиций (в 421 случае информация отсутствует).

Сравнительный анализ четырех шкал, характеризующих климатические факторы местообитаний популяций видов в экосистемах лесного пояса европейской части России, показал четкое доминирование мезовалентных и эвривалентных видов. Минимальный процент стеновалентных видов или их отсутствие является косвенным доказательством достаточно широких адаптационных возможностей рассматриваемых ЭЦГ к различным вариациям климатопа в умеренном климате.

В обобщенном спектре почвенных шкал на первом месте стоит мезовалентная фракция. На второе место выходит фракция стенобионтных видов, составляя около 30 % (от 17.5 до 45.2 %), на третье – фракция эвривалентных видов.

Особое место занимает шкала освещенности – затенения, по которой в пяти ЭЦГ преобладают эвривалентные виды, а в трех ЭЦГ (неморальные и боровые опушечные, ольшанниковые лесные) – М-фракция. При этом во всех ЭЦГ сравнительно мал и резко колеблется процент участия стеновалентных видов: от 0 до 30.5 %. Лесные и опушечные виды приспособлены к обитанию в широких диапазонах шкалы освещенности – затенения, потому что занимают различные микросайты, как под пологом деревьев I-го яруса, так и на лесных полянах и в экотонных опушечных ценозах.

Если построить обобщенный спектр по фракциям для всех выборок, то мезовалентная фракция сохранит господствующее положение, доля стеновалентных видов несколько увеличится по сравнению со спектром климатических шкал, а доля эвривалентных сократится (до 21.9%). В целом соотношение фракций можно определить как 2:1:1.

Расчеты индексов толерантности для видов рассмотренных восьми ЭЦГ выявило интересную закономерность. Многие доминирующие и содоминирующие виды в сообществе по величине It являются эври- гемиэври- или мезобионтными с редкими проявлениями стеновалентности (по одной-двум позициям). Так, среди деревьев к ним относятся: *Tilia cordata* Mill. – 0.62 (ГЭБ, Со); *Betula pendula* Roth. – 0.62 (ГЭБ, Со); *Quercus robur* L. – 0.63 (ГЭБ, Со); *Pinus sylvestris* L. – 0.63 (ГЭБ, С1); *Ulmus glabra* Huds. – 0.65 (ГЭБ, $С_1$); *Sorbus aucuparia* L. – 0.72 (ЭБ, $С_1$).

Доминанты травяно-кустарничкового яруса также могут быть отнесены к эври- и мезобионтным группам с высоким It: *Pulmonaria obscura* Dumort. – 0.6 (ГЭБ, $С_2$); *Oxalis acetosella* L. – 0.62 (ГЭ, $С_1$), *Vaccinium myrtillus* L. – 0.61 (ГЭ, $С_1$); *Veronica officinalis* L. – 0.63 (ГЭ, $С_1$), *Mentha arvensis* L. – 0.83 (ЭБ, Со), *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. – 0.71 (ЭБ, Со).

Это позволяет подтвердить, что экологическая толерантность является значительным преимуществом в межвидовой конкуренции, способствует активному расширению ареала вида, определяет устойчивость при антропогенных и экологических стрессах. С другой стороны, многие стенобионтные и гемистенобионтные виды, приспособленные к существованию в узких диапазонах по ряду экологических факторов, как правило, выступают в роли ассектаторов, становятся редкими и исчезающими видами, так как сочетание необходимых узких диапазонов многих факторов встречается значительно реже и менее устойчиво.

Дальнейшая работа с диапазонными шкалами должна включать пополнение отсутствующей информации об экологических характеристиках видов по разным шкалам, составление новых шкал, стандартизацию шкал. Создаваемые банки геоботанических описаний могут быть использованы для решения этих задач зоологами, микологами, микробиологами для характеристики природных популяций интересующих их объектов. Одновременно развитие предложенного подхода будет способствовать обнаружению экологических факторов, определяющих как оптимальное, так и критическое состояние популяций, выявление путей их сохранения и восстановления.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01-04-48949.

Литература

Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г. Опыт разработки и использования базы данных в лесной фитоценологии // Лесоведение, 1996. № 1. С. 76-83.

Раменский Л.Г. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозиз, 1956. 427 с.

Реймерс Н.Ф. Природопользование: словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 637 с.

Степеновских В.С. Экология. М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2001. 703 с.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 196 с.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА ЕЛИ И СОСНЫ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ

Загирова С.В.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
zagirova@ib.komisc.ru

Создание географических культур является одной из форм организации лесной селекции. В Республике Коми в 1977 г. были заложены первые географические культуры ели и сосны, несколько позднее – лиственницы

сибирской и сосны скрученной (Федорков, Артемов, 2000). Обследования сосны и ели в географических культурах на европейском Севере показали, что в условиях средней тайги приживаемость северных климатипов выше, чем южных (Наквасина и др., 1990). В Корткеросском лесхозе рост и качеств культур ели ухудшались в южном и западном направлениях в связи с их слабой резистентностью к заморозкам, болезням и энтомовредителям (Тарханов, 1998). Ель местного происхождения и сопредельных с ней территорий отличалась более крупной хвоей и лучшим ростом ствола в высоту и по диаметру. Не была установлена зависимость густоты хвои на побеге от географического происхождения семян. Однако масса 100 шт. хвоинок довольно тесно коррелировала с ростом климатипов: быстрее растущие растения местного происхождения имели более крупную хвою.

Наши исследования в географических культурах, заложенных в Корткеросском лесхозе в 1977 г., были связаны с изучением структуры ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной и ели сибирской. С этой целью в 2000 и 2002 гг. отбирали одно- и двухлетние побеги с десяти деревьев, имеющих разное географическое происхождение в широтном направлении. Широтный градиент составил для сосны 58°16′-67°51′, ели – 57°03′- 63°27′. Для анатомических исследований образцы фиксировали в 70%-ном растворе этилового спирта, поперечные срезы готовили на вибрационном микротоме. Для исследований в световом и электронном микроскопах использовали методики, описанные нами ранее (Загирова, 1999). С этих же деревьев были собраны семена, которые высеяны в 2002 г. в питомнике Сыктывкарского лесхоза. Хвою текущего года у сеянцев отбирали для анатомических и физиологических исследований. Фотосинтез и темновое дыхание сеянцев измеряли с помощью инфракрасного газоанализатора «Infralyt 4» по методике, описанной ранее (Загирова, 1999).

С.А. Мамаевым (1972) были описаны закономерности в изменчивости структурных параметров в природных популяциях сосны и ели. В частности, показано, что в направлении север-юг изменяются такие признаки сосны и ели, как размеры ствола деревьев, длина и анатомические признаки хвои, вес и длина шишек, вес семян, продолжительность жизни хвои. При этом автор указывает, что в широтном направлении градиент параметров структуры ассимиляционного аппарата у сосны выражен в большей степени, чем у ели.

Наши экспериментальные данные показали, что ель местного происхождения отличается от других климатипов по длине и охвоенности стебля, массе 100 шт. хвоинок. Это согласуется с данными С.Н. Тарханова (1998), который исследовал эти культуры в 8-13-летнем возрасте. Крупная хвоя соответственно имела и более высокие значения абсолютной площади тканей на поперечном срезе, однако относительная площадь сечения тканей в хвое ели разного географического происхождения имела близкие значения. Сходная закономерность в изменчивости анатомических параметров отмечена в естественных популяциях ели (Мамаев, 1972). Северные климатипы ели имели меньше ситовидных клеток в проводящих пучках хвои, но не отличались по числу трахеид в ксилеме от других климатипов. Не установлены различия в размерах клеток мезофилла.

Четче географическая изменчивость морфо-анатомических параметров побегов проявляется в культурах сосны. Выявлено закономерное увеличение длины стебля, размеров, числа и массы хвои, площади поперечного сечения с продвижением с севера на юг. Не установлены достоверные различия по охвоенности побегов и массе 100 шт. хвои у разных климатипов. Как и у ели, с увеличением площади поперечного сечения хвои возрастали абсолютные значения площади сечения основных тканей, но не менялись их относительные значения. Хвоя сосны северного происхождения отличалась меньшим числом ситовидных клеток и трахеид в проводящих пучках.

Заметные различия ассимиляционного аппарата хвойных нами выявлены при сравнении ультраструктуры клеток мезофилла. Южные климатипы ели отличались от северных повышенным парциальным объемом межклетников в мезофилле, на основании чего можно говорить о более интенсивном газообмене между ассимилирующими клетками хвои и атмосферой. Многочисленные пластиды и митохондрии в клетках мезофилла отмечены в хвое ели местного происхождения. У ели южных районов повышено число тилакоидов в хлоропластах. Сходная изменчивость параметров структуры клеток мезофилла отмечена в географических культурах сосны. Отличительной особенностью северных популяций является высокое число липидных включений в цитоплазме клеток мезофилла и пластоглобул в хлоропластах. Возможно, накопление запасных веществ в хвое способствует большей сохранности ели северного происхождения в географических культурах в условиях средней тайги, о чем свидетельствуют результаты изучения их состояния и роста (Наквасина и др., 1990; Тарханов, 1998). В литературе имеются данные об увеличении числа включений в цитоплазме северных популяций некоторых травянистых растений (Мирославов и др., 1999). Авторы отмечают также закономерное повышение числа цитоплазменных органел в клетках мезофилла листа с продвижением с юга на север, что не было выявлено нами в культурах сосны и ели разного происхождения.

Двухлетние сеянцы ели и сосны, выращенные из семян северного климатипа, отличались лучшей выживаемостью в условиях питомника, мелкой хвоей, низким текущим приростом, однако имели более высокое соотношение массы подземных к массе надземных органов. Потомство ели местного происхождения характеризовалось наибольшим приростом в высоту и не отличалось по длине хвои от потомства южных климатипов. У сеянцев ели и сосны северного происхождения отмечена высокая скорость CO_2-газообмена хвои и низкая - дыхания корней. При этом не выявлено достоверных различий в скорости темнового дыхания хвои.

Следовательно, на основании полученных нами данных можно сделать заключение о том, что в рассматриваемых пределах географических широт более высокая изменчивость морфо-анатомических признаков ассимиляционного аппарата характерна для климатипов сосны. Возможно, это связано с тем, что сосна генетически более гетерогенна, что обеспечивает ей высокую адаптационную способность в более широком диапазоне варьирования

экологических факторов, по сравнению с елью. Сходная направленность географической изменчивости морфо-анатомических параметров хвои в культурах и естественных популяциях хвойных подтверждает генетически обусловленную консервативность структуры ассимиляционного аппарата. Адаптивные реакции у хвойных растений при смене географического положения в пределах ареала связаны, вероятно, с физиолого-биохимическими процессами в органах и тканях.

Автор выражает благодарность с.н.с. Института биологии Коми НЦ УрО РАН А.Л.Федоркову и заведующему Сыктывкарской семеноводческой производственной станции за помощь в сборе экспериментального материала.

Литература

Федорков А.Л., Артемов В.А. Лесосеменное хозяйство и селекционные работы // Лесное хозяйство и лесные ресурсы Республики Коми. М., 2000. С. 127-134.

Наквасина Е.Н., Тарханов С.Н., Улиссова Н.В., Сизов И.И., Бедрицкая Т.В. Географические культуры сосны и ели на европейском Севере // Северные леса: состояние, динамика, антропогенное воздействие: Материалы междунар. симпоз. М., 1990. Ч. II. С. 131-138.

Тарханов С.Н. Изменчивость ели в географических культурах Республики Коми. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 195 с.

Загирова С.В. Структура ассимиляционного аппарата и CO_2-газообмен хвойных. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. 107 с.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1972. 284 с.

Мирославов Е.А., Вознесенская Е.В., Бубло Л.С. Ультраструктурные основы адаптации растений к условиям Крайнего Севера // Проблемы фундаментальной экологии. Т.1. Экология в России на рубеже XXI века (наземные экосистемы). М.: Научный мир, 1999. С. 236-251.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ОБЛУЧЕНИЯ В МАЛЫХ ДОЗАХ ЛАБОРАТОРНЫХ ЛИНИЙ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Зайнуллин В.Г.[1], Таскаев А.И.[2]

[1]*Сыктывкарский государственный университет, г. Сыктывкар*

[2]*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар*

Еще в 1962 г. была показана возможность использования *Drosophila melanogaster* в изучении генетических эффектов облучения в малых дозах. Облучение в дозе 0.2 Гр приводило к достоверно значимому увеличению частоты РСПЛМ в 2-4 раза, в зависимости от характеристики излучения. Без сомнения, это одна из немногих публикаций того времени, в которой была показана более высокая эффективность облучения в малых дозах, нежели величина, полученная при простой экстраполяции величины эффекта обнаруживаемого при облучении в больших дозах на малые. Сегодня значительное количество исследований свидетельствуют о высокой генетической эффективности облучения в малых дозах.

Согласно НКДАР ООН, для излучений с низкой величиной линейной потери энергии (ЛПЭ) малыми дозами радиации можно считать дозы, не превышающие 0.2 Гр. Считают, что облучение в дозах такой мощности не приводит к вредным для организма последствиям, поскольку наблюдаемый уровень индуцированных повреждений ДНК в несколько раз ниже уровня спонтанных повреждений. Однако, как мы уже отметили выше, облучение в дозе 0.2 Гр приводит к достоверно значимому повышению частоты рецессивных мутаций у дрозофилы, что показывает на существование сложных эпигенетических механизмов, модифицирующих радиобиологические реакции на воздействие в диапазоне малых доз. Поскольку прямое воздействие облучения на ДНК не происходит, предполагают, что в формировании нестабильности могут участвовать эпигенетические механизмы. Кроме того, процессу генетической нестабильности способствуют дефицит репаративной активности, нарушения в контроле клеточного цикла и апоптотической гибели клеток. Явление генетической нестабильности может быть обусловлено активностью мобильных генетических элементов. В отличие от непосредственных повреждений ДНК, которые устраняются в процессе репарации или закрепляются в виде стабильных мутаций, активация мобильных генетических элементов может вести к нескольким циклам транспозиций, вызывать образование нестабильных мутаций и способствовать многократному увеличению повреждений ДНК после действия облучения, что и может приводить к «аномально» высокому уровню мутабильности.

Итак, отсутствие порога в индукции генетических нарушений под действием облучения не вызывает сомнений. С другой стороны, малые дозы являются индуктором некоторых генетических и эпигенетических механизмов, могущих существенно модифицировать результат действия облучения, и что позволяет предполагать сложность предсказания величины конечных радиобиологических реакций. Основным компонентом в определении эффектов малых доз облучения является индуцированная генетическая нестабильность, на фоне которой возможна реализация

разнообразных радиобиологических реакций, приводящих как к стимуляции, так и значимому угнетению жизненно важных функций клетки или организма. Механизмы, обусловливающие ее возникновение, на сегодняшний день исследованы не полностью, однако первостепенное значение могут иметь процессы репарации, перемещения мобильных генетических элементов и программируемой гибели клетки.

В экспериментах по исследованию эффектов хронического облучения в малых дозах мы использовали линии *Drosophila melanogaster mei-9* и *mei-41*, характеризующиеся высокой чувствительностью к действию химических мутагенов и облучению. Обнаружено, что частота индуцированных мутаций в линии *mei-9* не изменяется при действии хронического облучения. У необлученной популяции линии *mei-41* уровень летальных мутаций составляет 0.43%, у первого облученного поколения РСПЛМ не обнаружено ($p<0.05$). Во втором облученном поколении мутации также не выявлены ($p<0.05$).

Известно, что в отличие от гена *mei-9*$^+$, *mei-41*$^+$ имеет плейотропное действие и кроме процессов репарации и рекомбинации контролирует механизмы клеточного ответа на повреждения ДНК. Аналогично *ATM* млекопитающих, *mei-41*$^+$ обеспечивает задержку клеточного цикла в контрольной точке G2/M, активирует процессы репарации, предотвращает запуск программируемой гибели клетки. Роль данных механизмов контроля клеточного ответа имеет большое значение не только для соматических тканей, но и для половых клеток. У млекопитающих мутация в гене *ATM* ведет к развитию стерильности, которая обусловлена остановкой мейоза сперматоцитов на стадии пахитены вследствие ненормального синапсиса хромосом. У *Drosophila melanogaster* для многих мутантных аллелей *mei-41* также характерна стерильность, связанная с гибелью половых клеток. Возможно, что именно повышение уровня элиминации клеток с нарушениями ДНК обусловливает низкую частоту регистрации рецессивных мутаций у линии *mei-41*. Безусловно, что формирование повреждений ДНК может идти с участием мобильных генетических элементов, тем более, что мутация в гене *mei-41* создает благоприятный фон для повышенного уровня транспозиций, как это показано в условиях гибридного дисгенеза.

Другим аспектом рассматриваемой проблемы является возможная роль мобильных генетических элементов в формировании радиационно-индуцированных реакций в диапазоне облучения в малых дозах как специфических факторов индукции генетической нестабильности. Увеличение уровня транспозиций в ответ на неблагоприятное воздействие имеет линейный характер зависимости от дозы, что позволяет предположить дозо -зависимое влияние мобильных элементов на функциональное состояние генома. В то время как в диапазоне больших доз облучения транспозиции вызывают множественные повреждения генетического материала и гибель клеток, в диапазоне малых доз активация МГЭ может играть роль триггерного механизма, который запускает сразу несколько процессов и обеспечивает поливариантную реакцию живой клетки в ответ на действие неблагоприятного фактора.

В эксперименте мы использовали лабораторные линии *Drosophila melanogaster* дикого типа, характеризующиеся генотипическими различиями по мобильным генетическим элементам: *GB-39* имеет в геноме полноразмерные *P*-элементы; *Oregon-R* характеризуется наличием копий полноразмерного *hobo*-элемента; *Canton-S* имеет в геноме I-элемент. В первом облученном поколении у линии *GB-39* отметили тенденцию к уменьшению уровня летальных мутаций (u=1.73), у линии *Canton-S* – тенденцию к увеличению этого показателя (u=1.67). У линии *Oregon-R* в первом облученном поколении не выявили достоверных отличий по уровню рецессивных летальных мутаций между опытным и контрольным вариантами. Во втором облученном поколении у линии *Oregon-R* уровень мутаций был достоверно выше, чем в контроле, а у линии *GB-39* обнаружили тенденцию к увеличению уровня индуцированных мутаций (u=0.90).

Таким образом, при исследовании уровня индукции рецессивных сцепленных с полом летальных мутаций в линиях дикого типа *GB-39*, *Canton-S* и *Oregon-R* мы обнаружили зависимость наблюдаемого эффекта от цитотипа линий. На основании анализа полученных результатов и данных литературы можно сделать вывод, что различия по уровням мутабильности в исследованных линиях могут быть обусловлены последствиями активности мобильных генетических элементов семейств *P*, *hobo,* I.

Однако индуцированная облучением в малых дозах нестабильность генотипа может отражаться не только на уровне РЛМ, но и на появлении широкого спектра генетических реакций, в частности, на жизнеспособности и продолжительности жизни.

Показано, что у самцов генетически нестабильной линии *mei-41* после облучения продолжительность жизни достоверно снижалась по сравнению с контролем ($p<0.001$). Эффект увеличения смертности отмечен у самцов-гемизигот (данный ген локализован в Х хромосоме) ($p<0.01$).

Снижение продолжительности жизни у линии mei-41^{D5} было более выраженным, чем у линии дикого типа *Canton-S*. Этот факт может свидетельствовать о роли гена *mei-41*^{D5} в изменении изучаемого признака. Известно, что продукт гена *mei-41* принадлежит к высококонсервативному в эволюции семейству белков Rad3/ATM, которые являются ключевыми регуляторами клеточного ответа на повреждение ДНК. Гомолог mei-41 у человека ген ATM (ataxia telangiectasia mutated) в своей мутантной форме ответственен за нарушения при аутосомно-рецессивном синдроме человека атаксии-телангиэктазии и имеет определенное сходство в проявлении с мутацией *mei-41*. У пациентов с атаксией отмечают широкий спектр дефектов, включая нейрональную дегенерацию, повышенную частоту встречаемости лейкемий, стерильность, ускоренное старение. Характерной особенностью таких больных является и гиперчувствительность к рентгеновскому и ионизирующему излучению. Предполагается, что белок ATM вовлечен в механизмы, контролирующие клеточный цикл, радиочувствительность, генетическую нестабильность и клеточное старение.

Генетическая нестабильность – важный атрибут клеточного старения у различных видов. Нестабильность приводит к дерегуляции генной экспрессии и, таким образом, к возрастному нарушению в клеточной физиологии, остановке клеточного роста и, в конечном итоге, к гибели клетки либо ее бласттрансформации.

Следовательно, радиоиндуцированная генетическая нестабильность линии мутантной мутацией гена *mei-41* (несущей дефект репарации) могла ускорить развертывание естественных процессов, в основе которых лежит возрастзависимое изменение стабильности генома.

Можно предполагать, что роль индуцированного апоптоза в изменении продолжительности жизни будет проявляться у линий, имеющих специфические нарушения механизма программированной гибели клетки. В соответствии с данным предположением проведены исследования эффектов облучения у линий $wg^{l\text{-}7}$, wg^{7L74}, th^{1}, *1576* и *P1106*.

Потенциальными кандидатами на ключевые функции в регуляции программированной гибели клеток у дрозофилы являются гены, участвующие в развитии (так называемые морфогены). Особый интерес у дрозофилы представляет ген *wg* (*wingless*).

В экспериментах получены результаты, позволяющие сделать вывод о том, что у линий *wingless* – $wg^{l\text{-}7}$ ($p<0.05$), wg^{7L74} ($p<0.001$) – произошло уменьшение продолжительности жизни после воздействия облучения.

Роль программированной гибели клетки в регуляции процессов старения предполагается давно. Мы исследовали влияние гамма-облучения на продолжительность жизни лабораторных линий дрозофилы, несущих специфические нарушения активности процесса апоптоза. Показано, что у линии *1576*, характеризующейся недостатком активности проапоптозного гена *reaper*, продолжительность жизни после облучения достоверно увеличивается по сравнению с контролем. У линии th^{1}, несущей дефект белка ингибитора апоптоза (DIAP-1), было отмечено снижение продолжительности жизни после воздействия. Подобный эффект наблюдали и у линии *P1106*, имеющей сверхэкспрессию гена протеазы апоптоза *dcp1*. Таким образом, старение линий с повышенной чувствительностью к индукции апоптоза протекало с большей скоростью, чем в контроле. Подводя итог, можно сказать, что в экспериментах *in vivo* получены новые факты, свидетельствующие об участии механизмов индуцированной генетической нестабильности в радиоиндуцированном изменении генотипа. Это относится к повышению уровня генетической изменчивости за счет изменения уровня транспозиций, изменению приспособительных признаков в связи с модификацией генной экспрессии, а также связанных с процессами мутабильности, репарации и апоптоза.

ПОЛИМОРФИЗМ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ *BROMOPSIS INERMIS* (LEYSS.) HOLUB В ИНТРОДУКЦИОННОЙ ПОПУЛЯЦИИ ТРЕХ РЕПРОДУКЦИЙ

Зайнуллина К.С.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
punegov@ib.komisc.ru

Известно, что высокая степень гетерогенности популяций свидетельствует об уровне экологической пластичности, жизнеспособности, адаптированности как природных, так и интродукционных популяций (Скворцов, 1998; Жученко, 2000). Поэтому анализ фенотипического разнообразия в репродукциях, т.е. во временном ряду, с проведением сопоставления размаха изменчивости признаков с таковым для исходного материала необходим для оценки успешности интродукции, степени адаптированности интродукционной популяции или сортопопуляции.

Цель настоящей работы заключалась в проведении сравнительной оценки изменчивости количественных морфологических признаков *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub в исходном материале и интродукционнной популяции трех поколений в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми.

В период с 1989 по 1992 г. на основе сравнительного изучения образцов из коллекции ВНИИР в условиях коллекционного питомника ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН было отобрано семь образцов для селекционной работы. С 1992 по 2000 г. последовательно проводилась работа по многолетней программе получения устойчивой интродукционной популяции костреца безостого в соответствии с методическими рекомендациями А.Н. Купцова (1971) и Е.В. Тюриной (1989) на основе сочетания индивидуального и посемейного отборов с параллельной оценкой индивидуальной изменчивости морфологических признаков в репродукциях: 1993-1995 гг. – первое поколение; 1996-1999 гг. – второе; 1999-2002 гг. – третье. Каждая интродукционная популяция представляла собой потомство лучших по хозяйственно ценным показателям растений. Каждая репродукция была представлена несколькими семьями: первую и вторую представляло по семь семей, третью – 14. Среднее число растений в семье равнялось 20. Чтобы обеспечить неучастие в переопылении неперспективных семей и образцов, их скашивали до начала фазы цветения.

Фенотипическую изменчивость костреца безостого изучали по 16 морфологическим признакам: высота генеративного пробега (1), см; диаметр побега (2), см; длина верхнего междоузлия (3), см; число листьев на генеративном побеге (4), шт.; длина листовой пластинки (5), см; ее ширина (6), см; длина метелки (7), см; число мутовок в метелке (8), шт.; число колосков в метелке (9), шт.; число цветков в колоске (10), шт.; длина колоска (11), см; высота вегетативного побега (12), см; диаметр побега (13), см; число листьев на вегетативном побеге (14), шт.; длина

листовой пластинки (15), см; ширина (16), см. Статистическая обработка данных сделана по общепринятой методике (Зайцев, 1973). В качестве основного показателя меры гетерогенности популяции использовался коэффициент вариации (C_v, %).

В результате исследований была проведена оценка жизненности репродукций в сравнении с исходным материалом на основе показателей степени гетерогенности популяций по количественным морфологическим признакам. Выявлена динамика изменчивости морфологических признаков костреца безостого в репродукциях (табл. 1): некоторое снижение степени гетерогенности в первой репродукции (по 13 признакам из 16); возрастание во второй (по большинству признаков) – в сравнении с первой репродукцией и исходным материалом, а также сходство показателей размаха изменчивости в третьем поколении с таковым исходного материала. В работах некоторых исследователей (Нелюбина, 2000; Шалаева, 2003) отмечена подобная закономерность: незначительное уменьшение амплитуды изменчивости морфологических признаков в первой репродукции, затем подъем и последующее снижение размаха изменчивости с возрастом интродукционной популяции.

Сравнение средних арифметических показателей морфологических признаков показало (табл. 2), что их значение представляли величины одного порядка в исходном материале и в поколениях при некотором увеличении средних значений признаков в третьем поколении. Средние значения высоты генеративного и вегетативного побегов сильно различались по годам наблюдений, что связано с различными условиями периодов вегетации и с возрастом интродукционной популяции.

Таблица 1

Амплидуда изменчивости (C_v, %) морфологических признаков *Bromopsis inermis*: исходный материал и интродукционные популяции трех поколений (F_1, F_2, F_3)

Морфологические признаки	Исходный материал	Интродукционные популяции		
		F_1	F_2	F_3
1	7.0	7.0	9.0	8.0
2	15.0	10.0	16.0	20.0
3	17.0	14.0	16.0	13.0
4	14.0	10.0	13.0	13.0
5	12.0	10.0	13.0	13.0
6	14.0	12.0	17.0	17.0
7	12.0	10.0	14.0	12.0
8	13.0	12.0	14.0	13.0
9	8.0	7.0	12.0	11.0
10	12.0	14.0	17.0	16.0
11	24.0	22.0	27.0	23.0
12	8.0	8.0	11.0	10.0
13	19.0	14.0	22.0	22.0
14	9.0	8.0	15.0	14.0
15	11.0	9.0	17.0	12.0
16	13.0	10.0	19.0	15.0

Таблица 2

Средние арифметические показатели морфологических признаков *Bromopsis inermis*: исходный материал и интродукционные популяции трех попоклений (F_1, F_2, F_3)

Морфологические признаки	Исходный материал	Интродукционные популяции		
		F_1	F_2	F_3
1	137.0±4.1	135.0±3.5	139.0±3.1	137.0±2.3
2	0.5±0.03	0.4±0.03	0.5±0.03	0.5±0.02
3	40.7±2.8	36.7±2.2	41.5±2.7	42.4±2.4
4	6.7±0.3	6.2±0.3	6.6±0.3	6.6±0.2
5	27.5±1.3	26.5±1.0	26.9±0.9	28.3±0.8
6	1.1±0.1	1.0±0.1	1.1±0.04	1.3±0.1
7	18.8±0.9	18.5±0.7	17.7±0.6	20.0±0.5
8	7.5±0.3	7.2±0.4	7.6±0.3	7.4±0.2
9	2.7±0.1	2.8±0.1	2.8±0.1	3.1±0.1
10	7.7±0.4	7.2±0.4	7.3±0.4	8.9±0.3
11	46.5±4.9	38.2±2.5	39.4±2.7	46.0±2.2
12	110.3±3.5	104.0±3.3	111.0±2.4	105.0±2.4
13	0.4±0.03	0.4±0.02	0.4±0.02	0.4±0.02
14	16.0±0.4	15.0±0.5	15.0±0.4	16.0±0.4
15	18.2±0.9	20.0±0.9	24.5±0.8	23.4±0.6
16	0.7±0.04	0.8±0.05	1.0±0.04	0.9±0.03

Следовательно, по результатам проведенных исследований можно заключить, что при выращивании растений (путем создания интродукционных популяций) наблюдается первоначальное снижение индивидуальной изменчивости признаков в первой репродукции, затем увеличение размаха изменчивости во второй и сходство значений коэффициентов вариации для большинства признаков в третьей репродукции с таковыми исходного материала. Исходный уровень генетической гетерогенности популяции, отражающий степень ее жизнеспособности и адаптированности, при пересевах сохраняется. Средние значения признаков стремятся приблизиться к характерным для данного вида в природе.

Литература

Жученко А.А. Эколого-генетические основы адаптивной системы селекции растений // Сельскохозяйственная биология. 2000. № 3. С. 3-29.

Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. М., 1973. 256 с.

Купцов А.И. Элементы общей селекции растений. Новосибирск, 1971. 375 с.

Нелюбина М.И. Особенности изменчивости и морфоструктуры популяции *Acer ginnala* Maxim. при интродукции в Красноярске // Бюл. Глав. ботан. сада. 2000. Вып. 179. С. 11-17.

Скворцов А.К. О некоторых общих аспектах интродукции растений // Проблемы интродукции растений и отдаленной гибридизации // Тез. докл. Международ. конф., посвященной 100-летию со дня рождения академика Н.В. Цицина. М., 1998. С. 188-190.

Тюрина Е.В. Популяционные аспекты изучения исходного материала для интродукции // Ускорение интродукции растений Сибири: задачи и методы / Сб. науч. тр. Новосибирск, 1989. С. 34-36.

Шалаева О.В. Изменчивость морфологических признаков *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub в интродукционной популяции четырех репродукций (Республика Коми) // Растит. ресурсы. 2003. Т. 39. Вып. 1. С. 32-37.

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЧЕРНОГОЛОВКИ ОБЫКНОВЕННОЙ

Закамская Е.С., Скочилова Е.А., Николаев А.В.
Марийский государственный университет г. Йошкар-Ола
elena@marsu.ru

Возрастной состав является одним из показателей структурного разнообразия популяции и определяет ее устойчивость.

Задачей работы было установить влияние условий местообитания на возрастную структуру ценопопуляций (ЦП) черноголовки обыкновенной (*Prunella vulgaris* L.) – корневищного кистекорневого травянистого многолетника из семейства губоцветных (Lamiaceae).

Изучение проводилось в разных эколого-географических условиях на территории Кировской области и Республики Марий Эл по общепринятой в популяционно-онтогенетических исследованиях методике. Местообитания изученных ЦП можно разделить на две группы: «теневые» – березняк мятликово-земляничный (ЦП 1), осинник полевицево-разнотравный (ЦП 2) и «световые» – полевицево-разнотравный луг (ЦП 3), полевицево-клеверо-подорожниковый луг (ЦП 5) и полевицево-черноголовковая ассоциация на вырубке (ЦП 4).

Исследования структуры ценопопуляций черноголовки обыкновенной показали, что все они являются нормальными, двувершинными. В то же время, если в «теневых» ЦП преобладают особи прегенеративного периода (66.5% в ЦП 1 и 65.4% в ЦП 2), а второй максимум приходится на постгенеративный период (18.8 и 21.2% соответственно) (рис. 1), то в «световых» ЦП такой однозначности не наблюдается. Картина спектра ЦП 3 сходна с таковой ЦП 1 и 2, в ЦП 4 и 5 доля растений прегенеративного и генеративного периодов примерно одинакова (49.2 и 47.9% в ЦП 4 и 41.0 и 39.6% в ЦП 5). Однако доля старых особей в ценопопуляции 4 составляет всего 2.9, в ценопопуляции 5 – 19.4% (рис 2).

«Теневые» ЦП по классификации нормальных популяций (Жукова, 1967; Уранов, Смирнова, 1969) относятся к молодым с абсолютным максимумом на виргинильных растениях. Среди световых ЦП две из них относятся к стареющим (ЦП 3 и ЦП 5), а ЦП 4 является зрелой. По классификации Л.А.Животовского (2001), основанной на совместном использовании показателя возрастности ? и средней эффективности щ, ЦП 1, 2, 3 относятся к молодым, ЦП 4 – к зреющей, ЦП 5 – к переходной.

Анализ демографических показателей показал, что процессы возобновления идут менее интенсивно в «световых» популяциях, за исключением ЦП 3. В этой ценопопуляции самоподдержание происходит преимущественно за счет молодой и старческой партикуляции, доля генеративной фракции здесь невелика. Сравнивая индексы возрастности, мы видим, что ценопопуляции черноголовки обыкновенной, расположенные на свету, имеют большие значения, что говорит о том, что развитие особей здесь происходит более быстрыми темпами (см. табл.). За счет большей доли растений взрослой и старой фракций, «световые» ЦП оказывают значительную нагрузку на среду, по сравнению с «теневыми».

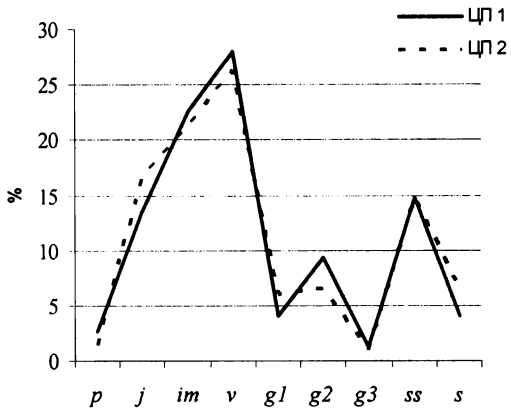


Рис. 1. Возрастные спектры «теневых» ЦП черноголовки обыкновенной.

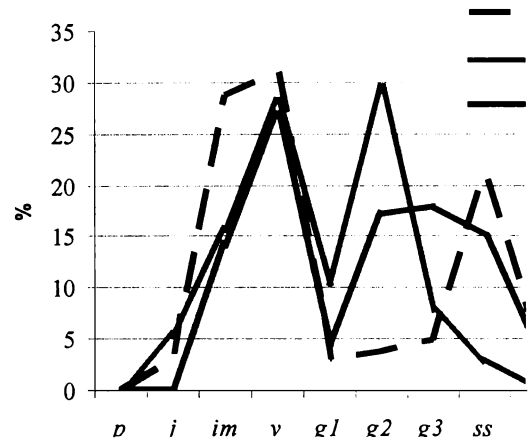


Рис. 2. Возрастные спектры «световых» ЦП черноголовки обыкновенной.

Демографические показатели ЦП черноголовки обыкновенной

Номер ЦП	Индекс восстановления	Индекс возрастности	Плотность, шт./м^2	Эффективная плотность
ЦП1	4.36	0.281	7.5	2.8
ЦП2	4.79	0.291	21.7	7.8
ЦП3	5.48	0.346	27.2	10.25
ЦП4	1.03	0.301	27.6	16.53
ЦП5	1.04	0.441	13.4	7.45

Таким образом, реакция ценопопуляций черноголовки обыкновенной на разные условия освещения неодинакова. Наиболее быстрыми темпами развивались «световые» ЦП (по сравнению с «теневыми»).

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01-04- 48-949.

Литература

Животовский Л.А. Онтогенетические спектры, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С.3-7.

Жукова Л.А. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого на окских лугах при различной продолжительности выпаса // Биол. науки. 1967. № 7. С. 67-72

Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. МОИП. 1969. Т. 74. Вып. 1. С. 119-135.

О ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ КРУПНОГО ПРОМЫШЛЕННОГО ЦЕНТРА (НИЖНИЙ НОВГОРОД)

Заморева Ж.А., Кривоногов Д.М.
Нижегородский государственный педагогический университет, г. Н. Новгород
zoology@nnspu.ru

Специфика популяционной структуры видов мелких млекопитающих на урбанизированных территориях представляет большой интерес. Он определяется изучением микроэволюционных процессов в достаточно изолированных группировках зверьков, с одной стороны, и их незначительной удаленностью друг от друга – с другой. Отловы и анализ материала производились по стандартным методикам. В настоящем сообщении акцент сделан на такие важные экологические характеристики популяций, как показатели обилия, половая и возрастная структура (см. табл.). В период 2000-2003 гг. отработано около 5000 л/с и поймано около 1000 зверьков, относящихся к десяти видам, трем семействам и двум отрядам млекопитающих. Популяционный анализ осуществлен на примере наиболее многочисленных и широко распространенных видов (см. табл.). Популяции этих видов приурочены к реакреационным зонам и частным застройкам г. Нижний Новгород: 1 (швейцарская) – находится на правобережье р. Оки в облесенном парке «Швейцария» Приокского р-на; 2 (автозаводская) – на территории частного сектора Автозаводского р-на; 3 (сормовская) – в облесенном парке отдыха Сормовского р-на; 4 (волжская) – на территории реакреационной зоны пойменной дубравы правого берега р. Волга Нижегородского р-на; 5 (кузнечихинская) – в пределах облесенного парка отдыха «Щелоковский хутор» Советского р-на.

Экологические показатели популяций мелких млекопитающих на территории Нижнего Новгорода

Популяции	Полевая мышь, %			Лесная мышь, %			Домовая мышь, %			Обыкновенная полевка, %			Рыжая полевка, %		
	О	П	В	О	П	В	О	П	В	О	П	В	О	П	В
1	1.0	10/90	-	5.7	59/41	29/71	-	-	-	6.7	90/10	30/70	-	-	-
2	8.6	36/64	25/75	5.8	38/62	37/63	9.4	31/69	46/54	0.7	10/90	-	-	-	-
3	6.7	50/50	50/50	1.7	10/90	-	1.7	90/10	-	-	-	-	-	-	-
4	10	78/22	28/72	6.4	46/54	46/54	1.7	67/33	33/67	-	-	-	0.6	90/10	25/75
5	1.5	90/10	-	4.0	62/38	13/87	4.5	31/69	54/46	3.0	60/40	30/70	6.5	80/20	40/60

Примечание: О – обилие зверьков на 100 л/с; П – половой состав (в числителе – самки, в знаменателе – самцы); В – возрастной состав (в числителе – молодые особи, в знаменателе – взрослые и старые особи).

Ранее нами выявлены некоторые количественные характеристики (индексы разнообразия, доминирования и др.) в популяциях упомянутых видов (Заморева, Дмитриев, 2001); специфика их распределения по урбанистическому градиенту (Заморева, 2002; Заморева и др., 2002); отличия морфо-физиологических показателей у популяций разных видов в пределах крупного промышленного центра (Карташова, Заморева, 2002). Они показали, что распространение мелких млекопитающих на урбанизированной территории отличается локальностью и выраженной изоляцией.

Этот вывод подтверждают и такие важные экологические характеристики популяций как показатели обилия, половой и возрастной состав (см. табл.). Наибольшая численность отмечена в волжской популяции полевой и лесной мышей (соответственно 10 и 6.4%). Свыше 25% выловленных зверьков – молодые особи. Обращает на себя внимание высокий процент попадания в ловушки самок полевой мыши, причем не только в волжской, но и в кузнечихинской популяции (см. табл.). С этой точки зрения «сормовская» и «автозаводская» популяции полевой мыши оказались благополучнее. Численность полевой мыши была невысокой в «швейцарской» популяции (1.0%), здесь явно преобладала лесная мышь (5.7 %), зато в Сормовском районе города ситуация обратная – отмечалось доминирование полевой мыши над лесной. По-видимому, это связано с тем, что в парке «Швейцария» травостой подвергается гораздо бульшему вытаптыванию, чем в сормовском парке, что делает его малопригодным для обитания лесных мышей. «Кузнечихинские» популяции полевой и лесной мыши не отличаются высокой численностью, однако именно они входят в состав самого сложного и устойчивого на территории города сообщества мелких млекопитающих, включающего десять видов.

Популяции домовой мыши встречаются повсеместно, за исключением парка «Швейцария». Максимальная численность отмечается в «автозаводской популяции», процент молодых зверьков там оказался тоже довольно высок (см. табл.). Скорее всего, это обусловлено тем, что отлов проводился в зоне частного сектора, где условия для домовых мышей благоприятнее (подвалы, сараи, погреба). Довольно много этих грызунов обнаружено и в «кузнечихинской» популяции. Процент молодняка здесь оказался максимальным. «Сормовская» и «волжская» популяции домовых мышей не отличаются высокой численностью, поскольку жилые кварталы от них расположены довольно далеко.

Максимальная численность обыкновенной и рыжей полевок оказалась примерно одинаковой. При этом рыжая полевка найдена только на городских окраинах, ближе к Волге, в «волжской» и «кузнечихинской» популяциях. «Кузнечихинская» популяция оказалась гораздо многочисленнее, чем «волжская», где молодые особи вообще не попадались. Обыкновенная полевка более распространена на территории города, встречается по обоим берегам Оки («швейцарская» и «автозаводская» популяции) и в «кузнечихинской» популяции. В последней рыжая полевка доминирует над обыкновенной, что справедливо как для взрослых, так и для молодых особей. Наиболее благоприятные условия для обыкновенной полевки оказались, по-видимому, в «швейцарской» популяции – здесь численность молодых зверьков довольно высока и в вылове абсолютно преобладали самки (см. табл.). В то же время обилие этого вида на левобережье р. Оки («автозаводская» популяция) невелико (0.7%), так как она оказалась в непосредственной близости мощной промышленной зоны автомобильного завода и условия ее существования здесь наименее благоприятны.

Следовательно, анализ некоторых экологических, морфо-физиологических и статистических параметров популяций мелких млекопитающих на урбанизированной территории свидетельствует об их достаточно высокой устойчивости, выраженной изоляции и самостоятельном развитии во временном и пространственном аспектах.

Литература

Заморева Ж.А., Дмитриев А.И. К оценке биоразнообразия мелких млекопитающих на урбанизированных территориях // Проблемы изучения и охраны биоразнообразия и природных ландшафтов Европы (Матер. междунар. симп.). Пенза, 2001. С. 174-175.

Заморева Ж.А. Применение урбанистических градиентов в экологическом мониторинге // Проблемы регионального экологического мониторинга (Матер. рег. конф.). Н. Новгород, 2002. С. 46-47.

Заморева Ж.А., Речкин А.И., Карташова М.А. Популяционный анализ мелких млекопитающих на урбанизированной территории (Нижний Новгород) // Зоологические исследования регионов России и сопредельных территорий (Матер. междунар. конф.). Н. Новгород, 2002. С. 115-116.

Карташова М.А., Заморева Ж.А. Специфика морфо-физиологических показателей мелких млекопитающих на урбанизированных территориях // Зоологические исследования регионов России и сопредельных территорий (Матер. междунар. конф.). Н. Новгород, 2002. С. 118-119.

СООТНОШЕНИЕ ГОМЕОСТАТИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМОВ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ РАЗНОГО УРОВНЯ: ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ

Захаров В.М.
Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, г. Москва
ecopolicy@ecopolicy.ru

Гомеостаз, как способность к поддержанию структурно-функциональных параметров системы на необходимом уровне, является базовой характеристикой для обеспечения устойчивости любой биологической системы от биосферы и отдельных экосистем до сообществ, популяций и особей. Определенные гомеостатические механизмы на более низких уровнях, в пределах организма в конечном счете все же нацелены на обеспечение гомеостаза особи.

При очевидной важности поддержания устойчивости биосферы и отдельных экосистем проведение исследований устойчивости и гомеостатических механизмов на этом уровне затруднительно. Нарастание антропогенного воздействия определяет практическую задачу поддержания средообразующей функции биосферы, несущей и ассимиляционной емкости среды. Оказалось, что многие экосистемы в действительности могут продолжать функционировать при достаточно высокой антропогенной нагрузке. Но при этом обычно не учитывается, что при выполнении своей роли в экосистеме состояние живых существ может быть крайне неблагополучным, что, в конечном счете, поставит под вопрос саму возможность длительного благополучного функционирования экосистемы. Открытым остается и принципиальный вопрос о критериях оценки асиммиляционной емкости и предельно допустимой нагрузки на биологические системы.

Поддержание естественной структуры сообщества и оценка ее возможной динамики при воздействии естественных и антропогенных факторов являются узловой задачей исследования на следующем уровне. Устойчивость на уровне сообщества может обеспечиваться не только за счет изменения видового состава, но и популяционных параметров. Кроме того, во внешне благополучном местообитании в многочисленной популяции состояние особей может быть вовсе неблагополучным (вследствие восстановления популяции от небольшого числа основателей или загрязнения). Общий вывод оценок биоразнообразия в загрязненных районах: оно сохраняется на прежнем уровне или даже возрастает.

Оценка гомеостаза на уровне особи может проводиться с использованием различных подходов, включая морфогенетические, генетические, физиологические, биохимические и иммунологические характеристики онтогенеза, которые обычно дают сходные результаты. Такая оценка оказывается важной для характеристики не только состояния организма, но и процессов, происходящих в популяции, сообществе и экосистеме. Во многих случаях изменения на этих уровнях предваряются изменениями состояния организма. В то же время изменения на более высоких уровнях (включая популяцию, сообщество и экосистему) могут сказываться на состоянии особей.

В целом, исследование гомеостатических механизмов, обеспечивающих устойчивость биологических систем, оказывается узловой задачей для решения теоретических и практических вопросов. Принципиально важными в этом направлении являются поиск критериев оценки гомеостаза и исследование соотношения гомеостатических механизмов на разных уровнях. Перспективной представляется оценка роли гомеостатических механизмов организма и популяции для обеспечения устойчивости биологических систем разного уровня при использовании подхода, основанного на оценке состояния популяций с онтогенетических позиций (популяционная биология развития).

ПРИМЕНИМОСТЬ МЕТОДА МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИНДИКАТОРОВ ДЛЯ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ РЫБ

Захаров В.Ю.
Удмуртский государственный университет, г. Ижевск
vz@uni.udm.ru

Метод морфо-физиологических индикаторов (МФИ), разработанный в 1960-х гг., нашел широкое применение в различных областях экологии наземных и водных позвоночных животных. В большей части случаев применение метода связано с исследованиями последствий различных антропогенных воздействий, в первую очередь катастрофических или угрожающих. В частности, метод МФИ применялся при исследовании последствий Чернобыльской

катастрофы, обследовании окрестностей г. Чапаевск, а также рекомендован для использования в импактном мониторинге нефтяных месторождений и т.п. Для популяционных исследований МФИ использовался почти исключительно в отношении наземных позвоночных.

Применение метода МФИ при исследовании рыб затруднено тем, что их рост происходит непрерывно в течение жизни. Кроме того, примитивность организации рыб влечет за собой значительную индивидуальную изменчивость внутренних органов, что вносит трудности в использование метода. Однако возможность получения

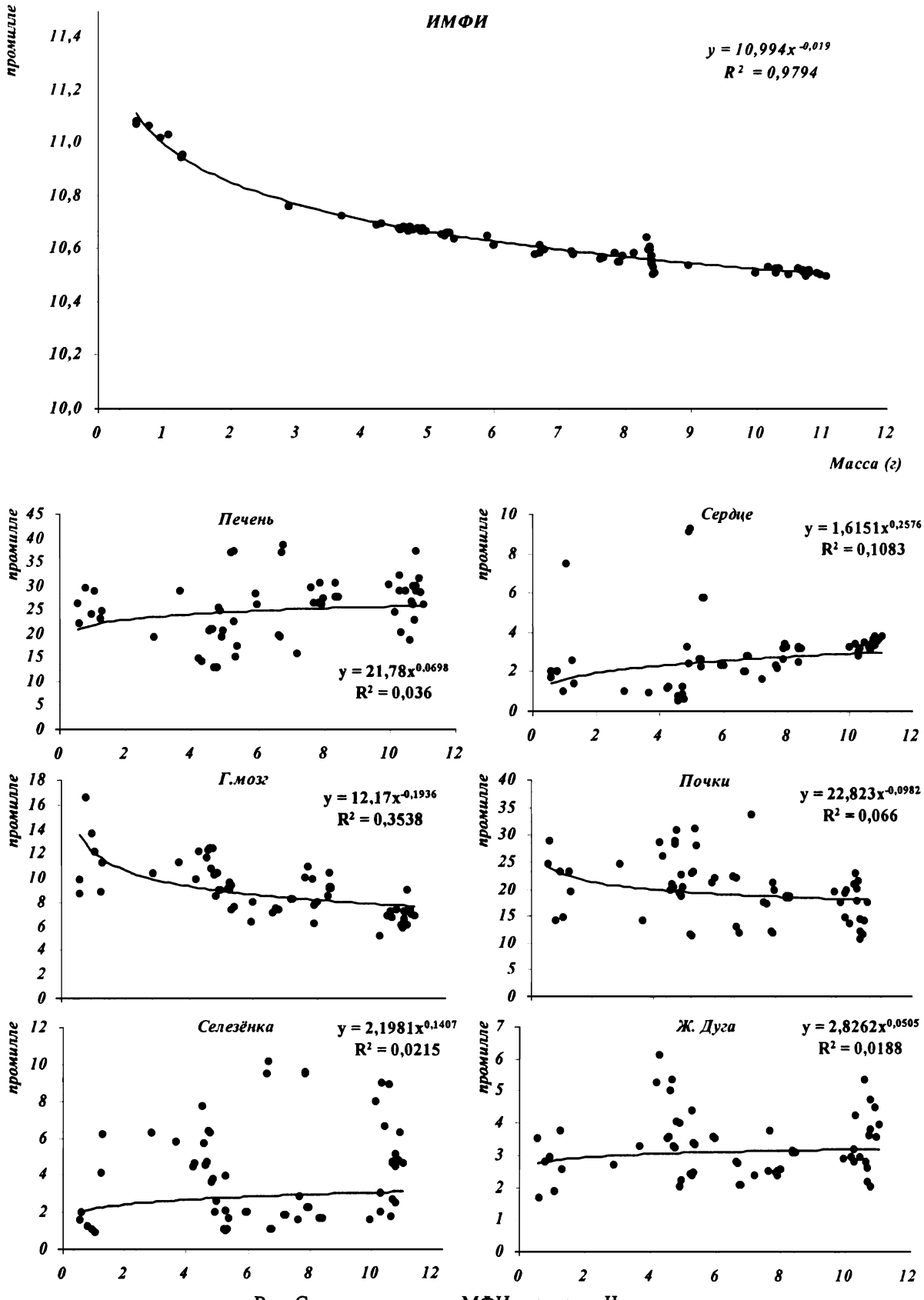


Рис. Связь массы тела и МФИ пескаря р. Чепцы.

массового материала и высокая чувствительность рыб к воздействиям разного рода делает их весьма интересным объектом для исследования. В связи с этим закономерно возникает задача поиска такого показателя, который был бы основан на МФИ, но отличался бы меньшей вариабельностью, а значит и большей надежностью.

Нами предпринята попытка поиска этого показателя. Приведенные далее рассуждения основаны на результатах исследования МФИ 12 видов рыб (всего более 3000 экз.) из различных водоемов Удмуртской республики. В качестве МФИ использованы весовые индексы следующих органов: головного мозга (ceph.), сердца (cor), печени (hepar), почек (ren), селезенки (lien) и первой жаберной дуги (1 br.). Масса органов относилась к массе тела без внутренностей (порки) и выражалась в промилле.

Предпосылкой для поиска нужного показателя явилось рассуждение о том, что МФИ в силу специфики функционирования различных внутренних органов, по-разному реагируют на одно и то же воздействие. Скажем, в ответ на увеличение массы тела при благоприятных условиях питания печень увеличит свою массу, а головной мозг – нет. Соответственно и МФИ поведут себя по-разному. Индекс печени не изменится или увеличится, а индекс головного мозга уменьшится, поэтому мы использовали простое усреднение МФИ. Полученный показатель назван нами интегральным морфо-физиологическим индексом (ИМФИ):

$$ИМФИ = У\ m_i/(M_2 \times n) = У\ МФИ/n,$$

где m_i – масса органа-индикатора (мг), M_2 – масса тела без внутренностей (г), n – количество частных МФИ.

Исследование полученного показателя показало его преимущества перед частными индексами.

На рисунке приведены графики зависимости МФИ и ИМФИ от массы порки обыкновенного пескаря *Gobio gobio*. Этот вид выбран для примера потому, что имеет небольшие размеры, а это затрудняет точное взвешивание его внутренних органов. Оказалось, что рассматриваемая связь во всех случаях носит характер нелинейной зависимости и наиболее надежно описывается степенной функцией. Теснота нелинейной связи в конкретном случае описывается величиной достоверности аппроксимации (R^2).

Частные МФИ (см. рис.) отличаются высокой вариабельностью, поэтому теснота их связи с массой тела не превышает 0.35 (ceph.). Отличается и направление данной связи. Все перечисленное сильно затрудняет использование МФИ в популяционных исследованиях рыб.

Что касается ИМФИ, изменчивость этого показателя значительно меньше. Параметры его связи с массой тела отличаются бульшей надеежностью и силой. В частности, $R^2 = 0.9794$, т.е. связь очень сильная, что, на наш взгляд, при популяционных исследованиях делает данной показатель предпочтительнее, чем частные МФИ. Это, впрочем, совсем не умаляет значения частных МФИ при индикации последствий антропогенного воздействия на окружающую среду.

Изучение ИМФИ в популяциях одного вида из разных водоемов полнее всего проведено на примере окуня *Perca fluviatilis*. Оказалось, что ИМФИ довольно чувствителен к различиям окуня из разных популяций. Так, в Нижнекамском водохранилище значения ИМФИ равнялись примерно 4‰, в Воткинском водохранилище на р. Вотка (площадь около 18 тыс. га) – около 5, а в головном пруду рыбхоза «Пихтовка» (площадь около 360 га) – 8.37.

Однозначно интерпретировать представленные результаты пока преждевременно. Дальнейшие исследования позволят полнее понять закономерности изменения ИМФИ в разных популяциях.

ФОРМИРОВАНИЕ ЗООПЛАНКТОНА В ИЗОЛИРОВАННОМ МАЛОМ ВОДОЕМЕ: ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Захаров В.Ю., Заитова А.С.
Удмуртский государственный университет, г. Ижевск
vz@uni.udm.ru

Изучение зоопланктона в крупных реках и водоемах имеет свою длительную историю и проводится постоянно. В то же время вопросы формирования фауны зоопланктона в малых водоемах изучены очень слабо. Тем не менее, роль малых водоемов в формировании фауны гидробионтов, несомненно, велика.

Целью нашей работы явилось изучение динамики становления фауны зоопланктона в период формирования изолированного малого водоема.

Исследуемый водоем находится на территории Воткинского района Удмуртской республики. Водоем создан путем углубления естественной балки с последующим обвалованием района стока и оборудованием водосброса двумя стальными трубами. Питание водоема осуществляется грунтовыми, подземными и поверхностными водами. Таким образом, в водоеме отсутствовала исходная фауна зоопланктона и единственным путем для его заселения является атмосферный. Строительство водоема завершилось в августе 2001 г. К настоящему времени площадь пруда составляет приблизительно 0.6 га. Пробы зоопланктона начали отбирать с 15 сентября 2001 г.

Пробы отбирались ежедекадно на протяжении безледного периода, путем пропускания 100 л воды через малую планктонную сеть Джеди, с берега в двух точках (верховья и приплотинная часть). Работы проводились в период с 15 сентября по 22 октября 2001 г., с 3 апреля по 19 октября 2002 г. и с 20 апреля по 17 октября 2003 г. Сроки пробоотбора определялись сроками ледостава и освобождения водоема ото льда. За время исследования отобрано и обработано 86 проб.

Определение организмов проводилось в пробах, фиксированных 5%-ным формалином. Организмы, сильно изменяющие форму тела при фиксации (коловратки с нежными покровами), определялись в живом состоянии. Численность устанавливалась с использованием камеры Богорова. Биомасса рассчитывалась с применением уравнений изо- и аллометрического роста. Для определения видового разнообразия использованы индекс Шеннона (H') и показатель выравненности (E). Сходство фаун определялось при помощи коэффициентов Жаккара (I_j) и Съеренсена-Чекановского (I_s – с учетом численности). Для сапробиологической характеристики использован индекс сапробности Пантле-Букка (S). Математическая обработка результатов проводилась на персональном компьютере с применением электронных таблиц Microsoft Excel операционной системы Windows-98, а также пакета программ SPSS 11.0.

В составе зоопланктона в 2001 г., уже через месяц после начала заполнения пруда, насчитывалось 14 видов. Всего же обнаружено 48 видов и подвидов организмов зоопланктона, в 2002 г. – 117, а в 2003 г. – 165 видов и подвидов из 10 типов, 10 классов, 16 отрядов и 53 семейств.

Поскольку исходная фауна зоопланктона в рассматриваемом водоеме отсутствовала, заселение пруда носило случайный характер. Т.е. первоначальную фауну составили виды, чьи покоящиеся стадии первыми попали в пруд и нашли здесь благоприятные условия обитания. В частности, первоначально в зоопланктоне явно доминировали коловратки *Brachionus quadridentatus clinorbicularis*. Следует отметить, что в это время зоопланктон был представлен только организмами-биофильтраторами. В дальнейшем зоопланктон пополняется хищниками (Asplanchna, Leptodora, Cyclops). Значительно увеличилось число видов из других таксонов.

На протяжении всего срока работ доминантной группой по числу видов были коловратки, доля которых в видовом разнообразии достигала 71 % (середина сентября 2001 г.) Среди них преобладали представители рода Brachionus.

В процессе формировании зоопланктона наблюдается увеличение видового обилия. За три года наблюдения число видов увеличилось более чем в 3 раза. В соответствии с этим увеличивается и видовое разнообразие. Так, H' в 2001 г. не превышал 1.7, а 2003 г. устойчиво превышает 3.0. Значения E также увеличиваются (максимальное в 2001 г. было менее 0.6, а в 2003 г. достигло 0.9). Это говорит о снижении влияния доминантных видов на формирование фауны зоопланктона. Следовательно, по мере формирования фауны зоопланктона случайный характер ее образования сменяется влиянием сложных межвидовых взаимоотношений, определяющих соотношение различных экологических групп зоопланктона.

Анализ сходства видового состава по Жаккару и Съеренсену-Чекановскому показал, что сходство видов в списках от разных дат пробоотбора колебалось от 5 до 54 %. Это говорит об интенсивной смене видового состава в процессе формирования фауны зоопланктона. Проведенный нами кластерный анализ сходства фаун по датам пробоотбора показал, что максимальное сходство фаун характерно не только для соседних дат пробоотбора. Крайние даты пробоотбора также образуют плотные кластеры с большим сходством. Это говорит о том, что основным фактором, определяющим изменения видового состава, является не астрономический фактор (дата пробоотбора). Анализ показал, что таким фактором является температура воды. Ее связь с числом видов описывается сложной нелинейной зависимостью (полином пятой степени) с большой теснотой связи ($R^2 = 0.91$). Влияние других факторов (продолжительность светового дня, температура воздуха) оказалось несущественным.

За время исследования численность зоопланктона колебалась в очень широких пределах. В приплотинной части она изменялась более чем в 7650 раз, в верховьях пруда – в 156 раз. Таким образом, динамика численности говорит о нестабильности количественных показателей зоопланктона.

В обеих точках пробоотбора основная доля в численности принадлежала коловраткам. Однако характер динамических изменений численности отличался деталями. Так, в верховьях пруда преобладание коловраток отмечалось на протяжении всего периода наблюдений. В приплотинной части динамика этого показателя описывается кривой, приближенной к куполообразной.

Интересно, что доля численности коловраток и других таксонов находится в обратной зависимости. Анализ изменения видового состава позволяет нам сделать вывод о том, что в начале июня, конце июля и конце сентября происходит сезонная смена фаун зоопланктона. Знание таких ключевых точек крайне важно для научно обоснованного мониторинга водных экосистем.

Сезонное изменение биомассы в целом носит характер, сходный с динамикой численности. Однако ее максимальные значения в приплотинной части и в верховьях пруда различаются более чем в 2 раза. Время формирования этих пиковых значений сдвинуто на декаду. На основании полученных данных можно охарактеризовать верхнюю, мелководную часть пруда как эвтрофную, а глубоководную приплотинную часть – как мезотрофную.

Формирование максимальной численности отстает от периода максимальной биомассы на три-четыре декады. Это можно объяснить тем, что максимальная биомасса формируется небольшим количеством крупных форм, а численность в основном образуется за счет многочисленных мелких видов.

Анализ сапробиологических характеристик показал, что в ходе формирования зоопланктона обнаруживается слабо выраженная тенденция к увеличению индекса сапробности от 2.17 до 2.37. Однако анализ различий с использованием t-критерия показал, что они несущественны. Таким образом, исследованный пруд в период формирования зоопланктона относится к бета-мезосапробным водоемам.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ МАССОВЫХ ВИДОВ БАРХАТНИЦ (LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE: SATYRINAE) ИЗ ЕСТЕСТВЕННЫХ И ТЕХНОГЕННО НАРУШЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ СРЕДНЕГО УРАЛА

Захарова Е.Ю.
Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург
zakharova@ipae.uran.ru

Промышленное загрязнение представляет собой один из основных факторов воздействия человека на окружающую среду. В связи с этим в поле зрения исследователей часто оказываются изменения жизнеспособности и динамики численности популяций насекомых, изменение видового разнообразия насекомых и структуры их сообществ в условиях техногенно нарушенных экосистем (Козлов, Зверева, 2003). В 2002 г. нами было начато изучение морфологической изменчивости двух видов бархатниц *Coenonympha arcania* (Linnaeus, 1761) и *Aphantopus hyperantus* (Linnaeus, 1758)), обитающих в условиях выбросов Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), расположенного в Ревдинском районе Свердловской области. Специфика токсического эффекта выбросов этого завода заключается в сочетанном действии тяжелых металлов и сернистого ангидрида. Зоны токсической нагрузки были выделены по результатам анализа проб снега, почвы, а также по состоянию фитоценозов (Воробейчик и др., 1994). Зона сильного загрязнения (импакт) простирается в западном направлении на расстоянии 1-2 км от завода. Содержание кислоторастворимых форм меди в подстилке здесь составляло 5497.6±166.6 мкг/г сухой массы, свинца – 1562.2±48.0 мкг/г (n = 47). В зоне умеренного загрязнения (буфер, 4-5 км от завода) средние концентрации в подстилке составили: меди – 1000.4±170.7, свинца – 404.3±44.2 мкг/г (n = 32). Третья зона (контроль) расположена на расстоянии 15-16 км от завода, где средние уровни меди составляют 53.8±2.2, свинца – 63.9±1.9 мкг/г сухой массы подстилки (n = 32) (Бельский, Ляхов, 2003). Для сравнения выборок был взят материал из окрестностей дер. Фомино (Сысертский р-н Свердловской обл.), удаленной на 65 км от СУМЗа. В 2002 г. общий объем выборки для *C. arcania* и *A. hyperantus* составил 234 и 535 экз., а в 2003 г. – 225 и 357 экз. соответственно.

С помощью окулярного микрометра на МБС-10 измеряли длины переднего и заднего крыльев и диаметры всех глазчатых пятен рисунка на нижней стороне крыльев. Для обоих изученных видов бархатниц характерно наличие значимых различий между полами по длинам крыльев и размерам глазчатых пятен крылового рисунка. Самки крупнее и имеют более крупные пятна рисунка, чем самцы, поэтому выборки разных полов анализировались по отдельности.

На основании дискриминантного анализа комплекса метрических признаков было сделано предположение о том, что *C. arcania*, обитающие в Сысертском и Ревдинском районах составляют две обособленные популяции (Захарова, 2003). Установлено, что все три выборки (импакт, буфер и контроль) неотличимы друг от друга по длинам крыльев, но все они отличаются по длине переднего и заднего крыльев от выборки из дальнего контроля – дер. Фомино. Особи из дер. Фомино крупнее остальных и имеют более крупные пятна рисунка. Однако, в большинстве случаев значимыми оказываются различия не только между выборками, взятыми с разных территорий, но и выборками из одного местообитания, полученными в 2002 и 2003 гг. (см. табл., рис.). Аналогичная тенденция сохраняется при анализе морфологической изменчивости выборок *A. hyperantus*.

Таким образом, при сравнении популяций насекомых, обитающих на территориях, подверженных разной степени загрязнения, не всегда однозначно оказывается возможным описать характер изменчивости морфологи-

Значения расстояний Махаланобиса между выборками *C. arcania* (2002 и 2003 гг.).

	Импакт, 2002	Импакт, 2003	Буфер, 2002	Буфер, 2003	Контроль, 2002	Контроль, 2003	Фомино, 2002	Фомино, 2003
Импакт, 2002	0	**0.66***	**0.66***	**1.81***	**7.42***	**6.75***	**5.75***	**14.13***
Импакт, 2003	**1.36***	0	0.23	**1.65***	**7.33***	**6.93***	**5.79***	**14.93***
Буфер, 2002	**3.29***	1.06	0	**1.52***	**6.16***	**5.64***	**4.75***	**13.73***
Буфер, 2003	**3.54***	**2.17***	**3.76***	0	**4.36***	**3.84***	**2.61***	**8.87***
Контроль, 2002	**6.65***	**4.48***	**6.73***	**2.59***	0	0.25	**1.65***	**3.84***
Контроль, 2003	**9.37***	**6.78***	**9.21***	**3.06***	**1.03***	0	**1.44***	**3.93***
Фомино, 2002	**8.19***	**5.19***	**6.12***	2.39	2.08	2.90	0	**5.33***
Фомино, 2003	**13.92***	**10.75***	**12.40***	**4.74***	**3.21***	**3.08***	2.79	0

Примечание. Правая треугольная матрица содержит значения для выборок самцов, левая – для выборок самок. F – критерий. * $p < 0.05$.

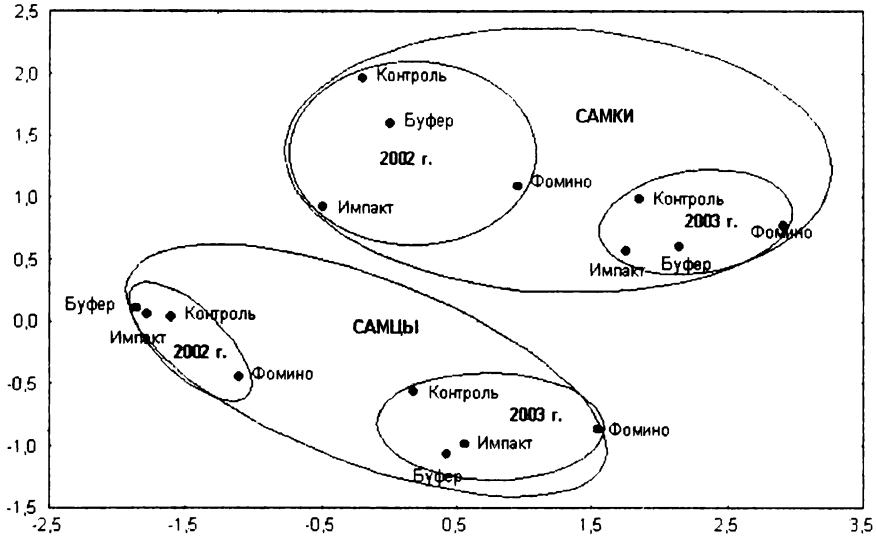


Рис. Соотношение географических и временных различий между выборками *C. arcania* по результатам дискриминантного анализа промеров длины крыла и диаметров глазчатых.

ческих признаков в ответ на техногенное воздействие. Например, при анализе влияния промышленного загрязнения на динамику популяций лапландского листоеда (*Melasoma lapponica*) оказалось, что популяции, населяющие пробные площади, различаются по соотношению фенотипов, однако эта изменчивость не связана с уровнем загрязнения. Разнообразие фенотипов уменьшалось в ходе снижения численности после вспышки, в основном за счет снижения встречаемости темных форм (Zvereva et al., 2002). Поэтому для дальнейшего мониторинга популяций бархатниц в естественных и техногенно нарушенных сообществах необходимы параллельное определение концентрации металлов в этих насекомых и использование индексов асимметрии при анализе изменчивости морфологических структур.

Работа частично поддержана РФФИ (грант № 04-04-48352а).

Литература

Бельский Е.А, Ляхов А.Г. Реакции населения птиц южной тайги Среднего Урала на техногенное загрязнение среды обитания // Экология, 2003. № 3. С. 200-207.

Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонтов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений экосистем. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.

Захарова Е.Ю. Популяционная изменчивость *Coenonympha arcania* и *Aphantopus hyperantus* (*Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae*) в условиях выбросов медеплавильного завода // Разнообразие беспозвоночных животных на Севере: Тез. докл. II Междунар. конф. – Сыктывкар, 2003. С. 28-29.

Козлов М.В., Зверева Е.Л. Изменения лесных экосистем под воздействием загрязнения и возможные способы рекультивации нарушенных земель // Краткий обзор работ сотрудников Университета г. Турку. Финляндия, 2003.

Zvereva, E. L., Kozlov, M. V. & Kruglova, O.Yu. Colour polymorphism in relation to population dynamics of the leaf beetle, *Chrysomela lapponica.* // Evolutionary Ecology. 2002. 16. P. 523-539.

МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПОЧВЕННОГО БАНКА СЕМЯН

Иванова Т.В.
Марийский государственный университет, кафедра экологии, г. Йошкар-Ола
ecology@marsu.ru

Одним из главных составляющих компонентов структуры почвенного банка семян (ПБС), который изучается, в первую очередь, вне зависимости от типа растительного сообщества, является его видовой состав. Однако его выявление – один из наиболее сложных в методическом плане этапов работы.

Все методы исследования ПБС можно классифицировать на косвенные и прямые. Применение первых не предполагает извлечение почвенных образцов. При этом о запасе семян судят по косвенным данным. Например, по количеству появившихся всходов на опытных площадках в лесу, где удалены подстилка и верхний, тонкий слой почвы. Другой способ – наблюдение за появлением всходов на площадках, где почва перекопана. Однако эти методы дают лишь общее представление о почвенном запасе семян (Петров, 1989).

Более трудоемкими являются прямые методы изучения ПБС. Для этого берутся почвенные образцы до определенной глубины, в которых определяется содержание жизнеспособных семян (Работнов, 1960).

Цель работы – сравнить результаты исследования видового состава ПБС при применении прямого метода «проращивания семян в почве» Т.А. Работнова (1982) и наблюдении за появлением проростков на площадках непосредственно в природных условиях (косвенный метод).

Исследования проводились в луговом фитоценозе сенокосного использования в пойме малой лесной р. Изюмка Республики Марий Эл.

В начале июня 2003 г. в исследуемом ценозе были взяты почвенные образцы, которые в дальнейшем проращивались в лабораторных условиях в течение двух вегетационных сезонов. В результате выявлены жизнеспособные семена 17 видов растений (см. табл.), относящихся к девяти семействам. Диаспоры практически всех видов проросли в первый сезон эксперимента. Только на второй вегетационный сезон были обнаружены всхожие семена *Cirsium arvense*. Таким образом, можно заключить, что видовой состав ПБС в методе «проращивания

Видовой состав ПБС

Номер п.п.	Вид	Лабораторное проращивание (2002 г.)	Полевой эксперимент (2002 г.)	Полевой эксперимент (2003 г.)
1	*Achillea millefolium* L.	-	+	+
2	*Agrostis canina* L.	+	-	-
3	*Ajuga reptans* L.	-	-	+
4	*Barbarea vulgaris* R. Br.	+	-	-
5	*Cirsium arvense* L. Scop.	+	-	-
6	*Campanula patula* L.	-	-	+
7	*Coronaria flos-cuculi* (L.) A. Br.	-	-	+
8	*Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv.	+	-	+
9	*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.	+	+	+
10	*Galium mollugo* L.	-	+	+
11	*Geranium pratense* L.	-	+	+
12	*Geum rivale* L.	-	+	+
13	*Glechoma hederacea* L.	+	+	+
14	Gramineae	-	+	-
15	*Hieracium pilosella* L.	-	+	+
16	*Hypericum maculatum* Crantz.	-	+	-
17	*Leucanthemum vulgare* Lam.	+	+	+
18	*Luzula pilosa* L.	-	-	+
19	*Mentha arvensis* L.	+	-	+
20	*Myosotis arvensis* (L.) Hill.	-	+	-
21	*Myosotis palustris* L.	-	+	-
22	*Plantago lanceolata* L.	-	+	+
23	*Plantago major* L.	-	+	+
24	*Polygonum* sp.	-	+	-
25	*Potentilla anserina* L.	+	-	-
26	*Potentilla* sp.	+	-	-
27	*Ranunculus acris* L.	+	+	+
28	*Ranunculus polyanthemus* L.	-	+	-
29	*Ranunculus repens* L.	+	+	+
30	*Rhinanthus minor* L.	-	+	+
31	*Stellaria media* (L.) Vill.	+	-	-
32	*Stellaria nemorum* L.	+	-	-
33	*Taraxacum officinale* Wigg.	+	+	+
34	*Trollius europaeus* L.	-	-	+
35	*Urtica dioica* L.	+	-	-
36	*Veronica beccabunga* L.	-	+	-
37	*Veronica chamaedrys* L.	+	+	+
38	*Veronica* sp.	+	+	-
39	*Viola tricolor* L.	-	-	+
	Всего	17	23	23

семян в почве» определяется за два вегетационных сезона, на что ранее указывал В.В. Петров (1989) для ПБС лесных фитоценозов.

При полевых наблюдениях в 2002-2003 гг. нами были зарегистрированы проростки 23 видов растений из 16 семейств. Среди них наиболее представлены семейства Compositae, Ranunculaceae, Scrophulariaceae – по четыре вида, по два вида содержат Boranginaceae, Gramineae, Labiatae, Plantaginaceae, Rosaceae, остальные семейства представлены одним видом. В этом случае мы можем говорить об активной, т.е. реализованной, части ПБС, в отличие от потенциально активной, определяемой первым методом в лабораторных условиях.

Следует отметить, что видовой состав всходов оказался достаточно стабильным, о чем свидетельствует довольно высокое значение коэффициента флористической общности Жаккара (Kj), равное 0.59. При этом на первый и второй годы наблюдения в исследуемом ценозе были зарегистрированы ЦП 16 видов растений (*Achillea millefolium*, *Filipendula ulmaria*, *Galium mollugo* и т.д.), большинство из которых представлено в фитоценозе взрослыми особями генеративного и постгенеративного периода.

Сравнение данных, полученных перечисленными выше методами, показало, что в первом и втором случаях выявлены далеко не одинаковые наборы видов, что подтверждает невысокое значение Kj – 0.25. В то же время такие виды, как *Deschampsia cespitosa, Filipendula ulmaria, Glechoma hederacea, Leucanthemum vulgare, Ranunculus repens, Taraxacum officinale, Veronica chamaedrys,* были обнаружены обеими методами – прямым и косвенным.

Суммируя результаты метода «проращивания семян в почве» и полевых наблюдений, нами выявлены 39 видов растений, присутствующих в ПБС исследуемого фитоценоза.

Таким образом, результаты исследования позволяют сделать следующие выводы:

1) при использовании метода «проращивания семян в почве» основная масса видов прорастает за два вегетационных сезона; 2) для более полного выявления видового состава ПБС желательно использовать одновременно два метода – лабораторного «проращивания семян в почве» и полевого наблюдения.

Автор благодарит д.б.н., проф. Л.А. Жукову за консультации.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01-04-48949.

Литература

Петров В.В. Банк семян в почвах лесных фитоценозов европейской части России. М.: Изд-во МГУ, 1989. 197 с.

Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М-Л., 1960. Т. 2. С. 20-40.

Работнов Т.А. Жизнеспособные семена в почвах природных биогеоценозов // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М., 1982. С. 35-39.

ХАРАКТЕРИСТИКИ *ALLIUM RUBENS* SCHRAD. EX WILD. В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

Ильина И.В., Закиева А.Ф.

Сибайский институт Башкирского государственного университета, г. Сибай

iiv2212@userline.ru

Allium rubens Schrad. ex Wild. – многолетнее травянистое растение. По классификации жизненных форм, предложенной В.А. Черемушкиной (1999), относится к корневищно–луковичным растениям. Ареал вида включает Южный Урал, Западную и Восточную Сибирь, Среднюю Азию. На Южном Урале является широко распространенным видом, произрастающим на каменистых, щебнистых или известковых склонах, осыпях, реже в разнотравно–ковыльных степях. Особенности биологии вида на Южном Урале не исследованы.

Цель работы – изучение ценопопуляционных характеристик, изменчивости морфологических признаков вегетативных и репродуктивных органов, семенной продуктивности и эколого-ценотической стратегии *Allium rubens* в условиях Башкирского Зауралья.

Всего исследовано девять ценопопуляций (ЦП) на хр. Ирендык в сообществах, приуроченных к союзу *Orostachion spinosae Saitov 1989* класса *Festuco-Brometea Br.-Bl. et Tx., 1943*. Ценопопуляции приурочены к сообществам с различными эколого-ценотическими условиями, испытывающим нарушающие воздействия разного характера и интенсивности. Ценопопуляции описаны в сообществах петрофитных степей (ЦП 1, 2, 3, 4, 6, 8, 9) и на выходах скальных пород (ЦП 5, 7). Слабому выпасу или рекреации подвержены ЦП 1, 2, 3, 4, 6, 8. Влияние сильного выпаса отмечено для ЦП 7, 9. В ЦП 5 всякое влияние отсутствует. В каждой ЦП изучено не менее 30 генеративных особей. За единицу отсчета приняты отдельные особи вегетативного или семенного происхождения. Всего исследовано девять признаков. Результаты исследований обработаны пакетом программ STATISTICA. В качестве меры изменчивости признаков использовали коэффициент вариации (CV). Ценопопуляции располагали в градиенте ухудшения условий роста по индексу виталитета ценопопуляций по размерному спектру (Ишмуратова, Ишбирдин, 2002). Ряд ЦП по ухудшению условий определен в следующей последовательности: 5-2-4-1-3-6-8-9-7. В наиболее

благоприятных условиях находятся ЦП 5 и 2. Здесь *Allium rubens* достигает своего индивидуального и эколого-ценотического оптимумов, выступая в сообществах содоминантом. Особи в этих ЦП достигают максимальных размеров. Численность (611 и 210 особей соответственно) и плотность особей (153 и 93) в ЦП максимальны.

При крайнем ухудшении условий обитания (ЦП 7) изменчивость высоты побега достигает самого высокого уровня. При этом снижаются параметры растений: высота побега в 2 раза, число листьев – в 1.9 и длина второго листа в – 1.7 раза по сравнению с наилучшими условиями (ЦП 5).

В зависимости от природы действующих факторов (антропогенная нагрузка или неблагоприятная эколого-ценотическая обстановка) вид может проявлять различные механизмы поддержания численности и плотности ценопопуляций. Во-первых, при высокой интенсивности выпаса усиливается вегетативное размножение, что ведет к увеличению локальной плотности до 138 особей на 1 м^2 (ЦП 7) при сохранении общей низкой численности (см. табл.). Во-вторых, под действием экологических факторов, связанных с ограниченностью субстрата для вегетативного размножения на скалах, размножение лука красноватого происходит преимущественно семенным способом. Здесь реальная семенная продуктивность самая высокая и достигает 41.3 шт./соцв.

Популяционные характеристики *Allium rubens* в условиях Южного Урала

Признак	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5	ЦП 6	ЦП 7	ЦП 8	ЦП 9
Численность, шт.	112	210	296	147	611	207	207	–	177
Плотность, шт. на 1 кв.м	7.46	93.0	74.0	36.8	152.7	51.7	138.0	–	44.3
Доля генеративных особей от общего числа особей, %	27	75	19	82	183	42	67	–	56
Реальная семенная продуктивность, шт. на соцветие	30.4	28.1	–	28.1	–	–	16.4	–	41.3

Примечание: «–» – данные отсутствуют.

Исследование онтогенетической стратегии вида, как характера изменения индекса морфологической интеграции (I) (Злобин, 1989), на градиенте ухудшения условий роста растений показало, что у него нет четко выраженной стратегии. В то же время отмечены проявления чистых онтогенетических тактик в развитии таких признаков, как высота побега (дивергентная тактика – повышение изменчивости с ухудшением условий), диаметр второго сверху листа (дивергентная тактика) и диаметр стебля (конвергентная тактика – снижение изменчивости с ухудшением условий).

В эколого-ценотической стратегии вида в зависимости от условий обитания наблюдается проявление элементов С-стратегии (вид выступает содоминантом сообществ) и S-стратегии (появление защитных механизмов поддержания численности при стрессе).

Литература

Ишмуратова М.М, Ишбирдин А.Р. Об онтогенетических тактиках *Rhodiola iremelica* // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Сб. тез. докл. VI Всерос. популяц. семинара (2-6 декабря 2002 г.). Нижний Тагил, 2002. С. 76-78.

Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань, 1989. 147 с.

Черемушкина В.А. Жизненные формы видов рода Allium L. // Биологическое разнообразие. Интродукция растений (Матер. II Междунар. науч. конф., 20-23 апреля 1999 г.).СПб., 1999. С. 321-323.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ *ALLIUM NUTANS* L. РАСТЕНИЙ ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ И ЮЖНОГО УРАЛА

Ильина И.В., Татлыбаева А.Ф.
Сибайский институт Башкирского государственного университета, г. Сибай
iiv2212@userline.ru

Лук поникающий (*Allium nutans* L.) – многолетнее корневищно-луковичное декоративное, пищевое и медоносное растение. Является западносибирским видом, редко встречается на Среднем Урале и в Башкирском Зауралье (Даева, 1966; Мулдашев, 2003).

Целью нашего исследования было сравнение изменчивости морфологических признаков вегетативных и репродуктивных органов *Allium nutans* из ценопопуляций (ЦП) Томской области и Республики Башкортостан. В Томской области вид отнесен к числу реликтов, а его местообитания подлежат местной охране (Амельченко, 1984). В Республике Башкортостан *Allium nutans* включен в Красную Книгу (2001) как уязвимый вид. Нами впервые обнаружена ЦП на территории Баймакского района Республики Башкортостан, которая произрастает на сопках восточных отрогов Южного Урала и является самой южной из отмеченных в республике ЦП. Растения приурочены

к петрофитным ковыльно-разнотравным сообществам вершин сопок и к разнотравно-ковыльным сообществам склонов и оснований сопок.

Внутрипопуляционная изменчивость оценивалась по семи морфологическим параметрам (см. табл.) для 20 случайно выбранных особей. За особь нами принят клон. Измерения проводились для всех генеративных побегов клона (от 1 до 12 шт.). Первичный материал обработан с использованием пакетов программ STATISTICA и EXCEL. Для каждого признака определены среднее арифметическое значение (M), ее ошибка (m) и коэффициент вариации (C_V). Уровни варьирования признаков приняты по Зайцеву (1973): V>20% – высокий, V=11-20% – средний, V<10% – низкий. Для сравнения использованы материалы В.П.Амельченко (1998) (ЦП 2-4).

Анализ изменчивости морфологических параметров вегетативных и репродуктивных органов показал, что для особей ЦП Южного Урала характерна более высокая изменчивость всех признаков (см. табл.).

Сравнительная характеристика изменчивости морфологических признаков особей *Allium nutans* L. ценопопуляций Республики Башкортостан (ЦП 1) и Томской области (ЦП 2-4)

Признаки	Ценопопуляции											
	ЦП 1			ЦП 2			ЦП 3			ЦП 4		
	M	m	C_V	M	m	C_V	M	m	C_V	M	m	C_V
Высота генеративных растений, см	57.6	1.8	24.9	15.1	2.7	17.9	8.3	1.5	18.1	9.7	0.8	8.2
Высота вегетативных растений, см	27.8	1.3	20.1	33.3	6.3	18.9	21.7	3.3	15.2	24.0	1.2	5.0
Длина 3-го листа, см	27.1	1.1	32.5	15.0	4.3	28.7	10.9	3.1	28.4	9.0	3.2	32.3
Ширина 3-го листа, см	1.3	0.01	24.0	1.3	0.7	5.4	1.0	0.7	6.7	1.0	0.5	5.1
Число соцветий, шт.	3.4	0.7	88.8	3.5	0.6	15.8	0.3	0.1	33.3	1.0	0.5	48.5
Число луковиц в одной особи, шт.	18.4	4.1	97.8	15.0	6.6	44.0	3.1	1.2	38.7	10.3	5.6	54.4
Диаметр клона, см	–	–	–	68.5	20.3	29.9	21.7	7.1	33.3	57.9	21.4	31.5

Примечание: «–» – данные отсутствуют.

Выявлено, что для всех сравниваемых ЦП характерен высокий уровень изменчивости длины третьего листа (28.4-32.5%), числа луковиц в клоне (38.7-97.8%). Для ЦП Южного Урала отмечается высокий уровень изменчивости и для всех остальных признаков. Во всех ЦП Томской области низкий уровень изменчивости отмечен для ширины третьего листа (5.1-6.7 %). Для остальных признаков растений томских ЦП отмечается средний и высокий уровень изменчивости.

При сравнении ЦП 2 (самая южная ЦП томской выборки с наиболее крупными растениями) и южно-уральской ЦП выявлено, что у последних высота генеративных растений больше в 3.8, длина третьего листа в 1.8, высота вегетативных растений в 1.5 раз.

Таким образом, на Южном Урале увеличивается изменчивость морфологических параметров вегетативных и репродуктивных органов *Allium nutans* при большей вегетативной мощности растений.

Литература

Амельченко В.П. Реликты во флоре Томской области и пути их охраны // Бюлл. Сиб. бот. сада. Томск, 1984. Вып. 13. С. 3-8.

Амельченко В.П. Современное состояние ценопопуляций *Allium nutans* (Alliaceae) на юге Томской области // Бот. журн. 1998. Т.83, №2. С. 89-101.

Даева О.В. Распространение в природе сибирских видов лука. // Бюл. ГБС АН СССР. 1966. Вып. 63. С. 61-66.

Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1. Редкие и исчезающие виды высших сосудистых растений / Авторы-сост. Е.В.Кучеров, А.А.Мулдашев, А.Х.Галеева. Уфа: Китап, 2001. 280 с.

Мулдашев А.А. Флористические находки в Башкортостане (Россия) // Бот. журн. 2003. Т.88. №1. С. 120-129.

ОСОБЕННОСТИ САМОПОДДЕРЖАНИЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *MYOSOTIS PALUSTRIS* L.

Илюшечкина Н.В.
Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола
botanica@marsu.ru

Вегетативно-подвижные растения представляют значительный интерес для популяционно-экологических исследований, поскольку обладают существенными преимуществами, прежде всего такими, как способность «перемещаться» в более благоприятные экологические условия, осваивать с помощью физиологически более сильных, чем семена зачатков, соседние территории, повышенная анатомическая, морфологическая и физиологическая пластичность и др. (Любарский, 2001).

Цель исследования – описать особенности самоподдержания и возрастной структуры ценопопуляций (ЦП) незабудки болотной *Myosotis palustris* L.

Были исследованы две природные ценопопуляции *M. palustris*: на пойменном лугу р. Волга в окрестностях г. Звенигово (ЦП 1) и на пойменном лугу вблизи водоема за чертой г. Звенигово (ЦП 2). Работа проводилась в августе 2002 г. В пределах каждого фитоценоза, исходя из размеров и расположения ценопопуляций, равномерно были заложены площадки. Всего изучено 230 растений из ЦП 1 и 206 – из ЦП 2. Растения выкапывали, гербаризировали, размещение особей на площадках заносилось на карту. Для каждой особи определялось онтогенетическое состояние согласно критериям выделения возрастных состояний (Уранов, 1975; Жукова, 1995). У каждой особи установили ее происхождение: семенное или вегетативное. Оценка геоботанических описаний по экологическим шкалам (Раменский, 1956; Цыганов, 1983) показала, что обе ценопопуляции произрастают на сухолесолуговых-влажнолесолуговых почвах, слабо переменного-умеренного увлажнения, довольно богатых минеральным питанием, достаточно обеспеченных азотом, на открытых-полуоткрытых пространствах. Различия обнаружены только по шкале кислотности почв: ЦП 1 произрастает на слабокислой-нейтральной почве, ЦП 2 – на кислой-слабокислой.

По средним значениям признаков растения ЦП 2 превосходят растения ЦП 1: *t*-критерий выявил значимую разницу по высоте растения, ширине верхних листьев для растений *im-g3* возрастных групп, длине верхних листьев для растений *im-g2* возрастных групп, ширине нижних листьев – для растений *g1-g3* возрастных групп ($p<0.001$). Эти различия можно объяснить разницей условий, в которых находятся ценопопуляции: выпас скота, близость автомобильной дороги отрицательно влияют на показатели морфологических признаков растений ЦП1.

Анализ особей вегетативного и семенного происхождения показал, что по признакам генеративных (тип соцветия) и вегетативных (олиственность) органов они статистически значимо не различаются в ЦП 1 и в ЦП 2.

Вегетативное размножение *M. palustris* начинается уже в имматурном состоянии. У растений старших возрастных состояний оно сопровождается глубоким омоложением, дочерние особи начинают онтогенез с имматурного возрастного состояния. Чем больше продолжительность существования клонов и глубина омоложения дочернего потомства, тем вегетативное размножение приобретает все большее значение в самоподдержании популяции. Максимума вегетативное размножение достигает в молодом и среднем генеративном состояниях. Длительное время растение представляет собой систему клона, в котором материнская особь и дочерние связаны посредством корневища. По мере отмирания его соединительных участков дочерние особи после укоренения утрачивают связь с материнской особью.

В ЦП1 доля особей вегетативного происхождения составляет 34.1, в ЦП2 – 56.3%. Возрастные спектры особей вегетативного происхождения обеих ценопопуляций левосторонние, в них преобладают молодые прегенеративные особи и мало старых постгенеративных особей. В возрастных спектрах семенных растений *M. palustris* такая закономерность не наблюдается. При анализе суммарного возрастного спектра и части ценопопуляций, возникшей вегетативным путем, обращает на себя внимание сходство этих спектров и в ЦП 1, и в ЦП 2. Оно выражается в многовершинном характере спектров, в увеличении и падении относительной численности особей, относящихся к одним и тем же возрастным группам. Часть ценопопуляций семенного происхождения образует как бы самостоятельные структуры со своим ходом развития, их спектры отличаются от возрастных спектров вегетативно возникших растений.

Преобладание в ЦП 2 особей вегетативного происхождения можно объяснить частичным вымыванием семян *M. palustris* во время весеннего половодья, подобно тому, как это отмечал Ю.М. Фролов (1998) для родиолы розовой.

Таким образом, несмотря на то, что обе ценопопуляции являются молодыми, нормальными по возрастной структуре, обе располагаются в луговых фитоценозах, между ними выявлены некоторые различия: во-первых, ЦП 1 является полночленной, в отличие от ЦП 2 (здесь не обнаружены проростки и отмирающие растения); во-вторых, общая плотность ЦП 1 выше (11.6 ремет/м^2), чем в ЦП 2 (5.9). Если рассматривать по онтогенетическим периодам, то плотности особей прегенеративного периода в обеих ценопопуляциях примерно равны, а плотности особей генеративного периода в ЦП 1 выше (5.5), чем в ЦП 2 (1.9); в-третьих, возрастной спектр ЦП 2 – левосторонний с максимумом на особях прегенеративного периода, а спектр ЦП 1 несколько смещен в сторону особей генеративного периода.

Возрастные спектры отличаются на площадках в ЦП 1 ($p<0.01$) и не различаются – в ЦП 2 ($p>0.05$). Анализ возрастных спектров отдельно для семенных и вегетативных особей показал, что они статистически значимо различаются и в ЦП 1 ($p<0.001$), и в ЦП 2 ($p<0.001$).

Таким образом, *M. palustris,* наряду с семенными ценопопуляциями, может образовывать ценопопуляции, в которых с большой частотой встречаются особи семенного и вегетативного происхождения. Анализ ценопопуляций по этим двум фракциям позволил определеннее судить о благополучном состоянии ценопопуляций и их жизнеспособности.

Автор выражает благодарность Н.В. Глотову за консультации по статистической обработке данных и Л.В. Соловьевой за помощь в сборе материала.

Работа выполнена при поддержке гранта НП «Университеты России» (УР.07.01.012) и гранта МарГУ (задание Минобразования РФ).

Литература

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК Ланар, 1995. 224 с.

Любарский Е.Л. Ценотические популяции вегетативно-подвижных растений: организация, устойчивость, динамика // V Всерос. популяционный семинар «Популяция, сообщество, эволюция». Казань: Новое знание, 2001. Ч.1. С.65-68.

Раменский Л.Г., Цацекин И.А., Чижиков О.Н. и др. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Гос. изд-во с.-х. лит., 1956. 427 с.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биолог. науки.1975, №2. С.7-34.

Фролов Ю.М. Особенности семенного возобновления *Rhodiola rosea* L. на Печорском Урале// Репродуктивная биология растений. Сыктывкар, 1998. С.51-64.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов М.: Наука, 1983. 197 с.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ТАКТИКИ И СТРАТЕГИЯ *PLATANTHERA BIFOLIA* В УСЛОВИЯХ СТРЕССА

Ишкинина Р.М, Магафуров А.М.
Сибайский институт Башкирского государственного университета, г. Сибай
IRazina@ inbox.ru

Цель нашей работы – изучение онтогенетических тактик и стратегии выживания *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (сем. Orchidaceae). Исследования велись в Башкирском государственном природном заповеднике. *Platanthera bifolia* – многолетнее поликарпическое растение, довольно широко распространено в заповеднике. Имеет европейско-малоазиатско-сибирский тип ареала (Вахрамеева и др., 1994). Вид обладает широкой экологической и фитоценотической амплитудой (Царевская, 1975; Жирнова, 1998). Имеет смешанный тип эколого-ценотической стратегии – CSR (Frank, Klotz, 1990).

Нами исследовано 12 ценопопуляций (ЦП) этого вида. В каждой ЦП было изучено не менее 30 генеративных особей. Для изучения морфологических особенностей *P. bifolia* учитывали такие параметры, как высота побега, длина соцветия, число цветков в соцветии, длина и ширина первого и второго листьев. Для каждого параметра вычислены средние значения, ошибки средних значений и коэффициенты вариаций (C_v) с использованием пакета программ STATISTICA. Уровни варьирования признаков оценивали по Г.Н. Зайцеву (1973): C_v <10% – низкий, C_v=11-20% – средний и C_v>20% – высокий. Онтогенетические тактики и стратегии *Platanthera bifolia* оценивали в соответствии с методическими разработками Ю.А. Злобина (1989), М.М. Ишмуратовой и А.Р. Ишбирдина (2002). Стратегия вида определялась нами по характеру тренда индекса морфологической интеграции (I), рассчитываемого как доля достоверных коррелятивных связей от числа возможных парных связей (Злобин, 1989). Изменение индекса морфологической интеграции изучалось вдоль экоклина, устанавливаемого по индексу виталитета ЦП (IVC), по размерному спектру особей (Ишмуратова, Ишбирдин, 2002). Для расчета IVC произведена процедура взвешивания средних значений каждого из исследованных параметров в каждой ценопопуляции по среднему значению параметра для всей выборки. Анализ изменчивости морфологических признаков *P. bifolia* показал, что во всех ЦП высокая степень изменчивости (C_v=21.8-88.5%) у длины соцветия. Такие признаки, как высота побега (C_v=12.5-73.0%) и число цветков в соцветии (C_v=10.5-50.5%), имеют высокую и среднюю степень изменчивости. Длина и ширина первого и второго листьев в разных возрастных состояниях характеризуются различной степенью изменчивости. Эти признаки наиболее вариабельны у прегенеративных особей (C_v=10.2-92.2%), менее вариабельны – у генеративных (C_v=8.7-32.8%).

По градиенту ухудшения условий обитания, составленному по индексу виталитета особей, ЦП составили ряд, отраженный в таблице.

Средневзвешенные значения морфологических параметров, индекс виталитета (IVC) и индекс морфологической интеграции (I) генеративных растений в ЦП *Platanthera bifolia*

Номер ЦП	Высота побега	Длина соцветия	Число цветков в соцветии	Длина первого листа	Ширина первого листа	Длина второго листа	Ширина второго листа	IVC	I, %
1	1.4	1.7	1.0	1.1	1.1	1.1	1.2	1.238	73.3
2	1.3	1.6	1.2	1.1	1.1	1.0	1.1	1.195	0.0
3	1.2	1.5	1.0	1.1	1.1	1.1	1.1	1.140	28.8
4	1.0	1.4	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	1.129	20
5	1.2	1.3	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.125	35.5
6	0.9	0.6	1.0	1.1	1.0	1.1	1.0	0.952	6.6
7	1.0	1.0	0.7	0.9	0.9	0.9	1.0	0.931	0.0
8	1.0	1.0	0.8	0.8	1.0	0.9	0.9	0.922	0.0
9	0.8	0.7	1.1	1.0	0.9	1.0	1.0	0.915	4.4
10	0.6	0.4	1.1	1.1	1.0	1.2	1.0	0.910	0.0
11	0.9	0.6	0.8	0.9	0.8	0.9	0.8	0.819	0.0
12	0.6	0.4	1.0	0.7	0.8	0.7	0.8	0.724	17.7

Исследование изменения варьирования морфологических признаков вдоль экоклина в ряду ухудшения условий показало наличие у вида различных онтогенетических тактик: дивергентных, конвергентно-дивергентных и неопределенных. Дивергентную тактику проявили высота растения и длина соцветия – с ухудшением условий обитания уровень изменчивости этих признаков повышается. Такие признаки, как длина и ширина первого и второго листьев, выявили комбинированную тактику – конвергентно-дивергентную. На градиенте ухудшения условий роста уровень изменчивости подобных признаков вначале понижается, затем возрастает. Тактика неопределенной изменчивости отмечена для числа цветков в соцветии.

На рисунке представлен тренд онтогенетической стратегии вида. Выявлено, что при ухудшении условий роста морфологическая интеграция особей снижается, т.е. происходит дезинтеграция морфологических параметров.

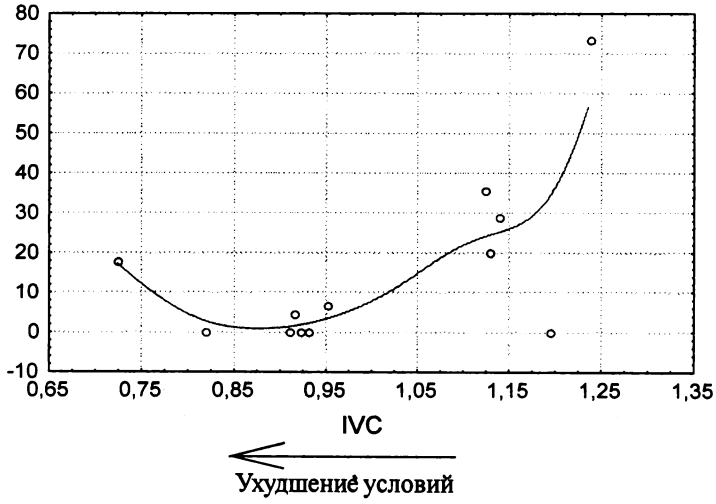


Рис. Изменение индекса морфологической интеграции *Platanthera bifolia* в ряду ухудшения экологических условий. По оси абцисс – индекс виталитета ЦП (IVC), по оси ординат – индекс морфологической интеграции (I).

При дальнейшем усилении стресса проявляется защитная компонента в онтогенетической стратегии, что выражается в повышении индекса морфологической интеграции.

Литература

Вахрамеева М. Г., Татаренко И. В., Быченко Т. М. Экологические характеристики некоторых видов евразиатских орхидных // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99, вып. 4, С. 75-82.

Жирнова Т.В. Любка двулистная в Башкирском заповеднике // Охрана и культивирование орхидей: Тез. докл. Междунар. науч. конф. Краснодар, 1998. с.59-61.

Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань, 1989.147 с.

Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р. Об онтогенетических тактиках *Rhodiola iremelica* // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Сб. тез. докл. IV Всероссийского популяционного семинара. Нижний Тагил, 2002. с. 76-78.

Царевская Н.Г. Любка двулистная // Биол. флора Моск. обл. М., 1975. Вып.2. С.11-17.

Frank D., Klotz S. Biologisch-okologische Daten zur Flora der DDR. Halle (Saale), 1990.

ОБ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ АСПЕКТАХ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ СТРАТЕГИЙ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р.
Сибайский институт Башкирского государственного университета, г. Сибай
ishmuratova@mail.ru

До настоящего времени недостаточно внимания уделялось онтогенетическим аспектам в оценке эколого-ценотических стратегий растений. В надежде на заполнение этого пробела мы приводим некоторые результаты исследований сотрудников и студентов кафедры ботаники Сибайского института Башгосуниверситета.

В основу предлагаемого подхода к оценке онтогенетических стратегий мы ставим следующие положения:

1. Степень развития особей в популяции, отражающая их виталитет (калька – жизненность), зависит от благоприятности условий роста;

2. Высокий уровень координации в развитии органов растения может быть как результатом реализованности ростовых потенций в условиях оптимума фундаментальной ниши, так и защитной стратегии в условиях экологического пессимума.

Исходя из первого положения, ранее нами был предложен метод оценки виталитета ценопопуляций (ЦП) по размерному спектру составляющих их особей (Ишмуратова, Ишбирдин, 2002). Индекс виталитета ЦП (IVC) рассчитывается усреднением результатов взвешивания средних значений морфологических параметров растений генеративного состояния в ЦП по средним значениям этих параметров для всей совокупности оцениваемых ЦП. При этом минимальное значение индекса соответствует наихудшим, а максимальное значение – наилучшим условиям для реализации ростовых потенций растений в исследуемой совокупности ЦП. Отношение максимального значения индекса к минимальному будет отражать размерную пластичность вида (ISP – индекс размерной пластичности). Ранжирование ЦП по IVC дает возможность установить комплексный экоклин, отражающий направленное изменение условий роста растений. Подобный метод оценки жизненности ЦП через диагностику жизненности ее элементов имеет преимущества перед использованием для этих целей, например, такого параметра, как средняя биомасса растения, поскольку позволяет производить прижизненную оценку виталитета растений (ЦП). Последнее особенно важно при изучении состояния ЦП редких видов.

Координированность развития особей растений ЦП оценивается нами по предложенному Ю.А. Злобиным методу (1989) через расчет индекса морфологической интеграции (I). Индекс рассчитывается как доля (%) достоверных коррелятивных связей от общего числа возможных попарных связей оцениваемых морфологических параметров.

Таким образом, становится возможным оценить изменение координированности развития растений в ряду изменения (ухудшения или улучшения) условий роста и рассматривать тренды в этой системе как проявления определенных онтогенетических стратегий. Исследования большого числа, главным образом редких видов Южного Урала, позволили установить следующие типы онтогенетических стратегий (см. рис.):

1. С усилением стресса усиливается координация развития растений – проявление защитной компоненты в понимании Ю.А. Злобина (1989). В сочетании с высоким ISP такая онтогенетическая стратегия отмечена нами для эксплерента *Cyclachaena xanthiifolia* (1). Вид оценивается как CR-стратег (здесь и далее по Frank, Klotz, 1990);

2. С усилением стресса ослабляется координация развития (проявление стрессовой компоненты в понимании Ю.А. Злобина (1989)). Подобная стратегия отмечена нами для такого CSR-стратега, как *Helichrysum arenarium* (2). Данный вид можно оценить как проявляющий свойства виолентности лишь в крайне благоприятных условиях;

3. При нарастании стресса происходит сначала усиление, а затем ослабление координации развития растений (чередование защитной и стрессовой компонент). Эта онтогенетическая стратегия отмечена нами для таких видов, как *Cypripedium calceolus* (3) (C-стратег) и *Valeriana wolgensis, V. dubia* (4) (Ишмуратова, Барышникова, 2003) (близкий вид *V. officinalis* оценивается как C-стратег). Все перечисленные виды проявляют свойства виолентности в условиях умеренного стресса. Причины «распада нормальной структуры» особи (Злобин, 1989) в крайних условиях различны. В крайне неблагоприятных условиях это дезинтегрирующее влияние стресса. В очень благоприятных условиях, например в условиях культуры, это может быть результатом изменения структуры генеративного побега (*Valeriana* spp.) или снижения численности (*C. calceolus*) в результате конкурентного исключения;

4. При нарастании стресса сначала происходит ослабление, а затем усиление координированности развития (чередование стрессовой и защитной компонент). Эта стратегия отмечена для *Rhodiola iremelica* (5) (экотопический патиент) (Ишмуратова, Ишбирдин, 2002), *Tulipa bibersteiniana* (6) (фитоценотический патиент, эфемероид), *Neottia nidus-avis* (7) (фитоценотический патиент, S-стратег) и *Platanthera bifolia* (8) (CSR-стратег). Стрессовая составляющая у гнездовки выражена сильнее. *R. iremelica* в благоприятных условиях в природе и культуре проявляет черты виолентности;

5. Неопределенная онтогенетическая стратегия. Отмечена нами для *Allium rubens.* Такой тип стратегии может быть результатом выявленных асинхронных онтогенетических тактик в формировании отдельных морфологических структур и, возможно, генетической неоднородности изученных ЦП.

Таким образом, в проявлениях онтогенетических стратегий защиты в условиях нарастающего стресса находят отражение эколого-ценотические стратегии видов, оцениваемые, прежде всего, по популяционно-биологическим характеристикам – интенсивности семенного и вегетативного размножения, способности захватывать и удерживать

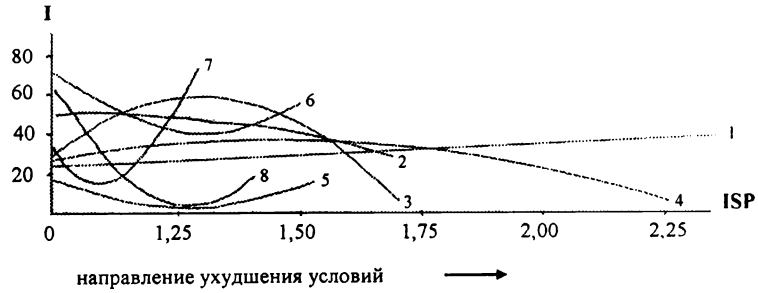


Рис. Тренды онтогенетических стратегий некоторых видов флоры Южного Урала.

экологические ниши (по оси нарушения и увеличивающей продуктивность оси благоприятности условий среды) и т.п. В целом, можно отметить следующие соответствия: 1. С увеличением размерной пластичности видов, оцениваемой по ISP, усиливаются проявления эксплерентности. 2. Выраженность защитной составляющей онтогенетической стратегии в условиях крайнего стресса есть проявление патиентности вида. 3. Сочетание защитной составляющей онтогенетической стратегии в условиях умеренного стресса и стрессовой составляющей при его дальнейшем усилении характерно для видов с выраженной виолентностью.

Литература

Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань, 1989. 147 с.

Ишмуратова М.М., Барышникова Н.И. Valeriana officinalis на Южном Урале: особенности биологии в природе, при интродукции и в культуре in vitro / Современное состояние недревесных растительных ресурсов России. Киров, 2003. С. 234-239.

Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р. Об онтогенетических тактиках *Rhodiola iremelica* // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Сб. тез. докл. IV Всерос. популяционного семинара. Нижний Тагил, 2002. с. 76-78.

Frank D., Klotz S. Biologisch-oekologische Daten zur Flora der DDR. / Halle-Wittenberg: Martin-Luther-Universitaet, 1990. 167 S.

ГНЕЗДОВКА НАСТОЯЩАЯ (*NEOTTIA NIDUS-AVIS* (L.) RICH.) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

Каипов Ф.З., Суюндуков И.В.
Сибайский институт Башкирского государственного университета, г. Сибай
sujundukov11@mail.ru

Гнездовка настоящая (*Neottia nidus-avis* (L.) Rich.) – одна из сапротрофных орхидей умеренной зоны. Обладает европейско-сибирским типом ареала (Вахрамеева и др., 1994). Широко распространена в Западной и Восточной Европе, а также на Кавказе, в Юго-Западной Азии и Западной Сибири (Татаренко, 2002). В средней полосе России обитает в тенистых широколиственных и смешанных лесах (Аверьянов, 2000). В Башкортостане растет в еловых, елово-пихтовых и смешанных лесах (Определитель ... БАССР, 1988).

Цель настоящей работы – исследовать экологическую приуроченность и демографические характеристики (ЦП) *N. nidus-avis* на Южном Урале.

Исследования проводили в полевые сезоны 2002-2003 гг. в горно-лесной зоне Южного Урала. Всего было исследовано девять ЦП. Экологические характеристики местообитаний *N. nidus-avis* определяли по составу видов в сообществах с использовнием шкал Элленберга (1979). Руководствуясь методическими разработками И.В. Татаренко (2002), выделяли следующие возрастные состояния особей: ювенильное (*j*), имматурное (*im*), виргинильное (*v*) и генеративное (*g*).

На Южном Урале вид обитает в узких диапазонах экологических условий (см. табл.). Амплитуда всех экологических характеристик местообитаний *N. nidus-avis* меньше одной ступени. Особенно однородными оказались почвенные условия – влажность, кислотность и богатство почв. В исследованных районах *N. nidus-avis* обитает на свежих (средневлажных) почвах (4.5-5.0 ступени шкалы), при реакции от умеренно кислой до слабощелочной (6.0-6.5 ступени шкалы). По богатству почвы местообитания *N. nidus-avis* можно отнести к умеренно богатым (4.0-4.7 ступени шкалы). Виды рода Neottia М.Г. Вахрамеева и др. (1994) относят к облигатным сциофитам. На Южном Урале *N. nidus-avis* растет при сомкнутости крон от 0.3 до 0.8. Таким образом, вид произрастает в условиях от полутени до полусвета (4.9-5.8 ступени шкалы). По термическому режиму *N. nidus-avis* является индикатором умеренного тепла (4.7-5.6 ступени шкалы).

В Центральной Европе *N. nidus-avis* обитает в сходных с Южным Уралом экологических условиях, особенно это касается факторов температуры и влажности почвы. По факторам кислотности и богатства почвы вид в

Экологические характеристики* местообитаний *N. nidus-avis* на Южном Урале

Номер ЦП	Освещенность	Температура	Влажность почвы	Кислотность почвы	Богатство почвы
1	5.3	5.2	4.5	6.5	4.2
2	5.7	5.0	4.8	6.1	4.2
3	5.5	5.1	4.8	6.0	4.5
4	5.5	4.7	4.9	6.3	4.5
5	4.9	4.9	4.6	6.1	4.5
6	5.4	4.8	4.9	6.2	4.7
7	5.5	5.6	4.6	6.3	4.0
8	5.3	4.9	4.7	6.3	4.4
9	5.8	4.8	5.0	6.0	4.5
min-max	4.9-5.8 (2.0)**	4.7-5.6(5.0)	4.5-5.0(5.0)	6.0-6.5(7.0)	4.0-4.7(5.0)

* Рассчитаны по экологическим шкалам H. Ellenberg (1979).

**В скобках – данные для Центральной Европы (Ellenberg, 1979).

Центральной Европе растет на более щелочных (7.0 ступень шкалы) и богатых (5.0 ступень шкалы) почвах. Максимальные отличия в экологии вида в разных частях ареала наблюдается по отношению к фактору освещенности. В Центральной Европе *N. nidus-avis* обитает в условиях от глубокой тени до тени (2.0 ступень шкалы).

На Южном Урале *N. nidus-avis* отмечен нами в березняках различного типа и в смешанных осиново-березовых лесах.

Демографические характеристики *N. nidus-avis* исследованы нами в шести ЦП. Численность особей в ЦП – невысокая, колеблется от 19 до 62 особей. Плотность также низкая – от 1.7 до 8.4 экз./м^2. Базовый возрастной спектр вида на Южном Урале – полночленный, двувершинный, с максимумом, приходящимся на имматурные и генеративные возрастные состояния (см. рис.). Зона базового спектра узкая, что говорит об однообразном

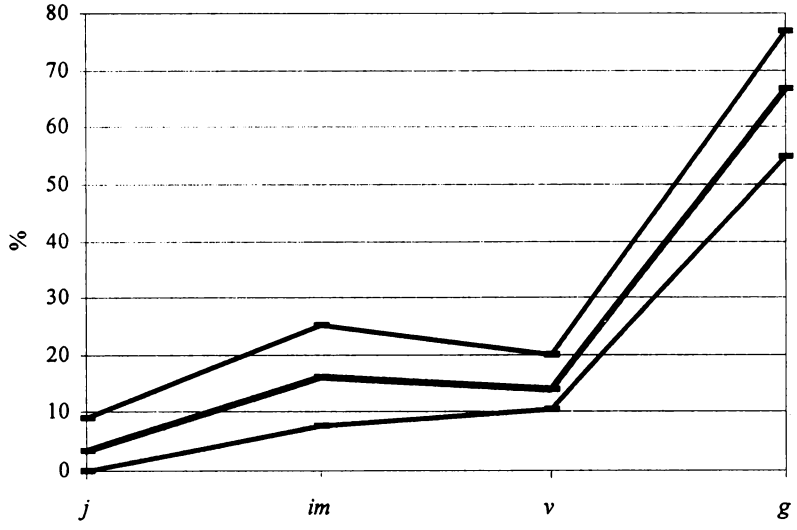


Рис. Базовый возрастной спектр *Neottia nidus-avis* на Южном Урале (по оси абсцисс – возрастное состояние особей, по оси ординат – минимальные, максимальные и средние доли (%) особей различных возрастных состояний).

возрастном составе всех исследованных ЦП. По-видимому, узость зоны базового спектра ЦП положительно коррелирует с узкой экологической амплитудой вида.

Литература

Аверьянов Л.В. Орхидные (Orchidaceae) средней России // Turczaninowia. 2000. №3(1). С. 30-53.

Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В., Быченко Т.М. Экологические характеристики некоторых видов евразиатских орхидных // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 4. С. 75-82.

Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988. 316 с.

Татаренко И.В. Биоморфологические особенности *Neottia nidus-avis* (Orchidaceae) // Бот. журн., 2002. Т.87. С. 60-67.

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefaspflanzen Mitteleuropas. 2 Aufl.: Scripta Geobotanica 9 (1979).

СОСТАВ РУДЕРАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЕЛА РАЗЛИЧНЫХ МЕСТ ОБИТАНИЯ

Калашникова Л.М.
Кабардино-Балкарский госуниверситет, г. Нальчик
klm49@mail.ru

Рудеральная флора представляет собой особый тип растительности, так как развивается на нарушенных местообитаниях. Если нарушенные местообитания возникли под влиянием человека, их можно отнести к антропогенным. Большинство работ по изучению рудеральной растительности связано с влиянием городской среды (Горчаковский, 1979; Василевич, Мотекайтите, 1988; Ellas, 1984). В любых населенных пунктах, в том числе и селах, встречаются разнообразные антропогенные экотопы, в которых развиваются рудеральные сообщества.

Объектом наших исследований послужила растительность нарушенных местообитаний селения Нижний Куркужин Баксанского р-на Кабардино-Балкарской Республики (КБР). Территория присельного массива (около 500-750 м над ур. м.) находится в области предгорной равнины и расположена на водоразделах рек Куркужин-Баксан, Куркужин-Куруко. Длина самого села около 10 км.

В результате предварительного обследования территории с. Нижний Куркужин нами было выделено три антропогенных экотопа: призаборный, придорожный, мусорный. Флористический состав представлен 53 видами, относящимися к 24 семействам.

Анализ соотношения представителей семейств в различных экотопах представлен в таблице. Во всех трех экотопах преобладают семейства Астровые (19-23%) и Бобовые (8-10%). Наибольшей видовой насыщенностью отличается мусорный экотоп, включающий 47 видов. Некоторые виды встречаются практически во всех нарушенных экотопах. К ним можно отнести амброзию полыннолистную, ромашку безъязычковую, одуванчик лекарственный.

Среди жизненных форм преобладают однолетние и двулетние виды, что характерно для рудеральной флоры. Из заносных видов в рудеральной флоре с. Нижний Куркужин можно отметить амброзию полыннолистную, мелколепестник однолетний.

Биоэкологический анализ рудеральной флоры показал, что сорные виды обладают специальными приспособлениями к произрастанию в определенном типе экотопа. В призаборном экотопе господствуют мезофильные растения, такие как яснотка белая, будра плющевидная, чистотел большой, звездчатка средняя.

Придорожный экотоп широко представлен видами, устойчивыми к вытаптыванию, ксерофитами или мезоксерофитами. Почки возобновления у таких растений находятся на уровне почвы, хорошо защищены упругими листьями, а в листьях и стеблях хорошо развита механическая ткань, препятствующая их раздавливанию. К ним относятся характерные растения данного экотопа, например, подорожники большой и ланцетолистный, одуванчик лекарственный, пастушья сумка, горец птичий (спорыш) и др. Мелкие, многочисленные семена растений прилипают с грязью к ногам человека и животных и распространяются на дальние расстояния.

Соотношение семейств в разных экотопах

Номер п.п.	Семейства	Экотоп,%		
		призаборный	придорожный	мусорный
1	Астровые	19	21	23
2	Пасленовые	2	2	2
3	Подорожниковые	2	2	2
4	Губоцветные	4	4	6
5	Мареновые	4	4	2
6	Колокольчиковые	2	2	2
7	Крапивные	4	4	4
8	Маревые	2	2	2
9	Гвоздичные	2	2	2
10	Маковые	4	2	4
11	Крестоцветные	2	4	4
12	Фиалковые	6	6	4
13	Первоцветные	2	2	2
14	Вьюнковые	2	2	2
15	Розоцветные	2	2	2
16	Коноплевые	-	2	2
17	Злаковые	6	10	10
18	Лютиковые	6	6	2
19	Гераниевые	2	2	2
20	Зонтичные	4	4	2
21	Бурачниковые	2	2	2
22	Аралиевые	2	2	2
23	Зверобойные	-	2	2
24	Бобовые	10	8	8

В мусорном экотопе доминируют в основном нитрофильные виды, так как почва здесь обогащена различными органическими и минеральными, в том числе азотными соединениями. Они имеют, как правило, мощный рост и различные приспособления, защищающие их от поедания и уничтожения.

В хозяйственном отношении в рудеральной флоре представлены лекарственные растения, медоносы, кормовые. Меньше встречается пищевых и декоративных.

Сравнение рудеральной флоры села и городов КБР (города Нальчик, Прохладный) показало, что видовой состав флоры села беднее (Цепкова и др., 1998, 2001). Видов лесных больше, по сравнению с рудеральной флорой города. Это связано с общей экологической обстановкой сельской местности.

Литература

Василевич В.И., Мотекайтите В.П. Рудеральные сообщества как особый тип растительности // Бот. журн., 1988. Т. 73. №12. С.1699-1707.

Горчаковский П.Л. Тенденции антропогенных изменений растительного покрова Земли // Бот. журн., 1979. Т. 64. №12. С.1697-1714.

Цепкова Н.Л., Воронова А.И. О рудеральной растительности города Нальчика // Экологические проблемы г. Нальчика. Нальчик, 1998. С. 93-103.

Цепкова Н.Л., Калашникова Л.М., Тюрина С.А. Рудеральная флора г. Прохладного // Вестник КБГУ. Сер. Биол. науки. Вып. 5. Нальчик, 2002. С. 67-69.

Ellias P. A survey of the ruderal plant communities of Western Slovakia // Feddes repert. 1984. Bd 95, Hf. 3-4. S. 251-276.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ НАПРЯЖЕННОСТИ КОНКУРЕНЦИИ

Кирик А.И.
Воронежский государственный университет, г. Воронеж
umacsvrn@mail.ru

Пространственная структура ценопопуляций является одним из важнейших популяционных показателей, который, с одной стороны, представляет собой результат адаптации растений к условиям среды, с другой – характеризует воздействие растений на среду и друг на друга. Для оценки влияния растений на среду используются различные экологические шкалы: Раменского, Цыганова, Элленберга и др. Однако вопрос о критериях, которые можно применить для оценки напряженности конкуренции растений, остается недостаточно изученным. В качестве одного из таких показателей можно использовать количественные параметры пространственной структуры популяций растений.

Общие закономерности пространственной организации популяций сформулированы в «принципе скопления Олли» (Реймерс, 1994), согласно которому агрегация особей способствует выживанию группы в целом, но при этом повышается напряженность конкуренции между особями данной группы. Контагиозное расположение растений в ценопопуляциях действительно является наиболее распространенным вариантом распределения, тогда как случайный и равномерный типы распределения встречаются значительно реже. Цель исследования – определить зависимость между пространственной структурой ценопопуляции и положением вида в растительном сообществе.

Исследования проводились на пойменных лугах бассейна верхнего Дона в заповеднике «Галичья Гора». В качестве объектов были выбраны популяции растений разных жизненных форм: рыхлодерновинный злак *Arrhenatherum elatius* (L.) J. Presl. & C. Presl., длиннокорневищный травянистый многолетник *Achillea millefolium* L. и стержнекорневой травянистый многолетник *Centaurea scabiosa* L. Для изучения пространственной структуры использовались методики П. Грейг-Смита (1967) и Л.Б. Заугольновой (1982). На трансектах 2 г40 м проводился учет плотности растений на метровых площадках, вычислялись дисперсия и средняя плотность, на основе коэффициента дисперсии определялся тип пространственного распределения особей.

В результате геоботанических описаний в центральной части поймы было выделено четыре ассоциации (табл. 1). В большинстве из них доминировал райграс. Территория сообщества четвертой ассоциации находилась в

Таблица 1

Названия ассоциаций и режимы использования территории исследования

Номер ассоциации	Название ассоциации	Режим использования
1	*Arrhenatherum elatius-Poa angustifolia±variiherbitas*	Сенокосный
2	*Arrhenatherum elatius-Gypsophila paniculata±variiherbitas*	Сенокосный
3	*Arrhenatherum elatius-Fragaria viridis±variiherbitas*	Заповедный
4	*Seseli libanotis -Gypsophila paniculata±variiherbitas*	Заповедный

небольшом понижении перед прирусловой частью, в связи с чем в нем сформировались условия, благоприятные для развития разнотравной растительности.

Ценопопуляции райграса и тысячелистника присутствовали во всех ассоциациях, популяции *Centaurea scabiosa* в ассоциациях № 2 и 4 были представлены небольшим количеством особей, поэтому их пространственная структура в этих фитоценозах не изучалась.

Из анализа показателей пространственной структуры (табл. 2) следует, что для большинства популяций характерен групповой тип размещения. Исключение составляет ценопопуляция № 4 *Arrhenatherum elatius*, в которой особи располагаются случайно. Это обусловлено тем, что отдельные растения райграса пытаются внедриться с соседних участков на территорию сообщества, состоящего из разнотравья с высоким проективным покрытием, потому особи *Arrhenatherum elatius* встречаются лишь спорадически.

Таблица 2

Показатели пространственной структуры

Номер ценопопуляции	Средняя плотность на 1 м^2	Дисперсия	Коэффициент дисперсии
Achillea millifolium			
1	3.2±0.9	49.35	15.42
2	5.8±1.3	153.4	27.08
3	12.8±1.2	574.4	44.88
4	2.6±1.1	42.85	16.48
Arrhenatherum elatius			
1	6.91±1.3	12.81	1.85
2	2.03±0.9	3.32	1.63
3	5.4±1.1	7.13	1.32
4	4.76±1.2	4.13	0.86
Centaurea scabiosa			
1	5.3±1.1	24.1	4.6
3	5.1±0.97	13.1	2.2

В результате исследований установлено, что в ценопопуляциях эдификаторов (*Arrhenatherum elatius*) расположение растений ближе к регулярному (1.32-1.85). Это связано с тем, что, выигрывая в конкуренции, доминанты увеличивают плотность ценопопуляции, укрепляют свои позиции в сообществе и продолжают все больше заполнять территорию, в результате чего расположение растений стремится к равномерному.

Пространственная структура *Achillea millefolium* имеет четко выраженный групповой характер. Особи тысячелистника располагаются по периферии сообществ, в центре практически не наблюдаются. Находясь в условиях постоянного влияния со стороны более мощных конкурентов, растения *Achillea millefolium* переходят к вегетативному размножению, что приводит к появлению агрегаций, состоящих преимущественно из имматурных и виргинильных особей.

В ценопопуляциях другого ассектатора *Centaurea scabiosa* также наблюдается контагиозное размещение растений. Василек шероховатый осуществляет самоподдержание популяций только семенным способом, поэтому плотность растений небольшая, скопления выражены слабее, чем у тысячелистника. Групповой тип размещения особей *Centaurea scabiosa* обусловлен возможностью внедрения этих стержнекорневых многолетников между скоплениями дерновин райграса, а высота растений (до 120-150 см у цветущих особей) позволяет выживать в условиях жесткой конкуренции с доминантами за воду и азот.

Таким образом, количественные показатели пространственной структуры, в комплексе с другими характеристиками ценопопуляций (Кирик, Никулин, 2003), можно использовать для оценки напряженности конкуренции. Кроме того, изменения параметров пространственного размещения ценофобов (например, *Achillea millefolium*) и доминантов являются четкими показателями нарушений и сукцессионных смен в растительных сообществах.

Литература

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Наука, 1967. 360 с.

Заугольнова Л.Б. Пространственная структура и взаимоотношения ценопопуляций некоторых степных злаков // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 2. С. 68-81.

Кирик А.И., Никулин А.В. Оценка виталитетного состава ценопопуляций как показателя напряженности конкуренции // Успехи современного естествознания, 2003. Вып. 9. С. 68-70.

Реймерс Н.Ф. Экология. М.: Наука, 1994. 367 с.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ *ALCHEMILLA GRACILIS* OPIZ В КОНТРАСТНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

Кодочигова О.В., Парастаева Н.Г.
Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола
botanica@marsu.ru

Одной из важнейших задач популяционной биологии по-прежнему остается исследование внутривидовой изменчивости. Особого внимания заслуживает изучение изменчивости агамно-половых комплексов. Факультативный апомиксис расширяет границы наследственной рекомбинации, приводит к возрастанию изменчивости популяции (Шишкинская, 2002). К.П. Глазуновой (1977) было предложено рассматривать род Alchemilla L. в качестве агамно-полового комплекса. Широкая экологическая амплитуда манжеток требует специального изучения экологической изменчивости (Тихомиров и др., 1995).

Целью настоящей работы является характеристика изменчивости *Alchemilla gracilis* Opiz (манжетки грациозной) по комплексу морфометрических признаков в контрастных экологических условиях.

В работе использован материал, собранный в двух местообитаниях на территории Горномарийского района Республики Марий Эл в окрестностях дер. Паулкино в июне 2002 г. Первое местообитание (в дальнейшем – М-1) расположено в западном направлении от дер. Паулкино на склоне, в 12 м от р. Сундырь. Второе местообитание (М-2) – в восточном направлении от дер. Паулкино на склоне, в 5 м от ручья, на расстоянии 3 км от М-1. Оба местообитания располагаются на склонах северной экспозиции, почвы легкосуглинистые. М-2 затеняется кронами деревьев. Степень сходства видового состава высших растений М-1 и М-2 по коэффициенту Жаккара (35.9%) незначительна. Оценка геоботанических описаний по шкалам Л.Г. Раменского (1956) и Д.Н. Цыганова (1983) показала, что в обоих местообитаниях довольно богатые, переменно обеспеченно увлажненные почвы, слабое влияние выпаса, сенокосная стадия. Однако М-1 характеризуется сухолуговым увлажнением и слабой аллювиальностью, М-2 – влажнолуговым увлажнением и очень слабой аллювиальностью. В М-1 и М-2 было заложено по 15 площадок размером 1м^2. Все растения манжетки с площадок были выкопаны и загербаризированы.

Всего обнаружено девять видов манжетки: *Alchemilla breviloba* Lindb. fil., *A. cymatophylla* Juz, *A. gracilis* Opiz, *A. litwinowii* Juz, *A. monticola* Opiz, *A. plicata* Buser, *A. sarmatica* Juz, *A. semilunaris* Alechin, *A. subcrenata* Buser. Подавляющее большинство составляют растения *A. gracilis*: в М-1 – 56.8, в М-2 – 81.7%.

Видовую принадлежность подавляющего большинства видов манжетки можно определить только в генеративном периоде, поэтому сравнение возрастной структуры ценопопуляций *A. gracilis* проводили лишь в *g1, g2* и *g3* состояниях. В М-1 и М-2 преобладают особи в *g3* состоянии, особи в *g1* и *g2* состояниях встречаются с примерно равными частотами. В М-2 наблюдается большая плотность *A. gracilis* (плотность особей – 32.7 на 1 м^2, розеток – 37.0), чем в М-1 (плотность особей – 12.5 на 1 м^2, розеток – 21.3).

Распределение *A. gracilis* по числу розеток у особи в исследованных местообитаниях однородно, доля однорозеточных растений составляет 88%. Вероятно, это связано с тем, что почвы в обоих местообитаниях сходны по структуре.

Из каждого местообитания было промерено по 30 однорозеточных особей возрастных состояний *g1, g2, g3*. Измеряли признаки, использованные в работах К.П. Глазуновой, В.Д. Мятлева (1990) и S. Frohner (1995): число листьев в розетке (1), длина стебля (2), длина цветоносной части стебля (3), длина черешка листа (4), число лопастей листа (5), ширина листовой пластинки (6), длина листовой пластинки (7), ширина верхней лопасти листа (8), длина верхней лопасти листа (9), длина гипантия (10), ширина гипантия (11), длина чашелистика (12), ширина чашелистика (13), длина листочка подчашия (14), ширина листочка подчашия (15), отношение длины чашелистика к ширине чашелистика (16), длины чашелистика к длине гипантия (17), длины листочка подчашия к длине гипантия (18), ширины листочка подчашия к длине чашелистика (19), ширины листочка подчашия к ширине чашелистика (20), длины листовой пластинки к ширине листовой пластинки (21).

Различия признаков вегетативных органов в двух местообитаниях очевидны (табл. 1). Довольно близки средние значения признаков цветка.

При сравнении дисперсий признаков прослеживается общая тенденция к увеличению изменчивости признаков в М-2. Однако F-критерий показывает, что лишь немногие отношения дисперсий статистически значимы. По другим признакам, относящимся к генеративной сфере, изменчивость выражена слабо, по индексам она не выражена.

Доля различий в общей изменчивости (однофакторный дисперсионный анализ, модель II) между растениями из разных местообитаний выше по признакам – (2), (3), (4), (6), (7), (8), (9), (18), (19) – от 67.3 до 91.1%, чем по признакам – (10), (17) – от 10.8 до 45.2%. Доля изменчивости для признака в М-1 и М-2 варьирует незначительно (от 0 до 23.2% в М-1 и от 2.7 до 30.9% в М-2). Наиболее существенна доля изменчивости между возрастными состояниями для признаков (2) и (3). По некоторым индексам различия не выявляются.

Анализируя связь между признаками *A. gracilis* (коэффициент корреляции Спирмена), можно отметить сходство общей схемы распределения коэффициентов корреляции для растений разных возрастных состояний в разных местообитаниях. Наблюдается группировка признаков. Полученные группы коэффициентов корреляции имеют смысл корреляционных плеяд (Берг, 1993). В табл. 2 приведены осредненные коэффициенты корреляции между группами признаков. Наиболее высокие средние значения коэффициентов корреляции получены между

Таблица 1

Названия ассоциаций и режимы использования территории исследования

Номер признака	Место-обитание	Возрастные состояния			Доля,%
		g1	*g2*	*g3*	
2	1	74.0 ± 4.03	102.0 ± 4.04	87.8 ± 4.85	23.2
	2	214.3 ± 0,00	267.9 ± 8.56	234.5 ± 8.84	16.4
	Доля,%	77.6	91.1	87.5	
3	1	41.5 ± 3.45	64.4 ± 4.07	51.3 ± 3.74	21.7
	2	124.6 ± 8.64	179.7 ± 8.33	144.9 ± 6.61	27.6
	Доля,%	72.4	83.7	83.4	
4	1	30.1 ± 1.97	28.6 ± 1.61	28.2 ± 2.07	0
	2	126.8 ± 7.45	138.1 ± 8.06	131.8 ± 9.06	0
	Доля,%	83.9	85.5	80.4	
6	1	32.1 ± 0.08	33.7 ± 1.49	31.8 ± 1.11	0
	2	55.0 ± 1.46	60.7 ± 1.37	57.0 ± 2.23	5.6
	Доля,%	87.1	86.6	79.6	
7	1	18.5 ± 0.00	19.4 ± 0.08	18.5 ± 0.07	0
	2	30.4 ± 0.45	34.4 ± 0.36	32.6 ± 1.44	10.3
	Доля,%	84.7	85.0	82.6	
8	1	9.0 ± 0.23	9.8 ± 0.31	9.7 ± 0.35	1.6
	2	14.3 ± 0.32	15.5 ± 0.37	14.9 ± 0.44	4.2
	Доля,%	85.4	81.9	75.4	
9	1	7.8 ± 0.17	8.6 ± 0.28	8.5 ± 0.32	6.5
	2	12.8 ± 0.33	13.7 ± 0,33	13.8 ± 0.44	2.7
	Доля,%	84.9	81.9	75.2	
10	1	1.8 ± 0.04	1.9 ± 0,03	1.8 ± 0.03	6.1
	2	1.65 ± 0.02	1.8 ± 0,03	1.7 ± 0.03	18.0
	Доля,%	20.9	13.4	10.8	
11	1	1.4 ± 0.03	1.5 ± 0.03	1.4 ± 0.02	8.2
	2	1.4 ± 0.02	1.5 ± 0.02	1.4 ± 0.02	9.9
	Доля,%	0	0	0	
12	1	1.4 ± 0.02	1.5 ± 0.01	1.5 ± 0.02	5.7
	2	1.4 ± 0.01	1.6 ± 0.02	1.5 ± 0.02	28.1
	Доля,%	0	20.6	21.4	
13	1	1.2 ± 0.01	1.2 ± 0.01	1.2 ± 0.01	5.7
	2	1.2 ± 0.01	1.2 ± 0.01	1.2 ± 0.02	8.9
	Доля,%	0	3.1	0	
14	1	1.1 ± 0.03	1.1 ± 0.02	1.1 ± 0.02	0
	2	1.1 ± 0.02	1.2 ± 020	1.2 ± 0.02	30.9
	Доля,%	0	27.3	38.4	
15	1	0.6 ± 0.01	0.7 ± 0.01	0.7 ± 0.01	4.0
	2	0.6 ± 0.01	0.7 ± 0.01	0.7 ± 0.02	13.9
	Доля,%	0	11.8	5.0	
16	1	1.2 ± 0.01	1.3 ± 0.01	1.2 ± 0.02	0
	2	1.2 ± 0.01	1.3 ± 0,02	1.3 ± 0.02	7.7
	Доля,%	0	5.2	18.9	
17	1	0.8 ± 0.01	0.8 ± 0.01	0.8 ± 0.01	0
	2	0.9 ± 0.08	0.9 ± 0.01	0.9 ± 0.01	0.7
	Доля,%	30.1	43.7	45.2	
18	1	5.2 ± 0.15	5.3 ± 0.18	5.3 ± 0.21	0
	2	8.7 ± 0.21	9.8 ± 0.22	8.8 ± 0.23	0
	Доля,%	86.0	83.3	75.6	
19	1	6.4 ± 0.18	6.6 ± 0.22	6.6 ± 0.26	0
	2	9.9 ± 0.25	9.9 ± 0.25	9.8 ± 0.32	0
	Доля,%	82.2	77.6	67.3	
20	1	0.5 ± 0.01	0.6 ± 0.01	0.6 ± 0.01	0
	2	0.5 ± 0.01	0.6 ± 0.01	0.6 ± 0.01	6.3
	Доля,%	0	5.4	8.2	
21	1	0.6 ± 0.01	0.6 ± 0.01	0.6 ± 0.01	0
	2	0.6 ± 0.01	0.6 ± 0.01	0.6 ± 0.01	5.9
	Доля,%	11.4	0	0	

признаками вегетативной (0.59) и генеративной сферы (0.47), между другими парами групп признаков – от 0.01 до 0.19. Большие различия между средними значениями признаков в контрастных условиях, вероятно, не влияют на характер связей между признаками. Корреляции в группе вегетативных признаков выше, чем в группе генеративных

Таблица 2

Средние значения коэффициентов корреляции Спирмена в группах признаков у *Alchemilla gracilis*

Возрастное состояние	Группа признаков	Местообитание	
		1	2
g1	Вегетативная	**0.47**	**0.56**
	Генеративная / вегетативная	0.24	0.14
	Генеративная	**0.68**	**0.48**
	Индексы / вегетативная	0.15	0.19
	Индексы / генеративная	0.05	0.01
	Индексы / индексы	0.01	0.02
g2	Вегетативная	**0.56**	**0.55**
	Генеративная / вегетативная	0.11	0.14
	Генеративная	**0.32**	**0.48**
	Индексы / вегетативная	0.23	0.17
	Индексы / генеративная	0.03	-0.02
	Индексы / индексы	0.09	-0.02
g3	Вегетативная	**0.69**	**0.71**
	Генеративная / вегетативная	0.2	-0.13
	Генеративная	**0.44**	**0.42**
	Индексы / вегетативная	0.22	0.2
	Индексы / генеративная	0.05	-0.04
	Индексы / индексы	0.09	-0.01

признаков. Аналогичные данные были получены К.П. Глазуновой и В.Д. Мятлевым (1990) для *A. monticola*. Наблюдается сходство коэффициентов корреляции у растений разных возрастных состояний.

Авторы выражают искреннюю благодарность Н.В. Глотову за ценные советы, рекомендации в ходе статистической обработки данных и оформления работы.

Работа выполнена при поддержке гранта НП «Университеты России» (УР. 07.01.012) и гранта МарГУ (задание Минобразования РФ).

Литература

Берг Р.Л. Экологическая интерпретация корреляционных плеяд // Генетика и эволюция: Избранные труды. Новосибирск: ВО «Наука», 1993. С.123-137.

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 239 с.

Глазунова К.П. О возможности применения теории агамно-полового комплекса к систеамтике покрытосеменных растений (на примере рода Alchemilla L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 129-139.

Глазунова К.П., Мятлев В.Д. Корреляционная структура и изменчивость признаков при регулярном апомиксисе (на примере агамного вида *Alchemilla monticola* Opiz) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 6. С. 96-109.

Тихомиров В.Н., Нотов А.А., Петухова Л.В., Глазунова К.П. Род Манжетка // Биологическая флора Московской области. Вып. 10. М.: Изд-во МГУ; Изд-во «Агрус». 1995. С. 83-118.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 472 с.

*Шишкинская Н.А.*Развитие концепции эволюционной роли апомиксиса // Репродуктивная биология, генетика и селекция. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 2002. С. 26-32.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н. и др. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Гос. изд-во с.-х. лит., 1956. 427 с.

Frohner S. Alchemilla. In: Hegi G. III. FI. Mitteleur. 2. Aufl. 4, 2B: 13.1995. 242 S.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ-МАРКЕРОВ ПРИ ВЫДЕЛЕНИИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ РАСТЕНИЙ

Козырева С.В., Шестакова Э.В.
Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола
gentiana@inbox.ru

Одним из направлений популяционной биологии является изучение и описание онтогенеза растений разных жизненных форм.

Объектом наших исследований была горечавка крестовидная (*Gentiana cruciata* L.) – моноподиально-розеточный, короткокорневищный, кистекорневой, травянистый поликарпик с вертикальным эпигеогенным корневищем (Серебрякова, 1979; Захарова, 1993).

При выделении онтогенетических состояний, кроме общепринятых морфологических признаков-маркеров, мы использовали признаки анатомической структуры вегетативных органов. Литературные данные об использовании анатомических признаков-маркеров состояний единичны (Барыкина, Луферов, 1988; Ведерникова и др., 1988).

Анатомическому анализу подвергались стебли, корни и листья в свежем и фиксированном виде. Растения извлекались из почвы методом сухой откопки. Затем производились отмывка подземных органов от почвы и легкое подсушивание фильтровальной бумагой. Фиксацию осуществляли этиловым спиртом (85%). Фиксированные органы растений использовали для получения микропрепаратов, пригодных для тонких анатомических исследований. Приготовление препаратов, биометрические измерения и их математическая обработка, изготовление рисунков проводились по общепринятым методикам.

В результате исследований выявлены следующие анатомические особенности онтогенетических состояний *G. cruciata*: стебель проростка имеет все типичные для стебля зоны. Первичная кора тонкая, глубже расположены проводящие и основные ткани. При этом разделение на ксилему и флоэму не выражено. Мезофилл листа гомогенный. Центральная жилка развита, однако ксилема и флоэма слабо дифференцированы. Вокруг центрального пучка развита колленхима. Боковые жилки находятся в зачаточном состоянии. Корень проростка имеет небольшой диаметр, неупорядоченное расположение клеток, первичная кора преобладает по объему над осевым цилиндром, проводящие ткани слабо разделены на флоэму и ксилему.

Стебель ювенильного растения увеличивается в диаметре, более развита паренхима первичной коры, в осевом цилиндре разделение тканей на флоэму и ксилему еще слабо выражено, проводящие ткани представлены пучками мелких клеток. Сердцевина более развита, представлена крупными клетками. Лист имеет однородный мезофилл, увеличивается его толщина, появляется механическая обкладка вокруг проводящего пучка. В корне флоэма и ксилема расположены сплошными цилиндрами. Ксилема значительно преобладает над флоэмой. Начинается формирование камбия. Сердцевина состоит из мелких клеток.

У имматурного растения увеличивается диаметр стебля. Еще более развита паренхима первичной коры, и она заметно преобладает (по сравнению с диаметром осевого цилиндра). Стебель имеет пучковое строение, пучки состоят из мелких клеток флоэмы и ксилемы. Для листа характерно возрастание объема мезофилла, центральной жилки и количества проводящих пучков. Он имеет теневую структуру, нет дифференциации на палисадный и губчатый мезофилл. В корне происходит увеличение диаметра всех тканей. Ксилема все еще преобладает в размерах над флоэмой.

Стебель виргинильного растения имеет первичную кору из паренхимы и уголковой колленхимы, в клетках которых есть хлоропласты. Стела максимального диаметра, состоит из перицикла, который представлен склеренхимой и расположен в виде мощного кольца и проводящих пучков из ксилемы и флоэмы – сохраняется пучковое строение. Сердцевина извилисто-многоугольной формы с хорошо развитой системой межклетников в центре и перимедулярной зоной на периферии. Лист отличается максимальной толщиной мезофилла, дифференцированного на палисадную и губчатую паренхиму. Увеличиваются размеры центрального проводящего пучка и количество боковых проводящих пучков. Центральный проводящий пучок имеет камбий. Возрастает диаметр элементов флоэмы и ксилемы. Проводящие пучки окружены плотно сомкнутыми обкладочными клетками. В корне уменьшается диаметр первичной коры и увеличивается диаметр сердцевины, в центре которой начинается разрушение тканей. Между флоэмой и ксилемой формируется два-три слоя клеток камбия.

Стебель молодых генеративных растений растет в диаметре, особенно хорошо выражена сердцевина с межклетниками. Флоэма и ксилема представлены сплошными цилиндрами, проводящие пучки сливаются, формируется непучковый тип анатомической структуры. В листе увеличиваются толщина мезофилла и диаметр центрального проводящего пучка. В корне разрушается первичная кора, формируется вторичная покровная ткань – перидерма. Флоэма и ксилема расположены сплошными цилиндрами. Флоэма представлена ситовидными трубками с клетками-спутницами и мелкими клетками лубяной паренхимы и склеренхимы. Ксилема представлена большим количеством округлых сосудов, расположенных правильными радиальными рядами.

Стебель средневозрастного генеративного растения наибольшего диаметра, с максимально развитой корой и сердцевиной. Сохраняется склеренхима перицикла, проводящие пучки сливаются в тяжи флоэмы, ксилемы и камбия. В сердцевине усиливается склерификация тканей. В корне увеличивается кора, в листе – объем всех тканей, который дифференцирован на палисадную и губчатую паренхиму.

Стебель старого генеративного растения непучкового строения. В сердцевине стебля увеличивается склерификация тканей. В листе меняется форма проводящего пучка – он становится плоским.

В постгенеративном периоде стебель характеризуется уменьшением диаметра коры, увеличивается диаметр проводящих тканей и сердцевины. Появляется паренхима перицикла. Сердцевина состоит из более или менее одинаковых, крупных клеток и скоплений мелких клеток механической ткани с утолщенными стенками. Сохраняется непучковая структура.

Следовательно, в онтогенезе горечавки крестовидной изменяется анатомическая структура вегетативных органов. Тип анатомической структуры стебля в ходе онтогенеза меняется от пучкового (*p, j, im, v*) к непучковому типу (*g0, g1, g2, g3, ss, s*).

Анатомические изменения в структуре листовой пластинки проявляются в характере мезофилла. У проростков и ювенильных растений его клетки расположены неупорядоченно, слабо развиты механические ткани в центральной

жилке – начинается их формирование. У проростков, ювенильных, имматурных и сенильных растений нет дифференциации на палисадную и губчатую паренхиму. У растений генеративного периода и субсенильных растений мезофилл дифференцирован на палисадную паренхиму в виде одного слоя вытянутых клеток и губчатую паренхиму. Толщина мезофилла достигает максимума у виргинильных, средневозрастных генеративных и сенильных растений. Меняется форма проводящего пучка – в генеративном периоде он принимает плоскую форму. В постгенеративном периоде мезофилл листа имеет хорошо развитую систему межклетников.

Анатомическая структура корня во всех онтогенетических состояниях непучкового типа. В ходе онтогенеза имеет место изменение диаметра коры корня, достигая максимума у имматурных растений. Увеличение диаметра сердцевины происходит по одновершинной кривой с максимумом на средневозрастных генеративных растениях, она становится более рыхлой, идет отмирание и разрушение клеток.

Таким образом, анатомическими признаками-маркерами возрастных состояний *G. cruciata* являются толщина и структура мезофилла, форма и количество проводящих пучков листа; тип анатомической структуры стебля и корня (пучковый, непучковый), их диаметр, соотношение и характер тканей коры, осевого цилиндра и сердцевины.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 01-04-48949.

Литература

Барыкина Р.П., Луферов А.Н. Онтогенетические преобразования морфолого-анатомической структуры вегетативных органов у василистника изопироидного // Вопросы онтогенеза растений: Межвуз. сб. Йошкар-Ола, 1988. С. 65-75.

Ведерникова О.П., Орлова Н.Н., Загайнова С.И. Особенности онтогенеза и жизненного состояния луговика дернистого // Вопросы онтогенеза растений: Межвуз. сб. Йошкар-Ола, 1988. С. 46-64.

Захарова И.П. Модели побегообразования и жизненные формы некоторых горечавок (Gentiana L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1993. Т. 98. Вып. 2. С. 74-81.

Серебрякова Т.И. Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде Gentiana L. // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1979. Т. 84. Вып.6. С. 97-108.

ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ ИНДИВИДУАЛЬНО-ОРИЕНТИРОВАННЫЕ МОДЕЛИ НЕЛИНЕЙНОЙ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

Комаров А.С.
Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, г. Пущино
komarov@issp.serpukhov.su

Математическое моделирование нелинейной динамики популяций растений обладает рядом особенностей, диктуемых биологической спецификой:

– главную роль играет пространственная структура размещения растений в популяции, так как они расположены неподвижно, а конкурентные взаимодействия и реализованные возможности вегетативного возобновления определяются структурой взаимного размещения и относительными размерами;

– динамика популяций растений носит вероятностный характер, поскольку случайность присутствует даже в момент заселения территории; существующее генетическое и морфологическое разнообразие вместе с микромозаичностью условий также вносят случайность в описание событий и процессов;

– развитие растений во времени может быть описано в терминах дискретных состояний, в которых рост и другие морфологические и физиологические процессы специфичны для каждого из состояний (Ценопопуляции растений, 1977);

– важным понятием, позволяющим объединить популяционный и балансовый подходы, является представление об элементарной единице биологического круговорота или «экосистеме одного растения» (Чертов, 1985), которое позволяет ввести количественное описание локальной конкуренции за основные ресурсы: свет, воду и минеральное питание.

Эти особенности определяют применение того или иного подхода при математическом моделировании. Мы не будем рассматривать матричные модели, которые традиционно используются для построения моделей динамики популяций растений, но не учитывающие пространственную структуру (см., например, Логофет, 2003), а остановимся на моделях, где популяция состоит из отдельных особей и где в явном виде учитывается пространственная структура популяций.

Можно выделить несколько основных подходов к такому моделированию динамики популяций и сообществ растений. Модели можно разделить на две группы: аналитические и имитационные, хотя граница между ними чрезвычайно условна. В первую группу входит очень немного моделей, в которых аналитическими методами решаются задачи пространственного характера. Их обзор проведен в работах (Комаров, 1988; Chertov et al., 1999). Эти модели, по сути, дела являются штучными попытками применить достаточно не простые и часто весьма

изобретательные математические методы для решения некоторых конкретных задач, и вряд ли могут быть широко применены. Необходимо отметить разработанную в 1980-е гг. на базе физических представлений «теорию экологического поля» (Wu et al., 1985 и др.), основной концепцией которой является описание перекрытий зон влияния растений при конкуренции за ресурс, а также перспективный подход к построению вероятностных моделей динамики популяций растений в терминах марковских случайных полей с локальным взаимодействием (Комаров, 1979). Однако математические трудности, возникающие на этом пути, пока позволяют построить только статические модели, описывающие характер взаимодействия между растениями в популяциях.

Ко второй группе моделей относится индивидуально-ориентированный имитационный подход в моделировании экологических систем, который возник в последние десятилетия как новая техника моделирования (Комаров, 1988; Balzter et al., 1998; Chertov et al., 1999 и др.). Этот подход представляет собой компьютерный анализ совместной динамики множества дискретных объектов, расположенных в пространстве, каждый из которых меняет во времени свое состояние и характеристики по тем или иным правилам.

В последние годы такой поход интенсивно применялся к анализу основных проблем количественного описания динамики растительности на популяционном и биогеоценотическом уровнях: 1) анализу динамики популяций и сообществ растений разных жизненных форм в условиях внешних воздействий с использованием клеточно-автоматных моделей (Комаров, Паленова, 2001; Komarov et al., 2003); 2) количественному описанию биологического круговорота элементов, в первую очередь, углерода в системе «растительность – почва» с учетом особенностей популяционной структуры растительного яруса и при изменениях внешних условий с помощью прямого компьютерного моделирования популяций и сообществ деревьев как системы позиционированных в пространстве отдельных особей с локальной конкуренцией за свет и минеральное питание (Chertov et al., 2003; Komarov et al., 2003).

В рамках первой группы моделей продемонстрирована роль пространственной структуры популяций растений с вегетативным размножением в обеспечении устойчивости популяции по отношению к внешним уничтожающим воздействиям, обнаружены явления, аналогичные фазовым переходам в физике, показаны роль фитогенного поля (по А.А.Уранову) в сложении сообщества из нескольких видов и стабилизирующая роль динамической поливариантности онтогенеза растений. Простейшие имитационные модели популяций демонстрируют все типы нелинейной динамики: возникновение структур из начального хаоса, зависимость от начальных условий и т.д.

Вторая группа моделей позволила разработать методику оценки пулов и динамики углерода в различных компартментах лесных экосистем: лесной растительности, сухостое и валеже, почве. Показано на примере анализа конкретной территории в Московской области влияние разных сценариев лесопользования, их роль в процессе накопления углерода в почве. Также был проведен анализ выяснения иерархии причин увеличения в 1,5 раза продуктивности основных лесных видов в Европе. Показано, что оно связано с возросшей промышленной эмиссией окислов азота. Проводятся работы по сравнительной оценке накопления и распределения углерода в лесных экосистемах бореальной зоны России, Европы и Канады.

Работы по имитационному моделированию поддержаны ГЦНТП «Глобальные изменения климата и их вероятные последствия», контракт Миннауки РФ №43-016.11.1625, Программой Президиума РАН «Изменения природной среды и климата: природные катастрофы», грантами РФФИ 02-04-48965 и ИНТАС 2001-0633, 2001-0512.

Литература

Комаров А.С. Марковские поля и растительные сообщества // Взаимодействующие марковские процессы и их приложения к анализу многокомпонентных систем. Пущино, 1980. С. 7-21.

Комаров А.С. Математические модели в популяционной биологии растений // Ценопопуляции растений. Очерки популяционной биологии. М.: Наука, 1988. С.137-155.

Комаров А.С., Паленова М.М. Моделирование взаимодействующих популяций вегетативно-подвижных трав // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биол. 2001. Т.106. №5. С.34-41.

Логофет Д.О. Три источника и три составные части формализма популяций с дискретной стадийной и возрастной структурами // Математическое моделирование, 2002. №12. С.11-22.

Balzter H., Braun P.W., Kohler W. Cellular automata models for vegetation dynamics // Ecological Modelling. 1998. № 107. P.113-125.

Chertov O.G., Komarov A.S., Karev G.P. Modern Approaches in Forest Ecosystem Modelling. Brill, 1999. 130 p.

Komarov A.S., Palenova M.M., Smirnova O.V. The concept of discrete description of plant ontogenesis and cellular automata models of plant populations // Ecological Modelling, 2003.

Wu H., Sharpe P.J.H., Walker J., Penrige L.K. Ecological field theory: a spatial analysis of resource interference among plants // Ecological Modelling 1985. №29. P. 215-243.

МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ И ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ИХ ФАКТОРЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЕВРОПЕЙСКОГО БОБРА (*CASTOR FIBER*)

Кораблев Н.П.
Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник, Тверская обл.
cranlab@mail.ru

В 1930–1940-х гг. широко проводились транслокации бобров для восстановления их прежнего ареала. Источником для многих вновь созданных популяций послужила колония бобров Воронежского заповедника (Дежкин, Жарков, 1960). За последние 70-80 лет многие популяции бобра подверглись воздействию двух эволюционно значимых процессов: эффекту «бутылочного горлышка» и эффекту основателя. Поэтому изучение данного вида с микроэволюционных позиций, несомненно, представляет интерес для разнообразных исследований.

В основу работы легли коллекции черепов европейского бобра (*Castor fiber* L.), собранные на территориях Воронежского (n=85; ВЗ), Центрально-Лесного (n=120; ЦЛЗ), Окского (n=255; поделена на ОЗI и ОЗII по периодам сбора), Мордовского (n=73; МЗ) заповедников и Стругокрасненского р-на Псковской области (n=71; ПО). Источником племенного материала для реакклиматизированных группировок заповедников явилась популяция воронежских бобров, которые имеют смешанное происхождение: начало им положили белорусские и аборигенные бобры. Стругокрасненский район населен потомками белорусских животных. Общее количество исследованных черепов – 604 экз. Фенетическое описание черепов выполнено на базе каталога неметрических вариаций краниологических признаков, включающего 65 вариаций 22-х признаков (Кораблев и др., 1997). На основе частот встречаемости фенов рассчитаны популяционные показатели, предложенные Л.А. Животовским (1982), а также оценена стабильность индивидуального развития (Захаров, 1987; Захаров и др., 1996).

Сравнение частот вариаций признаков позволяет отметить существенные отличия фенофонда всех сравниваемых выборок. Различия в частоте некоторых доминирующих фенов достигают 40% и более. С позиции «теории основателя» представляется логичным, что в реинтродуцированных популяциях по сравнению с «материнской» общее число фенов уменьшилось (на семь в выборке ЦЛЗ и на девять – в СЗ). В «дочерних» популяциях появилось только три новых фена, встречающихся с частотой не более 8%. Убедительно выглядят отличия в частоте встречаемости некоторых фенов в сериях родственных воронежским бобрам (отдельные вариации представлены с частотой 0.75-0.89) и выборки ПО образованной белорусскими животными (те же фены проявляются с частотой 0.06).

Среднее значение внутрипопуляционного разнообразия m выборки ВЗ превышает значения, полученные для реинтродуцированных популяций. То же касается и концентрации редких фенов *h*, исключение составляет лишь популяция МЗ, в которой значение *h* составляет 0.258 против 0.256 в ВЗ (табл. 1). Однако с учетом верхнего и нижнего пределов ошибки различия в структуре фенооблика сравниваемых популяций маскируются. В пределах ошибки достоверные различия обнаружены в показателе m. Так, по сравнению с бобрами ВЗ внутрипопуляционное разнообразие снижается во всех реинтродуцированных популяциях, за исключением ЦЛЗ, где изменения недостоверны. Особенно низко внутрипопуляционное разнообразие в МЗ. Интересно отметить, что в выборке ОЗII значения *h* и m повысились по сравнению с выборкой ОЗI. Значения показателя сходства *r* серии черепов ПО с остальными выборками демонстрирует низкие значения. Это подчеркивает их различное происхождение, причем наиболее низкое значение *r* (0.89) в паре ОЗI-ПО и в остальных попарных сравнениях показатель сходства не превышает 0.92. Совершенно иная картина вырисовывается при сравнении генетически родственных воронежской и реинтродуцированных популяций. Здесь значения *r* не ниже 0.94, однако и наибольший показатель сходства не превышает 0.97.

Говоря о фенетической дистанции между бобрами ВЗ и реинтродуцированными популяциями, на первый план сходства можно выдвинуть серии ОЗII и ЦЛЗ (r=0.97; W=0.001), далее с небольшим отрывом следует выборка ОЗI (r=0.96, W=0.001), затем популяция МЗ (r=0.95). Попарное сравнение реинтродуцированных популяций демонстрирует различную степень дифференциации их фенооблика. Показатель сходства в паре ОЗI-ОЗII составляет 0.97, подтверждая их значительное сходство. Такое же значение *r* и в паре ОЗII-ЦЛЗ, что позволяет судить о незначительной дифференциации популяций бобров в тот период. Несколько заметнее обособлены бобры из Мордовского заповедника. Диапазон значений показателя сходства от 0.94 (пара ЦЛЗ-МЗ), до 0.96 (ОЗI;II-МЗ). Фенетическая дистанция в паре ОЗ-ЦЛЗ больше (r=0.95), чем в паре ВЗ-ЦЛЗ (r=0.97). Проведенный анализ указывает на разнонаправленность микроэволюционных процессов в географически изолированных популяциях. Опираясь на значения показателя сходства фенооблика, можно заключить, что микроэволюционные процессы, протекающие

Таблица 1

Средние значения и пределы ошибки степени и структуры внутрипопуляционного разнообразия шести серий черепов бобров

ВЗ		ОЗ II		ЦЛЗ		ОЗ I		МЗ		ПО	
μ	h	μ	h	μ	h	μ	h	μ	h	μ	h
2.134 ± 0.123	0.256 ± 0.082	2.118 ± 0.105	0.242 ± 0.032	2.119 ± 0.114	0.249 ± 0.035	2.094 ± 0.091	0.213 ± 0.030	1.978 ± 0.126	0.258 ± 0.042	2.114 ± 0.016	0.239 ± 0.05

в популяциях в ранний период их пространственной изоляции, носят дивергентный характер. Более поздние сборы черепов уже свидетельствуют о некоторой конвергенции с материнской популяцией. Бобры серии ПО характеризуются максимальной фенетической обособленностью, что представляется закономерным, учитывая их белорусское происхождение. Сравнительно низкое внутрипопуляционное разнообразие косвенно говорит о низкой генетической вариабельности, практически неизбежной в случаях выпуска небольшого числа зверей. Начало рассматриваемым группировкам положили ограниченные группы животных: ЦЛЗ – 8, ОЗ – 23, МЗ – 34, ПО – 18 бобров, причем последняя дважды проходила «бутылочное горлышко», основываясь из малочисленной группы особей. Другим последствием длительного близкородственного скрещивания явился генный дисбаланс и, как следствие этого, нарушение стабильности индивидуального развития. В данном случае это проявилось практически в двукратном увеличении уровня флуктуирующей асимметрии в реинтродуцированных популяциях (табл. 2).

Таблица 2

Характеристика стабильности индивидуального развития
(средняя частота асимметричного проявления на признак, %) бобров шести выборок

ОЗ I	ОЗ II	ЦЛЗ	ВЗ	ПО	МЗ
26.39±3.18	23.60±2.92	27.54±3.41	11.74±1.93	22.48±3.17	22.02±3.42

Таким образом, на микроэволюционные процессы в некоторых реинтродуцированных популяциях европейского бобра накладывает отпечаток низкая генетическая вариабельность, лимитирующая адаптивные возможности особей, прошедших фазу низкой численности.

Литература

Дежкин В.В., Жарков И.В. Итоги расселения речных бобров в целях восстановления их запасов и ареала в СССР // Труды ВГЗ. Вып. IX. Воронеж: ВГУ. 1960. С.3-33.

Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38-44.

Захаров В.М. Асимметрия животных. М.: Наука, 1987. 216 с.

Захаров В.М., Крысанов Е.Ю., Пронин А.В. Методология оценки здоровья среды // Последствия чернобыльской катастрофы: Здоровье среды. М.: Наука, 1996. С. 22-32.

Кораблев П.Н., Алексеева Т.А., Кораблев Н.П. Бобр речной (Castor fiber) // Популяционная фенетика. Каталог основных неметрических вариаций краниологических признаков млекопитающих. М.: Наука, 1997. С. 209-220.

АНАЛИЗ ФЕНОФОНДА ПОПУЛЯЦИЙ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В РАЙОНЕ АЭС КАК МЕТОД РЕГИОНАЛЬНОГО МОНИТОРИНГА

Кораблев П.Н., Кораблев Н.П., Кораблева В.Н.
Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник, Тверская обл.
cranlab@mail.ru

Несмотря на пристальное внимание экологов к АЭС и разнообразным исследованиям в их зонах, любые работы в данном направлении актуальны. Это объясняется необходимостью накапливать объективные сведения о влиянии станций на живые объекты, обеспечивая дискуссию о будущем атомной энергетики научно обоснованными аргументами.

Если масштаб мониторинга в районе АЭС определить как точечный, локальный, региональный и глобальный, то социально более востребованным окажется региональный. Именно этот уровень мониторинга определяет качество среды на территории проживания людей в непосредственной близости от потенциального источника опасности.

Массовые виды хищных млекопитающих (лисица *Vulpes vulpes*, енотовидная собака *Nictereutes procyonoides*, лесная куница *Martes martes*, американская норка *Mustela vison*, черный хорь *Mustela putorius*), являющиеся объектами охоты, связаны с природной средой гораздо теснее человека. Ответная реакция их популяций на изменения качества среды обитания вполне сопоставима с реакцией популяций человека, но значительно превосходит ее по скорости. Следовательно, изучение популяций млекопитающих позволяет улавливать негативные изменения качества среды до того, как на них отреагируют жители прилегающих к станции территорий. Основу питания перечисленных видов составляют мелкие млекопитающие, птицы, земноводные, рыбы, беспозвоночные, т.е. животные, занимающие различные экологические ниши и интенсивнее перерабатывающие первичную природную продукцию. Оценка состояния популяций хищных млекопитающих, замыкающих трофическую цепь, позволяет наиболее полно и интегрировано (с учетом комплекса всех факторов) характеризовать качество природной среды в региональном масштабе.

В охотничий сезон 2002-2003 гг. в районе Калининской АЭС (Удомельский р-н Тверской области) был организован сбор тушек и черепов пяти видов млекопитающих. В настоящем сообщении приводятся результаты анализа фенофонда трех популяций американской норки на основе сравнительного изучения выборок черепов. Сравнивались серии по 50 черепов из различных районов Тверской области, в том числе Удомельского р-на (период сбора 2002-2003 гг.), Нелидовского-Оленинского (1995-2002 гг.) и Торопецкого (1996-2002 гг.). Расстояние по прямой линии между первой выборкой и двумя другими – около 300, между второй и третьей – около 100 км.

Для описания фенофонда использовано 46 вариаций (фенов) 15 признаков. При этом 27 вариаций характеризуют изменчивость девяти одонтологических признаков и 19 вариаций – изменчивость шести собственно краниологических признаков. Одонтологические и собственно краниологические признаки анализировались в совокупности и как самостоятельные системы признаков. На основе частот встречаемости вариаций были получены показатели, характеризующие степень и структуру внутрипопуляционного разнообразия (Животовский, 1982), а также уровень флуктуирующей асимметрии (Захаров, 1987). Анализ популяций по двум независимым системам признаков был предпринят для проверки гипотезы о большей диагностической ценности одонтологических признаков по сравнению с краниологическими, что определяется более высоким уровнем генного контроля признаков зубов. Эта гипотеза нашла свое подтверждение при анализе уровня флуктуирующей асимметрии (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика стабильности онтогенеза (среднее число асимметричных черепов на признак, %)

Группа признаков	Удомельский район	Нелидовский-Оленинский районы	Торопецкий район
Одонтологические	6.8	6.7	9.2
Краниологические	20.5	33.7	29.9
Совокупность	11.8	15.8	15.9

Высокий уровень асимметрии краниологических признаков по сравнению с одонтологическими – свидетельство большого удельного веса экзогенных факторов в их формировании. Дестабилизация онтогенеза в популяции животных Нелидовского-Оленинского р-нов была отмечена нами ранее (Кораблев и др., 2002) и объясняется повышением стрессового состояния американской норки, находящейся в жестких конкурентных отношениях с аборигенным европейским видом. На уровень асимметрии краниологических признаков американской норки Торопецкого р-на, несомненно, повлиял фактор гибридизации с животными из зверосовхоза, ежегодно убегающими в дикую природу. Значительно более низкий уровень флуктуирующей асимметрии краниологических признаков у животных Удомельского р-на свидетельствует об отсутствии какого-либо длительно действующего фактора, вызывающего стресс или существенное отклонение жизненно важных параметров среды от условно нормальных. Близкие значения показателей, характеризующих внутрипопуляционное разнообразие трех выборок (табл. 2), казалось бы, подтверждают это предположение.

Таблица 2

Характеристика степени и структуры внутрипопуляционного разнообразия

Группа признаков	Удомельский район		Нелидовский-Оленинский районы		Торопецкий район	
	$\mu \pm S\mu$	$h \pm Sh$	$\mu \pm S\mu$	$h \pm Sh$	$\mu \pm S\mu$	$h \pm Sh$
Одонтологические	1.79±0.61	0.36±0.07	1.74±0.59	0.35±0.07	1.86±0.64	0.38±0.06
Краниологические	2.31±0.10	0.18±0.06	2.29±0.10	0.19±0.06	2.38±0.11	0.21±0.05
Совокупность	2.00±0.32	0.29±0.07	1.96±0.29	0.28±0.07	2.07±0.33	0.31±0.06

Однако серьезная одонтологическая аномалия, граничащая с тератогенным эффектом, обнаруженная на одном черепе норки из Удомельского р-на, заставляет нас воздержаться от окончательного вывода. На черепе № 3.210.1 левый и правый M_2 увеличены в размерах более чем в три раза, имеют по четыре хорошо выраженные вершины и более похожи на M_1, чем нормальный M_2, который в норме сильно уменьшен в размерах и имеет колышкообразную форму. Следует сказать, что подобный феномен не отмечен нами ни на одном черепе млекопитающих семейства куньих (осмотрено не менее 450 черепов) или других хищников (осмотрено около 500 черепов лисицы, енотовидной собаки, волка), а также не встречено описание сходной аномалии в литературе. Уместно вспомнить, что А.Г. и И.А. Васильевы (1997) обнаружили у рыжей лесной полевки *Clethrionomys glareolus* в районе Тоцкого полигона (в 1954 г. произведен взрыв атомной бомбы) уникальное уродство, связанное с разделением третьего верхнего коренного зуба и формированием самостоятельного «четвертого».

Таким образом, изучение фенофонда массовых видов хищных млекопитающих позволяет получать уникальную обобщенную оценку качества среды в зонах АЭС. Организация подобной работы не требует больших затрат и не предусматривает специального изъятия животных из природы. Результаты анализа при их корректной интерпретации могут быть экстраполированы на человека. Исследования в районе Калининской АЭС необходимо продолжать.

Работа выполнена при поддержке Международного фонда Джона и Кэтрин Мак-Артуров, грант № 02-73130-000-GSS.

Литература

Васильев А.Г., Васильева И.А. Фенетический анализ отдаленных последствий радиационного загрязнения природных популяций рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Популяционная фенетика. М.: Наука, 1997. С. 149-160.

Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38-44.

Захаров В.М. Асимметрия животных. М.: Наука, 1987. 216 с.

Кораблев П.Н., Глушкова Ю.В., Качановский В.А., Кораблев Н.П. Сравнительный анализ фенофонда популяций трех симпатрических видов куньих // Второе рабочее совещание по европейской норке (*Mustela lutreola*). Нелидово, 2002. С. 46-48.

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ *CHERMES SIBIRICUS* CHOL. (INSECTA: HOMOPTERA, PHYLLOXERIDAE) НА ОПЫТНОМ СЕЛЕКЦИОННОМ ОБЪЕКТЕ КЕДРА СИБИРСКОГО В ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

Кривец С.А., Милькина Е.Н.
Филиал Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, г. Томск
krivec@forest.tsc.ru

Сибирский хермес *Chermes sibiricus* Chol. относится к числу наиболее специализированных фитофагов кедра сибирского, или сосны сибирской кедровой (*Pinus sibirica* Du Tour). Нахождение этого насекомого на кедре сибирском в искусственных насаждениях в разных регионах России отмечено в работах Л.П. Долговой (1974), М.А. Голосовой и И.И. Дроздова (2002). Для Томской области краткие сведения о сибирском хермесе, в том числе об его массовом размножении на кедре, приводят Е.Ф. Киселева (1951) и О.И. Ивановская-Шубина (1963).

Установлено, что при массовом заселении хермесом молодых кедров в лесных культурах наблюдается его угнетающее влияние на развитие деревьев 10–20-летнего возраста вплоть до гибели растений (Голосова, Дроздов, 2002).

Особое значение вредная деятельность этого фитофага может иметь при создании и выращивании ценного селекционного материала кедра сибирского, что требует специального изучения его устойчивости к данному вредителю.

В настоящем сообщении приведены результаты исследований состояния популяции *Chermes sibiricus* в клоновом архиве кедра сибирского в экспериментальном лесном хозяйстве «Кедр» филиала Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (пос. Курлек Томского района Томской области, подзона южной тайги). Клоновый архив создан к.б.н. С.Н. Горошкевичем и включает девять идентичных блоков по 135 клонов, посаженных по одной схеме. Участок заложен весной 1996 г. на питомнике по сплошь обработанной почве посадкой семи-восьмилетних контейнерных саженцев, привитых весной 1996 г. В качестве подвоя брались растения местной (томской) популяции, для привоев использовались черенки, заготовленные осенью 1995 г. в Томской, Кемеровской, Тюменской и Свердловской областях, в различных популяциях, представляющих широтный профиль ареала кедра сибирского на Западно-Сибирской равнине (от зоны предтундровых редколесий до северной лесостепи). Размещение клонов в архиве по схеме 3×6 м, общая площадь посадок – 2.19 га. В настоящее время этот селекционный объект представляет собой своеобразный «остров» молодого одновозрастного насаждения кедра сибирского в окружении открытых участков территории и смешанных лесов преимущественно из сосны обыкновенной и мелколиственных пород.

Chermes sibiricus – наиболее часто встречающийся и многочисленный вид насекомых в клоновом архиве. Источниками формирования его локальной популяции могли быть как окрестные леса с участием кедра сибирского и ели сибирской, где хермес является обычным видом насекомых, в том числе расположенные неподалеку 40-летние культуры *Pinus sibirica*, так и зараженный посадочный материал, используемый в качестве подвоя.

Исследования проводились в течение двух лет (2002-2003 гг.). Целью работы было установление встречаемости хермеса (или экстенсивности заселения им растений, выраженной в процентном отношении количества заселенных растений к общему числу растений в блоке), относительного обилия (интенсивности заселения растений), пространственного распределения его популяции по территории клонового архива и связи таких характеристик с географическим происхождением клона. Для этого периодически проводились осмотр растений и оценка заселения растения хермесом. Была использована шкала интенсивности заселения растения в баллах по степени развития характерного для хермеса белого налета (пушка), покрывающего насекомых: 0 – отсутствует; 1 – слабая (от единичного до слабого заселения побегов, промежутки между отдельными участками налета значительно больше размера участков); 2 – умеренная (промежутки между участками белого налета меньше размеров участков); 3 – сильная

(сплошное заселение побега). Наиболее полно обследованы 1-й и 2-й блоки архива, в которых были осмотрены все растения.

Исследования показали, что в связи с разными погодными условиями вегетационного сезона (2002 г. – умеренно теплый и сухой, с нормальным количеством осадков, без ранних заморозков, благоприятный для интенсивного роста молодых кедров и для развития сибирского хермеса; 2003 г. – очень сухой и жаркий, менее благоприятный как для растения, так и для фитофага), средняя экстенсивность заселения хермесом привоев была неодинакова и составляла в 2002 г. 78.5, а в 2003 г. – 50 % растений.

Экстенсивность заселения по блокам также варьирует, и чем менее благоприятны климатические условия года, тем сильнее выражена эта изменчивость (см. табл.).

Показатели состояния популяции *Chermes sibiricus* в клоновом архиве кедра сибирского

Характеристики популяции Chermes sibiricus	2002 г.		2003 г.	
	Блок № 1	Блок № 2	Блок № 1	Блок № 2
Экстенсивность заселения (% растений)	78	79	54	46
Интенсивность заселения (% растений):				
слабая (1 балл)	49	56	38	40
умеренная (2 балла)	26	19	13	6
сильная (3 балла)	3	4	3	–

Основная масса растений в клоновом архиве заселена хермесом со слабой степенью интенсивности (см. табл.). Заселенными с наибольшей интенсивностью в обоих блоках оказались клоны, сформированные черенками растений из южной подзоны зоны предтундровых редколесий (г. Уренгой Тюменской области), из северной части северной подзоны тайги (г. Тарко-Сале Тюменской области) и с границы средней и южной подзон тайги (лесной массив Виссарионов бор в Томской области). С наименьшей плотностью были заселены клоны из северной лесостепи (г. Иткара Кемеровской области). Для интерпретации этих фактов необходимы дальнейшие исследования.

Количество сильно зараженных растений в период исследований было невелико. Это позволяет сделать вывод о том, что в настоящее время влияние популяции хермеса на молодые растения кедра сибирского в клоновом архиве несущественно. Однако в связи с особой ценностью данного селекционного объекта – источника высокопродуктивных орехоплодных сортов – необходим дальнейший мониторинг указанного фитофага как специфического индикатора его состояния и потенциального вредителя.

Работа выполнена при поддержке ФЦП «Интеграция», грант Э 3192.

Литература

Голосова М.А., Дроздов И.И. Эколого-биологические особенности сибирского хермеса в условиях лесной зоны // Тез. докл. Междунар. науч. конф. «Мониторинг состояния лесных и урбо-экосистем» (Москва, 19-20 ноября, 2002). М., 2002. С. 136-137.

Долгова Л.П. Галлообразующие тли хвойных пород // Вопросы энтомологии Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С. 82-84.

Ивановская-Шубина О.И. Материалы по фауне тлей Томской области // Фауна, систематика и экология насекомых и клещей. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1963. С. 63-70.

Киселева Е.Ф. Вредители кедра Томской области и меры борьбы с ними // Уч. зап. Томского гос. ун-та. Томск, 1951. №15. С. 85-100.

ИЗУЧЕНИЕ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДОВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

Кривоногов Д.М.[1], Заморева Ж.А.[2]

[1]*Арзамасский государственный педагогический институт, г. Арзамас*

maxiden@ugnn.ru

[2]*Нижегородский государственный педагогический университет, г. Нижний Новгород*

zoology@nnspu.ru

Изучение специфики популяционной структуры видов на границе их ареалов представляет несомненный интерес. Упомянутые популяции находятся в более пессимальных условиях, чем в центре ареала и некоторые характеристики будут иметь отличия. Мы проанализировали четыре популяции четырех видов мелких млекопитающих (*Apodemus uralensis, Sorex araneus, Clethrionomys glareolus, Microtus agrestis*), представленных в лесостепной зоне Нижегородской области. В качестве популяционных критериев рассматриваемых видов взяты фенотипическая

специфика и доля редких фенов (табл. 1) и коэффициент флуктуирующей асимметрии (табл. 2). Материал собран в Арзамасском районе Нижегородской области в 2001-2003 гг. Отлов производили давилками Геро в лесном массиве, окруженном степью. В древесном ярусе сообществ преобладают сосна обыкновенная, береза бородавчатая, осина, ель обыкновенная; в кустарниковом ярусе – малина, бересклет; в травостое – злаковые, земляника, крапива, ландыш, кислица, брусника, черника, зеленые мхи.

Таблица 1

Внутрипопуляционное разнообразие (μ) и доля редких фенов (h) исследованных популяций мелких млекопитающих

Вид	Объем выборки	μ±Sμ	h±Sh
Apodemus uralensis	105	2.503±0.048	0.264±0.038
Sorex araneus	110	2.312±0.045	0.278±0.014
Clethrionomys glareolus	138	2.213±0.049	0.349±0.014
Microtus agrestis	31	1.960±0.050	0.148±0.022

Таблица 2

Частота асимметричного проявления признака и балл по шкале оценки стабильности развития

Вид	Объем выборки	Коэффициент асимметрии	Оценка стабильности развития, балл
Apodemus uralensis	105	0.324	I
Sorex araneus	110	0.250	I
Clethrionomys glareolus	138	0.257	I
Microtus agrestis	31	0.242	I

Фенотипической обработке подвергнуты 138 черепов рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*), по десяти признакам проанализировано 34 фена; 110 черепов взрослых особей обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*), по десяти признакам проанализировано 32 фена; 105 черепов лесной мыши (*Apodemus uralensis*), по десяти признакам проанализировано 34 фена; 31 череп пашенной полевки (*Microtus agrestis*), по десяти признакам проанализировано 23 фена. Фенотипические показатели, рассчитанные по формулам Л.А. Животовского (1982), представлены в табл. 1.

Наибольшим популяционным разнообразием в исследуемых популяциях обладают лесные мыши, наименьшим – пашенные полевки; популяции обыкновенной бурозубки и рыжей полевки занимают промежуточное значение. Доля редких фенов максимальная у рыжих полевок. Она приблизительно равна в популяциях обыкновенной бурозубки и лесной мыши, минимальное значение имеет в популяции пашенной полевки.

Оценка уровня флуктуирующей асимметрии и стабильности развития по 5-бальной шкале проводилась по методике В.М. Захарова (1987). Проанализировано десять краниологических признаков – число мелких отверстий нервов и кровеносных сосудов на правой и левой сторонах черепа. Результаты исследований показали приблизительно одинаковую частоту ассиметричного проявления признака популяций сравниваемых видов, за исключением лесной мыши (табл. 2).

Частота асимметрии краниологических признаков лесной мыши несколько выше, чем у других видов, однако тоже не выходит за рамки I балла оценки стабильности развития. Таким образом, фенетический анализ и оценка флуктуирующей асимметрии четырех популяций рассматриваемых видов выявили достоверные отличия некоторых популяционных характеристик (внутрипопуляционное разнообразие, доля редких фенов, показатели асимметрии).

Литература

Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38-44.

Захаров В.М. Асимметрия животных. М.: Наука, 1987. 267с.

ХАРАКТЕРИСТИКА КОЛОРАДСКОГО ЖУКА (*LEPTINOTARSA DECEMLINEATA* SAY), ОБИТАЮЩЕГО В ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ, ПО ФЕНАМ НАДКРЫЛИЙ И ПЕРЕДНЕСПИНКИ

Кривцова Е. М.
Тюменский государственный университет, г. Тюмень

В исследованиях внутривидовой структуры и закономерностей микроэволюции колорадского жука, проводимых в интересах совершенствования систем защиты картофеля на базе создания устойчивых к вредителю сортов, использованы методы фенетики популяций, традиционные для изучения видов с рисуночным полиморфизмом (Фасулати, 1990).

Для изучения популяции колорадского жука были выбраны фены надкрылий и переднеспинки, так как они являются удобными маркерами, отражающими пути адаптации колорадского жука к условиям среды, ее изменениям и антропогенным воздействиям.

Фены переднеспинки не могут быть использованы для точной идентификации генотипических форм колорадского жука, поскольку наследуются как количественные признаки – в виде норм реакций на температурные и пищевые условия преимагинального развития особей популяции.

Н.А. Овчинниковой, Е.Н. Климец и Г.В. Маркеловым (1984) было установлено, что признаки фенов надкрылий наследуются и контролируются одной парой аллельных генов. Признак фена V – доминантный, а признак фена W – рецессивный. Кроме того, исследование показало, что признаки не сцеплены с полом. Таким образом, на фенах надкрылий появляется возможность сформулировать представление о норме реакции для популяции данной местности, а наличие и частота отклонений от нормы могут служить дополнительным критерием неблагоприятности условий.

Цель настоящей работы – изучение распределения фенов надкрылий и переднеспинки в популяциях колорадского жука, обитающего в Тюменской области.

Сбор колорадского жука проводили в окрестностях Тюмени и в Сладковском районе. Жуков собирали в августе 2001-2002 гг. за дер. Казарово в 7 км от Тюмени и в Сладковском районе в с. Никулино в 540 км от Тюмени на полях, засаженных картофелем.

Жуков фиксировали в 70%-ном растворе спирта, доставили в лабораторию в Тюмени и в ноябре-декабре разобрали по фенам надкрылий – по методике Н.А. Овчинниковой (1984) и по фенам переднеспинки – по методике Ф.С. Кохманюк (1982). Всего было собрано и изучено 142 жука в окр. Тюмени и 110 жуков – в Сладковском районе. Статистическая обработка данных проводилась по стандартным методикам.

В окр. Тюмени частота фена V составила 65.49, W – 18.31, VW – 7.75%, в Сладковском районе частота фена V – 80.91, W – 8.18, VW – 5.46%. При сравнении выборок по t-критерию Стьюдента обнаружены достоверные различия между выборками в окр. Тюмени и Сладковском районе по фенам V и W на 5%-ном уровне значимости. В Сладковском районе подавляющее большинство жуков относится к фену V, фен W представлен незначительным количеством насекомых. В окр. Тюмени соотношение фенов V и W примерно равно 4:1. В выборках также наблюдались редкие (нетипичные) фены по рисунку надкрылий. Так, число жуков с редкими фенами в окр. Тюмени составило 12 экз. (8.45%); в Сладковском районе – 6 экз. (5.46%). Частота фена V в окр. Тюмени и Сладковском районе стабильна на протяжении двух лет, а частота фенов W и VW уменьшается.

Распределение фена А переднеспинки. В окр. Тюмени частота фена H – 28.17, U – 61.97, V – 7.04%. В Сладковском районе частота фена H – 21.82, фена U – 71.82, фена V – 2.73%. Достоверных различий не обнаружено. Частота фенов меняется: в окр. Тюмени и в Сладковском районе частота фена H увеличивается, а фена U – уменьшается. Также в окр. Тюмени отмечен рост частоты фена V. В выборках были собраны жуки с редким феном Y, в окр. Тюмени их было четыре (2.82%), в Сладковском районе – три (2.73%). Кроме того, в Сладковском районе обнаружен один жук (0.91%) с очень редким феном HV.

Распределение фена D переднеспинки. В окр. Тюмени частота фена D_1 составила 40.85, D1 – 51.41, $D1/D_1$ – 5.63%, в Сладковском районе частота фена D_1 – 35.46, D1 – 59.09, $D1/D_1$ – 2.73%. Достоверных различий между выборками нет. В окр. Тюмени и Сладковском районе частота фенов меняется: частота фена D_1 увеличивается, а фена D1 – уменьшается. Были собраны редкие (нетипичные) жуки. В окр. Тюмени – три жука (2.12%), в Сладковском районе – также три (2.73%).

Распределение фена Е переднеспинки. В окр. Тюмени частота фена $E_{(3)}$ составила 54.23, $E_{(2)}$ – 4.23, $E_{(4)}$ – 4.23, $E_{(2)+1}$ – 23.94%. В Сладковском районе частота фена $E_{(3)}$ – 52.73, фенов $E_{(2)}$ и $E_{(4)}$ – по 5.46, фена $E_{(2)+1}$ – 22.73%. Достоверных различий между выборками нет. Частота фенов меняется незначительно. В окр. Тюмени и Сладковском районе наблюдается увеличение частоты фена $E_{(3)}$ и уменьшение частоты фенов $E_{(4)}$ и $E_{(2)+1}$. Были встречены жуки с редкими фенами. В окр. Тюмени – 19 жуков (13.39%), в Сладковском районе – 15 насекомых (13.65%).

При рассчитывании коэффициентов ассоциации между фенами надкрылий и переднеспинки A, D, E были обнаружены достоверные связи по t-критерию Стьюдента при 5%-ном уровне значимости между следующими фенами: в Сладковском районе между фенами надкрылий и переднеспинки E (+0.206), фенами переднеспинки E и D (-0.375); в окр. Тюмени между фенами надкрылий и переднеспинки E (+0.191), фенами переднеспинки E и A (+0.338).

Полученные данные были сравнены с литературными сведениями по Липецкой области (Овчинникова и др., 1984). Частота фена V в окр. Тюмени и Сладковском районе, по сравнению с Липецкой областью, увеличивается, а фена W – уменьшается (см. табл.). Есть достоверные различия по t-критерию Стьюдента между Сладковским районом и окр. Тюмени, Сладковским районом и Липецкой областью. Частота гена A (фен V) выше в окр. Тюмени и Сладковском районе (по сравнению с Липецкой областью), частота гена a – ниже. Резче эти различия проявляются между Сладковским районом и Липецкой областью.

Генетическая структура популяций колорадского жука

Район	Общее число жуков, шт.	Частота фенотипов				Частота генов	
		фен V		фен W			
		шт.	%±m%	шт.	%±m%	ген A	ген a
Окр. Тюмени	119	93	78.15±3.788	26	21.85±3.788	0.533	0.467
Сладковский район	98	89	90.82±2.917**	9	9.18±2.917**	0.697	0.303
Липецкая область, 1981 г.	200	140	70.00±3.240*	60	30.00±3.240*	0.452	0.548

* Различия между Сладковским районом и Липецкой областью достоверны ($p \leq 0.05$).

** Различия между Сладковским районом и окр. Тюмени достоверны ($p \leq 0.05$).

Таким образом, на основании проведенных исследований были показаны различия по частоте фенов надкрылий между популяциями колорадского жука в окр. г. Тюмень и Сладковском районе. Отмечено увеличение фенов переднеспинки H, D_1, $E_{(3)}$ в окр. Тюмени и Сладковском районе и соответствующее уменьшение фенов U, D1, $E_{(4)}$ и $E_{(2)+1}$. Выявлены отличия между популяциями, обитающими в Липецкой области и Сладковском районе, по фенам надкрылий.

Литература

Кохманюк Ф.С. Изменчивость фенетической структуры популяций колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.) в пределах ареала // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 233-243.

Овчинникова Н. А., Климец Е. Н., Маркелов Г. В. Динамика генетической структуры популяции колорадского жука на территории Липецкой области // Генетика, 1984. Т. 20. № 1. С. 140-142.

Фасулати С. Р. Методы фенетики популяций в микроэволюционном изучении колорадского жука // Фенетика природных популяций. Матер. IV Всесоюз. совещ. (Борок, ноябрь 1990). М., 1990. С. 287-288.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВАСИЛЬКА СУМСКОГО В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ

Круглова О.А.
Вятский государственный гуманитарный университет, г. Киров
botany@vshu.kirov.ru

Для оценки состояния вида в природе необходимо знать особенности онтогенеза и строение его популяций. Поэтому целью нашего исследования было изучение особенностей онтогенеза и структуры ценопопуляций одного из охраняемых растений Кировской области – василька сумского (*Centaurea sumensis* Kalen., Compositae). Онтогенез этого вида описан нами ранее (Круглова, 2003).

Для изучения структуры ценопопуляций (ЦП) василька сумского на территории Медведского бора закладывались изолированные площадки – локальные территории, занятые этим растением. В зависимости от условий размеры площадок варьировали от 1,5 до 4 м^2. На каждой площадке подсчитано количество особей, проанализировано их строение, определены возрастные состояния по классификации Т.А. Работнова (1950) с последующими дополнениями (Уранов, 1975). В результате были построены возрастные спектры изученных ценопопуляций.

Изучение структуры ценопопуляций василька сумского показало следующее. Особи первой ЦП были собраны в 30-летнем сосняке лишайниковом (в дальнейшем условно обозначим эту ЦП как лес). Напочвенный ярус представлен лишайниками, их проективное покрытие – 90%. Травянистый ярус выражен слабо. В данной ЦП было изучено 105 особей. Из них 62% составляют особи сенильного возрастного состояния; 22% – позднегенеративные особи (из которых для 74% отмечен перерыв в цветении) и только 13.5% – особи виргинильного возрастного состояния.

Указанная ЦП василька сумского занимает промежуточное положение между нормальной неполночленной и регрессивной видами ЦП (по классификации Т.А. Работнова, 1983). Это можно объяснить отсутствием имматурных и ювенильных особей, а наибольший процент (86.5%) от всех особей данной ЦП составляют особи генеративного и постгенеративного периодов. Но в то же время эту ЦП нельзя отнести к регрессивной, так как она включает особи прегенеративного периода и цветущие особи.

По-видимому, на месте произрастания рассматриваемой ЦП когда-то (более 30 лет назад) была опушка. Благоприятные условия способствовали заселению этой территории васильком сумским, но активное возобновление

сосны привело к затенению и, как следствие, к нарушению типичного хода онтогенеза растения. В будущем без осветления процессы старения особей приведут к исчезновению ЦП.

ЦП 2, состоящая из 43 особей, была изучена вдоль просеки (под линией электропередач), в зарослях ракитника русского (*Cytisus ruthenicus* Fisch.). Далее эту ЦП условно обозначим – вырубка.

В данной ЦП 42% особей составляют зрелые генеративные особи. Обычно, на просеках и открытых местах количество цветоносных побегов достигает 15-20 на растении. В результате затенения особей василька сумского ракитником русским число цветоносных побегов сокращается до 5-7. Пять процентов от исследованных особей ЦП составляют особи ювенильного возрастного состояния, 19% – раннегенеративные, 9% – сенильные, 19% – виргинильные особи.

Эта ЦП относится к нормальной неполночленной, потому что включает в себя особи всех возрастных состояний, за исключением имматурного. Таким образом, на открытых участках онтогенез василька сумского имеет типичный ход. Хотя даже небольшое затенение приводит к увеличению числа сенильных и уменьшению числа ювенильных особей.

ЦП 3 изучена на склоне южной экспозиции, вдоль просеки, выше площадки №2 на 2-3 м, среди молодого лишайниково-разнотравного сосняка (10-15 лет). Эту ЦП условно обозначим опушкой. Проективное покрытие лишайников – 80-85%.

Было проанализировано 64 особи. Среди них – 74% генеративных, 2% – ювенильных, 14% – виргинильных, 10% – сенильных особей. ЦП нормальная неполночленная с преобладанием особей позднегенеративного возрастного состояния.

Следовательно, сравнение возрастных спектров ЦП василька сумского из различных условий обитания показало, что наибольшее количество ювенильных, виргинильных, ранне – и зрелых генеративных особей встречается на вырубке. Там же обнаружено минимальное число особей сенильного состояния, что свидетельствует о большей жизнеспособности данной ЦП. Хотя и в ней незначительное затенение нарушает типичный ход онтогенеза, что проявляется в увеличении числа сенильных и уменьшении – ювенильных особей. Подобное изменение может быть вызвано не только изменением условий освещенности, но и влиянием лишайникового покрова, это характерно для ЦП на опушке и в лесу. Их возрастные спектры включают меньшее количество ювенильных, виргинильных, раннегенеративных особей. В то же время число позднегенеративных особей превышает таковое на вырубке. Это подтверждает наше предположение о влиянии света и лишайникового покрова на ход онтогенеза василька сумского. Для всех исследованных ЦП характерно отсутствие особей имматурного возрастного состояния. Таким образом, особи раньше переходят в виргинильное, а далее в генеративное возрастное состояние и рано зацветают.

В ЦП василька сумского в лесу отмечен высокий процент виргинильных особей. За счет удлинения этого периода растение приспосабливается к ухудшению условий произрастания (Работнов, 1983). По длительности этого периода у многолетних растений можно судить о степени соответствия условий произрастания в фитоценозе оптимальным условиям для данного вида.

Анализируя численность особей в исследованных ЦП (при расчете на одинаковые размеры площадок), мы получили следующие результаты. На опушке было обнаружено 43 особи, на вырубке – 41, в лесу – 39.

Прогнозируя дальнейшую судьбу ЦП василька сумского, можно отметить следующее: ЦП в лесу будет регрессировать, что приведет к выпаду вида из состава фитоценоза, ЦП на опушке при сохранении условий перейдет в разряд регрессивных, но при увеличении освещенности она может остаться нормальной, хотя и неполночленной. Подобная судьба ожидает ЦП василька сумского на вырубке.

Василек сумской относится к группе типичных патиентов (Раменский, 1938), которые не утратили способности восстанавливать ход онтогенеза при устранении экстремальных условий среды. Таким условием для василька сумского, как мы выяснили, является свет. Видимо поэтому данный вид в последнее время в больших количествах встречается на открытых пространствах, возникших в результате хозяйственной деятельности людей, на просеках, под линией электропередач и особенно на пустырях в окрестности пос. Медведок (за пределами бора).

В ходе нашего исследования мы пришли к выводу о том, что типичный ход онтоморфогенеза василька сумского прослеживается лишь на открытых нарушенных местах. Это свидетельствует о критическом состоянии вида в естественных условиях на северо-восточной границе его распространения. Для сохранения данного вида необходимо создание естественных осветленных участков среди бора.

Литература

Круглова О.А. Онтоморфогенез василька сумского // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. X молодежной науч. конф. (Сыктывкар, 15-17 апреля 2003). Сыктывкар, 2003. С. 120-121.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер.3. Геоботаника. М., 1950. С. 7-204.

Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1983. 296 с.

Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель. М., 1938. 620 с.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки, 1975. № 2. С. 7-35.

ИЗМЕНЕНИЕ СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (*BETULA PENDULA* ROTH.) В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ ПРОИЗРАСТАНИЯ

Кряжева Н.Г., Шкиль Ф.Н., Захаров В.М.
Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, г. Москва

Различные показатели могут быть использованы для оценки состояния организма и выявления его возможных изменений. Одним из общих и чувствительных индикаторов состояния природных популяций является стабильность развития. Стабильность развития характеризует способность организма поддерживать траекторию развития в определенных границах и, соответственно, может быть использована для решения вопросов, связанных с оценкой оптимальных условий развития. Наибольший уровень стабильности развития характерен для популяций, обитающих в условиях, приближающихся к оптимальным. Обнаружение нарушения уровня стабильности развития часто является результатом существования в условиях экологической периферии ареала.

В качестве меры нарушения стабильности развития мы использовали величину флуктуирующей асимметрии. Нами была предпринята попытка оценить стабильность развития березы повислой, обитающей в резко различающихся экологических условиях.

Береза повислая – наиболее обычный и широко распространенный вид в европейской части России. Исследования проводились на Кушской косе (национальный парк «Кушская коса»), отличающейся большим разнообразием стаций. Для решения задачи по определению влияния средового стресса были взяты выборки из популяций берез, находящихся на расстоянии 5-10 км друг от друга, сильно различающихся по условиям произрастания и находящиеся на географической периферии ареала:

– опушка смешанного леса со стороны Кушского залива, точка 1;

– на песчаных дюнах со стороны Кушского залива (ксероморфные условия), точка 2;

– опушка смешанного леса со стороны Балтийского моря (воздействие сильных ветров и т.п.), точка 3.

Объем выборки с каждой точки составлял по десять листьев с десяти деревьев. Для измерения брали листья с укороченных побегов из нижней части кроны деревьев, находящихся в генеративном возрастном состоянии. Сбор материала проводился в 1999 и 2003 гг.

Мы оценивали величину флуктуирующей асимметрии и билатеральных признаков морфологии листа. Измеряли следующие параметры на левой и правой половинах листовой пластины: ширину и длину второй от основания листа жилки второго порядка, расстояние между основаниями и концами первой и второй жилками второго порядка, угол между главной жилкой и второй от основания листа жилкой второго порядка.

Поскольку размеры листьев сильно варьируют, величины флуктуирующей ассиметрии для каждого признака оценивали по величине отношения разности между промерами слева и справа к сумме промеров слева и справа. В качестве интегрального показателя флуктуирующей асимметрии использовали величину среднего относительного различия между сторонами на признак (средняя арифметическая величина отношения разности к сумме промеров слева и справа, отнесенная к числу признаков). Для выявления значимых различий по величине использованного показателя в разных выборках использовали t-критерий Стьюдента.

Анализ серии исследуемых выборок показал, что величина показателя возрастает от точки 1 к точке 3, составляя, соответственно, 0,046±0,02 – 0,051±0,003 – 0,058±0,042 (при статистически значимых различиях, $p<0,05$, между краевыми точками 1 и 3). Полученные результаты сравнили с разработанной ранее шкалой изменения состояния популяции по величине интегрального показателя стабильности развития. В соответствии с этой шкалой весь диапазон возможных изменений показателя по мере возрастания его величины подразделен на пять баллов – от условно нормального (1 балл) до критического состояния (5 баллов). По этой шкале исследуемые точки можно классифицировать следующим образом: точка 1 – третий, точка 2 – балл и точка 3 – пятый балл. Отличие величины показателя во всех точках (3-5 балл) от условно нормального состояния (1 балл), видимо, является следствием их существования при стрессовых средовых условиях. По мере ухудшения условий наблюдается изменение состояния популяции вплоть до критического (5 балл) при экстремальных условиях (точка 3). Интерес представляет то, что величина показателя в точке 3 соответствует пятому баллу шкалы, разработанной на основании оценки диапазона возможных изменений при разных видах антропогенного воздействия. Подобное сходство является подтверждением правомочности разработанной шкалы и возможности ее использования для оценки степени стабильности организма, определяемой как естественными условиями, так и факторами антропогенной природы.

Данные, полученные для точек 1 (0,054±0,003) и 3(0,060±0,005) в 1999 г., дают несколько более высокие оценки, но в целом подтверждают тенденцию и свидетельствуют о достаточной устойчивости выявляемых межпопуляционных различий.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о перспективности оценки стабильности развития для характеристики благоприятности условий обитания.

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ПОЛЕВОК-ЭКОНОМОК В УСЛОВИЯХ РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Кудяшева А.Г., Башлыкова Л.А., Шевченко О.Г., Загорская Н.Г.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
kudjasheva@ib.komisc.ru

Определение состояния животных на территориях с радиоактивным загрязнением имеет важное значение при оценке популяций животных в изменившейся антропогенной среде. Полученные ранее результаты позволили сделать вывод, что полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pall.) могут быть использованы в качестве тест-объекта при оценке состояния биогеоценозов с повышенным естественным радиационным фоном.

Цель работы – по комплексу показателей (экологических, морфо-физиологических, цитогенетических, биохимических и биофизических) определить состояние популяции полевок-экономок, обитающих в условиях повышенного уровня естественной радиоактивности. Основными задачами исследований были изучение динамики численности животных, половозрастной структуры популяций, морфофизиологических показателей, процессов размножения и развития; описание динамики цитогенетических изменений, процессов регуляции перекисного окисления липидов, энергетического обмена в тканях полевок-экономок; характеристика особенности изменений исследуемых параметров в зависимости от органа, пола, возраста, фазы популяционного цикла и радиоэкологических условий обитания животных; качественная оценка популяций по комплексу исследуемых показателей в условиях техногенного загрязнения.

Исследования проводили в период с 1981 по 1999 г. на территории Ухтинского района Республики Коми. Мощность дозы внешнего гамма-излучения на участках с радиевым и уран-радиевым типами загрязнения составляла от 50 до 3000 мкР/ч, что в 3-300 раз превышает таковую для контрольных, расположенных в той же климатической зоне. Основной объект изучения – полевка-экономка, являющаяся самым многочисленным видом на радиоактивных участках. Изучали три возрастные группы: неполовозрелые, половозрелые сеголетки, перезимовавшие животные. Для исследований использовали разные ткани и органы грызунов.

На исследуемых участках полевки подвергаются радиационному воздействию уже более 50 лет, поэтому на разных по уровню радиоактивного загрязнения территориях сложились свои микропопуляции зверьков. Они отличаются от животных контрольного участка по таким параметрам, как чередование фаз популяционного цикла, изменениям морфофизиологических характеристик, по репродуктивному поведению потомков, спонтанному уровню мутационной изменчивости. Установлено, что на уран-радиевом участке с наиболее высоким уровнем загрязнения наблюдаются длительные периоды низкой численности животных, как в 1960-е, так и в 1990-е гг., что характерно для краевых и импактных популяций. Фазы популяционного цикла животных этого участка не всегда совпадают с наблюдаемыми у полевок, обитающих на участках с радиевым типом загрязнения и контрольном. У них тоже обнаружены нарушения взаимосвязи между изменениями фаз популяционного цикла и морфометрическими показателями, такими как индекс печени, масса тела. Выше сказанное свидетельствует о неустойчивости данной популяции полевок: увеличивается вариабельность половозрастной структуры популяций, повышается эмбриональная и постнатальная смертность особей. При этом компенсация эмбриональных потерь и поддержание численности грызунов изучаемых популяций происходят за счет стимуляции полового созревания и процесса размножения зверьков с радиоактивных участков. Тем не менее, наряду с увеличением интенсивности размножения, у таких животных проявляются признаки преждевременного старения, сокращения продолжительности жизни. Об изменении качества популяции полевок-экономок свидетельствуют данные хромосомного анализа, которые показали у полевок радиоактивных участков увеличение количества структурных аберраций хромосом в 3-3.5 раза, чем в контроле, обнаруженные хромосомные несимметричные транслокации типа дицентриков и колец, являющиеся маркерами радиационного поражения хромосом. Последние особенно многочисленны у зверьков с уран-радиевого участка. Уровень хроматидных аберраций у полевок с радиоактивных участков значительно выше, чем у животных контрольного участка. Частота гиподиплоидных и гипердиплоидных клеток у этих зверьков достоверно превышает таковую для контрольной популяции. В популяции полевок-экономок с уран-радиевого участка обнаружена мутация кариотипа (2n=31 вместо 2n=30). Подобный кариотип наблюдается у животных, обитающих на границе ареала данного вида, где популяции зверьков характеризуются нестабильностью. Полученные сведения указывают на неблагополучное состояние популяций полевок, обитающих в условиях повышенного радиационного фона.

Результаты биохимических исследований, дополняющих представление о состоянии исследуемых популяций животных, показали, что если у полевок с контрольного участка изменчивость биохимических и биофизических показателей, как правило, связана с их исходным состоянием, сменой фазы популяционного цикла, а вариабельность зависит от физиологического состояния, пола и возраста зверьков, то для животных с радиоактивных участков значительные изменения процессов регуляции перекисного окисления липидов и энергетического обмена в разных тканях имеют явно выраженную радиационную природу. К ним можно отнести следующие: увеличение доли лизоформ фосфолипидов (ФЛ) в липидах различных тканей, снижение суммарной доли ФЛ в составе общих липидов, в том числе уменьшение относительного содержания основных фракций ФЛ в липидах печени, падение доли более легко окисляемых фракций ФЛ в липидах печени и головного мозга, угнетение активности супероксиддисмутазы эритроцитов и достоверные изменения активности сукцинат-, пируват- и лактатдегидрогеназ в печени, головном

мозге и сердечной мышце полевок-экономок. Масштаб и направленность этих изменений определяются исходным уровнем перечисленных выше параметров, видом, полом, физиологическим состоянием зверьков и фазой популяционного цикла, но изменения у них значительнее, чем у полевок контрольного участка. Следует отметить, что обнаруженные биохимические изменения у полевок с радиоактивных участков не всегда являются строго специфичными и могут быть обусловлены стрессовыми воздействиями факторов другой природы. Например, некоторые изменения в составе ФЛ (снижение доли основных фракций ФЛ, особенно ФЭ, увеличение доли ЛФХ, уменьшение содержания более легкоокисляемых фракций), угнетение активности СОД, СДГ и ПДГ наблюдали у зверьков с контрольного участка в период спада численности.

Результаты изучения комплекса показателей, характеризующих состояние полевок, обитающих в условиях повышенного радиационного фона, показывают, что эти животные отличаются по изученным параметрам от зверьков с контрольных участков.

Обнаруженные в наших исследованиях изменения большинства показателей состояния организма животных на участках с повышенным радиационным фоном могут привести к увеличению неспецифической реакции организма, повышению или понижению индивидуальной чувствительности животных как к радиационному, так и к другим воздействиям, что было показано нами при изучении состояния регуляторных клеточных систем и генетических показателей у мышевидных грызунов из зоны аварии на Чернобыльской АЭС и в экспериментах на полевках с дополнительным острым и хроническим облучением в малых дозах.

Таким образом, за исследуемый период произошли качественные изменения популяций полевок, обитающих на радиоактивных участках, которые показали нестабильность популяции полевок в условиях радиоактивного загрязнения. Процесс адаптации к хроническому низкоинтенсивному радиационному воздействию в естественных условиях обитания полевок-экономок может быть связан во многом с переходом системы регуляции перекисного окисления липидов и энергетического обмена на новый уровень функционирования и направлен на выживание популяции и поддержание гомеостаза в условиях повышенного радиационного фона.

ВОССТАНОВЛЕНИЕ КОМПЛЕКСА ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ ПОСЛЕ ВЫРУБКИ И ОГНЕВОЙ ЗАЧИСТКИ ЛЕСОСЕКИ

Куприянова Е.Б.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
kupriyanova@ib.komisc.ru

Комплекс почвенных беспозвоночных составляют животные из различных систематических групп с разнообразными экологическими особенностями. Объединяет их среда обитания, с которой они находятся в постоянном взаимодействии. Почвенная биота одновременно является активным регулятором характера и скорости почвообразовательных процессов в биогеоценозе и находится под влиянием условий окружающей среды. Механизмы саморегуляции и восстановления природных систем в последние годы являются объектом пристального изучения как в России, так и за рубежом. На территории Республики Коми сохранились коренные таежные леса и находятся обширные массивы вторичных лесов, сукцессия которых протекает практически без вмешательства человека, что дает уникальную возможность для изучения естественного возобновления и лесных экосистем в целом, и отдельных их компонентов.

Исследования были выполнены на территории Ляльского лесоэкологического стационара Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Княжпогостский район Республики Коми) в 1999-2003 гг. Как и в целом в подзоне средней тайги, на данной территории преобладают черничные типы леса, и основными лесообразующими породами являются хвойные; около 80% почвенного покрова относится к типично подзолистым почвам (Биопродукционный процесс ..., 2001). В коренных древостоях были выделены участок №1 – спелый ельник черничный V класса возраста, участок №2 – сфагновая парцелла того же ельника черничника. Участок №3 находился в березняке чернично-разнотравном, сформировавшемся после сплошной рубки ельника черничного свежего с последующей огневой зачисткой лесосеки (возраст более 50 лет, подрост – ель разного возраста в количестве 1300 шт./га). Участок №4 был выделен в сосняке чернично-зеленомошном, произрастающем на боровой террасе р. Вымь. Возраст древостоя, образовавшегося также после вырубки и пожара, около 60 лет. Пробы площадью 0.25 м^2 отбирали по стандартной методике (Гиляров, Перель, 1974). Нами проведен анализ систематической и трофической структур, численности и вертикального распределения почвенной мезофауны.

Суммарное обилие животных на единицу площади достаточно хорошо отражает степень количественного развития сообщества в целом, т.е. относится к характеристикам физиономической структуры, морфологии сообществ (Чернов, 1975). Наибольшая численность почвенной мезофауны в подзоне средней тайги наблюдается в июле, и на изучаемой территории были получены следующие данные: участок №1 – от 128.2 до 146 экз./м^2; участок №2 – от 56 до 136.4 экз./м^2; участок №3 – от 44.9 до 105.9 экз./м^2; участок №4 – от 63.4 до 97.5 экз./м^2. Достоверные различия обилия крупных почвенных беспозвоночных между изученными биотопами не выявлены. Максимальная численность и наименьшая вариабельность наблюдались в спелом ельнике черничном (участок № 1) – биотопе, наиболее характерном для подзоны средней тайги с самым распространенным подстилочным комплексом. На наш

взгляд, это обстоятельство подчеркивает стабильность данного древостоя и сбалансированность условий, в которых обитают почвенные беспозвоночные.

В подзолах средней тайги крупные почвенные беспозвоночные представлены формами, активными только в подстилке и в самом поверхностном тонком минеральном слое почвы. Несмотря на то, что во вторичных древостоях слой углистых остатков находится на глубине 3-5 см, т.е. глубина обитаемого слоя почти в два раза меньше, чем в коренном ельнике черничном, общая схема вертикального распределения почвенной мезофауны имеет тот же характер. Таким образом, через 50-60 лет после вырубки и огневой зачистки лесосеки в березово-еловом насаждении и сосняке чернично-зеленомошном сформировались комплексы крупных почвенных беспозвоночных с вертикальным распределением, аналогичным существующему в окружающих коренных еловых лесах.

Как следует из полученных данных, и в коренных ельниках, и во вторичных древостоях присутствуют все систематические группы мезофауны, характерные для лесов подзоны средней тайги в целом: дождевые черви, многоножки, наземные моллюски, жужелицы и стафилиниды (Козловская, 1959; Криволуцкий и др., 1979; Крылова, 1981). На всех изученных участках систематическая структура комплексов почвенной мезофауны однородна; даже лиственно-еловое насаждение не выделяется из окружающего ельника черничного типа бульшей численностью сапрофагов, хотя обычно появление лиственных деревьев способствует увеличению количества дождевых червей (Кудряшова, 1997).

Трофическая группировка хищников в подзоне средней тайги состоит из представителей трех семейств: Carabidae и Staphylinidae (Coleoptera) и многоножек семейства Lithobiidae. В изученных биотопах доля этих беспозвоночных колеблется от 28 до 60%, и в целом при рассмотрении колебаний численности отдельных семейств и систематической структуры трофической группировки, при расчете доли хищников достоверные различия не выявлены. Также нет достаточных данных для того, чтобы обнаружить различия в структуре сапрофильной трофической группировки, которую составляют дождевые черви (сем. Lumbricidae), личинки щелкунов (сем. Elateridae) и мух (Diptera). Этот факт подтверждает то, что за прошедший период во вторичных древостоях сформировался комплекс почвенного населения, характерный для климатической зоны. Тем не менее, в коренных ельниках трофическая структура отличалась: в ельнике сфагновом явно доминировали хищники – 49-60% по сравнению с 17-50% – в ельнике черничном. Это обусловлено увеличением как количества хищных жуков, так и их доли в общей численности данной трофической группировки. Подобная трофическая структура почвенной мезофауны описана в некоторых работах, посвященных изучению биоценозов болот и заболоченных местообитаний (Козловская, 1959; Узенбаев, 1987).

Исследования показали, что в коренных еловых лесах, наиболее характерных для подзоны средней тайги, причем в лесах самого распространенного типа – черничниках – комплекс почвенной мезофауны стабильнее. В то же время коренные ельники с различным подстилочным комплексом имеют устойчивые различия в трофической структуре почвенной мезофауны. При сравнении вторичных древостоев с различным составом растительности между собой и с коренными ельниками достоверных различий в численности и структуре почвенной мезофауны не наблюдали. На наш взгляд, это свидетельствует о некоторой неустойчивости, неопределенности трофической структуры комплекса крупных почвенных беспозвоночных на данном этапе сукцессии. В целом, можно считать, что в условиях Ляльского лесоэкологического стационара происходит успешное восстановление почвенной мезофауны, среда обитания которой была разрушена в процессе вырубки и огневой зачистки лесосеки.

Литература

Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. СПб.: Наука, 2001. 278 с.

Гиляров М.С., Перель Т.С. Изучение беспозвоночных животных как компонента биогеоценоза // Программа и методика биогеоценологических исследований. М., 1974. С.146-168.

Козловская Л.С. Характеристика фауны заболоченных лесных почв средней тайги // Почвоведение, 1959. № 8. С.35-39.

Криволуцкий Д.А., Семяшкина Т.М., Михальцова З.А., Груздев В.И. Почвенная фауна средней тайги на Тиманском кряже // Зоол. журн., 1979. Т.58. Вып.7. С. 1063-1065.

Крылова Л.П. Почвенная мезофауна разных типов леса средней тайги Коми АССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1974. 24 с.

Кудряшова И.В. Изменение населения почвообитающих беспозвоночных в связи со сменой коренных лесов производными осинниками в разных природных зонах // Изв. АН РАН. Серия биол., 1997. № 4. С.446-454.

Узенбаев С.Д. Экология хищных членистоногих мезотрофного болота. Петрозаводск, 1987. 128 с.

Чернов Ю.И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С.160-216.

ЗОНАЛЬНЫЙ ГРАДИЕНТ В ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК

Кшнясев И. А.
Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург
kia@ipae.uran.ru

В последние десятилетия некоторыми авторами описан широтный градиент в характере флуктуаций численности грызунов: в Фенноскандии (Hansson & Henttonen, 1985; Bjornstad et al., 1995) и на Хоккайдо (Stenseth et al., 1996) – в северных районах выражены циклические колебания, а в южных районах численность полевок стабильнее.

Цель настоящего исследования – проверка гипотезы существования широтного (зонального) градиента в характере флуктуаций численности лесных полевок в европейской части России. Материалом послужили 33 многолетних ряда оценок численности 12 популяций трех видов (*Clethryonomys rufocanus, Cl. rutilus и Cl. glareolus*) из европейской части России (от 68° с.ш. до 55° с.ш.) из 11 географических районов, в пределах трех таежных подзон: северной, средней, южной (подтайга) и зоны широколиственных лесов. Для статистического моделирования использован аппарат анализа временных рядов: модель авторегрессии (AR) и спектральный анализ, реализованный в ПСП «Statistica®». Для всех рядов использована AR(2) – модель с двумя параметрами (для сопоставимости с Bjornstad et al., 1995) после взятия разности с лагом один год (или AR(2,1,0), в обозначениях Бокса и Дженкинса

Оценки параметров (β_1, β_2) модели авторегрессии AR(2,1,0), коэффициент детерминации (R^2), доминирующий период (T) для 33 рядов численности трех видов лесных полевок из 11 местообитаний (МО) на широте (СШ).

МО	Ист*	Вид	Год	°СШ	T	df	β_1±a.s.e.	β_2±a.s.e.	R^2,%
1	[11]	*Cl. rufocanus*	1936-1965	68	4	27	*-0.13*±0.163	**-0.65**±0.163	61.87
1	[3]	*Cl. rufocanus*	1962-1986	68	5	22	*-0.01*±0.149	**-0.77**±0.152	44.83
1	[11,3]	*Cl. rufocanus*	1936-1986	68	4	50	*-0.06*±0.106	**-0.68**±0.107	54.41
2	[1]	*Cl. rutilus*	1972-1995	62	4	20	*-0.12*±0.177	**-0.66**±0.163	56.95
3	[1]	*Cl. rutilus*	1984-1996	62	4	10	*-0.25*±0.224	**-0.80**±0.202	53.41
3	[1]	*Cl. glareolus*	1984-1996	62	4	10	*-0.10*±0.240	**-0.73**±0.246	50.71
4	[1]	*Cl. glareolus*	1972-1984	61	4	10	*-0.39*±0.251	**-0.74**±0.261	50.63
5	[5]	*Cl. glareolus*	1966-1987	61	4	19	**-0.79**±0.201	**-0.56**±0.197	54.29
5	[5]	*Cl. glareolus*	1966-1987	61	4	19	*-0.37*±0.293	**-0.56**±0.255	79.19
5	[5]	*Cl. glareolus*	1966-1987	61	4	19	**-0.45**±0.139	**-0.40**±0.124	71.97
6	[7]	*Cl. glareolus*	1972-2001	57	3	26	**-0.64**±0.165	**-0.53**±0.160	58.95
6	[7]	*Cl. glareolus*	1972-2001	57	3	26	**-0.97**±0.133	**-0.70**±0.127	32.33
6	[7]	*Cl. glareolus*	1972-2001	57	3	26	**-0.79**±0.173	**-0.50**±0.173	53.95
6	[7]	*Cl. glareolus*	1972-2001	57	3	26	**-0.73**±0.184	*-0.35*±0.184	61.37
7	[7]	*Cl. glareolus*	1973-2001	57	3	25	**-0.94**±0.085	**-0.66**±0.060	45.71
7	[7]	*Cl. glareolus*	1973-2001	57	3	25	**-0.95**±0.187	**-0.41**±0.189	46.07
7	[7]	*Cl. glareolus*	1973-2001	57	3	25	**-0.65**±0.174	**-0.53**±0.174	59.43
7	[7]	*Cl. glareolus*	1973-2001	57	3	25	**-0.75**±0.170	**-0.53**±0.164	54.38
8	[7]	*Cl. glareolus*	1973-2001	57	3	25	**-0.78**±0.173	**-0.54**±0.171	54.24
8	[7]	*Cl. glareolus*	1973-2001	57	3	25	**-1.04**±0.158	**-0.63**±0.155	37.54
8	[7]	*Cl. glareolus*	1973-2001	57	3	25	**-0.82**±0.176	**-0.52**±0.176	52.06
8	[7]	*Cl. glareolus*	1973-2001	57	3	25	**-0.83**±0.162	**-0.59**±0.164	48.41
9	[6]	*Cl. glareolus*	1972-1987	56	3	13	**-1.04**±0.189	**-0.78**±0.160	31.66
9	[6]	*Cl. glareolus*	1972-1987	56	3	13	**-1.03**±0.177	**-0.83**±0.138	28.47
9	[6]	*Cl. glareolus*	1972-1987	56	3	13	**-0.95**±0.200	**-0.80**±0.159	35.32
9	[6]	*Cl. glareolus*	1972-1987	56	3	13	**-0.79**±0.292	**-0.73**±0.227	59.0
10	[6]	*Cl. glareolus*	1973-1987	56	3	12	**-0.85**±0.348	*-0.43*±0.328	65.58
10	[6]	*Cl. glareolus*	1973-1987	56	3	12	**-0.83**±0.227	**-0.63**±0.208	44.72
10	[6]	*Cl. glareolus*	1973-1987	56	3	12	**-0.73**±0.224	**-0.62**±0.205	48.03
10	[5]	*Cl. glareolus*	1973-1987	56	3	12	**-0.79**±0.186	**-0.79**±0.154	32.56
11	[4]	*Cl. glareolus*	1966-1975	55	–	8	**-1.11**±0.339	*-0.37*±0.354	36.3
11	[4]	*Cl. glareolus*	1966-1975	55	2	8	**-0.87**±0.367	*-0.29*±0.385	55.37
11	[4]	*Cl. glareolus*	1966-1975	55	–	8	**-1.38**±0.411	*-0.53*±0.435	35.08

Примечание. Жирный шрифт – H0: β_t=0, $p<0.05$, курсив – $p>0.05$. Ист* – источник данных.

(1974)) после предварительного добавления константы (+1) и логарифмирования. Во всех случаях AR(2) оказывалась оптимальной моделью по критерию максимума коэффициента детерминации (R^2):

$$\Delta(t)=X(t)-X(t-1)=\beta_0+\beta_1*\Delta(t-1)+\beta_2*\Delta(t-2)+e(t),$$

где $\Delta(t)$ – коэффициент прироста, $e(t)$ – стохастический шум $(0;\sigma)$, а параметры авторегрессии интерпретируются как «сила» прямой (β_1) и запаздывающей (β_2) зависимости от плотности или в смысле концепции «инерционного роста» (Ginzburg, 1998) – зависимости от прироста. Характер динамики, порождаемый AR(2), рассматривается, например, в Bjornstad et al. (1995).

Оценки коэффициентов и их асимптотические стандартные ошибки (a.s.e.) приведены в таблице. Коэффициент корреляции рангов Спирмена (Rs) использован для проверки гипотезы о связи широты или зоны местообитания и оценок авторегрессионных коэффициентов (Rs(°СШ, β_1)=0.79, $p<0.0001$; Rs(°СШ, β_2)=-0.195, ns; Rs(зона, β_1)=0.804, $p<0.0001$; Rs(зона, β_2)=-0.402, $p<0.02$). Таким образом, с юга на север (от зоны широколиственных лесов к северной тайге) уменьшается сила прямой и растет эффект запаздывающей зависимости от плотности и, соответственно, увеличивается средняя продолжительность популяционного цикла лесных полевок.

Автор выражает искреннюю признательность Э.В. Ивантеру, А.Д. Бернштейн, В.А. Корнееву, О.А. Жигальскому, А.В. Хворенкову за переданные в его распоряжение материалы, и коллегам, чьи опубликованные данные также были использованы.

Литература

Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф. Динамика популяций лесных полевок (Clethrionomys. Rodetia) на европейском Севере // Экология, 2002. № 3. С. 220-227.

Бокс Дж., Дженкинс Г. Анализ временных рядов. Прогноз и управление. М.: Мир, 1974.

Окулова Н.М., Катаев Г.Д. Многолетняя динамика численности красно-серой полевки (Clethrionomys.Microtinae. Rodetia) в разных частях ареала // Зоол. журн., 2003. Т. 82. № 9. С.1095-1111.

Кшнясев И.А. Исследование механизмов популяционных циклов рыжей полевки // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне: Матер. конф. Екатеринбург, 1997. С. 106-116.

Кшнясев И.А. Популяционные циклы европейской рыжей полевки на периферии ареала // Современные проблемы популяционной исторической и прикладной экологии: Матер. конф. Екатеринбург, 1998. С. 98-107.

Кшнясев И.А. Одна популяция – два режима динамики? // Современные проблемы популяционной исторической и прикладной экологии: Матер. конф.; Вып. 2. Екатеринбург, 2001. С. 132-137.

Кшнясев И.А., Жигальский О.А., Хворенков А.В. Динамика европейской рыжей полевки в хвойно-широколиственных лесах Удмуртии. Компоненты рядов численности // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: Матер. Междунар. симп. Казань: Новое знание, 2002. С. 222-229.

Bjornstad O.N., Falk W., Stenseth N.C. A geographic gradient in small rodent density fluctuations: a statistical modeling approach // Proc. R. Soc. Lond., 1995. B. 262. P. 127-133.

Hansson L., Henttonen H. Gradient in density variations of small rodents: the importance of latitude snow cover // Oecologia. 1985. V. 67. P. 4-402.

Ginzburg L.R. Inertial growth: Population dynamics based on maternal effects // Maternal effects as adaptations. [T.A. Mousseau & C.W. Fox, eds]. Oxford University Press, NY, 1998. P.42-53.

Krebs C.J., Myers J.H. Population cycles in small mammals // Adv. Ecol. Res., 1974. V. 8. P. 267-399.

Stenseth N.C., Bjornstad O.N., Saitoh T. A gradient from stable to cyclic populations of *Clethryonomys. rufocanus* in Hokkaido // Proc. R. Soc. Lond.. 1996. B. 263. P. 1117-1126.

ОПЫТ ОЦЕНКИ ОСВОЕННОСТИ ГОРОДСКОЙ СРЕДЫ СТАРШЕКЛАССНИКАМИ ТАТАРСКОЙ ГИМНАЗИИ

Лапшов В.А.
Национальная татарская гимназия, г. Саратов
lapshov@san.ru

Проблема социо-культурного самоопределения молодежи в полиэтническом сообществе одного из крупнейших городов Поволжья требует разработки подходов к оценке характера и степени вхождения подростков в урбаническую среду. Социометрия позволяет отразить особенности представлений старшеклассников о своей малой Родине – городе, в котором они живут.

Собственно территория города, как место проживания, в данном случае имеет второстепенное значение. Ставилась задача при помощи анкетирования выяснить связи молодежи с конкретными общественными центрами основных социо-культурных сфер городской среды. Из всего разнообразия таких центров выделили 173 наименования, которые были представлены ниже перечисленными группами центров внутри трех основных сфер. Сфера «Быт» с группами «Транспорт», «Торговля», «Медицина», «Управление» (включая связь) и «Гигиена» – всего 50

конкретных центров. Сфера «Развитие» с группами «Образование» и «Библиотеки» – всего 30 центров – в анализе объединялась с предыдущей. Отдельно рассматривалась сфера «Увлечения» с группами «Музеи», «Традиции» (национальные, культовые и обрядовые центры), «Театры» (включая цирк), «Спорт», «Развлечения» (включая кино, дискотеки и кафе), Парки (центры рекреации, включая пляжи) и «Памятники» – всего 93 центра.

Фиксированный список разнообразных общественных центров позволил при анкетировании учащихся 10–11-х классов гимназии 2002/03 уч. г. и 2003/04 уч. г. получить представление о часто, редко и однократно посещаемых молодыми людьми городских центрах. Анализируется анкетный материал, отражающий отдельно предпочтения 35 юношей и 48 девушек указанных классов.

Представленное в анкетах разнообразие знакомых старшеклассникам центров города выражается в процентных долях от всех имеющихся в предложенном списке. В сферах «Быт» и «Развитие» старшеклассники указывают как знакомые 78% из всех 80 центров. Юноши в меньшей степени осваивают разнообразие центров, составляющих группы «Медицина» и «Библиотеки», девушки существенно уступают им в знакомстве с другими школами – группа центров «Образование».

Степень освоения предложенного разнообразия центров сферы «Увлечения» почти не отличается в гендерных группах – 82 и 89% от всех 93 центров. Наименьшее знакомство с разнообразием городских центров отмечается у всех опрошенных учащихся по отношению к группе «Традиции». Причем юноши знакомы только с 36%, а девушки – с 64% выделенных 11 центров этой группы. В отличие от юношей, девушки НТГ посещали не только центр национальных культур, мечеть и татарское кладбище, но бывали и в православных церквях и на других городских кладбищах. Старшеклассницы гимназии знают все музеи, театры, парки, почти все памятники города, посещали 82% указанных кинотеатров, дискотек и кафе. Их одноклассники существенно уступают им в знакомстве с разнообразием общественных центров этих групп (от 73 до 88% всех в группе). Юноши НТГ, в отличие от своих одноклассниц, знакомы почти со всеми (92%) указанными спортцентрами города, в то время как девушки освоили разнообразие этой группы центров только на 85%. Отличия в освоении разнообразия центров в меньшей степени выражены при сравнении различных параллелей, чем при сравнении опрошенных девушек и юношей.

Наибольший интерес представляет степень освоения старшеклассниками выделенных сфер городской среды. Ниже приведена таблица, где представлены соответствующие результаты работы.

В сфере «Быт» наши старшеклассники в большей степени освоили торговые центры, что ярче выражено в ответах девушек. В сфере «Развитие» юноши проявляют существенно больший, по сравнению с девушками, интерес к регулярным визитам в другие школьные коллективы; библиотеки посещаются старшеклассниками значительно реже, особенно юношами.

В сфере «Увлечения» особенно заметна большая освоенность старшеклассниками рекреационных центров, здесь достаточно выражена доля регулярно посещаемых развлекательных центров города. Юноши чаще своих сверстниц бывают в центрах, связанных с национальными традициями и обрядами, в частности, в мечети; для значительной доли юношей характерны регулярные посещения спортцентров. Девушки реже проявляют интерес к спорту, их больше интересуют театры, лучше освоенные ими, если сравнивать с ответами юношей.

Доля (%) общественных центров различных групп трех сфер городской среды, где старшеклассники гимназии, судя по анкетным данным, бывают часто

Коллективы	10-е кл. 2003/04 уч. г.				10-е кл. 2002/03 уч. г.				11-е кл. 2002/03 уч. г.			
	юноши		девушки		юноши		девушки		юноши		девушки	
Число анкет	13		15		14		20		8		13	
Группа: - n центров	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Сферы «Быт» и «Развитие»												
Транспорт – 8	9	7	19	12	14	17	12	7	1	2	12	12
Торговля – 11	39	29	72	45	27	32	60	36	14	33	39	40
Медицина – 10	10	7	11	7	5	6	17	10	1	2	8	8
Администрация – 11	7	5	7	4	3	4	9	5	4	9	4	4
Гигиена – 10	15	11	15	9	5	6	13	8	6	14	10	10
Школы, вузы – 19	49	36	25	16	19	23	27	16	14	33	9	9
Библиотеки – 11	7	5	10	6	11	13	30	18	3	7	16	16
Число ответов по 80 ц.	136	100	159	100	84	100	168	100	43	100	98	100
Сфера «Увлечения»												
Музеи – 11	9	8	17	10	4	4	16	9	6	16	7	5
Традиции – 11	14	13	3	2	8	8	6	3	–	–	5	6
Театры – 8	13	12	37	22	6	6	43	23	1	3	15	17
Спорт – 13	26	24	16	9	35	34	23	13	9	24	7	6
Развлечения – 17	18	16	26	15	15	15	22	12	3	8	19	23
Парки – 20	30	27	48	28	28	27	48	26	11	30	27	29
Памятники – 13	14	13	25	15	7	7	26	14	7	19	17	15
Число ответов по 93 ц.	110	100	172	100	103	100	184	100	37	100	97	100

Рассматривая степень общего знакомства старшеклассников НТГ с общественными центрами города, в исследовании учитывались доли (%) от всех указанных в анкетах однократно посещенных и более или менее освоенных центров выделенных предварительно групп. Степень выраженнести желания гимназистов предоставить для обсуждения свое мнение по освоенности ими города, по-видимому, достаточно высока. Из 1716 указанных в анкетах старшеклассников знакомых общественных центров сфер «Быт» и «Развитие» 62 % – в анкетах 48-ми опрошенных девушек (58% всех анкет), соответственно, 35 юношей (42% анкет) указали 38% центров этих двух сфер. Из всех 1739 указанных в анкетах знакомых центров сферы «Увлечения» 64% – в анкетах девушек и 36%, соответственно, в ответах юношей. В ходе анкетирования девушки, как респонденты, проявляют большую активность.

Оказалось, что при таком подходе к оценке общего знакомства гимназистов со своим городом, как малой Родиной, исчезают различия интересов старшеклассников при сравнении суждений трех параллелей сверстников и гендерные различия интересов сводятся к минимуму.

Первый опыт детализации представлений выпускников гимназии о вмещающей городской среде показал, что выбранный подход адекватен поставленной задаче. Результаты работы говорят о том, что социализация татарской молодежи в преимущественно русской этно-культурной среде Саратова проходит вполне гармонично, без заметных «перекосов». Выявленный максимальный интерес старшеклассников гимназии к участию в хозяйственно-бытовой жизни, к искусству, к местам здоровых развлечений, к спорту среди юношей и театрам среди девушек вселяет уверенность в их оптимальном развитии в качестве активных сограждан и патриотов многонационального города их юности.

ПРИМЕНЕНИЕ КЛЮЧЕВЫХ ПОНЯТИЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ В СТАНОВЛЕНИИ МИРОВОЗЗРЕНИЯ ВЫПУСКНИКОВ ГИМНАЗИИ

Лапшов В.А.
Национальная татарская гимназия, г. Саратов
lapshov@san.ru

Только соучастие в бытии других живых существ
обнаруживает смысл и основание собственного бытия.
Мартин Бубер

Одной из главных задач гимназического образования является утверждение активной гражданской, патриотической и экоцентрической позиции будущих представителей отечественной интеллигенции.

В этом случае экология и установленные ею принципы и закономерности рассматриваются как основание стратегии выбора оптимальных решений в самых широких перечнях проблем и жизненных ситуаций. Экология служит убедительным примером действенности научного подхода познания мира за счет успешной применимости системных понятий взаимодействия сообществ организмов в многомерном пространстве трех сфер – природы, общества и техносферы.

Самосознание и последующее активное самоопределение подростка как гражданина своей страны происходят полнее и глубже, если он осваивает специфику экологического определения популяции. Неразрывность сообщества и конкретной среды его обитания, включая результаты геохронологических и исторических процессов их взаимодействия, становится понятнее и ближе при рассмотрении определения этноса в фундаментальных работах Л.Н. Гумилева.

Жизненный опыт учащегося вполне достаточен для вчувствования в неразрывность самоопределения своего «Я» от «семьи», «близких», «дома». По аналогии понятия «малая Родина» – «индивидуальный участок», «география жизни семьи» – «ареал сообщества», «территория исторического развития и адаптации нации» – «освоение ойкумены» помогают осознать единство и взаимозависимость органической и социальной жизни биосферы Земли. Здесь ключевым моментом самосознания является искреннее восприятие подростком великого «Мы» по отношению ко всему живому. В любом стремлении к действию у Человека разумного должен преобладать внимательный, доброжелательный, терпеливый и заботливый без превосходства диалог с Природой, со всеми «соседями по планете».

Разнокачественность и неравнозначность воздействий на популяцию становятся понятнее учащимся при рассмотрении известной схемы пределов толерантности от оптимальной «зоны длительного существования» до «зон угнетения». При обсуждении принципа лимитирующих факторов важно подчеркнуть адаптационную способность любой биосистемы (от организма до сообщества), удерживать степень воздействия ведущих факторов в оптимальной зоне при контроле параметров среды, приближающихся к экстремальным для вида значениям. Объяснения на примерах простейших климатических воздействий необходимо дополнять примерами психо-социальных стресс-факторов. Именно в этом ключе становится понятен процесс перехода взаимодействий с различной эмоциональной напряженностью при разных степенях толерантности в сообществе (от агрессии «антагонизма», через «терпимость на дистанции», «поддержку» с долей превосходства до равноправного «сотрудничества»).

Типы и формы взаимодействий разновидовых популяций сообществ предоставляют богатый примерами материал для размышлений и построения собственных убеждений в плане личных и групповых линий поведения. Особенно продуктивна детальная дискуссия учащихся по разнообразию взаимовлияний в эксплуатационных биосистемах. Здесь важен смысловой и эмоциональный акцент на положительный стимул к индивидуальному развитию и популяционному прогрессу, получаемый «жертвой» от «эксплуататора», «хищника», «паразита». Природа не знает «добрых» и «злых», «вредных» и «полезных».

При рассмотрении «принципа конкурентного исключения» важнейшей идеей, оптимизирующей объективную «жесткость» борьбы за существование, является крайне редкое совпадение «экологических ниш» природных популяций. При этом необходимо развить у подростков глубокое понимание «экологической ниши» как способа, адаптационного навыка потребления ресурсов, включая время, пространство, вещество и энергию. Предостережением современным «тинэйджерам» может служить напоминание о расчетливой тенденции рынка к «ширпотребу», искусственно «взбалтывающего» спрос за счет глобальной унификации «ниши потребителей моды».

Рассмотрение и обсуждение «K- и r- стратегий» адаптации популяций разновидовых сообществ, «кривых выживания», «биопотенциала» и «сопротивления среды» дают наглядный пример высокой эффективности различных путей прогресса при конкретных особенностях «емкости среды» и восстановительной способности ресурсов экосистемы. Особенно полезны при этом примеры поэтапного восстановления биоценозов после экологических катастроф природного или антропогенного характера. Социально-экономическое восстановление России после революционных и военных потрясений, в современный период выхода из системного кризиса подчиняется сходным закономерностям перехода от экстенсивных к интенсивным путям развития. Внимание учащихся полезно обратить на различные затраты природных и в том числе людских ресурсов при этих противоположных экологических стратегиях.

Изучение динамики состава и структуры популяций, взаимосвязанных в конкретные сообщества, содержит группу базовых понятий, важных для понимания подростком ответственного выбора стиля поведения и жизненных ценностей. Адаптация и процветание природного сообщества в постоянно изменяющихся условиях не позволяют сопряженным популяциям реализовать «исключительный успех»: в будущее – только вместе. Закономерность переноса на верхний трофический уровень не более 10% биомассы, при подавляющих затратах ресурсов на само поддержание жизнедеятельности и онтогенез, утверждает представление о наиболее ценной энергии – энергии развития, адаптации и конструктивного преобразования среды. Динамическое равновесие гено- и фенотипической, демографической и пространственной структуры популяции четко иллюстрирует акценты качественной стороны проблем катастрофического роста народонаселения планеты, депопуляции России, «сверхсмертности мужчин» и деградации института семьи.

Эволюция биосферы закономерно ведет к нарастанию разнообразия форм жизни и экосистем, осуществляя основной принцип живого – усложнение структуры дает дополнительные свойства системе, когда усиление взаимосвязей элементов ведет к новым путям адаптации, освоению новых ресурсов, включая пространство и время. Эволюционный успех любой популяции, сообщества, в том числе и человеческого, состоит в экологической адаптации в постоянно изменяющихся условиях жизни, что должно быть усвоено молодыми.

ОСОБЕННОСТИ ЛАТЕРАЛЬНОГО СТРОЕНИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ И ЕЛИ СИБИРСКОЙ В ЛЕСАХ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Локосова Е.И.
Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург
LEI@inbox.ru

Исследование корневых систем древесных растений необходимо для формирования представлений об организации подземной части лесных экосистем и разработки индексов корневой конкуренции отдельного дерева и древостоя в целом. Целью данной работы было изучение структурно-функциональных взаимоотношений в лесных экосистемах северной тайги Западной Сибири методами микроэкосистемного анализа (Санникова, 1992; Санникова, Локосова, 2001). Одновременно были проведены раскопки главных скелетных корней основных лесообразующих видов Урала и Западной Сибири – сосны обыкновенной и ели сибирской.

В качестве объекта исследования были выбраны два типа леса – сосняк бруснично-лишайниковый, с полнотой 0.4, и ельник бруснично-зеленомошный, с полнотой 0.6 – подзоны северной тайги Западной Сибири (Таркосалинский лесхоз). В каждом типе леса закладывали постоянные пробные площади и раскопаны корневые системы у 14 сосен и 13 елей разного диаметра.

Установлено, что максимальная длина скелетного корня сосны в сосняке бруснично-лишайниковом составляет 13.5 м; деревья с диаметром ствола около 40(±2) и 20(±2) см имеют самые длинные корневые системы. В целом, зависимость между длиной латерального корня и диаметром ствола аппроксимируется уравнением $y=4.42*\ln d-5.37$, где d – диаметр ствола на высоте груди, $R^2=0.69$ – коэффициент детерминации.

У ели, в отличие от сосны, четкой взаимосвязи между длиной главного латерального корня и диаметром стола не прослеживается: максимальная длина корней наблюдается у деревьев с диаметром ствола на высоте груди – 15-20 см. У более старых деревьев длина корней значительно меньше.

Выявлено, что в исследованных типах леса корни ели находятся на бульшей глубине, чем корни сосны. Корни сосны идут радиально от ствола, без значительных поворотов. Корни ели часто поворачивают под углом 90° и срастаются с корнями других деревьев ели.

Работа выполнена при поддержке УрО РАН, грант молодых ученых и аспирантов УрО РАН 2003 г.

Литература

Санникова Н.С. Микроэкосистемный анализ ценопопуляций древесных растений. Екатеринбург: Наука, Уральское отделение, 1992. 53 с.

Санникова Н.С., Локосова Е.И. Микроэкосистемный подход к изучению структурно-функциональных связей в лесных ценоэкосистемах // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. С. 73-95.

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДВУХ СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК НА РАЗНЫХ ФАЗАХ ПОПУЛЯЦИОННОГО ЦИКЛА ЧИСЛЕННОСТИ НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ

Лукьянова Л.Е.

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

lukyanova@ipae.uran.ru

В разных частях совместного ареала два вида лесных полевок – красная (*Clethrionomys rutilus* Pall.) и рыжая (*Cl. glareolus* Schr.) – встречаются в различных численных соотношениях (Голикова, 1957; Кошкина, Коротков, 1975; Надеев, Ердаков, 1980; Бобрецов, Куприянова, 2002). По характеру изменения численности видов можно косвенно судить о степени конкуренции между ними. Для большей части территории европейского Севера отмечена сопряженность динамики численности популяций двух симпатрических видов, что свидетельствует о незначительной роли негативных межвидовых отношений (Бобрецов, Куприянова, 2002). Одним из механизмов избегания конкуренции между совместно обитающими видами является их численное перераспределение по различным биотопам. Исследованию этой проблемы и посвящена данная работа. Особенности пространственного размещения красных и рыжих полевок изучали на разных фазах популяционного цикла численности (2000-2003 гг.) в различных типах местообитаний предгорной территории Печоро-Илычского заповедника. Количественные учеты животных проводили в трех биотопах, локализованных в разных структурных элементах ландшафта. Ельник зеленомошный приурочен к плакорам межгрядовых понижений, ельник травянистый расположен в пойме р. Печора, ельник папоротниково-зеленомошный относится к склонам грядовых возвышенностей.

В каждом из трех биотопов размещали линию из 100 давилок на 5-10 суток, расстояние между ловушками составляло 5 м. Каждая ловушка имела порядковый номер, что позволяло регистрировать и картировать места поимок животных. Относительное обилие зверьков оценивали по числу попаданий на 100 ловушко-суток, учеты проводили по первым пяти суткам отлова. По показателю заселенности (процент ловушек, попавших на территорию, населенную животными) косвенно оценивали степень пригодности территории для видов (Лукьянова, 1990).

Максимальные значения показателя обилия для красной полевки отмечены в 2002 г., для рыжей полевки – в 2001 г. в ельнике зеленомошном папоротниковом. Минимальные значения этот показатель имел, соответственно, в ельнике травянистом пойменном в 2000 г. и в ельнике плакорном в 2002, 2003 гг. (см. табл.). Показатель заселенности

Динамика показателей относительного обилия и заселенности двух видов лесных полевок в различных биотопах предгорного района Печоро-Илычского заповедника

Период исследования	2000 г.	2001 г.	2002 г.	2003 г.
Ельник зеленомошный плакорный				
Clethrionomys rutilus	7.6 (21)	7.8 (28)	9.0 (31)	5.0 (18)
Clethrionomys glareolus	0.4 (1)	1.6 (7)	0 (0)	0 (0)
Ельник травянистый пойменный				
Clethrionomys rutilus	1.2 (7)	5.2 (24)	4.4 (16)	5.4 (22)
Clethrionomys glareolus	3.8 (14)	20.0 (58)	6.4 (22)	4.4 (20)
Ельник зеленомошный папоротниковый				
Clethrionomys rutilus	4.2 (20)	8.4 (29)	11.8 (43)	6.2 (25)
Clethrionomys glareolus	3.8 (17)	34.0 (46)	2.2 (9)	1 (5)

Примечание: перед скобками – значения показателя относительного обилия (ос./100 лов.-сут.), в скобках – значения показателя заселенности, %.

животными территории имел наибольшее значение для красной полевки в ельнике зеленомошном папоротниковом в 2002 г., а для рыжей – в ельнике травянистом пойменном в 2001 г. Полное совпадение фаз пика и депрессии численности для двух видов наблюдали лишь в ельнике травянистом пойменном. Отметим, что экологические условия среды обитания животных в исследуемых биотопах имеют свои особенности. Средовые характеристики местообитаний (в первую очередь, кормовые, защитные и микроклиматические) в ельнике зеленомошном плакорном более соответствуют экологическим видовым особенностям красной полевки. Этим объясняется ее постоянное доминирование в данном типе биотопа. Экологические особенности среды в ельнике травянистом пойменном в большей степени соответствуют условиям существования рыжей полевки, чем обусловлено ее постоянное доминирующее положение в данном биотопе, за исключением 2003 г., когда данный вид незначительно уступал по обилию красной полевке (см. табл.). Максимальное значение показателя заселенности рыжей полевкой территории отмечено также для ельника травянистого пойменного (58%), что косвенно подтверждает вывод о большей пригодности этого типа местообитаний для вида. Промежуточное положение по средовым параметрам занимает ельник зеленомошный папоротниковый. Для него отмечены наибольшие значения показателя обилия за весь период исследования для обоих видов. Здесь же отмечен самый большой размах колебаний значений показателя их относительного обилия (см. табл.). В отличие от двух других типов исследуемых биотопов, в ельнике зеленомошном папоротниковом отмечена асинхронность фаз пика и депрессии численности двух видов в 2001 и 2002 гг. При максимальном за весь период исследования значении показателя относительного обилия рыжей полевки в 2001 г. отмечен низкий уровень численности красной полевки. И, напротив, при максимальном значении показателя обилия красной полевки в следующем, 2002 г., наблюдали низкий уровень численности рыжей полевки (см. табл.). На основании этих фактов можно предположить, что в данном типе ельника, в отличие от двух других, может иметь место негативное влияние конкурентных межвидовых отношений. Причем, более высокие среднегодовые значения показателя заселенности для красной полевки (29.3%), по сравнению с данным показателем для рыжей полевки (19.3%), позволяют косвенно судить о большей пригодности данной территории для обитания первого вида. Для убедительных выводов о существовании конкуренции между совместно обитающими видами лесных полевок в данном типе биотопа необходимы длинные временные ряды наблюдений.

Таким образом, экологические особенности среды в различных биотопах Печоро-Илычского заповедника отражаются на численном перераспределении двух симпатрических видов лесных полевок, что позволяет судить об особенностях их межвидовых отношений.

Литература

Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф. Динамика популяций лесных полевок (Clethrionomys, Rodentia) на Европейском Севере // Экология, 2002. № 3. С. 220-227.

Голикова В.Л. Влияние межвидовых отношений на распространение лесных мышевидных грызунов внутри ареала // Проблемы зоогеографии суши. Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1957. С. 64-71.

Кошкина Т.В., Коротков Ю.С. Регуляторные адаптации в популяциях красной полевки в оптимуме ареала // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1975. Вып. 12. С. 5-62.

Лукьянова Л.Е. Экологическая характеристика и особенности населения мелких млекопитающих в условиях техногенного воздействия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1990. 24 с.

Надеев И.В., Ердаков Л.Н. Экологические особенности механизма изоляции популяций лесных полевок // Экология, 1980. №1. С. 76-80.

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА ПРОСТРАНСТВЕННОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *VACCINIUM MYRTILLUS* L. И *V. VITIS-IDAEA* L. В НЕНАРУШЕННЫХ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ СОСНОВЫХ ЛЕСАХ И ПРИ ПРОМЫШЛЕННОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ

Лянгузова И.В., Ефимова М.А., Мазная Е.А.
Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург
Irina@lya.spb.ru

Вопросы пространственной неоднородности ценопопуляций (ЦП) привлекают внимание многих исследователей, однако имеются лишь отрывочные сведения о размещении ЦП по площади сообщества в условиях техногенного загрязнения. Цель настоящей работы – количественная оценка неоднородности пространственного размещения парциальных кустов ЦП *Vaccinium myrtillus* L. и *V. vitis-idaea* L. – доминантных видов травяно-кустарничкового яруса северотаежных сосновых лесов в фоновых условиях и при различном уровне промышленного загрязнения.

Исследования проводили на постоянных пробных площадях (ПП), заложенных в сосновых лесах, сходных по характеристикам древесного яруса и напочвенного покрова, расположенных в 70 (фон), 30 и 15 км от медно-

никелевого комбината (г. Мончегорск, Мурманская обл.). На каждой ПП вдоль трансекты длиной 8-18 м были заложены площадки 50×50 см двумя рядами, на которых проводили подробное картирование напочвенного покрова с измерением проективного покрытия *Vaccinium myrtillus* L. и *V. vitis-idaea* L. и числа их парциальных кустов на каждой площадке. Для оценки уровня техногенного загрязнения местообитаний отбирали средние образцы лесной подстилки, в которых методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии определяли содержание подвижных форм (вытяжка 1н HCl) Ni и Cu – основных компонентов твердой фракции атмосферных выбросов комбината. Содержание Ni составляло 10.3, 42, 835, а Cu – 11.3, 35 и 845 мг/кг почвы соответственно.

Среднее проективное покрытие на трансектах в фоновом сосняке составляло: *V. myrtillus* – (18.2±1.6), *V. vitis-idaea* – (13.1±1.0)%, средняя плотность парциальных кустов на площадке 0.25 м² была, соответственно, 25.6±3.1 и 25.2±2.4 шт. По мере приближения к источнику загрязнения проективное покрытие обоих видов достоверно снижалось и в зоне сильного загрязнения составляло: *V. myrtillus* – (7.6±0.9), *V. vitis-idaea* – (0.38±0.1)%. Средняя плотность ЦП *V. myrtillus* достоверно возросла лишь при максимальной техногенной нагрузке до 37.3±3.6 шт./0.25 м², а плотность ЦП *V. vitis-idaea* достоверно увеличилась в зоне среднего загрязнения (48.9±4.5 шт./0.25 м²) и резко сократилась в зоне сильного загрязнения (0.7±0.2 шт./0.25 м²). Однако никакой информации о характере размещения кустов по площади средние значения указанных характеристик не несут.

Известно, что все типы распределения особей ЦП по площади сводятся к трем принципиальным типам: контагиозному, случайному и регулярному. Для оценки наличия или отсутствия закономерностей в пространственном размещении ЦП часто используют меру диссонанса, рассчитываемую как отношение коэффициента вариации к корню квадратному из двух (максимально возможный диссонанс): чем меньше его величина, тем ближе размещение вида к регулярному. В фоновых условиях мера диссонанса для проективного покрытия *V. vitis-idaea* и *V. myrtillus* составила 0.310 и 0.343, а для плотности – 0.379 и 0.488 соответственно, что свидетельствует о контагиозном размещении кустов по площади. По-видимому, это обусловлено биологическими особенностями данных видов, характеризующихся полицентрическим размещением парциальных кустов по площади ценоза. С увеличением уровня промышленного загрязнения местообитаний мера диссонанса возрастает в 2-5 раз, вследствие существенного увеличения коэффициента вариации. Наибольшие значения меры диссонанса обеих характеристик ЦП отмечены в зоне сильного загрязнения у *V. vitis-idaea* – 1.66 и 1.78 соответственно. Кроме меры диссонанса, при промышленном загрязнении окружающей среды в большинстве случаев возрастают следующие характеристики распределения: дисперсия выборки, эксцесс, асимметричность, коэффициент вариации, что свидетельствует о нарушении закона нормального распределения значений характеристик ЦП. В связи с этим использование формального подхода для выделения типов «пятен» с низким, средним и высоким проективным покрытием (Василевич, 1970; Миркин, Розенберг, 1978), основанного на средних значениях параметра и его дисперсии, в данном случае нам представляется не совсем корректным. Для количественной оценки пространственной неоднородности ЦП двух видов рода Vaccinium мы использовали дифференциальный подход к определению плотности ЦП. В фоновом районе минимальное значение проективного покрытия обоих видов составляло 5%, примерно 50% площадок на трансектах имели проективное покрытие 10-15%, а максимальные значения последнего были равны: *V. myrtillus* – 40, а *V. vitis-idaea* – 20%. В связи с этим для количественной оценки «пятен» определяли плотность кустов на площадках с низким (≤5%), средним (10-15%) и высоким (≥20%) проективным покрытием (см. табл.). В зоне среднего загрязнения практически во всех случаях возрастает плотность кустов обоих видов в 2-3 раза, а в зоне сильного загрязнения наблюдаются дальнейшее увеличение плотности кустов *V. myrtillus* и почти полное отсутствие кустов *V.vitis-idaea.*

В фоновом сосняке встречаемость обоих видов на трансектах была равна 1, т.е. не было отмечено ни одной «пустой» площадки. Изменение встречаемости исследуемых видов в условиях промышленного загрязнения было различным: при средней техногенной нагрузке встречаемость *V. myrtillus* существенно снизилась (до 0.687) за счет появления довольно большого числа «пустых» площадок (31% от общего числа площадок), а значение этого показателя у *V. vitis-idaea* уменьшилось незначительно – до 0.937 (6.2% «пустых» площадок). В зоне сильного промышленного загрязнения встречаемость *V. myrtillus* была близка к 1, лишь одна «пустая» площадка была отмечена на трансекте, при этом доля площадок с низким проективным покрытием (≤5%) резко возросла до 56%. Встречаемость *V. vitis-idaea* в той же зоне составила в среднем 0.222, доля «пустых» площадок превысила 78%, а на остальных площадках было отмечено минимальное проективное покрытие (<5%).

Средняя плотность кустов двух видов р. Vaccinium
в ненарушенных сосновых лесах и при различной техногенной нагрузке

Проективное покрытие вида	Фоновый сосняк (70 км)	Зона среднего загрязнения (30 км)	Зона сильного загрязнения (15 км)
	Плотность кустов *V. myrtillus* (шт./0.25 м²)		
≤5%	4 (n=1)	3.9±1.8 (n=25)	19.8±2.2 (n=40)
10-15%	23.6±4.0 (n=14)	71.6±7.4 (n=7)	61.0±4.2 (n=7)
≥20%	36.7±5.6 (n=11)	85.5±35.5 (n=2)	103±12 (n=7)
	Плотность кустов *V. vitis-idaea* (шт./0.25 м²)		
≤5%	9.6±1.7 (n=5)	23.0±4.3 (n=15)	0.7±0.2 (n=72)
10-15%	24.4±1.9 (n=9)	64.0±5.8 (n=10)	0
≥20%	40.6±5.1 (n=8)	79.4±10.1 (n=10)	0

Таким образом, в условиях промышленного загрязнения контагиозность распределения кустов исследуемых видов по площади возрастает: при среднем уровне техногенной нагрузки образуются четко отграниченные в пространстве «пятна» с высокой плотностью кустов *V. myrtillus* и *V.vitis-idaea*, а в зоне сильного загрязнения плотность кустов *V. myrtillus* в «пятнах» продолжает возрастать, в то время как эта характеристика ЦП *V.vitis-idaea* близка к нулю, т.е. вид практически выпадает из структуры фитоценоза. Следовательно, толерантность двух видов р. Vaccinium к промышленному загрязнению различна.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты №01-04-49814 и №03-04-49617).

Литература

Василевич В.И. Неравномерность распределения видов в сообществе и ее количественный анализ // Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир: ВГПИ, 1970. С. 66-93.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 211 с.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЛЮБКИ ДВУЛИСТНОЙ В БАШКИРСКОМ ГОСУДАРСТВЕННОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Магафуров А.М., Ишкинина Р.М.
Сибайский институт Башкирского государственного университета, г. Сибай
IRazina@ inbox.ru

Любка двулистная (*Platanthera bifolia)* – многолетнее поликарпическое растение сем. Orchidaceae. Имеет европейско-малоазиатско-сибирский тип ареала (Вахрамеева и др., 1994).

Целью данной работы является исследование экологических и демографических характеристик ценопопуляций (ЦП) *P. bifolia* в Башкирском государственном природном заповеднике (БГПЗ).

Исследования проводили в 2003 г. Были исследованы 12 ЦП *P. bifolia*, произрастающих в разных эколого-ценотических условиях. Оценка экологических факторов местообитаний вида проведена с использованием экологических шкал Элленберга (1979).

Разные авторы отмечают широкую экологическую и фитоценотическую амплитуду вида (Царевская, 1975; Жирнова, 1998 и др.). В средней полосе России *P. bifolia* растет в светлых, сыроватых лесах, на лесных лугах и полянах (Аверьянов, 2000). В БГПЗ, по данным Т.В. Жирновой (1998), вид обитает преимущественно в мшистых сосновых, березовых и смешанных березово-сосновых лесах.

По нашим результатам, местообитания *P. bifolia* в БГПЗ характеризуются достаточно широким экологическим диапазоном, особенно по факторам освещенности, кислотности и богатства почвы минеральным азотом (см. табл.). Более узкой амплитудой характеризуются факторы температуры и влажности почвы. Экологические условия местообитаний исследованных ЦП *P. bifolia* следующие: освещенность от полутени до полусвета (5.2-6.8 ступени шкалы), термический режим – умеренно теплый (4.5-5.2 ступени шкалы). Вид обитает на почвах от бедных до умеренно богатых (3.3-4.6 ступени шкалы), преимущественно на свежих (средневлажных) почвах (4.8-5.3 ступени шкалы). Почвы – от умеренно кислых до слабощелочных (5.0-6.5 ступени шкалы).

По данным М.Г. Вахрамеевой с соавторами (1994), на территории бывшего СССР (европейская часть, Кавказ, Сибирь и Дальний Восток) местообитания *P. bifolia* имеют следующие экологические характеристики: освещенность – от затененной до полного света, почвы от среднесухих до влажных, чаще щелочные, бедные.

В БГПЗ *P. bifolia* обитает в сходных по сравнению с Центральной Европой условиях освещенности и влажности почвы (см. табл.). На Южном Урале вид обитает и на более кислых почвах.

Исследованные ЦП приурочены к лесным полянам, к соснякам злаково-черничным, к смешанным березово-сосновым вейниково-коротконожковым лесам.

Численность особей в ЦП варьирует широко – от 5 до 214 особей. Ценопопуляции 4, 9, 12 обладают высокой численностью (от 100 до 214 особей) при низкой плотности (0.6-1.0 экз./м^2). В единственной ЦП (11), испытывающей слабое антропогенное воздействие (рекреация), плотность самая высокая – 45 экз/м^2. Видимо, слабый стресс положительно сказывается на размножении вида. Малочисленность ЦП 5 и 6, по-видимому, есть результат неблагоприятной для вида фитоценотической обстановки.

Базовый возрастной спектр ЦП *P. bifolia* в БГПЗ нормальный, полночленный, двувершинный с максимумами, приходящимися на доли имматурных и генеративных особей: 14.1 (*j*) : 33.2 (*im*) : 22.6 (*v*) : 29.6 (*g*) (см. рис.). Высокая доля имматурных особей в базовом спектре (до 33.2%) свидетельствует о благоприятных условиях возобновления ЦП в заповедном режиме. Зона базового спектра ЦП широкая, что соотносится с широкой экологией вида.

Таким образом, в БГПЗ *P. bifolia* обитает, как и в других частях своего ареала, в широком диапазоне экологических и фитоценотических условий. Демографические показатели ЦП *P. bifolia* в целом свидетельствуют об их благополучном состоянии.

Демографические и экологические* характеристики *P. bifolia* в ценопопуляциях Башкирского государственного природного заповедника

Номер ЦП	Демографические характеристики ЦП		Экологические характеристики местообитаний				
	Численность, экз.	Плотность, экз./м^2	Освещенность	Температура	Влажность почвы	Кислотность почвы	Богатство почвы
1	24	8.0	6.2	4.9	5.1	6.3	4.4
2	48	2.6	6.8	4.9	5.0	6.5	4.3
3	70	0.7	5.4	5.0	4.9	5.0	3.3
4	100	0.6	5.7	4.8	4.8	5.6	4.2
5	5	1.3	5.2	5.2	5.0	5.8	3.6
6	9	2.2	6.7	4.9	5.3	6.3	4.6
7	68	1.0	5.8	5.0	5.0	5.7	4.4
8	58	1.5	6.0	4.5	5.2	5.7	4.2
9	149	0.8	5.9	4.7	5.3	5.9	4.2
10	31	1.2	5.9	5.1	5.0	5.8	4.5
11	86	45	6.2	4.9	5.2	6.2	4.6
12	214	1.0	5.7	4.9	5.1	5.7	4.2
min-max	**5.0-214.0**	**0.6-45.0**	**5.2-6.8(6.0)****	**4.5-5.2**	**4.8-5.3(5.0)**	**5.0-6.5(7.0)**	**3.3-4.6**

* Рассчитаны по экологическим шкалам H.Ellenberg (1979).

**В скобках данные для Центральной Европы (Ellenberg, 1979).

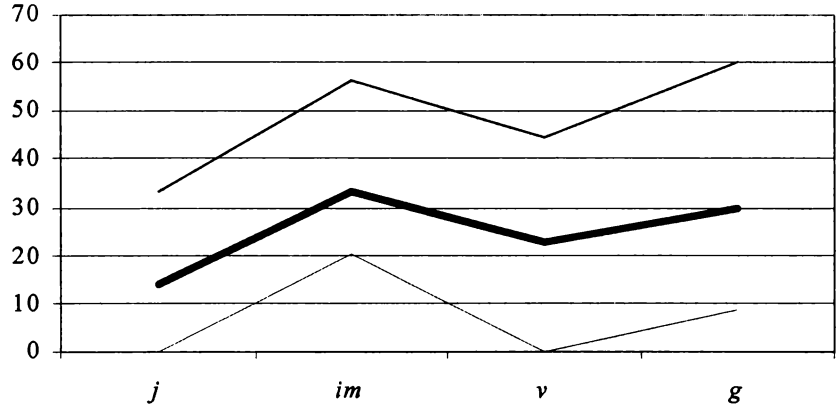


Рис. Базовый возрастной спектр ЦП *Platanthera bifolia* в Башкирском государственном природном заповеднике. По оси абсцисс – возрастное состояние особей, по оси ординат – минимальные, максимальные и средние доли (%) особей различных возрастных состояний.

Литература

Аверьянов Л.В. Орхидные (Orchidaceae) Средней России // Turczaninowia. 2000. №3(1). с. 30-53.

Вахрамеева М. Г., Татаренко И. В., Быченко Т. М. Экологические характеристики некоторых видов евразиатских орхидных // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 4. С. 75-82.

Жирнова Т.В. Любка двулистная в Башкирском заповеднике // Охрана и культивирование орхидей: Тез. докл. Междунар. науч. конф. Краснодар, 1998. С.59-61.

Царевская Н.Г. Любка двулистная // Биол. флора Моск. обл. Вып.2. М., 1975.

Ellenberg, H. Zeigerwerte der Gefaspflanzen Mitteleuropas. 2 Aufl.: Scripta Geobotanica 9 (1979).

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИММУННОГО ОТВЕТА В ПОПУЛЯЦИЯХ ГРЫЗУНОВ

Мак В.В., Панов В.В.

Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск

ep@eco.nsc.ru

Трейд-офф гипотеза предполагает воможность наличия отрицательной корреляции между воспроизводством и защитными функциями организма на основе ограниченности ресурсов. Действительно, энергетические потребности беременных и лактирующих самок грызунов столь значительны, что, как правило, превосходят максимальные возможности материнского организма к ассимиляции энергии корма. У самцов повышение концентрации

тестостерона обеспечивает перераспределение энергетических ресурсов между иммунной и генеративной системами, включая энергетическое обеспечение демонстрационного поведения (Wedekind, Folstad, 1994).

Основная цель работы – исследование внутрипопуляционных факторов изменчивости гуморального и клеточного иммунного ответов в природных популяциях красной полевки *(Clethrionomys rutilus, Pallas)*.

Из всего многообразия методов, которыми располагает современная иммунология, сохраняет актуальность проба Ерне, основанная на определении антителобразующих клеток селезенки. Их число возрастает при введении чужеродных антигенов (Cunningham, 1965). Этот метод дает количественную оценку способности организма к формированию гуморального иммунитета в ответ на заражение возбудителями различных болезней. Для оценки клеточного иммунитета использовалась реакция гиперчуствительности замедленного типа (Хаитов и др.,1999).

Работа выполнена в 1992-2003 гг. на территории лесопарковой зоны Академгородка г. Новосибирск. Гуморальный иммунный ответ был оценен у 665, а клеточный – у 53 особей. В тесте попарного ссаживания наблюдали самцов. На содержание 11-ОКС было исследовано 219 проб крови.

Наибольшее влияние на изменчивость реакции гуморального иммунитета оказывают созревание и вступление в размножение молодых особей: неполовозрелые самцы-сеголетки имели самый высокий иммунный ответ на чужеродный антиген. Подобная картина наблюдалась и у самок лесных полевок: иммунный ответ у особей, не принимавших участия в размножении, был выше, чем у размножавшихся. Среди самок лесных полевок, принимающих участие в размножении, наменьшая иммунореактивность отмечена при беременности. В то же время была показана обратная зависимость между силой иммунного ответа и величиной помета. Хотя существует мнение о реципрокных отношениях между гуморальным и клеточным иммунными ответами, по нашим наблюдениям, изменения величины клеточного иммунитета имели такую же направленность, как и у гуморального.

Известно, что глюкокортикоиды, повышенная концентрация которых является непременным атрибутом неспецифического адаптивного синдрома, способны подавлять реакции клеточного и гуморального иммунитета (Коренева, Шхинек, 1988; Zaleman et al., 1991; Savino, Dardenne, 1995). Между тем, наши наблюдения показали, что индивидуальные различия по уровню адренокортикальной активности, использованной в качестве критерия стрессированности, не коррелирует с иммунореактивностью особей.

При анализе многолетней динамики отмечено, что наиболее высокое значение иммунореактивности полевок имело место в годы, когда доля размножающихся сеголетков была невелика. При увеличении доли половозрелых особей реакция гуморального иммунитета снижалась. Таким образом, показана четкая корреляция иммунного ответа с демографической структурой популяции.

Исключительно важную роль в формировании пространственно-этологической структуры популяции играет внутривидовая агрессия. На примере многих видов грызунов показано, что такие важнейшие показатели приспособленности самцов, как размеры индивидуального участка, запаховая привлекательность для самок, наконец, общий репродуктивный успех, находятся в прямой зависимости от их агрессивности (Rosenfeld et al., 1987; Evsikov et al., 1995; Gerlinskaya et al., 1995). У самцов красной полевки склонность к внутривидовой агрессии сочетается с подавлением иммунного ответа на введение чужеродных антигенов. Такое положение полностью соответствует предсказаниям гипотезы «иммунного гандикапа», согласно которой интенсивное развитие вторичных половых признаков, в том числе и поведенческих, сочетается с подавлением механизмов иммунитета (Folstad, Karter, 1992).

Таким образом, временное подавление иммунитета у грызунов, обусловленное вступлением их в размножение, и увеличение числа социальных контактов между зверьками создают предпосылки для повышения риска заражения, что, в свою очередь, может привести к обострению эпидемической ситуации в природных очагах инфекционных заболеваний.

Литература

Коренева Е.А., Шхинек Е.К. Гормоны и иммунная система. Л. , 1988. 42 с.

Хаитов Р.М., Гущин И.С., Пинегин Б.В., Зебрев А.И. Экспериментальное изучение иммунотропной активности фармакологических препаратов //Ведомости фармакологического комитета, 1999. №1. С.33.

Andrews R.V., Belknap R.W., Southard J., Lorincz M., Hess S. Physiiological, demographic, and pathological changes in wild Norway rat populations over an annual cycle //Comp. Biochem. Physiol. 1972.V.41a. № 17. P.149-165.

Bradley A.J., Kemper C.M., Kitchener D.J., Humphreys W.F., How R..A.,Schmitt L.H. Population ecology and physiology of the common rock rat, Zyzomys argurus (Rodentia, Muridae) in tropical northwestern Australia //J. Mammol. 1988. V.69. № 4. P. 749-767.

Christian J.J. Physiological mammology. N.Y.; London: Academic Press, 1963. V.1. P. 189-353.

Cunningham A.J. A method of increased sensitivity for detecting single antibody-forming cells // Nature. 1965. V. 207. P. 1106-1107.

Evsikov V.I., Nazarova G.G., Patapov M.A. Female odor choice, male social rank and sex ratio in the water vole // Adv. in Biosci. 1995. V. 93. P. 303-307.

Folstad I., Karter A.J. Parasites, bright males, andtheimmunecompetence handicap // American Naturalist. 1992. V. 139. P. 603-622.

Gerlinskay L.A., Rogova O.A., Yakushko O.F., Evsikov V.I., 1995. Female olfactory choice and influence on pregnancy in mice // Adv. in Biosci. V. 93. P. 297-302.

Rosenfeld F.M., Le Boulange E., Rasmout R. Urine marking by male bank voles (Clethrionomys glareolus Shreberg, 1780; Microtidae rodentia) in relation to their social rank // Can. J. Zool. 1987. V. 65. P. 1464-1478.

Savino W., Dardenne M. Immune-neuroendocrine interactions // Immunol. Today. 1995. V. 16. № 7. P. 318-322.

Wedekind C., Folstad I. Adaptive or nonadaptive immunosuppression by sex hormones? //American Naturalist. 1994. V. 143. P. 936-938.

Zaleman S, Henderson N., Richert M., Anisman H. Age-related enhancement and supression of a T-cell-dependent antibody response following stressor exposure // Behav. Neurosci. 1991. V. 105. № 5. P. 669-676.

МОДЕЛЬ ОПТИМАЛЬНОГО ТРУДОВОГО УСИЛИЯ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОЙ СТРАТЕГИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЧЕЛОВЕКА

Маклаков К.В.

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

kvm@ipae.uran.ru

Изучение энергетических адаптаций животных, развитие принципа оптимальности и моделирование распределения энергетических ресурсов индивидов привели к созданию теории оптимального питания (Ханин, Дорфман, 1975) и теории оптимальных жизненных циклов (McArthur, Pianka, 1966). На основании модели оптимальной жизненной стратегии распределения энергетических ресурсов индивида, построенной на принципе максимизации функций размножения и выживания, теория оптимальных жизненных циклов обосновывает последовательное разделение во времени энергозатрат на рост и размножение (Teriokhin, 1998). Оптимальное разделение этих двух процессов в разных условиях обитания определяет популяционную стратегию размножения. Данная модель является примером успешного теоретического обоснования наблюдаемых в природе фактов.

Нами была сделана попытка, используя принцип оптимальности, обосновать энергетическую стратегию человека в получении продуктов питания, т.е. в выращивании урожая, при разных климатических условиях.

Основной энергозатратной адаптивной функцией человека является трудовая деятельность. Ее результаты определяют приспособленность и выживаемость человеческих сообществ. Если в промышленности результаты трудовой деятельности условно считаются линейно зависящими от трудовых усилий (при отсутствии конкуренции и перепроизводства), то в сельском хозяйстве результаты труда имеют естественные «пределы роста», т.е. пределы в выращивании максимально возможного урожая. Получение урожая в зависимости от трудовых усилий должно подчиняться функции S-образной кривой (см. рис.), которую можно еще охарактеризовать как функцию «преодоления-насыщения». Преодолевается сопротивление внешней природной среды искусственному агроценозу, а насыщением является достижение выращиваемыми агрокультурами физиологического предела продуктивности при данных природных условиях и технологическом уровне.

Такую зависимость дают уравнения, описывающие процессы роста во времени (уравнения Берталанфи, Гомпертца, логистическое и др.). В уравнениях роста максимальная абсолютная скорость роста возникает по достижении определенных размеров (преодоление фактора малых размеров), а затем происходит торможение ростовых процессов (насыщение). Наиболее подходящим в описании функции урожая от трудовых усилий из уравнений роста является уравнение Берталанфи, так как линию зависимости можно принять проходящей через начало координат, и смысл параметров уравнения легко трактуется в рамках экологии человека.

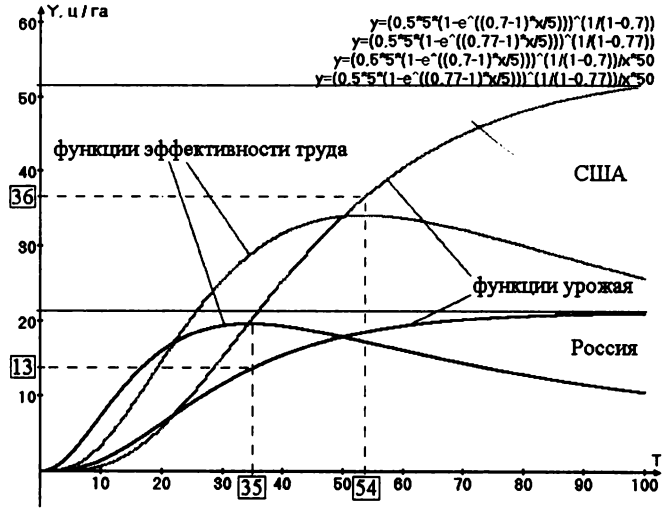


Рис. Функции зависимости урожая (*Y*) от трудового усилия (*T*) и функции эффективности труда (*Y/T*, с коэффициентом 50) на примере России и США.

Уравнение Берталанфи представляет рост (увеличение веса) как результат двух аллометрически зависимых от веса организма процесса: анаболизма (создания вещества) и катаболизма (распада вещества). Поэтому уравнение скорости роста выглядит как:

$$\frac{dW}{dt} = \eta W^m - KW^n,$$

где W – вес организма, t – время, η – «константа анаболизма», K – «константа катаболизма». Отношение урожая к прилагаемому трудовому усилию можно представить как показатель эффективности труда, который определяется процессами выращивания и утраты урожая:

$$\frac{dY}{dT} = \eta Y^m - \frac{1}{K} Y^n,$$

где η и K – линейные коэффициенты, определяемые техническими возможностями человека по выращиванию и сохранению урожая соответственно, m и n - аллометрические коэффициенты, определяемые природными условиями, благоприятствующими росту урожая и его уничтожению соответственно.

Для упрощения интегрирования Берталанфи делал такое допущение: уровень катаболизма пропорционален весу тела ($n=1$). Это утверждение справедливо для процесса роста и условно может быть принято для уравнения эффективности сельскохозяйственного труда: доля потерь не зависит от размера урожая и равна $1/K$. Другим, более обоснованным допущением в процессе преобразования уравнения является то, что $Y_0=0$ (отсутствие усилий не дает никакого урожая). В результате преобразований уравнение зависимости урожая от прилагаемых трудовых усилий принимает вид:

$$Y = Y_\infty (1 - e^{(m-1)\frac{T}{K}})^{\frac{1}{1-m}},$$

где $Y_\infty = (\eta K)^{1/(1-m)}$.

С одной стороны, целью трудовой деятельности является не эффективность, а урожай, с другой стороны – энергетические, т.е. трудовые, возможности человека не безграничны. Поэтому функционалом трудовой деятельности является отношение получаемого урожая к затрачиваемым трудовым усилиям Y/T (эффективность). Дифференцирование этой функции по переменной T дает производную, равную нулю, в двух точках, отвечающих условию (в общем виде не решается):

$$\frac{e^{(1-m)\frac{T}{K}}}{\frac{T}{K} + 1} = 1,$$

где первая точка – точка минимума в начале координат, а вторая – точка максимума при условии $m \geq 0$.

Аналогичные результаты оптимального уровня трудовых усилий дают и другие уравнения роста, примененные для описания зависимости получаемого урожая от прилагаемых трудовых усилий.

Из приведенного выше видно, что максимально возможный уровень получаемого урожая положительно зависит от всех параметров уравнения, в то время как оптимальный уровень трудовых усилий тем больше, чем больше способность человека сберечь урожай (K) и чем благоприятнее условия природной среды (m).

Если сравнивать среднюю урожайность зерновых в России и, например, в США, то по данным за 1996 г. она была 13 ц/га в России и 52 ц/га – в США (доклад губернатора Кондратенко Президенту РФ, 2002), при этом ранее по России урожайность достигала 20 ц/га (см. рис.). Условно будем считать указанные значения максимально возможными для каждой страны. Тогда при равных технических возможностях (η и K) такую большую разницу в максимальном урожае дает небольшая разница в степенном индексе природно-климатических условий ($m=0.70$ – для России и $m=0.77$ – для Америки), например, среднегодовая температура на несколько градусов выше (Паршев, 2000). Функция эффективности труда (Y/T) дает максимальные значения при оптимальном трудовом усилии : $T=35$ – для России и $T=54$ – для США (в 1.5 раза больше), при этом получаемый урожай: $Y=13$ –для России и $Y=36$ – для США (в 3 раза больше).

Полученные результаты позволяют сделать вывод о том, что существующая трудовая культура (этика) различных народов, адаптированных к разным природным условиям, не зависит от уровня развития сельскохозяйственной техники и технологии, а определяется природно-климатическими условиями освоенного ландшафта: чем благоприятнее условия для производства сельхозпродукции, тем большие трудовые усилия экологически оправданы. Данную закономерность необходимо рассматривать в аспекте локальной годовой динамики природных условий. Делая соответствующие поправки в модели, возможно рассмотрение трудовых адаптаций человека не только в сельском хозяйстве, но и в любой деятельности по эксплуатации биологических природных ресурсов, включая промысел, собирательство, кочевое животноводство и т.д.

Литература

Паршев А.П. Почему Россия не Америка. М.: Форум, 2000.

Ханин М.А., Дорфман Н.Л. Эволюционный принцип оптимальности и его использование для построения уравнений роста // Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975. С.121-140.

McArthur R.H., Pianka E.R. On optimal use of patchy environment // Amer. Natur. 1966. Vol.10, №5. P. 603-609.

Teriokhin A.T. Evolutionarily optimal age schedule of repair: Computer modelling of energy partition between current and future survival and reproduction // Evolutionary Ecology. 1998. №12. P. 291-307.

СОВРЕМЕННЫЕ ПОДХОДЫ К ИССЛЕДОВАНИЮ ВЗАИМОСВЯЗИ МЕЖДУ ДЕСТРУКТИВНЫМИ ИЗМЕНЕНИЯМИ В СЕМЕННИКАХ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И РЕПРОДУКТИВНЫМ ПОТЕНЦИАЛОМ ПОПУЛЯЦИЙ

Мамина В.П., Жигальский О.А.
Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург
mamina@ecology.uran.ru

У млекопитающих, не имеющих репродуктивных сезонных пауз (лабораторные грызуны, собака и человек), в течение процесса сперматогенеза происходит дегенерация половых клеток, которая не оказывает влияние на репродуктивную активность животных (Габер и др.,1983). Определенная интенсивность дегенерации сперматогенных клеток (до 50% на разных стадиях развития) в нормально функционирующем семеннике – естественный процесс сперматогенеза. Деструктивных изменений со стороны других клеточных структур семенника (интерстициальная ткань, стенка семенных канальцев, структурные компоненты гематотестикулярного барьера) не наблюдается, однако они встречаются, как правило, при действии повреждающих факторов (травма семенника, токсические вещества, ионизирующее излучение и др.) и некоторых заболеваниях семенника (крипторхизм, ишемия, варикоцеле), которые приводят к снижению фертильности (Райцина,1985).

Млекопитающие, имеющие сезонные паузы в репродуктивном процессе, обладают специальными механизмами утраты и приобретения способности к размножению в строго определенное время года (Reiter,1980). У них отмечается выраженная сезонная деструкция ткани семенников, приводящая к угнетению репродуктивной активности животных (Lincoln, 1981). При сезонной регрессии семенников (речные бобры, норка, крот и др.) наблюдаются полная деструкция семенных канальцев, гибель клеток сперматогенного эпителия, с последующим их развитием из эпителия сети семенника и восстановлением активного сперматогенеза (Райцина и др.,1980). Следует отметить, что механизм деструктивных изменений в семеннике остается до сих пор не выясненным.

Данные о наличии деструктивных изменений в семенниках мелких млекопитающих (мышевидные грызуны), у которых процесс сперматогенеза не прерывается, в литературе практически отсутствуют. Нарушения сперматогенеза и снижение репродуктивной активности отмечаются у половозрелых животных с ростом популяции (Науменко и др.,1983), действии антропогенных факторов и пр. Одной из возможных причин снижения репродуктивной активности могут быть деструктивные изменения, затрагивающие как генеративные, так и эндокринные структуры семенника.

Предлагаемый методологический подход к исследованию взаимосвязи между деструктивными изменениями в семенниках животных и репродуктивным потенциалом популяций представляется нам актуальным.

Нами были выявлены и классифицированы по типам деструктивные изменения, наиболее характерные для перезимовавших и половозрелых сеголеток мышевидных грызунов (см. табл., рис.).

С ростом популяции почти у 90% животных мы отмечали пониженную фертильность, которая происходит за счет снижения андрогенной и генеративной функции семенника. Угнетение андрогенной функции семенника происходит за счет кариолизиса клеток Лейдига, ответственных за выработку тестостерона. Снижение генеративной функции семенников (развитие половых клеток) обусловлено подавлением андрогенеза и дегенерацией сперматогенных клеток, которая значительно возрастает из-за разрушения стенки семенных канальцев и гибели клеток Сертоли (см. рис.); последние являются структурными компонентами гематотестикулярного барьера.

Типы деструктивных изменений в семеннике

Морфофункциональные показатели семенника	Деструктивные изменения	Тип изменений
Интерстициальная ткань (клетки Лейдига) – андрогенез	Оксифильность цитоплазмы	**I**
	Кариолизис	**II**
Стенка семенных канальцев, клетки Сертоли – структурные компоненты гематотестикулярного барьера	Разрушение собственной оболочки стенки и клеток Сертоли	**III**
Сперматогенный эпителий – процесс развития половых клеток	Кариопикноз	**IV**
	Кариолизис	**V**
Семенной каналец – показатель активности сперматогенеза	Диффузный асперматогенез	**VI**

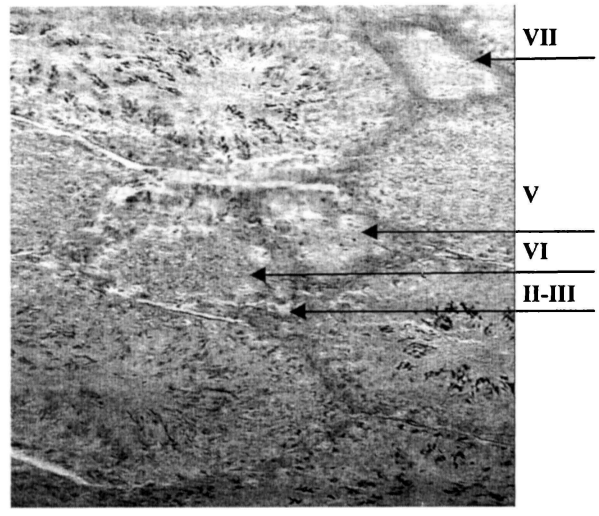


Рис. Деструкция семенных канальцев у половозрелой рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780), окраска гематоксилин-эозином, ×300.

Нарушение проницаемости гематотестикулярного барьера, изолирующего аутоантигенные сперматогенные клетки от иммунологического аппарата организма, может привести к развитию аутоиммунных процессов в семеннике, которые способствуют развитию деструктивных изменений в сперматогенном эпителии. Постепенное распространение дегенеративных изменений в ткани семенника приводит к диффузному асперматогенезу в отдельных канальцах, с последующим охватом большинства из них, а затем к их полной атрофии (см. рис.). Перспектива у таких животных в популяции – постепенное исключение из процесса размножения.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 03-04-48086.

Литература

Габер Е.С., Данилова Л.В., Князева Е.Ф. Сперматогенез и его регуляция.М.: Наука, 1983. 232с.

Науменко Е.В., Осадчук А.В., Серова Л.И., Шишкина Г.Т. Генетико-физиологические механизмы регуляции функции семенников. Новосибирск: Наука, 1983. 202с

Райцина С.С., Гладкова Н.С., Подрабинек Т.Р., Прасолов А.Н. //Журн. общ. биологии, 1980. Т.41. С.138-149

Райцина С.С. Сперматогенез и структурные основы его регуляции. М.: Наука, 1985. 206 с.

Lincoln G.A. The testis. Ed. H. Burger, D. de Kretser. N.Y.: Raven press, 1981. P. 255-303.

Reiter R.J. Testicular development, structure and function. Ed. A.Steinberger, E. Steinberger. N.Y.: Raven press, 1980. P.395-401.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ СОСТОЯНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ АДОНИСА ВЕСЕННЕГО (*ADONIS VERNALIS* L.) В УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКЕ

Маркова Е. М.[1], Баранова О.Г.[2]
[1]*МОУ школа № 45, г. Ижевск*
[2]*Удмуртский государственный университет, г. Ижевск*
ob@uni.udm.ru

Адонис весенний относится к исчезающим видам растений в Удмуртии, поэтому занесен в Красную книгу Удмуртской Республики (УР) (2001). Он входит в состав редких растений всего Предуралья (Шурова, Горчаковский, 1982) и включен в Красные книги сопредельных территорий (Красная книга Республики Татарстан, 1995; Красная книга Кировской области, 2001). Долгое время в республике считался исчезнувшим видом, так как имелись лишь литературные указания (Ильинский, 1915). В конце 1980-х гг. был обнаружен в Малопургинском районе (окрестности с. Нижнее Кечево), в 2001 г. – в Алнашском районе (дер. Нижнее Асаново) (Баранова, 2002).

Основной ареал вида располагается в лесостепной и степной частях Евразии. В республике вид имеет крайние северные точки в ареале в пределах Вятско-Камского междуречья. В Удмуртии виды лесостепного происхождения чаще всего встречаются на склонах южной экспозиции, так как нередко имеют реликтовую природу. На этих участках есть оптимальные показания по многим экологическим факторам, что и обеспечивает произрастание лесостепных видов вблизи их основного ареала. Популяции адониса отмечены в УР на сухих остепненных склонах и по опушкам сосновых лесов.

Адонис весенний является партикулирующим короткокорневищным травянистым весенне-летним эфемероидом моноцентрической биоморфы (Пошкурлат, 1973; цит. по: Ценопопуляции растений, 1976). В отношении экологических характеристик его можно отнести к ксеромезофитам, гелиофитам или факультативным гелиофитам. По типу жизненной стратегии адонис можно причислить к К-стратегам. Это вегетативно малоподвижный вид, так как не способен к быстрому разрастанию фитоценотической единицы и имеет только семенное возобновление.

Первые популяционные исследования адониса в республике были выполнены студенткой УдГУ Ж.Л. Мамонтовой в Малопургинском районе в 1995-1997 гг. под руководством О.Г. Барановой. В результате проведенных исследований была выявлена высокая плотность: в среднем пять растений на 1 м^2 и наблюдалась тенденция к увеличению численности популяции и расширению ее площади. Повторные наблюдения за этой же ценопопуляцией нами были начаты с апреля 2002 г., причем велись параллельные наблюдения за природной ценопопуляцией и интродуцированными особями. Из природной ценопопуляции особи в октябре 2001 г. нами же были интродуцированы в Ботанический сад УдГУ .

В связи с особенностями рельефа в природной ценопопуляции трансекты были расположены вдоль склона. Было заложено пять постоянных трансект, количество пробных площадок на них различно в зависимости от длины склона, всего 20. На этих площадках было проведено изучение темпов роста и развития растений. При исследовании уделялось внимание на изучение популяционных характеристик: численность особей, пространственная структура, возрастная структура; проводилось изучение морфометрических параметров: высота растения, число побегов и концевых веточек, размеры цветка, число лепестков, цветков и плодов, размеры плодов, доля завязавшихся плодиков; отмечались сроки фенофаз и длительность их прохождения.

В ходе проводимых исследований в 2002 г. закартировано 194 и проанализировано 102 экз., в 2003 г. изучено 240 экз. Выявлено, что ценопопуляция адониса весеннего представлена тремя ценогруппами, отличающимися набором экологических факторов, особенностями возрастного спектра и морфологическими характеристиками. Первая ценогруппа: под пологом леса, низкое освещение, более позднее таяние снега, соответственно большая насыщенность территории влагой, отсутствие вытаптывания. Возрастной спектр – левосторонний с преобладанием молодых генеративных особей: *im* – 33.33%, *g1* – 66.67. Вторая ценогруппа: склон юго-восточной экспозиции, разнотравно-злаковый луг, умеренный выпас животных, отдаленность от населенного пункта, высокий травостой, достаточный уровень увлажнения. Возрастной спектр – левосторонний с преобладанием молодых генеративных особей, в нем присутствуют ювенильные особи и генеративные максимального этапа развития: *j* – 9%, *im* – 63.64, *g1* – 18.18, *g2* – 9. Третья ценогруппа: склон южной экспозиции, напротив деревни, разнотравно-злаковый луг, чрезмерный выпас скота, интенсивная инсоляция, недостаточное увлажнение, низкий и разреженный травостой. Возрастной спектр – левосторонний с небольшим перевесом молодых генеративных особей, в нем отсутствуют ювенильные растения: *im* – 30%, *g1* – 36.67, *g2* – 33.33. Полученные результаты соответствуют выводам, сделанным А.П. Пошкурлат (Наибольшая высота изученных генеративных особей составила 66, средняя высота – 44.05, минимальная высота – 28 см. Столь значительная максимальная высота не совсем характерна для особей адониса, по данным А.П. Пошкурлат и И.А. Губанова (1975). Тогда как интродуцированные особей отличались крайне низкими показателями высоты. Средняя высота особей в 2002 г. составила 5.5, в 2003 г. – 15.7 см. Это, вероятно, является свидетельством того, что перенос растений на новое место произрастания имел стрессовый эффект, что и привело их к угнетенному состоянию.

В 2002-2003 гг. нами также проведены фенологические наблюдения за генеративными особями адониса. Анализ полученных данных позволил определить сроки наступления основных фенофаз в ценопопуляции адониса весеннего (бутонизация с 14 апреля по 9 июня, цветение – с 22 апреля по 9 июня, плодоношение – с 1 мая по 3 июля).

По полученным результатам исследований были сделаны предварительные выводы. Ценопопуляция адониса весеннего в УР является нормальной неполночленной. Жизненность особей находится на среднем уровне, многие морфобиологические показатели соответствуют таковым в ряде изученных популяций европейской части России. Для уточнения возрастного спектра и некоторых морфометрических параметров еще необходимы дополнительные исследования.

Литература

Баранова О.Г. Местная флора Удмуртии: анализ, конспект, охрана. Ижевск, 2002. 199 с.

Горчаковский П.Л., Шурова Е.А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М.: Наука, 1982. 208 с.

Ильинский А.П. Материалы к флоре Вятской губернии // Тр. Бот. музея Импер. Акад. наук., 1915. Вып. 14. С. 1-61.

Красная книга Республики Татарстан: Животные, растения, грибы. Казань: Изд-во Природа и ТОО Стар, 1995. 452 с.

Красная книга Удмуртской Республики: Сосудистые растения, лишайники, грибы. Ижевск: Изд. дом «Удм. ун-т», 2001. 290 с.

Красная книга Кировской области: Животные, растения, грибы. Екатеринбург, 2001. 288 с.

Пошкурлат А.П. Род Горицвет – Adonis L.: Систематика, распространение, биология. М.: Наука, МАЙК «Наука-Интерпериодика», 2000. 199 с.

Пошкурлат А.П., Губанов И.А. Горицвет весенний // Биологическая флора Московской области. М., 1975. Т. 2. С. 36-47.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с.

ВЛИЯНИЕ НЕПОТРЕБЛЯЕМОГО ДАФНИЯМИ ФИТОПЛАНКТОНА НА СОДЕРЖАНИЕ КИСЛОРОДА В МИКРОКОСМАХ

Махнин В.Г.
Институт экологии природных систем АН Республики Татарстан, г. Казань
hydrobiology@iens.kcn.ru

Не будет большим преувеличением сказать, что для стабильного существования водных экосистем одним из важнейших абиотических факторов является кислород. Он расходуется в значительном количестве на окисление органических соединений и его дефицит – довольно частое явление для многих водоемов. Биологическое потребление кислорода (БПК) взаимосвязано с первичной продукцией планктона, содержанием хлорофилла и разнообразием сообществ зоопланктона и зообентоса (Алимов, 2001).

Взаимоотношения фито- и зоопланктона влияют на кислородный режим водоемов, их продуктивность и т.д., поэтому являются предметом изучения многих исследователей (Гутельмахер, 1979; Токсины.., 1977; Клерман, 1998 и т.д). В статье Н.М. Крючкова (1989) указывается, что нет единого мнения о возможности использования беспозвоночными многих групп водорослей, в частности – синезеленых, и почему полностью не выедаются «съедобные» виды. Автор предполагает, что эти связи не могут быть односторонними, в противном случае наблюдалось бы потребление одного трофического звена другим. Сложность проблемы усугубляется невозможностью воспроизвести в лабораторных условиях весь видовой спектр водоема. Мы предположили, что в водоемах «несъедобные» виды фитопланктона при снижении количества «съедобных» выполняют «роль» поставщика кислорода. В микрокосмах можно создать высокую численность потребителей фитопланктона, а варьируя условия освещения – влиять на интенсивность фотосинтеза, определить суточное потребление кислорода на окислительные процессы.

Эксперимент был поставлен на Куйбышевском водохранилище (Победиловская протока) с 28 августа по 11 сентября, а с 11 по 12 сентября – в лаборатории. Победиловская протока подвергается достаточно интенсивному антропогенному загрязнению. Длительность эксперимента – 15 суток. В качестве тест-объекта использовалась двухсуточная молодь *Daphnia magna* Straus. Культура получена из МГУ. Периодически проводится ее синхронизация. Содержание культуры определялось согласно общепринятой методике (Методическое..., 1990). Плотность посадки рачков – 10 экз. на одну микрокосму. Емкости, полностью закрытые, объемом 1.5 л. Рабочий объем жидкости один литр, а 0.5 л – воздух. Варианты с первого по четвертый находились непосредственно на водоеме (полностью погруженными в воду). Варианты с пятого по седьмой все 15 суток – в лаборатории. Первые три варианта поместили на хорошо освещенное место (5 м перед зарослями), а четвертый вариант – в заросли. Варианты с пятого по седьмой разместили в лаборатории в плохо освещенную комнату. Вода для опыта отбиралась непосредственно на водоеме (кроме контроля с лабораторной водой): второй и четвертый варианты – из свободной от зарослей макрофитов части протоки (открытая), а третий, четвертый и седьмой – из зарослей рогоза. За время эксперимента кормление подопытных дафний проводилось два раза лабораторной культурой хлореллы. В первый раз на одну емкость дали по 1.1 мл концентрата плотностью 750 млн. кл/мл. Через пять суток кормление повторили: 3 мл корма на одну емкость. Чтобы свести к минимуму влияние на кислородный режим в микрокосмах, отродившуюся молодь из них не отсаживали. Обрастания со стенок не удалялись. Измерение кислорода проводилось термооксиметром «Марк» 201.

Как видно из данных таблицы, в день постановки опыта содержание кислорода было довольно высоким. Лишь в зарослях рогоза несколько ниже. На пятые сутки концентрация кислорода в районе расположения микрокосм с подопытными дафниями оставалась достаточно высокой, но в рогозе ниже на 30%. Это связано с падением уровня воды в водохранилище, что снизило степень разбавления органических соединений. Содержание кислорода в микрокосмах ниже, чем в водоеме на 11-25%, но достаточно высокое. С первого по третий варианты почти одинаковы. В первом варианте источник кислорода – фотосинтез внесенной культуры хлореллы. Во втором и третьем – хлорелла + природный фитопланктон. Исходя из этого можно предположить бóльшую выработку кислорода, но она может нивелироваться более высоким БПК природной воды. Любопытен факт разницы в содержании кислорода в третьем и четвертом вариантах на 23%, так как изначально это одна и та же вода. В микрокосмах, находящихся в лаборатории (затемнение), на пятые сутки наблюдалось значительное снижение концентрации кислорода: в варианте с лабораторной водой – на 30%, а с природной – до 60%.

На 14-е сутки насыщение кислородом воды вокруг микрокосм еще более понизилось. Особенно это касается воды из зарослей рогоза. В микрокосмах кислорода даже больше, кроме варианта с лабораторной водой. Скорее всего, подобное связано с выеданием хлореллы подопытными дафниями. В вариантах с пятого по седьмой – без изменений.

Влияние природного фитопланктона на содержание кислорода в микрокосмах

	Вариант	28.08., кислород, % (водоем)	2.09., кислород, % (водоем)	2.09., кислород, % (микрокосмы)	11.09., кислород, % (водоем)	11.09., кислород, % (микро космы)	12.09., кислород, % (микрокосмы)
Лабораторная вода (открытая часть)	1	101.4	188.0	155.0	109.5	107.9±1.8	91.7±1.5
Открытый участок (открытая часть)	2	170.0	188.0	141.8	109.5	127.6±3.1	92.9±5.5
Заросли рогоза (открытая часть)	3	153.0	188.0	154.0	109.5	125.0±2.1	84.6±3.5
Заросли рогоза (заросли)	4	153.0	133.2	118.0	40.5	125.0±6.1	85.3±3.6
Лабораторная вода (лаборатория)	5	101.4	–	70.0	–	74.0	83.8
Открытый участок (лаборатория)	6	170.0	–	74.1	–	66.0	75.0
Заросли рогоза (лаборатория)	7	153.0	–	60.0		58.0	70.0

Помещение микрокосм из водоема в затемненное помещение на одни сутки привело к понижению содержания кислорода на 15-32% (особенно в вариантах с природной водой). Этот факт, на наш взгляд, является яркой иллюстрацией вклада фотосинтетической активности «несъедобных» видов фитопланктона в насыщение воды кислородом. В первом варианте, где находилась только хорошо выедаемая рачками хлорелла, содержание кислорода в конце опыта было наименьшим. Причем содержание органических веществ в лабораторной воде несопоставимо с водой, взятой из водоема: сильно эвтрофированного участка водохранилища. В вариантах с природной водой по окончании опыта оставались не пригодные для питания дафний виды фитопланктона (в частности, колонии синезеленых), которые поддерживали благоприятный кислородный режим в микрокосмах весь период эксперимента.

Литература

Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем // Тр. Зоол. ин-та РАН, 2001. Т.283. 145с.

Гутельмахер Б.Л. Взаимоотношения фито- и зоопланктона // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 223-236.

Клерман А.К., Колотилова Е.В. // Экология, 1998. № 6. С. 476-478.

Крючкова Н.М. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М.: Наука, 1989. 124с.

Токсины синезеленых водорослей и организм животного. Киев: Наук. Думка, 1977. 251с.

Методическое руководство по биотестированию воды РД 119-02-90. М., 1990.

ХРОМОСОМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ РУЧЕЙНИКОВ

Мерзлякова Т.А.

Тюменский государственный университет, г.Тюмень

Целью настоящей работы явился цитогенетический анализ разных морф двух видов ручейников – *Hydropsyche contubernalis* и *Hydropsyche pellucidula,* который показал, что виды обладают полиморфизмом по числу хромосом основного набора. Учет хромосом проводился по стандартной ацетоорсеиновой методике. Для приготовления препаратов использовалась брюшная нервная цепочка личинок ручейников.

Число хромосом клеток ручейников варьирует в пределах от 12 до 72. Во всех исследуемых морфах преобладают клетки с диплоидным набором хромосом – 24. Помимо диплоидных у *H. contubernalis* и *H.pellucidula* отмечены га- и полиплоидные клетки. Выявлены отличительные особенности в распределении хромосом у четырех морф вида *H. contubernalis* и трех морф *H.pellucidula.* Особенностью вида *H. contubernalis* является то, что наименее выражен класс с числом хромосом, равным 60, а одна из морф *H. pellucidula* отличается преобладанием клеток с гаплоидным набором хромосом (12). Выявлены различия в распределении хромосом в метафазах у двух видов ручейников. У вида *H. contubernalis* частота встречаемости клеток с 2n набором хромосом выше, чем у *H. pellucidula,* на 5%, гаплоидность – ниже на 5%. Общая доля полиплоидных клеток у видов почти равна. Сходные по полиплоидности в процентном отношении виды отличаются их распределением по классам в 36, 48, 60, 72.

Также было установлено среднее число хромосом для ручейников. Для *H. contubernalis* – 26 (варьирует у разных морф от 22 до 28), для *H. pellucidula* – 24 (варьирует от 22 до 25).

Возможно, наблюдаемый полиморфизм является результатом некоторых цитогенетических особенностей, присущих надотряду Amphiesmenoptera, включающему отряд Trichoptera (ручейники), а именно он связан с голокинетическим характером организации хромосом, ахиазматическим мейозом у самок и гетерогаметностью женского пола.

Предполагается, что возникновение полиплоидных клеток является результатом экстренного обеспечения растущих тканей, таким образом, увеличение числа элементов приводит к повышению надежности системы (Савченко, 1976), или полиплоидные клетки – результат адаптивной надстройки. Загрязнение водной среды – стимул для возникновения избыточности генетического материала. Такое количественное и качественное увеличение элементов генетической системы создает предпосылки для последующей ее перестройки и усложнения организации (Савченко, 1976).

Литература

Савченко В.К. Генетика полиплоидных популяций. Минск: Наука и техника, 1976. 240с.

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ В РАЙОНЕ ЕСТЕСТВЕННОЙ ГЕОХИМИЧЕСКОЙ АНОМАЛИИ

Михеева Е.В., Жигальский О.А., Мамина В.П.
Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург
ranyuk@ipae.uran.ru

Эколого-физиологические показатели довольно широко используются в экологических исследованиях, благодаря относительной простоте оценки и информативности. Данное исследование посвящено оценке эколого-физиологических показателей рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780), обитающей в районе естественной геохимической аномалии с избыточным содержанием никеля, кобальта, хрома и на фоновой территории с использованием метода морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968). Кроме того, была проведена оценка гепатосупраренального коэффициента, характеризующего энергетический потенциал популяции (Корнеев, Карпов, 1980), и отношения веса почки к весу сердца, отражающего интенсивность метаболизма животных (Башенина, 1984). В 2001 г. (фаза «пика» популяции) и 2003 г. (фаза «роста») исследованы 56 животных из района естественной геохимической аномалии и 80 – с фонового участка.

Для оценки различий популяций по частотам встречаемости изучаемых характеристик использовали показатель сходства популяций по полиморфным признакам, который в случае идентичности популяций по частотам морф равен единице, в случае отсутствия общих морф – нулю (Животовский, 1979). Исходные количественные данные были разделены на размерные классы (табл. 1) и вычислены частоты встречаемости каждого из них в популяциях аномального и фонового участков (табл. 2).

В результате анализа полученных данных (табл. 3) установлены значимые отличия между исследуемыми популяциями по индексам печени и почки в фазе «роста» численности, сердца, печени и гепатосупраренальному коэффициенту в фазе «пика» ($p<0.05$), что свидетельствует об интенсификации метаболизма и снижении энергетического потенциала популяции рыжей полевки в районе естественной геохимической аномалии.

Значительные отличия между популяциями по индексу печени и гепатосупраренальному коэффициенту в фазе «пика» численности, по сравнению с фазой «роста», вероятно, обусловлены совместным влиянием

Таблица 1

Размерные классы эколого-физиологических показателей рыжей полевки

Номер	Индекс					
	сердца, ‰	почки, ‰	почка/сердце	печени, ‰	надпочечника, ‰	гепатосупраренальный
1	5.0 – 5.5	<6	0.6 – 0.7	< 50	0.1 – 0.2	< 80
2	5.6 – 6.0	6.1 – 7.0	0.8 – 0.9	51 – 60	0.21 – 0.3	80 – 140
3	6.1 – 6.5	7.1 – 8.0	1.0 – 1.1	61 – 70	0.31 – 0.4	141 – 200
4	6.6 – 7.0	8.1 – 9.0	1.2 – 1.3	71 – 80	0.41 – 0.5	201 – 260
5	7.1 – 7.5	9.1 – 10.0	1.4 – 1.5	81 – 90	0.51 – 0.6	261 – 320
6	7.6 – 8.0	10.1 – 11.0	1.6 – 1.7	> 90	> 0.6	321 – 380
7	8.1 – 8.5	> 11.1				381 – 500
8	8.6 - 9					> 500
9	>9					

Таблица 2

Частоты встречаемости (ч) размерных классов эколого-физиологических показателей рыжей полевки в районе естественной геохимической аномалии (верхнее значение) и на фоновом участке (нижнее значение), № – номер размерного класса

Сердце		Почка		Почка/ сердце		Печень		Надпочеч-ник		Гепатосупра-ренальный	
№	ч	№	ч	№	ч	№	ч	№	ч	№	ч
«Рост»											
2	0.053 0.095	1	0.053 -	2	0.263 0.286	1	0.158 0.048	1	0.316 0.19	1	0.053 -
3	0.053 0.143	2	0.211 0.19	3	0.316 0.333	2	0.316 0.238	2	0.263 0.333	2	0.158 0.143
4	0.316 0.19	3	0.263 0.429	4	0.421 0.286	3	0.053 0.381	3	0.158 0.238	3	0.158 0.286
5	0.158 0.238	4	0.158 0.238	6	- 0.095	4	0.421 0.143	4	0.158 0.095	4	0.263 0.268
6	0.105 0.19	5	0.211 0.143			5	0.053 0.143	6	0.105 0.143	5	0.105 0.095
7	0.105 0.143	6	0.105 -			6	- 0.048			6	0.105 0.143
8	0.053 -									7	0.158 0.048
9	0.158 -										
«Пик»											
1	0.081 0.357	1	0.054 0.036	1	0.027 -	1	0.108 0.063	1	0.27 0.458	2	0.108 0.018
2	0.135 0.214	2	0.351 0.357	2	0.054 0.056	2	0.243 0.156	2	0.351 0.271	3	0.27 0.14
3	0.351 0.25	3	0.297 0.321	3	0.405 0.185	3	0.432 0.5	3	0.216 0.237	4	0.243 0.088
4	0.27 0.107	4	0.162 0.214	4	0.351 0.556	4	0.216 -	4	0.135 0.017	5	0.216 0.246
5	0.054 -	5	0.054 0.036	5	0.135 0.148	5	- 0.125	5	0.027 0.017	6	0.054 0.228
6	0.054 0.036	6	0.027 0.036	6	0.027 0.056	6	- 0.063			7	0.108 0.246
8	0.027 0.036	7	0.054 -							8	- 0.018
9	0.027 -										

Таблица 3

Показатель сходства (r), критерий идентичности (I), количество размерных классов (k) для популяций рыжей полевки в районе естественной геохимической аномалии и на фоновой территории

Индекс	$r \pm m_r$	I	k
«Рост»			
Сердца	0.86 ± 0.06	11.17	8
Почки	0.84 ± 0.07*	13.09	6
Почка/сердце	0.95 ± 0.04	3.99	4
Печени	0.84 ± 0.08*	13.09	6
Надпочечника	0.98 ± 0.03	1.6	5
Гепатосупраренальный	0.95 ± 0.04	3.99	7
«Пик»			
Сердца	0.88 ± 0.05*	14.94	8
Почки	0.97 ± 0.02	3.83	7
Почка/сердце	0.95 ± 0.03	8.78	6
Печени	0.74 ± 0.06*	35.42	6
Надпочечника	0.96 ± 0.03	7.28	5
Гепатосупраренальный	0.89 ± 0.05*	19.92	7

геохимических и плотностно-зависимых факторов, следствием которого является усиление энергетической напряженности организма.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 03-04-48086 и гранта УрО РАН для молодых ученых.

Литература

Башенина Н.В. К эколого-физиологическим характеристикам мелких млекопитающих // Экология, 1984. № 6. С. 40-44.

Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общей биол., 1979. № 4. С. 587-602.

Корнеев Г.А., Карпов А.А. Опыт изучения индексов печени и надпочечников как показателей энергетического потенциала популяции большой песчанки // Грызуны: Матер. V Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1980. С. 213-214.

Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных // Тр. ИЭРиЖ; Вып. 58. Свердловск, 1968. 388 с.

О РОЛИ ТРАВЯНИСТОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В БИОГЕННЫХ ЦИКЛАХ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ

Мордвина Е.С.[1], Жуйкова Т.В.[2]

[1]*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург*

Mordvina_Katya@mail.ru

[2]*Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия, г. Нижний Тагил*

ecolab@ntspi.ru

В настоящее время природные экосистемы испытывают сильное антропогенное воздействие. Проблема загрязнения окружающей среды остро стоит в промышленных регионах, производственный цикл которых сопровождается выбросом в окружающую среду токсических веществ. Именно к таким регионам относится г. Нижний Тагил (Средний Урал), почвенный покров которого испытывает загрязнение тяжелыми металлами: Pb, Cu, Zn, Fe, Mn, Cr, Cd, Co, Ni. Растения травяно-кустарничкового яруса обладают более поверхностной корневой системой по сравнению с древесными породами и поэтому чутко реагируют на изменение свойств верхнего горизонта почв и подстилки, которые имеют более высокие содержания промышленных токсикантов (Воробейчик и др., 1994).

Главная цель данных исследований – установление участия травянистой растительности в биогенных циклах химических элементов. Вместе с тем, изучались закономерности трансформации травянистой растительности на фоновых и загрязненных территориях. В качестве объекта исследований были выбраны фитоценозы, различные по степени химического загрязнения, и их доминантные виды: *Leontodon autumnalis, Taraxacum officinalis*, *Pimpinella saxifraga*, *Arthemisia vulgaris*, *Alchemilla sp.*

Геоботанические описания и аналитические работы проведены по общепринятым методикам (Василевич, 1969; Миркин, 2000; Глазовская, 1964; Алексеенко, 1990; Алексеев, 1987; Ильин, 1991). Для изучения растительности было заложено три пробных участка.

Изучено содержание тяжелых металлов в почвенном покрове промышленного региона. Установлено, что средние концентрации металлов в почве варьируют в следующих пределах, мкг/г: по кадмию – от 0.16 до 0.81; по меди – от 11.03 до 84.01; по цинку – от 14.13 до 172.64; по свинцу – от 7.50 до 40.27; по кобальту – от 6.48 до 6.58; по железу – от 788.89 до 841.12; по никелю – от 7.61 до 13.00; по марганцу – от 240.10 до 242.10; по хрому – от 8.77 до 13.88. Таким образом, приоритетными загрязнителями почвенного покрова в г. Нижний Тагил являются Mn, Fe, Zn, Cu. Градиент содержания металлов в почвах широк, максимальный размах отмечен по Zn.

Определена суммарная токсическая нагрузка (Безель и др., 1989), оцененная по содержанию тяжелых металлов в почве на всех участках. Она составила 1.0; 2.38; 4.17 отн. ед. В соответствии с уровнем токсической нагрузки участки были отнесены к трем зонам: фоновой, буферной и импактной. Установлено, что с возрастанием концентрации металлов в почве увеличивается их концентрация в надземных органах доминантных видов исследуемых фитоценозов. Кластерный анализ (пакет Statistica 5.5) показал, что в условиях максимального загрязнения почв анализируемая выборка растений по содержанию металлов в надземных органах в целом однороднее, т.е имеет сходные накопительные особенности. Большая дифференцировка рассмотренных видов имела место в фоновой и буферной зонах. В ходе кластерного анализа растений из исследуемых фитоценозов выделено две группы видов. Виды, входящие в первую группу (*Taraxacum officinalis*, *Pimpinella saxifraga*, *Artemisia vulgaris*, *Alchemilla sp.*), имеют сходные накопительные особенности на всех участках. Вторая группа включает *Leontodon autumnalis*. Показано, что этот вид имеет высокие накопительные свойства.

Количество металлов, включаемых в круговорот, определяется двумя факторами: биомассой растительности и концентрацией в ней металлов. Отмечено, что с увеличением химического загрязнения снижается величина

общей фитомассы растений. При этом наблюдаются возрастание биомассы злаков и снижение биомассы разнотравья и бобовых. Причем максимальная фитомасса разнотравья зафиксирована в буферной зоне.

Исходя из анализа фитомассы и уровней накопления микроэлементов, которые тесно коррелируют друг с другом, можно оценить поток тяжелых металлов, вовлекаемых в биогеохимические циклы разнотравьем в условиях минимального и максимального загрязнения. Следовательно, снижение фитомассы в условиях максимального загрязнения приводит к увеличению концентрации в ней металлов. Так, рассмотренные нами виды ежегодно вовлекают в оборот на фоновой территории 1500 мкг/г меди, на буферной территории выносится ее максимальное количество (4325 мкг/г). В импактных условиях количество включаемого в оборот металла вновь снижается. Подобная зависимость отмечена и для других элементов и объясняется деградацией растительного сообщества, сопровождаемого резким снижением общей биомассы. Из чего следует, что количество металлов, извлекаемое растительностью, не монотонно зависит от их концентрации в почвах.

Таким образом, химическое загрязнение территории тяжелыми металлами имеет следствием не только токсическое действие, проявляемое в деградации растительного покрова, но и модифицирует общий биогенный обмен металлов на уровне продуцентов. Степень таких изменений определяется уровнем металлов, накапливаемых растительностью, и мерой деградации сообщества.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (проект № 01-04-96402).

Литература

Алексеев Ю.В. Тяжелые металлы в почвах и растениях. Л.: Агропромиздат, 1987. 158с.

Алексеенко В.А. Геохимия ландшафта и окружающая среда. М.: Наука, 1990. 142 с.

Безель В.С., Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н. Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов // Экология, 1998. № 5. С. 376–382.

Василевич А.И. Статистические методы в геоботанике. М.: Наука, 1969. 232 с.

Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонтов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1994. 280 с.

Глазовская М.А. Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. М.: Издательство МГУ, 1964. 230 с.

Ильин В.Б. Тяжелые металлы в системе почва – растение. Новосибирск: Наука, 1991. 151 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломец А.И. Современная наука о растительности. М.: Логос, 2000. 264 с.

МЕХАНИЗМЫ ВЛИЯНИЯ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ НА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Москалев А.А.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
amoskalev@ib.komisc.ru

Изучено влияние малых доз хронического и больших доз острого облучения на продолжительность жизни лабораторных линий дрозофилы, имеющих отличия в активности ферментов репарации, апоптоза и детоксикации активных видов кислорода.

Культивирование линий, а также эксперимент проводили в стандартных для дрозофилы условиях (25±10°С, освещение 12 ч в сутки, дрожжевая питательная среда).

В эксперименте с хроническим облучением линии подвергли воздействию гамма-радиации от источника ^{226}Ra (50 Р/ч). Мощность дозы составила 0.17 сГр/ч. Поглощенная доза излучения за одно поколение (от стадии эмбриона до вылета имаго, 12-14 дней) соответствовала 60 сГр. В эксперименте с острым облучением линии подвергли воздействию гамма-излучения от установки «Исследователь» (3 Гр за мин).

Критерием оценки различий в контроле и после облучения служило изменение медианной продолжительности жизни, достоверность отличий оценивали по критерию Гехана-Бреслоу-Вилкоксона. Распределения сравнивали с использованием критерия Колмогорова-Смирнова.

О важной роли регуляции апоптоза и стабильности генома в контроле над продолжительностью жизни говорят полученные нами данные, согласно которым линии с дерегуляцией апоптоза (мутациями генов *grim*, *hid*, *reaper*, *wg*, *Dcp-1*, *dArk*, *th*) и мутациями генов репарации (*rad54*, *mus210*, *mus209*, *mei-9*, *mei-41*) и антиоксидантной защиты (*Sod*) имеют достоверно меньшую продолжительность жизни по сравнению с линией дикого типа, даже в отсутствии облучения. В то же время хроническое облучение малыми дозами (60 с Гр за поколение) приводит к существенному увеличению продолжительности жизни до уровней, в некоторых случаях превосходящих продолжительность жизни контрольной линии дикого типа (*4015*, *12093*, *10390*, *11041*). У линии дикого типа облучение в малых дозах также привело к повышению продолжительности жизни, однако в меньшей степени, чем у мутантов, по антиоксидантной защите и апоптозу. У линий с дефектами репарации эффект гормезиса после хронического облучения был равен или менее выражен, чем у линии дикого типа (табл. 1, 2).

Таблица 1

Влияние облучения на продолжительность жизни линий с дефектами репарации

Линия	M	$\bar{X} \pm \Delta m$	90 %	min	max	MRDT	α	R	N
rad54 (контроль)	35.0	35.5±0.8	48	7	60	3.3	0.10	0.002	197
rad54 (обл. 60 сГр) *	34.0	36.3±1.0	55	5	64	3.4	0.07	0.004	184
rad54 (обл. 1000 Р) *	19.0*	20.7± 1.9	38	5	49	3.9	0.05	0.020	112
rad54(обл. 3000 Р)	33.0	31.3± 2.3	46	6	46	3.8	0.11	0.0024	27
4015 (контроль)	28.0	29.3±0.6	45	7	54	3.3	0.10	0.004	217
4015 (обл. 60 сГр) *	41.0*	38.8±1.2	54	6	62	3.5	0.09	0.002	170
4015 (обл. 1000 Р) *	22.0*	23.5±0.9	37	4	51	3.4	0.08	0.010	182
4015 (обл. 3000 Р) *	22.0*	21.4±1.0	32	4	40	3.2	0.12	0.006	116
mus209^{B1} (контроль)	32.0	31.5±0.6	40	6	52	3.0	0.14	0.001	168
mus209^{B1} (обл. 60 сГр) *	33.0**	33.1±0.8	45	6	59	3.2	0.09	0.003	173
mus209^{B1} (обл. 1000 Р) *	33.0	30.6±1.2	42	6	49	3.4	0.10	0.003	86
mus209^{B1} (обл. 3000 Р) *	39.0*	35.2±1.6	44	7	48	3.4	0.14	0.001	52
mus210^{G1} (контроль)	27.0	23.9±0.5	29	6	42	3.2	0.17	0.002	187
mus210^{G1} (обл. 60 сГр) *	31.0*	27.8±0.8	40	4	46	3.2	0.10	0.004	201
mus210^{G1} (обл. 1000 Р) *	19.0*	18.0±1.0	26	5	33	3.2	0.13	0.009	93
mus210^{G1} (обл. 3000 Р) *	22.0*	20.7±1.1	30	7	36	3.6	0.12	0.007	60
4236m (контроль)	26.0	23.6±0.7	40	5	47	3.3	0.01	0.090	194
4236m (обл. 60 сГр) **	22.0	22.9±0.8	39	4	46	3.2	0.01	0.082	177
4236m (обл. 1000 Р) **	20.0**	21.2±1.0	34	5	40	3.6	0.01	0.085	124
4236m (обл. 3000 Р) *	20.5*	19.3±0.8	30	4	39	3.6	0.01	0.096	123
4236f (контроль)	23.0	22.7±0.7	35	5	47	3.1	0.09	0.009	157
4236f (обл. 60 сГр) *	26.0**	26.2±1.3	45	4	57	3.5	0.07	0.009	88
4236f (обл. 1000 Р) **	26.0	24.0±0.8	35	5	43	3.3	0.11	0.005	146
4236f (обл. 3000 Р) **	22.5	23.1±0.9	36	4	40	3.2	0.10	0.007	117
mei-9^{a}	14	10.9±0.3	15	5	19	2.4	0.30	0.007	193
mei-9^{a} (обл. 60 сГр) *	16*	13.1±0.2	17	8	24	3.4	0.20	0.008	259
5660 (контроль)	14.0	17.3±0.8	36	4	49	3.8	0.05	0.027	159
5660 (обл. 60 сГр) *	15.0	19.0±1.3	36	4	50	3.9	0.04	0.025	102
5660 (обл. 1000 Р) *	7.0*	10.6±2.4	25	5	32	4.4	0.03	0.069	21
5660 (обл. 3000 Р)	15.0	14.2±2.1	22	4	23	5.1	0.15	0.012	13
mei-41^{D5}*f* (контроль)	36.0	33.8±1.2	50	6	64	3.8	0.07	0.005	144
mei-41^{D5}*f* (обл. 60 сГр) *	29.0*	28.1±1.5	50	4	61	3.9	0.05	0.012	117

* Отличия с контролем достоверны при $p<0.001$.

** Отличия с контролем достоверны при $p<0.05$. M – медианная продолжительность жизни; – средняя продолжительность жизни и ошибка среднего; 90% – время 90%-ной гибели; min и max – минимальная и максимальная продолжительность жизни в выборке; MRDT – время удвоения интенсивности смертности; α и R – параметры уравнения Гомпертца; N – количество особей в выборке; f – самки, m – самцы.

У большинства линий с дефектами репарации, у линии дикого типа и мутантов по генам апоптоза (*12093*, *11041*) острое облучение в дозе 10 Гр снижает продолжительность жизни, ее размах и активность дрозофил по тесту на восхождение (climbing assay). Исключение составили линии *1576* и *mus209*^{B1}, у которых продолжительность жизни после облучения не изменилась, а также мутанты по апопозу *5053*, *10390* и 11179, у которых она повысилась. В то же время малые дозы стимулируют активность, увеличивают медианную, максимальную продолжительность жизни и размах изменчивости по продолжительности жизни (в первом поколении облучения). Эти данные свидетельствуют об отличии механизмов клеточного и организменного ответов на воздействие малых и больших доз ионизирующей радиации.

Исключение составил эффект малых доз радиации у линий, несущих мутацию гена *mei-41* в гомозиготе или гемизиготе (но не в гетерозиготе), у которых малые дозы вызвали ускоренное старение. Также было выявлено, что по тесту climbing assay у гомозигот *mei-41* активность равна нулю не только после облучения, но даже и в контроле. В то время как у гемизигот она после облучения имеет тенденцию к снижению. Таким образом, нами впервые обнаружен рецессивный эффект мутации *mei-41*^{D5} в регуляции продолжительности жизни в ответ на облучение. Известно, что у человека ATM, гомолог белка Mei-41, является ключевым активатором ответа на повреждение ДНК. Поэтому вполне вероятно, что активации второго и третьего эшелонов защиты стабильности генома (см. выше) у линий с мутацией *mei-41* в гомозиготе (и гемизиготе) не происходит, в результате чего резко увеличивается количество поврежденных мутантных клеток, что ускоряет тканевое старение в целом. ATM сенсирует радиационно-

Таблица 2

Влияние облучения на продолжительность жизни линий с дефектами апоптоза

Линия	M	$\bar{X} \pm \Delta m$	90 %	min	max	MRDT	α	R	N
1576 (контроль)	24.0	25.3±0.8	40	4	60	3.6	0.08	0.122	214
1576 (обл. 60 сГр) *	34.0*	31.6±1.0	46	4	64	3.2	0.08	0.004	187
1576 (обл. 1000 Р) *	23.5	23.9±1.2	35	4	40	3.2	0.11	0.005	59
1576 (обл. 3000 Р)	26.5	23.0±1.0	34	6	34	4.7	0.12	0.005	87
12093 (контроль)	33.0	32.9±1.0	50	4	72	3.7	0.06	0.007	214
12093 (обл. 60 сГр) *	41.0*	38.9±1.3	57	8	70	3.4	0.08	0.002	118
12093 (обл. 1000 Р) *	24.0*	22.0±1.8	33	5	42	3.2	0.11	0.007	64
12093 (обл. 3000 Р) *	32.0	30.1±1.3	42	5	56	3.2	0.10	0.004	74
5053 (контроль)	27.0	26.9±0.6	41	6	62	4.1	0.08	0.007	338
5053 (обл. 60 сГр) *	39.0*	40.7±1.1	57	8	68	3.4	0.08	0.002	311
5053 (обл. 1000 Р) *	34.0*	30.9±0.7	48	6	62	3.9	0.08	0.005	349
10390 (контроль)	20.0	20.8±0.4	29	6	43	4.8	0.10	0.010	334
10390 (обл. 60 сГр) *	49.0*	44.5±1.6	63	4	73	3.5	0.07	0.002	307
10390(обл. 1000 Р) *	38.0*	36.9±1.2	55	7	63	3.9	0.07	0.004	322
11179 (контроль)	25.0	25.4±0.6	36	3	49	3.1	0.10	0.005	257
11179 (обл. 60 сГр)*	29.0*	30.3±1.1	45	7	64	3.8	0.07	0.007	130
11179 (обл. 1000 Р)*	28.0**	28.7±1.0	43	6	63	3.8	0.06	0.008	173
11041 (контроль)	27.0	26.2±0.8	41	6	50	3.6	0.09	0.005	215
11041 (обл. 60 сГр) *	45.0*	39.4±1.7	56	4	58	3.7	0.08	0.002	138
11041 (обл. 1000 Р) *	17.0*	16.8±0.9	27	4	35	3.2	0.10	0.014	198
Canton-S (контроль)	39.0	35.6±0.6	48	4	60	3.3	0.11	0.001	299
Canton-S (обл. 60 сГр) *	44.0*	44.2±1.2	63	14	65	3.4	0.09	0.001	133
Canton-S (обл. 1000 Р) *	36.0	33.6±0.7	48	6	62	3.9	0.08	0.003	373

индуцированные изменения в хроматине, автоактивируется и запускает каскад ответных реакций клетки путем фосфорилирования других ключевых белков, в частности P53. P53, являясь транскрипционным фактором, активирует гены белков, останавливающих клеточный цикл и производящих репарацию, а в случае нерепарированных повреждений активирует гены апоптоза. В нашей работе нам удалось подтвердить роль гена *reaper* в P53-зависимом апоптозе у дрозофилы, а также впервые показать P53-зависимую регуляцию гена *hid*. В то же время взаимосвязь гена *mei-41* и *P53* в апоптозе выявить не удалось. Это вызвано, скорее всего, тем, что Mei-41 должен индуцировать P53 в ответ на повреждение ДНК и находиться выше в иерархии, чем P53, что проследить в использованной тест-системе не представлялось возможным.

Работа поддержана грантом Президента Российской Федерации по государственной поддержке молодых российских ученых–кандидатов наук МК-178.2003.04, грантом Президиума УрО РАН – 2003 г.

ФЛУКТУАЦИИ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ В ПОКОЛЕНИЯХ ПОСЛЕ ХРОНИЧЕСКОГО ОБЛУЧЕНИЯ МАЛЫМИ ДОЗАМИ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ У *DROSOPHILA MELANOGASTER* ДИКОГО ТИПА

Москалев А.А., Яцкив А.Н.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
amoskalev@ib.komisc.ru

Исследование влияния ионизирующей радиации на продолжительность жизни ведется уже несколько десятилетий. В результате накоплены данные как об уменьшении, так и об увеличении этого показателя при небольших дозах облучения. Однако до сих пор нет единого мнения по поводу того, что является ключевым механизмом изменения продолжительности жизни организма при действии радиации.

Проблема наследования продолжительности жизни потомков, родители которых были подвергнуты облучению, является одним из слабо разработанных разделов радиационной генетики и биологии старения. И практически не исследовано с этой точки зрения влияние малых доз. Теоретический аспект данной проблемы очевиден: он касается выяснения роли наследственного аппарата при формировании такого важного индивидуального и популяционного показателя, как продолжительность жизни. В связи с возросшей антропогенной нагрузкой на экосистемы резко возросло и практическое значение подобных исследований.

Влияние хронического облучения на продолжительность жизни в поколениях линии дикого типа *Canton-S*

П.	Воздействие	M	$\bar{X} \pm \Delta m$	90 %	min	max	MRDT	α	R	N
1	контроль	23.0	22.4±0.5	29	4	32	2.6	0.24	0.001	122
	60 сГр*	27.0*	24.0±0.6	31	3	39	2.9	0.20	0.001	134
2	контроль	22.0	21.3±0.3	26	5	29	2.3	0.29	$4*10^{-4}$	211
	60 сГр*	22.0	22.0±0.2	26	4	28	2.5	0.37	$6*10^{-5}$	266
3	контроль	17.0	16.2±0.2	20	5	24	2.4	0.32	0.001	251
	60 сГр*	17.0	16.7±0.2	21	6	24	2.4	0.32	0.001	287
4	контроль	16.0	16.8±0.2	20	12	26	3.8	0.31	0.001	223
	60 сГр*	16.0	14.9±0.2	20	5	16	2.8	0.26	0.003	307
5	контроль	16.0	18.6±0.7	31	7	16	4.9	0.07	0.018	139
	60 сГр*	13.0*	12.5±0.3	17	4	13	2.4	0.32	0.003	177
6	контроль	22.0	23.3±0.4	31	6	38	2.6	0.17	0.002	198
	60 сГр*	22.0	20.8±0.3	26	5	34	2.4	0.21	0.002	220
7	контроль	18.0	17.8±0.2	20	6	22	2.3	0.48	$5*10^{-5}$	171
	60 сГр*	16.0**	16.3±0.3	22	4	16	2.6	0.21	0.004	214
8	контроль	15.5	14.9±0.5	22	5	27	2.5	0.19	0.007	111
	60 сГр*	13.0**	13.2±0.4	20	5	25	2.4	0.21	0.009	177
9	контроль	19.5	19.5±0.2	23	9	26	2.1	0.38	$1*10^{-4}$	205
	60 сГр*	18.0*	16.9±0.2	22	6	25	2.6	0.31	0.001	236
11	контроль	20.0	19.0±0.3	24	4	25	2.6	0.36	$2*10^{-4}$	218
	60 сГр*	18.0**	18.0±0.3	24	4	28	2.4	0.22	0.003	200
14	контроль	16.0	16.6±0.3	22	6	32	3.3	0.17	0.007	220
	60 сГр*	20.0*	19.3±0.4	26	8	33	2.9	0.19	0.003	154
15	контроль	22.0	19.1±0.4	25	5	31	2.5	0.20	0.003	219
	60 сГр*	12.0*	13.3±0.3	22	4	27	2.5	0.15	0.016	210

Примечание: поколения с 1-го по 5-е подвергали хроническому облучению на предимагинальных стадиях, с 6-го по 15-е поддерживали вне облучения; П. – поколение.

* Отличия достоверны при $p<0.001$; ** Отличия достоверны при $p<0.05$ (в первом столбце – по критерию Колмогорова-Смирнова, во втором – по критерию Гехана-Бреслоу-Вилкоксона).

Культивирование линии дикого типа *Canton-S*, а также эксперимент проводили при температуре 25±1$0^0$C и освещении в течение 12 ч в сутки. Для поддержания коллекции линий использовали стандартную дрожжевую питательную среду. Для анализа продолжительности жизни применяли сахарно-агаровую среду.

В эксперименте линию подвергли воздействию гамма-радиации от источника ^{226}Ra (50 Р/ч). Мощность дозы составила 0.17 сГр/ч. Поглощенная доза излучения за одно поколение (от стадии эмбриона до вылета имаго, 12-14 дней) соответствовала 60 сГр. Проводили облучение на протяжении пяти поколений (на предимагинальной стадии), а затем исследовали продолжительность жизни у десяти последующих постоблученных поколений.

Критерием оценки различий в контроле и после облучения служило изменение медианной продолжительности жизни, достоверность отличий оценивали по критерию Гехана-Бреслоу-Вилкоксона.

У линии *Canton-S* медианная продолжительность жизни в первом поколении облучения достоверно возрастает (на 15 %), со второго по четвертое не отличается от контроля, а в пятом поколении она статистически значимо снижается (на 19 %). В шестом постоблученном поколении изменения по сравнению с контролем не

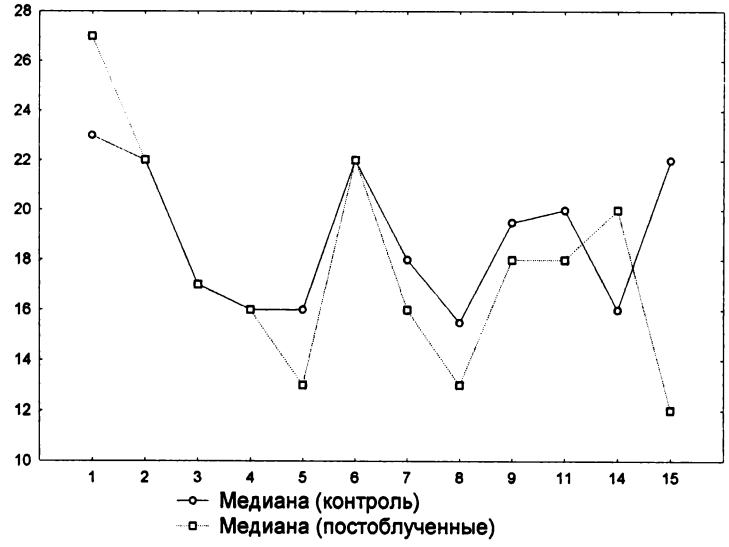


Рис. Медианная продолжительность жизни в поколениях линии *Canton-S*.

наблюдали, тогда как с седьмого по одиннадцатое продолжительность жизни постоблученной популяции была ниже контрольной. В 14-м – опять повысилась, а в 15-м – снизилась (см. табл.).

Анализ пяти облученных и десяти постоблученных поколений у линий дикого типа *Canton-S* показал колебания как в сторону уменьшения, так и увеличения продолжительности жизни по сравнению с контролем. В контроле также отмечены флуктуации медианной продолжительности жизни и размаха изменчивости, фазы которых затрагивали сразу несколько поколений подряд. Выявлено, что облучение преимущественно изменяет амплитуду, а не фазу указанных колебаний (см. рис.).

Работа поддержана грантом Президента Российской Федерации по государственной поддержке молодых российских ученых-кандидатов наук МК-178.2003.04, грантом Президиума УрО РАН – 2003 г.

О НЕКОТОРЫХ ХАРАКТЕРИСТИКАХ СТРАТЕГИИ ВЫЖИВАНИЯ *TULIPA BIEBERSTEINIANA* В УСЛОВИЯХ ЮЖНОГО УРАЛА

Муллабаева Э.З., Бикбулатова А.Т.
Сибайский институт Башкирского государственного университета, г. Сибай
melviraz@front.ru

Целью нашего исследования является изучение онтогенетических тактик и стратегий редкого вида флоры Башкортостана *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. Fil., включенного в «Красную книгу республики Башкортостан» (2001). Исследования проводили в 2001-2003 гг. на хребте Ирендык в окрестностях г. Сибай (Южный Урал).

В шести ценопопуляциях (ЦП) учитывали по 11 биоморфологических параметров вегетативных и репродуктивных органов не менее 30 растений всех возрастных состояний. Первичный материал обрабатывали вариационно–статистическими методами (пакет программ STATISTICA). При выделении возрастных состояний и изучении семенной продуктивности использовали общепринятые методики.

Морфологическая целостность генеративных растений (I) и онтогенетические тактики развития органов изучались по Ю.А. Злобину (1989). Для координации ЦП по градиенту комплексного фактора благоприятности условий роста использовали коэффициент жизненности по размерному спектру (IVC) (Ишмуратова, Ишбирдин, 2002). Наибольшее значение коэффициента соответствовало наилучшим условиям произрастания.

Оценка жизненности ЦП по размерному спектру показала, что в наиболее благоприятных условиях находятся растения разнотравного горного луга, не испытывающего антропогенного влияния. В наименее благоприятных условиях находятся растения ЦП, обитающие в сообществе разнотравно-ковыльной закустаренной степи, подверженной сильному выпасу.

На указанном градиенте уменьшается габитус растений. При этом длина побега, второго листа уменьшается в 1.6, длина и ширина первого листа в 1.7, длина внешнего и внутреннего лепестка околоцветника в 1.4 раза, ширина внутреннего лепестка околоцветника – в 1.8 раз. Качественные признаки (окраска лепестков околоцветника) также изменяются на рассматриваемом градиенте. В двух крайних условиях (благоприятных и неблагоприятных) формируются особи с разной окраской околоцветника. В благоприятных условиях у т. Биберштейна проявляется полихромизм, причем в ЦП в различных соотношениях встречаются особи с лиловой, желтой окраской, особи с двухцветной окраской (околоцветник белый в основании желтый). Встречаются также особи с трехцветной окраской, которые, по определению М.С. Князева с соавторами (2001), соответствуют форме var. *tricolor*. В неблагоприятных условиях формируются особи с однотонным (желтым или лиловым) околоцветником.

Тенденцию увеличения на градиенте ухудшения условий роста проявляют показатели семенной продуктивности (потенциальная и реальная). Так, потенциальная семенная продуктивность увеличивается в 1.6, реальная семенная продуктивность в 1.9 раз. Процент завязывания семян тоже повышается в 1.2 раза. В неблагоприятных условиях обитания, в зависимости от типа стрессора, возрастает интенсивность не только семенного размножения, но и вегетативного. Например, механическое повреждение луковиц и вынос их на поверхность почвы, связанные с интенсивным вытаптыванием (весенний скотопрогон), повышает коэффициент вегетативного размножения в 2-3 раза (оценивается по числу плагиотропных столонов на одну луковицу). Как следствие, увеличивается доля ювенильных и имматурных особей в возрастном спектре.

На градиенте ухудшения условий роста отношение долей прегенеративных и генеративных особей $((j+im+v)/g)$ увеличивается от 11.50-22.25 до 50.28-69.92%. Доля генеративных особей от числа всех взрослых растений $(g/(v+g))$ в ЦП колеблется в пределах от 2.82 до 10.26%. При ухудшении условий обитания вначале доля генеративных особей увеличивается от 4.38-5.93 до 10.26%, в дальнейшем падает до 2.82-3.11%. Плотность особей по мере ухудшения условий сначала снижается от 140 до 39 шт. на 1 м^2, затем возрастает до 145 шт. на 1 м^2.

На установленном градиенте выявлено проявление у вида нескольких типов чистых и смешанных онтогенетических тактик: дивергентной, конвергентной и дивергентно-конвергентной. Дивергентная тактика наблюдается в изменчивости таких признаков, как высота репродуктивного побега, длина и ширина внешнего и внутреннего лепестков околоцветника. При этом коэффициент изменчивости признака с ухудшением условий увеличивается. Конвергентная тактика характерна для изменчивости ширины первого и второго листа. При этом коэффициент

вариации признака с ухудшением условий снижается. Конвергентно-дивергентная тактика характерна для изменчивости длины первого и второго листьев, неопределенная для числа листьев.

В онтогенетической стратегии т. Биберштейна наблюдается сочетание стрессовой и защитной компоненты (см. рис.). На градиенте ухудшения условий роста индекс морфологической целостности особей сначала снижается с 64.10 до 28.21% (стрессовая составляющая стратегии), а затем возрастает до 65.38% (защитная составляющая). Максимальная корреляция в развитии органов наблюдается в крайних благоприятных и неблагоприятных условиях.

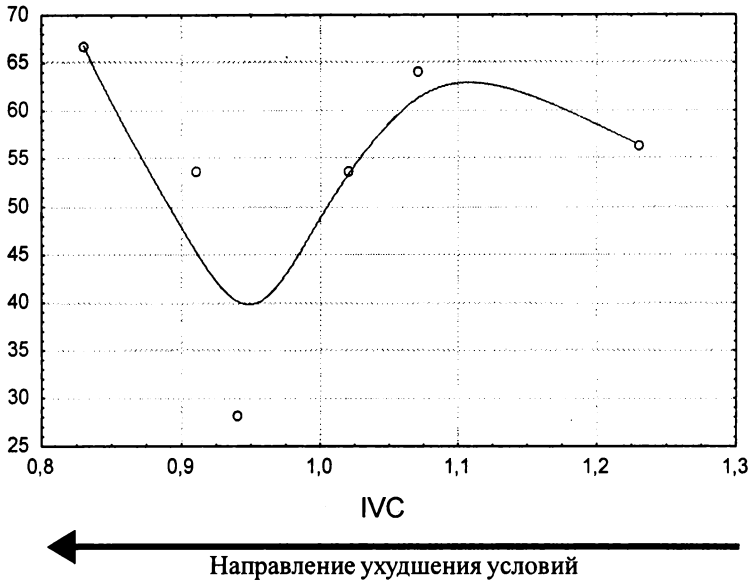


Рис. Изменение индекса морфологической интеграции *Tulipa biebersteiniana* в ряду ухудшения экологических условий обитания По оси абсцисс – индекс виталитета ценопопуляции, по оси ординат – индекс морфологической интеграции.

Таким образом, т. Биберштейна проявляет смешанный тип онтогенетической стратегии. Характеристика эколого-ценотической стратегии вида тоже включает R и S составляющие. S составляющая эколого-ценотической стратегии проявляется в избегании конкуренции с более поздно вегетирующими видами в сообществе через уход растений в состояние покоя. Как R-стратег, вид проявляет себя через интенсивное семенное и вегетативное размножение, позволяющее в условиях отсутствия конкуренции (через дифференциацию ниш по фактору времени и избегание задерненных участков) занимать новые территории. На градиенте ухудшения условий R-составляющая эколого-ценотической стратегии усиливается благодаря улучшению условий семенного и вегетативного размножения и соответствует защитной компоненте онтогенетической стратегии вида.

Литература

Ишмуратова М.М, Ишбирдин А.Р. Об онтогенетических тактиках *Rhodiola iremelica* // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Сб. тез. докл. VI Всерос. популяц. семинара (2-6 декабря 2002). Нижний Тагил, 2002. С. 76-78.

Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань, 1989. 147 с.

Князев М. С., Куликов П В., Филиппов Е.Г. Тюльпаны родства *Tulipa biebersteiniana* (Liliaceae) на Южном Урале // Бот. журн., 2001. Т.86. № 3. С. 109-119.

Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1. Редкие и исчезающие виды высших сосудистых растений / Авторы-сост. Е.В.Кучеров, А.А.Мулдашев, А.Х.Галеева. Уфа: Китап, 2001. 280с.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕНОСТИ БИОЛОГИИ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРАТЕГИЯ *CYCLACHAENA XANTHIIFOLIA*

Мухамедьярова З.Г.
Сибайский институт Башкирского государственного университета, г. Сибай
eco-botaZilya.mail.ru

Для ограничения распространения и успешной борьбы с карантинными растениями необходимо изучение их биологии и, в первую очередь, стратегий, позволяющих агрессивным видам расселяться и закрепляться на новых территориях.

Объектом нашего исследования является *Cyclachaena xanthiifolia* – североамериканский карантинный сорняк, зарегистрированный нами в г. Сибай в 1998 г. Отмечается, что циклахена относится к одним из наиболее агрессивных адвентивных видов, заселяющихся, главным образом, вдоль транспортных коммуникаций и занимающих широкий спектр рудеральных местообитаний (Абрамова, 2003).

Cyclachaena xanthiifolia – однолетнее однопобеговое травянистое растение. По заселению растение относится к группе устойчиво расселяющихся адвентивных видов антропогенного заноса.

По типу эколого-ценотической стратегии *Cyclachaena xanthiifolia* является cr-стратегом. С-стратегию вид проявляет выступая при благоприятных условиях доминантом вторичных сообществ, вытесняя из состава растительности многие другие сорные виды. Образуя массу семян и активно заселяя лишенные растительности нарушенные территории, *Cyclachaena xanthiifolia* проявляет черты r-стратега.

По отношению к свету вид относится к светолюбивым растениям, растущим при освещенности не менее 40% от полного света – 8 баллов по шкале Элленберга (Ellenberg, 1979).

Спектр гемеробии вида, оцениваемой как отношение к комплексному антропогенному влиянию, от а-эугемеробии до полигемеробии. Таким образом, *Cyclachaena xanthiifolia* способна расти и на нарушенных участках естественной растительности (выбитые пастбища, эродированные участки пойм и т.д.), и на местообитаниях, изначально лишенных растительности (отвалах, строительных площадках, откосах дорог и т.д.).

По отношению к фактору урбанизации сорняк является умеренным урбанофилом, растущим преимущественно у человеческого жилья (все экологические характеристики вида даны по Frank , Klotz, 1990).

Нами были изучены растения на 17 ключевых участках в г.Сибай и его окрестностях. Исследования велись в 2002-2003 гг. Мы учитывали меристические, метрические и аллометрические параметры вегетативной и генеративной сфер (всего 15). На протяжении вегетации изучалось по 30 растений во всех возрастных состояниях. Кроме того, учитывались численность и плотность особей.

Данные измерений обрабатывали вариационно-статистическими методами (пакет программ STATISTICA). Для каждого параметра вычислены средние значения их ошибки. Для определения меры изменчивости признаков использовали коэффициент вариации (CV). Онтогенетическая стратегия вида оценивалась нами по характеру тренда индекса морфологической интеграции (I), рассчитываемого как доля достоверных коррелятивных связей от числа возможных парных связей (Злобин, 1989). Изменение индекса морфологической интеграции изучалось вдоль экоклина, устанавливаемого по индексу виталитета ценопопуляции по размерному спектру (IVC) особей. Для расчета IVC произведена процедура взвешивания средних значений исследованных параметров в каждой выборке по среднему значению для всей совокупности выборок (Ишмуратова, Ишбирдин, 2002).

Анализ характера изменения индекса морфологической интеграции всех выборок на градиенте ухудшения условий роста, оцениваемому по IVC, показал отсутствие каких-либо закономерностей. Мы предположили, что это является результатом крайне высокой пластичности агрессивных адвентивных видов растений и, в первую очередь, генетической пластичности. Для исключения влияния генетических различий между выборками для анализа стратегий были взяты группы растений, имеющие территориальную общность и, вероятно, являющиеся потомством одного растения или группы растений одного происхождения.

Исследованные таким образом четыре выборки составляли пространственный ряд на экологическом градиенте – от растений на рыхлом и богатом субстрате органического мусора (компостная куча) до растений более

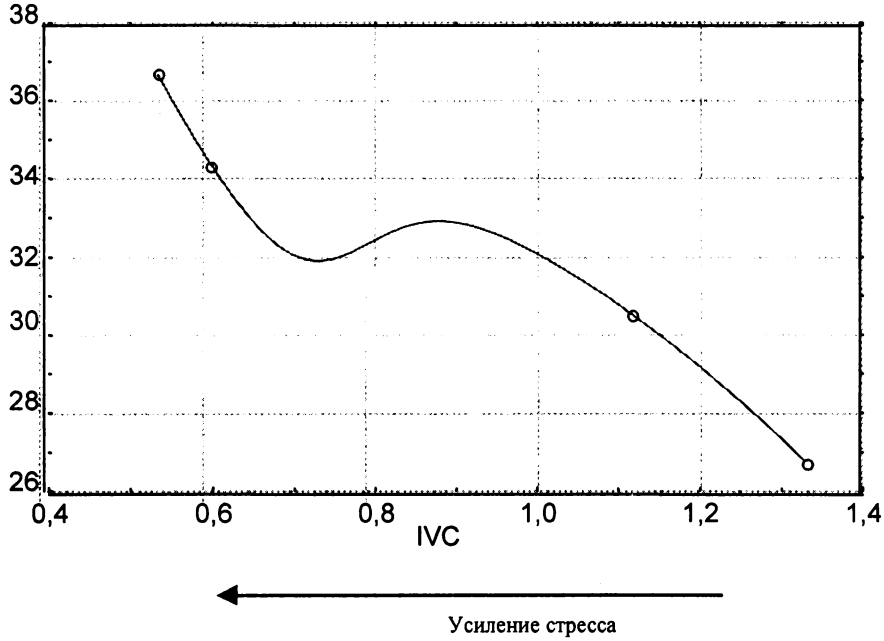


Рис. Изменение индекса морфологической интеграции (I) *Cyclachaena xanthiifolia* в ряду изменения индекса виталитета по размерному спектру (IVC).

бедной и уплотненной почвы. На всех участках циклахена являлась доминантом. Другие виды растений встречались единично и имели пониженную жизненность. У изучаемого вида на этом градиенте изменялись все характеристики в сторону уменьшения. Например, высота растений (от 193 до 73 см), размеры листьев (например, длина листовой пластинки от 18.1 до 8.1 см), число метамеров (от 9.7 до 8.7), число репродуктивных органов (например, число пар пазушных соцветий от 3.6 до 2) и т.д. Индекс размерной пластичности (ISP) для этой группы выборок, рассчитанный как отношение максимального индекса виталитета по размерному спектру (1.33) к минимальному (0.53), составил 2.5. Характер изменения индекса морфологической интеграции на установленном градиенте представлен на рисунке. Таким образом, установлено, что с усилением стресса (в нашем случае абиотического) увеличивается морфологическая интеграция растения, что выражается в усилении координации развития органов. Мы считаем, что в сочетании с высокой размерной пластичностью это является особенностью онтогенетической стратегии эксплерентов (r-стратегов).

Литература

Абрамова Л.М. Cyclachaena xanthiifolia (Asteraceae) в Южных районах Предуралья (Башкортостан) // Бот. журн., 2003. Т. 88. № 4. С. 67-75.

Ишмуратова М.М, Ишбирдин А.Р. Об онтогенетических тактиках *Rhodiola iremelica* // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Сб. тез. докл. VI Всерос. популяц. семинара (2-6 декабря 2002). Нижний Тагил, 2002. С. 76-78.

Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань, 1989. 147 с.

Frank D., Klotz S. Biologisch-oekologische Daten zur Flora der DDR / Halle-Wittenberg: Martin-Luther-Universitaet, 1990. 167 S.

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА «ПРИСУРСКИЙ»

Налимова Н.В.
Государственный природный заповедник «Присурский», г. Чебоксары
prisur@chtts.ru

В международных и российских программах по сохранению биоразнообразия особое внимание уделяется оценке его состояния на популяционном уровне (Сохранение биологического разнообразия, 1999).

Цель работы: разработка методологии комплексной оценки состояния ценопопуляций (ЦП) редких видов растений заповедника «Присурский» на основе их популяционных характеристик.

Оценка флоры, согласно концепции Б.А. Юрцева (1982 и др.), как «материальной системы местных популяций видов», населяющих определенную территорию, дала возможность рассмотреть биоразнообразие заповедника «Присурский» в популяционном аспекте и выявить популяционные характеристики изученных редких видов растений.

Исследования на организменном, популяционно-видовом и ценотическом уровнях позволили разработать методологию комплексной оценки состояния ценопопуляций редких видов растений – комплексный эколого-ценотический и популяционно-онтогенетический подходы.

Изучение эколого-ценотической приуроченности природных ЦП 81 вида редких растений в пределах заповедника дало возможность предложить критерии внутриландшафтной активности, которая характеризует их позиции в данных ландшафтно-климатических условиях. Методика количественного учета внутриландшафтной активности ЦП разработана на основе принципов, изложенных в работах Б.А. Юрцева (1968, 1982 и др.). Активность определяется по соотношению трех показателей (в долях): широты амплитуды экологического пространства ЦП вида по условиям увлажнения, встречаемости и максимального обилия. Первый показатель рассчитывается как разностное отношение диапазона экологического пространства ЦП вида по увлажнению к общему диапазону увлажнения территории заповедника. Встречаемость ЦП вида в ландшафте выражается в доле площадок с их участием от общего числа пробных площадок, заложенных во всех типах фитоценозов. Для характеристики обилия используются предложенные Л.Г. Раменским с соавт. (Экологическая оценка ..., 1956) градации, выраженные через проективное покрытие.

Исходя из выявленной нами положительной корреляционной зависимости между тремя показателями и согласно экспертной оценке, для измерения ландшафтной активности нами разработана 4-ступенчатая шкала активности (см. табл.). Степень активности ЦП видов определяется по предложенной системе соотношений параметров показателей активности.

Предложенный количественный подход определения внутриландшафтной активности позволил установить, что ЦП более 3/4 редких видов растений в пределах заповедника характеризовались низкой активностью и, следовательно, уязвимы. Определение экологических свойств видов позволило установить адаптационные

Классификационная таблица показателей ландшафтной активности ценопопуляций видов

Степень (ступени) активности	Показатели активности (в долях)		
	Амплитуда экологического пространства ЦП вида по условиям увлажнения	Встречаемость	Максимальное обилие
Высокая (IV)	более 0.40	более 0.40	1; 0.30
Средняя (III)	от 0.20 до 0.40	от 0.20 до 0.40	0.04
Низкая (II)	от 0.10 до 0.20	от 0.10 до 0.20	0.03
Очень низкая (I)	менее 0.10	менее 0.10	0.01

экологические потенции ЦП редких растений. Проведен нетрадиционный экологический анализ видов растений на основе новой методики количественного определения экологической валентности и нового методологического подхода по разделению понятий стено-эвривалентности и стено-эврибионтности видов, разработанных Л.А. Жуковой (2003). Анализ 81 вида редких растений по шести экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (1983) показал, что из них 60 видов стеновалентны по различным факторам среды, что определяет узкие адаптационные возможности их ЦП. У более половины данных видов это связано со стеновалентностью по фактору солевого режима почв.

Характеристика биоморф дала возможность выявить особенности размножения редких видов, обеспечивающие самоподдержание их ЦП. Исследования морфо-биологических особенностей растений и описания их жизненных форм на основании демографической (Ценопопуляции растений, 1976; Программа..., 1989) и эколого-морфологической классификации (Серебряков, 1962; Серебрякова, 1972), дополненной Л.А. Жуковой в соавторстве с Л.Б. Заугольновой и др. (Программа..., 1989), в пределах ЦП 43 редких видов позволили выяснить, что большинство из них являются вегетативно неподвижными и имеют моноцентрический тип биоморфы, а устойчивость их ЦП зависит от интенсивности семенного размножения.

Исследования возрастной структуры ЦП по общепринятым демографическим и популяционно-онтогенетическим методам позволили определить реализацию процессов самоподдержания ЦП. Изучение возрастной структуры 121 природной ЦП 43 редких видов растений как компоненты приспособленности их к условиям местообитания показало, что на территории заповедника большинство исследованных ЦП были нормальными, но ЦП более половины изученных видов близки к критическому состоянию. Для ЦП остальных растений отмечена нестабильность процессов самоподдержания. В ЦП десяти видов при выделении всех онтогенетических групп преобладали неполночленные молодые нормальные и зрелые нормальные ЦП по классификации Л.А. Жуковой (1967) и А.А. Уранова, О.В. Смирновой (1969).

Популяционные показатели редких видов растений в пределах заповедника, определенные путем исследования их эколого-ценотической приуроченности, морфо-биологических особенностей и возрастной структуры ЦП, выявили уязвимость, узкие адаптационные потенции и затрудненность процессов самоподдержания ЦП. Это подтверждает обоснованность занесения в «Красную книгу Чувашской Республики» (2001) 15 предложенных нами видов и дает основание в дальнейшем расширить список редких растений Чувашии еще на 12 видов. Полученные нами популяционные характеристики являются объективными показателями состояния редких видов растений в пределах заповедника «Присурский». Обладая прогностической ценностью, они свидетельствуют, с одной стороны, о тревожной перспективе развития ЦП изученных редких видов, с другой - дают возможность разработать научно-обоснованные рекомендации для их сохранения. Апробация комплексного подхода подтверждает его практическую и теоретическую значимость.

Для оценки редкости изученных видов растений на основании определенных признаков нами предложено пять критериев редкости: ценотический, экологический, географический, консортивный и популяционный. Введение критериев редкости позволяет четче выявить причины редкости ЦП видов на территории как заповедника, так и республики, а также наметить реальные пути сохранения биоразнообразия.

Выражаю глубокую благодарность д.б.н. проф. Л.А. Жуковой за ценные советы и всестороннюю поддержку.

Литература

Жукова Л.А. Экологический анализ основных эколого-ценотических групп видов травяного покрова // Восточно-европейские леса / Отв. ред. О.В.Смирнова. М.: Наука, 2003 (в печ.).

Программа и методические подходы к популяционному мониторингу растений / Л.А. Жукова, Л.Б. Заугольнова, В.Г. Мичурин и др. // Биол. науки, 1989. №12. С. 65-75.

Сохранение биологического разнообразия: Материалы к Междунар. конф. «Изучение и сохранение разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии» (Москва, 21-23 апр. 1999 г.). М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова: Проект ГЭФ «Сохран. биоразнообр.», 1999. 72 с.

Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 235 с.

Юрцев Б.А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол.,1982. Т.87. Вып.4. С. 3-22.

АНАЛИЗ ВОЗРАСТНЫХ ГРУПП КАК ОДИН ИЗ ПОДХОДОВ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ НА ПРИМЕРЕ ИЗУЧЕНИЯ ШЛЕМНИКА ПРИЗЕМИСТОГО (*SCUTELLARIA SUPINA* L.)

Недосекина Т.В.[1], Ушаков М.В.[2]
Воронежский государственный университет, заповедник «Галичья гора», г. Воронеж
[1]vgu@zadonsk.lipetsk.ru
[2]ushakov@dev-reserve.vsu.ru

Шлемник приземистый (*Scutellaria supina* L.) является редким растением с широким, но разорванным ареалом. На территории Среднерусской возвышенности (северная граница распространения) встречается спорадически на меловых и известняковых обнажениях по крутым склонам речных долин и сухих балок на слабо задернованной поверхности с разреженным травяным покровом.

Задачей работы стало получение оценки состояния ценопопуляций шлемника приземистого на северном пределе его распространения. Было изучено свыше 100 ценопопуляций (60 известных местообитаний) на территории Липецкой, Орловской, Тульской, Курской и Воронежской областей. По 91 ценопопуляции проведен анализ возрастных состояний с использованием общепринятых методов (Работнов, 1950; Ценопопуляции растений, 1976, 1988).

Прежде всего, следует заметить, что в районе исследований шлемник приземистый ведет себя как полициклик с отсроченным размножением. Экспериментальные данные показали, что в условиях отсутствия конкуренции со стороны других видов растений наблюдается ускорение биологических процессов, проявляющееся в скороспелости.

Для получения адекватной оценки состояния вида целесообразно использовать ценопопуляционные характеристики, основанные на биологических особенностях.

Канализированные изменения в организме, обусловленные, прежде всего, филогенетическим положением таксона в процессе онтогенеза образуют его жизненный цикл. В свою очередь, жизненный цикл не является неизменным. Он подвержен воздействию условий среды и варьирует в ограниченных пределах, отвечая особенностям местообитания. Некоторым отражением жизненного цикла являются возрастные спектры. Их вид определяется, с одной стороны, онтогенетически обусловленными процессами, а с другой стороны – влиянием случайных условий окружающей среды. Поэтому, исследуя выборочную совокупность возрастных спектров, можно оценить состояние ценопопуляций вида на некоторой части исследуемой территории. Статистический смысл этой работы заключается в следующем. При достаточно большом объеме выборки (закон больших чисел) среднестатистический спектр будет соответствовать возрастной структуре, обусловленной нормальным ходом онтогенеза. Он будет характеризоваться плавными переходами между вероятностями встречаемости отдельных возрастных состояний. Такой «оптимальный» (так называемый обобщенный) спектр может быть отмечен лишь при наличии в районе достаточно большого количества местообитаний либо в результате вклада местообитаний, имеющих большие площади ненарушенных ценопопуляций (Скользнев, Скользнева, Ушаков, 2001).

По результатам изучения 91-й ценопопуляции шлемника в исследуемом районе получен обобщенный спектр (рис. 1), отражающий некоторое повышение доли старых генеративных особей. В определенной степени это может свидетельствовать о начале протекания неблагоприятных процессов в ценопопуляциях, ведущих к их старению. Также это может указывать на критичность числа местообитаний или их размеров, т.е. в регионе, возможно, недостаточно имеющегося ресурса, чтобы переносить влияние колебаний среды.

Изучение отдельных возрастных состояний позволяет получить дополнительные сведения о протекающих в районе исследований процессах. Прежде всего, возрастные состояния характеризуются серией распределений,

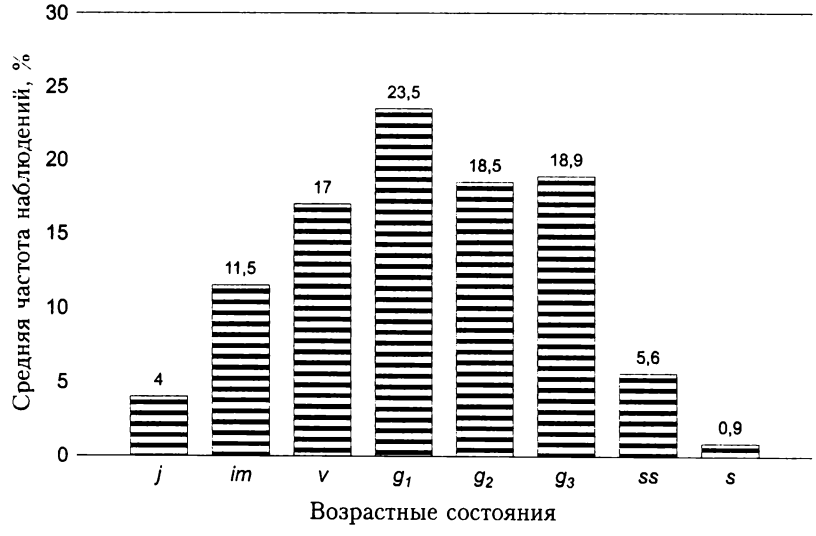


Рис. 1. Обобщенный спектр для ценопопуляций шлемника приземистого.

отражающих качественные изменения в ходе жизненных циклов (рис. 2). Ювенильные и имматурные особи подвержены высокой смертности, и распределения их местообитаний адекватны распределениям редких событий. Рас-

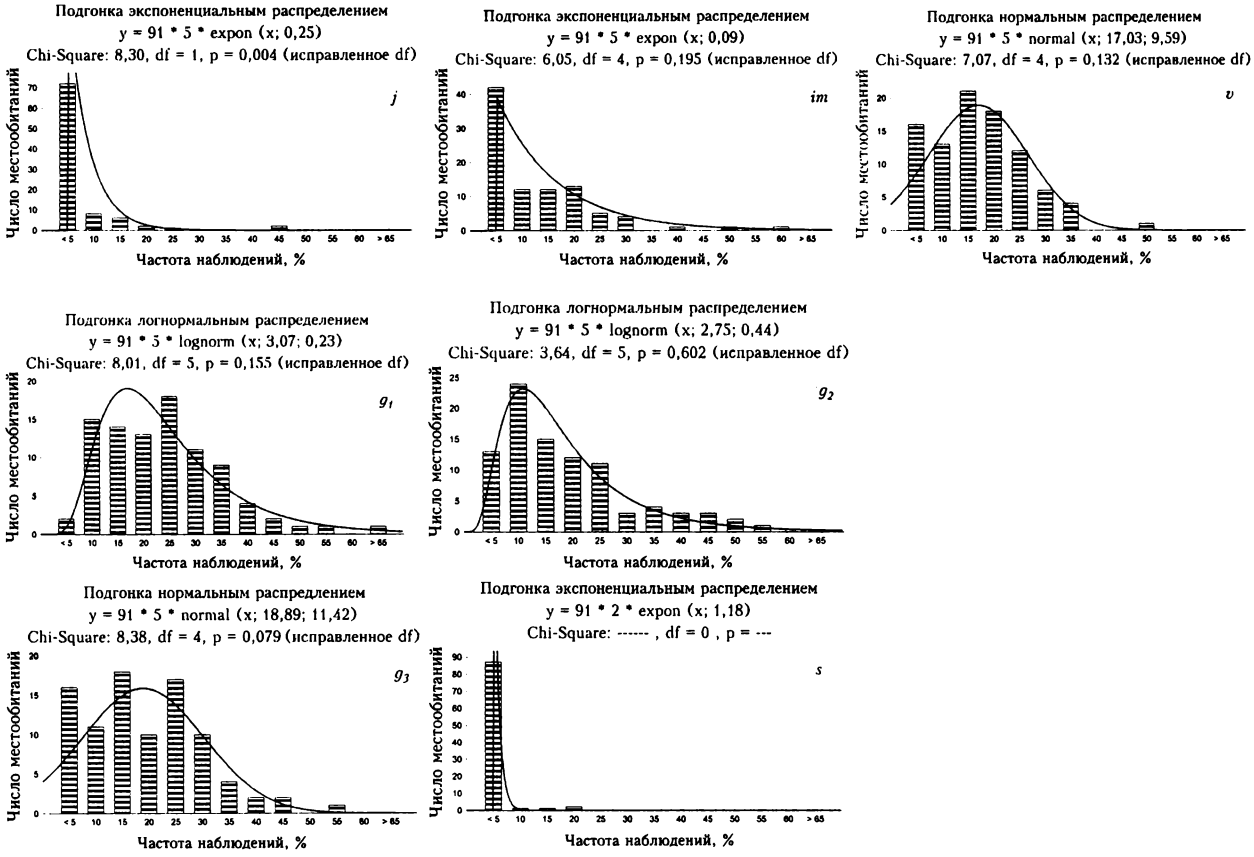


Рис. 2. Распределение числа местообитаний шлемника приземистого в зависимости от частоты встречаемости возрастных состояний.

пределение местообитаний с виргинильными особями свидетельствует о случайном (независимом) характере встречаемости этой группы. Встречаемость местообитаний с молодыми и средневозрастными генеративными особями (у последних выражено сильнее) испытывает ограничение со стороны некоего фактора, на что указывает хорошая подгонка логнормального распределения. Затем, как и у виргинильных, у старогенеративных особей опять наблюдается оптимальное состояние. Постгенеративные и отмирающие особи проявляют высокую смертность в местообитаниях. Таким образом, по мере смены стадий в сторону генеративных состояний распределения отражают увеличение соматических ресурсов в организмах растений, а затем в процессе «репродуктивных трат» — снижение «соматических запасов». В этом отношении наиболее устойчивой с точки зрения сопротивления условиям окружающей среды должно быть молодое генеративное состояние. Однако рассчитанное распределение показывает, что это не так. В то же время наблюдаемое «оптимальное» состояние у виргинильных особей может быть объяснено тем, что в этом возрастном состоянии возможна задержка в переходе. Наверное, здесь можно говорить о «компенсации» – преимуществе в сложившихся экологических условиях накопления «соматических запасов» перед «репродуктивными тратами», так как последние способны снижать выживаемость растений. По мнению Т.А. Работнова (1950), высокая численность прегенеративных особей в условиях, несоответствующих экологическому оптимуму, мотивирована небольшой потребностью молодых растений в ресурсах по сравнению со взрослыми. Это объясняет и скороспелость в опыте, и отсроченное размножение в природе. Логично предположить, что с «репродуктивными тратами» в современных условиях обитания, скорее всего, связаны и негативные отклонения в состоянии молодых генеративных особей, истощающих соматические ресурсы организмов. И, несмотря на увеличение вегетативных размеров в среднегенеративном состоянии, истощение, похоже, усиливается. В результате этого возможен быстрый переход растений в старогенеративное состояние, повышающий долю данной группы в местообитаниях.

Полученные в ходе работы результаты могут указывать на существование неблагоприятных условий среды для ценопопуляций шлемника приземистого на северном пределе его распространения и критичности числа его местообитаний, снижение количества которых негативно сказывается на будущем вида в регионе. Вместе с тем, исследования не определяют причину такого состояния. Для ее выявления необходимо вовлечение в анализ дополнительных сведений.

Литература

Скользнев Н.Я., Скользнева Л.Н., Ушаков М.В. Состояние ценопопуляций ковылей на севере Среднерусской лесостепи // Популяция, сообщество, эволюция. Ч. 1. Казань: ЗАО «Новое издание», 2001. С. 85-87.

Работнов Т.А. Жизненные циклы многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. III. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7-204.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 215 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 183 с.

ПИОН УКЛОНЯЮЩИЙСЯ *PAEONIA ANOMALA* L. В МЕСТАХ ЕСТЕСТВЕННОГО ПРОИЗРАСТАНИЯ НА ПРИПОЛЯРНОМ УРАЛЕ

Новаковская Т.В., Мартюшова С.К.

Сыктывкарский государственный университет, г. Сыктывкар

botany@ssu.komi.com

В целях сохранения и рационального использования ценных лекарственных видов растений в 1997 г. была принята республиканская программа «Восстановление популяций пиона уклоняющегося и родиолы розовой в Республике Коми» (Указ Главы РК № 375).

Пион уклоняющийся (*Paeonia anomala* L., сем. Paeoniaceae) – бореальный, в основном сибирский вид. Сокращение его численности связано с развитием в последние годы туризма и сбором растений на букеты. Пион относится к охраняемым видам и включен в Красную книгу Республики Коми (1998). В литературе имеются разрозненные сведения о биологии вида, и практически нет данных по изучению структуры ценопопуляций. Исследования пиона уклоняющегося проводились сотрудниками и студентами Сыктывкарского госуниверситета в 2002-2003 гг. в национальном парке «Югыд ва» с целью детального изучения и оценки современного состояния ценопопуляций.

В популяциях пиона уклоняющегося закладывали по пять-десять площадок, размером 1×1 м. У каждой особи подсчитывали число побегов, листьев, количество цветков и плодов, а также их размеры.

Сообщества с участием пиона уклоняющегося в пределах северо-западной части ареала на Приполярном Урале распространены спорадически. В районе исследования пион произрастает в смешанных лесах и на разнотравно-злаковых лугах. Нами изучены две ценопопуляции.

Березово-елово-разнотравное сообщество с участием пиона (площадь – 50×70 м) описано нами на левом берегу р. Балбанъю. Сомкнутость крон древесного яруса – 0.4-0.5. Древостой представлен елью сибирской (*Picea obovata*) и березой извилистой (*Betula tortuosa*) с примесью лиственницы сибирской (*Larix sibirica*). В слабо развитом подлеске высотой 0.6-1.5 м произрастают жимолость Палласа (*Lonicera pallasii*), смородина красная (*Ribes rubrum*), можжевельник сибирский (*Juniperus sibirica*). Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса – 75-90%. Высота основной массы травостоя составляет 50-60 см. Первый ярус вместе с пионом образуют злаки *Calamagrostis purpurea* и *Elytrigia repens*. Напочвенный покров почти не развит: небольшие куртинки мхов (покрытие – до 20%) (*Pleurozium schreberi, Polytrichum commune, Hylocomium splendens*) приурочены к пням, поваленным стволам деревьев и возвышениям вблизи стволов.

Разнотравно-злаковое сообщество с участием пиона уклоняющегося (40×100 м) описано нами в пойме р. Балбанъю. Почва суглинистая. Общее проективное покрытие травянистого покрова – до 95-100%, высота основной массы травостоя – 70-80 см. Первый ярус (60-90 см) образуют высокие растения: *Paeonia anomala, Chamaenerion angustifolium, Thalictrum minus, Calamagrostis purpurea, Elytrigia repens, Aconitum septentrionale*. Второй ярус (30-40 см) формируют *Rubus saxatilis, Geranium silvaticum, Senecio nemorensis, Galium boreale, Trollius europae, Bistorta maior*. Третий ярус (до 15 см) состоит из *Fragaria vesca, Trientalis europae, Viola* sp. и листьев *Achillea millefolium*. Моховой покров практически не развит.

Пион уклоняющийся в рассмотренных сообществах не доминирует, растет группами, его обилие в березово-елово-разнотравном сообществе составляет один балл, а в разнотравно-злаковом сообществе на пробных площадях колеблется от одного до двух баллов по шкале Друде. Сопутствующими видами являются *Chamaenerion angustifolium, Thalictrum minus, Rubus saxatilis, Geranium sylvaticum, Valeriana wolgensis, Aconitum septentrionale.*

Исследование плотности популяции вида выявило, что в среднем в луговых сообществах на 1м^2 приходится 13 особей, в лесных – значительно ниже (до восьми). Данные о продуктивности сухой массы побегов позволяют оценить ресурсы вида. В связи с разным обилием и высотой растений этот показатель сильно варьирует в изученных нами сообществах. Максимальная продуктивность пиона в разнотравно-злаковых сообществах – 208.86 г/м^2, минимальная – в березово-еловых разнотравных сообществах (до 18 г/м^2).

Пион уклоняющийся – многолетнее травянистое растение с горизонтальным корневищем и прикрепленными к нему многочисленными веретеновидными утолщенными придаточными корнями. По системе жизненных форм И.Г. Серебрякова (1964) он относится к корнеклубневым поликарпикам с клубнями, образующимися из стеблеродных (придаточных) корней, возникающих на коротких корневищах. Взрослые особи представляют собой рыхлый куст с многочисленными (3-20) монокарпическими побегами. Стебли облиственные, выпукло ребристые, зеленые, в

основании розово-пурпурные с листовыми чешуйками. Высота генеративных побегов колеблется от 26 до 100 см, причем максимальная высота отмечена на разнотравно-злаковом лугу, где и средние размеры растений также выше по сравнению с лесным сообществом (см. табл.).

Морфометрические показатели *Paeonia anomala* L. в бассейне р. Балбанью

Признак	Разнотравно-злаковое сообщество		Березово-елово-разнотравное сообщество	
	2002	2003	2002	2003
Высота растений, см	64.59±0.63	71.00±0.72	52.26±0.87	68.53±0.68
Кол-во листьев, шт.	8.00±0.06	6.61±0.08	5.96±0.08	1.86±0.03
Длина листа, см	18.00±0.14	23.64±0.23	16.30±0.53	17.91±0.45
Ширина листа, см	22.21±0.24	22.34±0.24	19.91±0.12	16.47±0.43
Кол-во побегов, шт.	13.00±0.31	10.61±0.40	8.00±0.46	10.65±0.38
Биомасса, г/м^2	208.86		18	

Листья пиона дважды тройчато раздельные, количество листьев у изученных растений варьировало в 2002 г. от трех до 11 и в 2003 г. – от одного до десяти, преобладали растения, число листьев которых равнялось девяти. Максимальная облиственность отмечена в луговом сообществе. Длина листовой пластинки колеблется в больших пределах (от 12 до 24 см) и наибольшая ее величина отмечена в луговых ценозах, также как и ширина листьев (см. табл.). Морфологические признаки пиона различаются и по годам. Так, в 2003 г., по сравнению с прошлым годом, средняя высота растений несколько выше в обеих ценопопуляциях, как и длина листовой пластинки. Тогда как ширина листа пиона в луговом сообществе практически не изменилась, а в лесном – несколько снизилась.

Цветки пиона уклоняющегося с пятью розово-красными лепестками расположены по одному на верхушке стебля. Средний диаметр бутонов незначительно больше в лесных сообществах (2.25±0.22 см) по сравнению с луговыми (2.00±0.20 см), как и диаметр цветка (6.90±0.17 и 6.31±0.18 см соответственно).

Плоды пиона – многолистовки. Они крупные (1.2-7 см), состоят из одной-восьми горизонтально отогнутых листовок. Преобладают плоды с пятью листовками.

Таким образом, параметры вегетативных органов, плотность и урожайность пиона уклоняющегося сильно варьируют в различных ценозах. В луговых сообществах они значительно выше, чем в лесных. Это связано с более благоприятными условиями произрастания (богатство почвы, степень увлажнения и освещенности). Состояние ценопопуляций пиона уклоняющегося на сегодняшний день можно определить как благополучное.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *DRACOCEPHALUM PEREGRINUM* L. В ГОРАХ ЮГА СИБИРИ

Нозирова Г.Р., Черемушкина В.А.
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск
gulnoria@ngs.ru

Разработка научно обоснованных рекомендаций по рациональному использованию различных видов растений включает в себя исследование состояния их природных популяций в естественных условиях произрастания. *Dracocephalum peregrinum* – змееголовник иноземный из семейства Lamiaceae. По мнению М.И. Бегляновой (1956), О.И. Семеновой (1958), Г.Е. Аркадьевой (1966), *D. peregrinum* является перспективным лекарственным растением, структура ценопопуляций которого не изучена.

D. peregrinum – безрозеточный, эусимподиальный, каудексовый, травянистый многолетник (Нухимовский, 1997) высотой 15-65 см. Листья короткочерешковые или сидячие, от яйцевидно-ланцетных до линейно-ланцетовидных, по краям неравномерно остисто-зубчатые. Соцветие – закрытый фрондозный тирс, состоящий из супротивно расположенных дихазиев. Плод – ценобий, четырехкамерный.

Онтогенез *D. peregrinum* исследован в Тыве и Центральном Алтае. Сравнение развития этого вида в разных типах сообществ не выявило изменчивости жизненной формы, и ход онтогенеза особей в изученных ценопопуляциях совпал с описанным ранее на Курайском хребте Алтая (Нухимовский, 2002).

Ареал вида – северо-азиатский (Куминова, 1960). *D. peregrinum* – ксерофит, произрастает в степном поясе на каменистых и щебнистых южных склонах, осыпях, галечниках, в луговых и опустыненных степях, иногда в высокогорном поясе на скалах и каменистых россыпях (Флора Сибири, 1997).

В разных эколого-фитоценотических условиях Алтая и Тывы изучена структура пяти ценопопуляций этого вида по общепринятой методике (Ценопопуляции, 1988). В каждой ценопопуляции заложено 15-55 площадок по 1м^2. Онтогенетическая структура ценопопуляций (ЦП) *D. peregrinum* описана в змееголовнико-полынном петрофитном сообществе (ЦП 1), разнотравно-караганно-житняковой степи (ЦП 2), типчаково-разнотравной каменистой степи (ЦП 3), дерновинно-злаковой каменистой степи (ЦП 4), каменистой степи (ЦП 5).

Все изученные ценопопуляции *D. peregrinum* нормальные, три из них полночленные, в остальных отсутствуют ювенильные особи. Отсутствие ювенильных особей в ЦП 1-2, возможно, связано с периодичностью семенного размножения.

Характерный онтогенетический спектр (Заульгольнова, 1994) бимодальный, он определяется биологией вида: семенным возобновлением и длительным ходом развития особей в генеративном периоде. Реальные онтогенетические спектры ЦП 2, 3, 4 – одновершинные: ЦП 2 имеет центрированный, ЦП 3 – правосторонний, а ЦП 4 – левосторонний спектры (см. рис.). Абсолютный максимум в ЦП 2 приходится на зрелые генеративные (27.96%), в ЦП 3 – на старые генеративные растения (35.37 %), что связано с длительностью данных онтогенетических состояний. В ЦП 4 преобладают молодые генеративные растения (25.48%), что также определяется биологией вида: быстрым переходом из виргинильного состояния в молодое генеративное и высоким темпом развития. Реальные спектры ЦП 1 и 5 – бимодальные, они характеризуются преобладанием молодых генеративных растений (20.73 и 17.64% соответственно). В обеих ЦП второй пик приходится на старые генеративные особи (31.08 и 35.7%), что можно объяснить длительностью данного онтогенетического состояния. В то же время во всех ЦП доля ювенильной, имматурной и виргинильной фракций незначительна, что связано с плохой приживаемостью проростков.

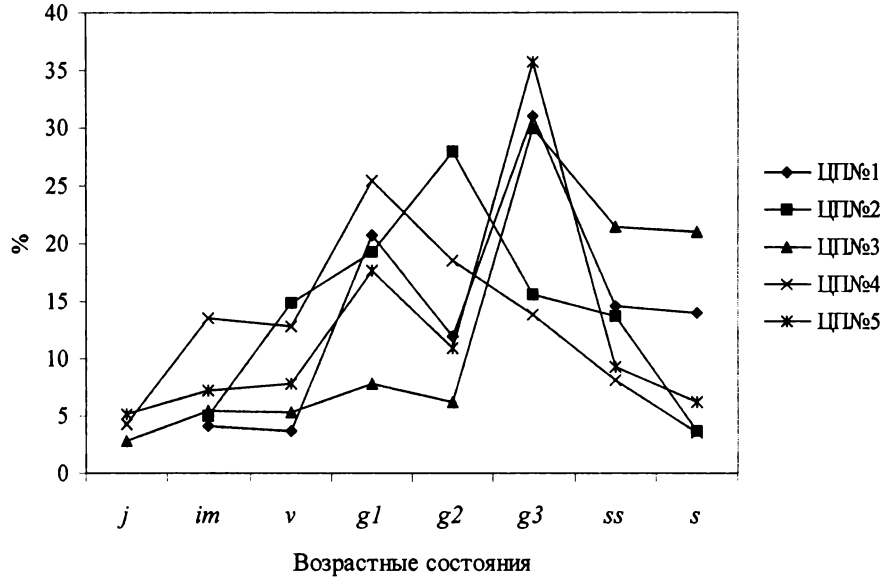


Рис. Онтогенетические спектры *Dracocephalum peregrinum* в горах юга Сибири.

Все изученные ЦП нормальные, по абсолютному доминированию онтогенетических групп (Уранов, Смирнова, 1969) их можно отнести к зрелым (дельта=0.39-0.52), но по классификации «Δ–ω» (Животовский, 2001) ЦП распределились на три группы: ЦП 2, 4, 5 – переходные к зрелым, ЦП 1 – старая, ЦП 3 – стареющая. Переходные к зрелым ценопопуляции имеют индекс эффективности 0.62-0.69. Сравнение индексов восстановления (Iв) и старения (Iст), отражающих динамические процессы в ценопопуляции (Жукова, 1995; Глотов, 1998), позволяет говорить о том, что описанные ценопопуляции 2-4 нестабильны (Iв=0.23-0.34; Iст=0.12-0.42).

Ценопопуляция в каменистой степи стареющая (дельта=0.61; омега=0.64; Iв=0.24; Iст=0.16). Старая ценопопуляция описана в змееголовнико-полынном петрофитном сообществе (дельта=0.61; омега=0.64; Iв=0.11; Iст=0.28). Индекс восстановления в стареющей ценопопуляции (0.24) выше, чем в старой (0.11), а индекс старения меньше.

Таким образом, структура ценопопуляций *D. peregrinum* определяется, в основном, биологией вида, а наличие одновершинных спектров можно рассматривать как временные варианты бимодального спектра.

Литература

Аркадьева Г.Е., Блинова К.Ф. К антибиотической оценке лекарственных растений тибетской медицины // Растительные ресурсы, 1966. Т.1. Вып.2. С. 218-223.

Беглянова М.И., Опарин С.В. Некоторые алкалоидоносные растения Красноярского края // Учен. зап. Красноярск. пед. ин-та, 1956. Т.4. С.79-89.

Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде (часть 1). Йошкар-Ола, 1998. С. 146-149.

Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология, 2001. № 1. С. 3-7.

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 223 с.

Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. СПб., 1994. 70 с.

Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 448 с.
Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. М.: Недра, 1997. Т.1. 630 с.
Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. М.: Оверлей, 2002. Т.2. 859 с.
Семенова О.И. К фармакологии травы змееголовник чужестранный // Сборник научных трудов Красноярского медицинского института, 1958. №5. 121 с.
Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1992. Т.11. С.179.
Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 182 с.

ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ И ТЕМПЫ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ *CICHORIUM INTYBUS* L. РУССКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Олейникова Е. М.
Воронежский государственный аграрный университет им. К.Д. Глинки, г. Воронеж
cichor@agronomy.vsay.ru

Динамические процессы, протекающие в ценопопуляциях растений, зависят как от колебаний внешних условий, так и развития самих ценопопуляций (ЦП). В данной работе предпринята попытка углубленного исследования механизма динамичности численности и возрастного состава ЦП *Cichorium intybus* L. (цикория обыкновенного) во времени, а также анализа темпов онтогенетического развития, интенсивности отмирания особей и примерного расчета продолжительности отдельных этапов онтогенетического развития вида. *C. intybus* является крайне интересным объектом динамических исследований, так как вид имеет r-стратегию, а его ЦП входят в состав широкого спектра растительных сообществ. Динамические аспекты поведения *C. intybus* исследовались в некоторой амплитуде эколого-ценотических условий, что позволило выявить реакцию вида на изменение экзогенных факторов среды (см. рис.): в полидоминантной бобово-разнотравной и злаково-разнотравной ассоциациях. Выбранные растительные сообщества различались по местоположению, видовому составу и степени антропогенной нагрузки.

Согласно приоритету численности, оптимальным темпам развития, высокому уровню жизненности особей и степени влияния их на другие компоненты ценоза, эколого-ценотические условия бобово-разнотравной ассоциации пригородной зоны определены как эколого-ценотический оптимум развития особей цикория обыкновенного. Анализ погодичных изменений в злаково-разнотравной ассоциации позволил выявить механизм устойчивости вида, способствующий длительному существованию *C. intybus* (порой при минимальной численности) в составе широкого спектра сообществ. Механизм устойчивости может быть объяснен следующими факторами: 1) продолжительностью онтогенеза вида вообще и средневозрастного генеративного состояния, в частности; 2) наличием прегенеративной фракции и ежегодным небольшим пополнением ценопопуляции семенными особями; провалы в возрастном спектре говорят о том, что это пополнение в массе гибнет; 3) большой жизненный цикл ценопопуляции обеспечивается в данном случае почти полной сменой одной малой волны другой. Это придает виду большую пластичность и лабильность, но одновременно может привести к гибели ценопопуляции даже вследствие выпадения одной-двух возрастных групп.

Поливариантность темпов развития особей исследована в эколого-ценотическом оптимуме, а также, для сравнения, в злаково-разнотравной ассоциации и инвазионной ценопопуляции цикория обыкновенного, наблюдения за которой велись с момента ее появления в 1994 г. Синтезированная модель поливариантности онтогенетического развития включает несколько классов динамической поливариантности темпов развития: нормальное, ускоренное и замедленное развитие, пропуск онтогенетических состояний и вторичный покой.

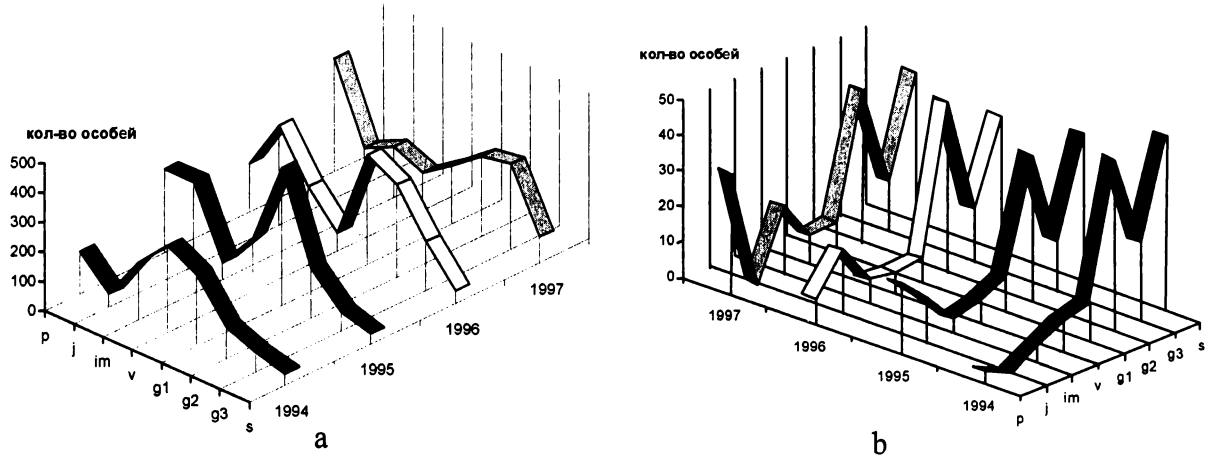


Рис. Погодичная динамика ценопопуляций *Cichorium intybus* в бобово-разнотравной (a) и злаково-разнотравной (b) ассоциациях.

Нормальные темпы развития отмечены у большинства особей цикория обыкновенного в бобово-разнотравной ассоциации и инвазионной ценопопуляции, начиная с третьего-четвертого года ее существования. В злаково-разнотравной ассоциации нормальные темпы развития наблюдались у особей с баллом жизненности не ниже четырех (см. табл., вар. 1).

Продолжительность онтогенеза (в годах) и возрастных состояний (в месяцах) цикория обыкновенного

Возрастное состояние	Бобово-разнотравная ассоциация	Злаково-разнотравная ассоциация (1 и 2 вар.)		Инвазионная ценопопуляция
p	до 2	2-3	до 4	до 1
j	2-12	3-14	22-24	1-3
im	11-13	12-14	14-24	1-3
v	12-14 и более*	12-14	24-36	2-4
g1	12-24	12-24	12-24	12-14
g2	48-56 и более	48-56	24-36	24-48
g3	36-48 и более	36-48	-	24-36
s	36-48	до 36	12-24	24-36
Полный онтогенез	13-18 и более	16-17	9-14	8-11

* «и более» означает, что особь еще остается в этом возрастном состоянии спустя указанный срок наблюдений.

Замедленное развитие особей цикория обыкновенного зарегистрировано в злаково-разнотравной ассоциации у растений прегенеративного периода низшего уровня жизненности. В начале генеративного периода развитие этих особей можно считать нормальным, но после трех-четырех лет развития в состоянии *g2* они либо перейдут в сенильное состояние (пропуск возрастного состояния) и погибнут, либо на один-два года прекратят генерацию (состояние вторичного покоя), но в дальнейшем вновь смогут образовывать генеративные побеги (см. табл., вар. 2). При изменении уровня жизненности возможен обмен между первым и вторым вариантами онтогенетического развития у особей цикория в злаково-разнотравной ассоциации.

Ускоренное развитие особей характерно для инвазионных ЦП цикория обыкновенного, а также при расширении площади ценопопуляции в случае антропогенного воздействия на ценоз и снижении видового разнообразия.

Таким образом, на протяжении полного онтогенеза одной особи *Cichorium intybus* темпы ее развития могут изменяться на разных этапах, особенно при большой его длительности. Многолетний мониторинг за маркированными особями позволяет предполагать общую продолжительность онтогенеза цикория обыкновенного. При нормальных темпах развития он может составлять 18 и более лет. В инвазионных ценопопуляциях малый жизненный цикл может быть пройден за 8-11 лет, при этом темпы развития особей различны в прегенеративном и генеративном периодах. В устойчивых луговых ценозах возможны два варианта продолжительности онтогенеза. Особи низшего уровня жизненности могут пропускать в своем развитии состояние *g3* и, несмотря на замедленное развитие в прегенеративном периоде, гибнут через 9-13 лет после прорастания семян, тогда как онтогенез особей среднего уровня жизненности может длиться до 16-17 лет.

ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ КУСТАРНИКОВ КУРИЛЬСКОГО ЧАЯ И КИЗИЛЬНИКА ЧЕРНОПЛОДНОГО НА ПРИПОЛЯРНОМ УРАЛЕ

Орловская Н.В., Ермоленко О.В., Ермакова А.Г.
Сыктывкарский государственный университет, г. Сыктывкар

Реликтовый вид *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. (лапчатник кустарниковый или курильский чай) и *Cotoneaster melanocarpus* Fish. ex Blytt (кизильник черноплодный) из сем. Rosaceae формируют в долинах горных рек лесного пояса Приполярного Урала редкие растительные сообщества. Изучаемые виды занесены в Красную книгу Республики Коми, обладают ярко выраженными декоративными и лекарственными свойствами.

D. fruticosa в долинах рек Лемвы, Парнокаю и Балбанъю на локальном уровне проявляет признаки реликтовости: встречается на пионерных стадиях развития коренных сообществ, характеризуется экспансивной активностью, однако не «растекается» по коренным зональным сообществам. Таксономический анализ сообществ с участием курильского чая выявил 98 видов сосудистых растений из 85 родов и 37 семейств. Избегая сообществ коренного типа, *D. fruticosa* предпочитает экониши с ослабленной межвидовой конкуренцией. Выделено восемь ассоциаций по фитоценотической классификации сообществ с учетом доминантов (табл. 1).

Популяции с участием вида *Cotoneaster melanocarpus* занимают незначительные площади каменистых лесных склонов надпойменных террас долины р. Хаймы. Вид произрастает под пологом осветленных лесов и на открытых участках. В изученных сообществах кизильник не доминирует. Всего в сообществах с участием *C. melanocarpus*

отмечено 123 вида сосудистых растений из 91 рода и 39 семейств. В выделенных семи ассоциациях встречается от 27 до 44 видов (табл. 2), при этом 35% видов имеют низкие оценки обилия и малую константность в сообществах.

Таблица 1

Характеристика ассоциаций с участием *Dasiphora fruticosa* в бассейнах рек Лемвы и Балбанъю на Приполярном Урале (Орловская, Ермоленко, 2002)

№	Название ассоциации	Количество видов сосудистых растений	Высота *D. fruticosa*, см	Обилие *D. fruticosa*, в баллах шкалы Друде	Экотоп
1	*Dasiphoretum herboso-cladinoso-pleurosirosum*	17-30	90-110	2-3	Надпойменная терраса
2	*Dasiphoretum caricoso-delphinioso-hylocomiosum*	17-22	70-130	3-4	Надпойменная терраса
3	*Betuleto-Dasiphoretum delphinioso-hylocomiosum*	15-22	60-100	3-4	Надпойменная терраса
4	*Dasiphoretum herboso-sphagnoso-hylocomiosum*	16-32	90-140	3-4	Надпойменная терраса
5	*Betuleto-Dasiphoretum uliginoso-herboso-hylocomiosum*	18-30	5-70	3-4	Гарь
6	*Betuleto-Dasiphoretum herboso-cladinoso-pleurosirosum*	15-23	50-80	2	Каменистые россыпи
7	*Dasiphoretum herboso-hylocomiosum*	17-25	80-100	2	Скалистые обнажения
8	*Lariceto-Dasiphoretum herboso-hylocomiosum*	17-33	90-140	3	Лесной

Таблица 2

Характеристика ассоциаций с участием *Cotoneaster melanocarpus* бассейна р. Хаймы (Приполярный Урал)

№	Название ассоциации	Количество видов сосудистых растений	Высота *C. melanocarpus*, см	Обилие *C. melanocarpus*, в баллах шкалы Друде	Экотоп
1	*Betuleto-Piceetum uliginoso-hylocomiosum*	18-30	80-110	1-2	Надпойменная терраса высокого уровня
2	*Betuleto-Piceetum herboso-hylocomiosum*	15-20	70-120	1-2	Надпойменная терраса высокого уровня
3	*Betuleto-Piceetum cystopterioso-hylocomiosum*	17-30	40-120	2-3	Лесной горный
4	*Betuleto- Piceetum salicoso - hylocomiosum*	18-38	70-120	2-3	Лесной горный
5	*Betuleto-Piceetum juniperoso-hylocomiosum*	32-44	60-120	2-3	Лесной горный
6	*Piceoso-Betuletum salicoso-herbosum*	18-25	80-110	2	Каменистые россыпи
7	*Piceoso-Betuletum herboso-hylocomiosum*	16-22	80-100	2	Лесной горный

Плоды кизильника черноплодного – яблоко шаровидной формы 7-9 мм в диаметре, с двумя-четырьмя голыми или слегка опушенными косточками, черные с сизым налетом, разносятся птицами. Генеты формируют в позднегенеративном состоянии сквозистые куртины до 1.0-1.5 м в диаметре, высотой до 1.2 м.

Плоды лапчатника – многоорешки. Орешки высотой 1.6-2.0 мм, шириной 0.8-1.4 мм с волосками длиной 1.0-1.4 мм. В лиственничном редколесье, на надпойменной террасе (8-я ассоциация, см. табл. 1) отмечены благоприятные условия для семенного возобновления и преобладание в популяциях женских особей *D. fruticosa*. Во всех остальных изученных популяциях наблюдается одинаковое соотношение мужских и функционально женских особей.

Возрастные спектры изученных ценопопуляций как *D. fruticosa*, так и *C. melanocarpus* бимодальные с превалированием прегенеративной и средневозрастной генеративных групп. Полночленные популяции особи лапчатника формируют только в условиях отсутствия конкуренции с другими видами.

Литература

Орловская Н.В., Ермоленко О.В. Флористическая характеристика сообществ курильского чая (*Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb.) на Приполярном Урале // Объединенный научный журнал. М.: Изд-во Тезарус, 2002. № 32 (55). С.54-61.

ИССЛЕДОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*), ОБИТАЮЩЕЙ НА ТЕРРИТОРИИ ТЕХНОЛОГИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА ПО ПЕРЕРАБОТКЕ И ДЛИТЕЛЬНОМУ ХРАНЕНИЮ РАДИОАКТИВНЫХ ОТХОДОВ

Осипов А.Н., Сыпин В.Д., Елаков А.Л., Польский О.Г., Егоров В.Г.
ГУП МосНПО «Радон», г. Москва
aosipov@radon.ru

Контроль состояния окружающей среды на Загорском технологическом комплексе по переработке и длительному хранению радиоактивных отходов ГУП МосНПО «Радон» дополнительно к стандартному комплексу радиологического тестирования включает в себя отбор различных биологических объектов, пригодных для оценки потенциальных радиобиологических эффектов. Считается, что одной из наиболее приемлемых моделей для проведения радиобиологического мониторинга являются популяции мелких млекопитающих, постоянно обитающих на загрязненных территориях. В настоящем докладе представлены и обсуждаются результаты исследования популяций рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*), населяющих территории зоны строгого режима и санитарно-защитной зоны этого комплекса.

Исследования проводили на половозрелых сеголетках в период с 1996 по 2003 г. Животных отлавливали на территории зоны строгого режима Загорского технологического комплекса ГУП МосНПО «Радон» с уровнем радиоактивного загрязнения от 50 до 1000 мкР/ч. Дозы, полученные животными с учетом внутреннего облучения, варьировали в пределах 0.1-5 сГр. Контрольных животных отлавливали на территории санитарно-защитной зоны Загорского технологического комплекса ГУП МосНПО «Радон». Радиационный фон на контрольных участках был в пределах 8-12 мкР/ч.

Результаты измерений удельной суммарной b-радиоактивности тушек животных показали, что у грызунов, обитающих на территории зоны строгого режима, содержание b-радионуклидов в среднем в четыре раза выше, чем у животных, обитающих на контрольных участках.

Для оценки возможного сопутствующего загрязнения исследуемых территорий тяжелыми металлами, которое могло бы оказать значительное влияние на биологические параметры, мы проводили измерение содержания тяжелых металлов (Cd, Hg, Pb, Cu и Zn) в тушках животных. Результаты исследований не выявили статистически достоверной разницы в содержании тяжелых металлов у грызунов, пойманных на различных участках.

Патолого-анатомические исследования всех мышевидных грызунов, пойманных за восемь лет исследований, не выявили каких-либо морфологических аномалий или уродств.

Результаты измерений массы селезенки и печени свидетельствуют, что у животных, обитающих на территориях, загрязненных радионуклидами, отмечается тенденция к уменьшению соотношения масса селезенки / масса тела и увеличению соотношения масса печени / масса тела.

Содержание эритроцитов и лейкоцитов в периферической крови грызунов, пойманных на территории зоны строгого режима, достоверно не отличалось от тех же показателей у контрольных животных.

Анализ лейкоформулы периферической крови показал, что у рыжих полевок существует выраженная отрицательная корреляционная связь между процентом нейтрофилов и уровнем удельной b-радиоактивности животных (см. рис.). То есть, у животных, обитающих на наиболее загрязненных радионуклидами участках, отмечаются снижение относительного количества нейтрофилов и соответственно увеличение относительного количества лимфоцитов в крови.

У рыжих полевок, обитающих в зоне строгого режима, отмечена тенденция к увеличению активности миелопероксидазы в нейтрофилах. Однако корреляционный анализ показывает, что у них выявлена слабая отрицательная корреляционная связь между активностью миелопероксидазы в нейтрофилах и удельной β-радиоактивностью животных.

Известно, что реакция живых клеток на воздействие ионизирующего излучения существенно зависит как от антиоксидантных защитных систем клеток, препятствующих возникновению повреждений свободнорадикальной природы, так от возможностей клетки быстро и безошибочно репарировать возникшие повреждения. Для оценки общей резистентности лимфоцитов селезенки рыжих полевок, отловленных на территории зоны строгого режима

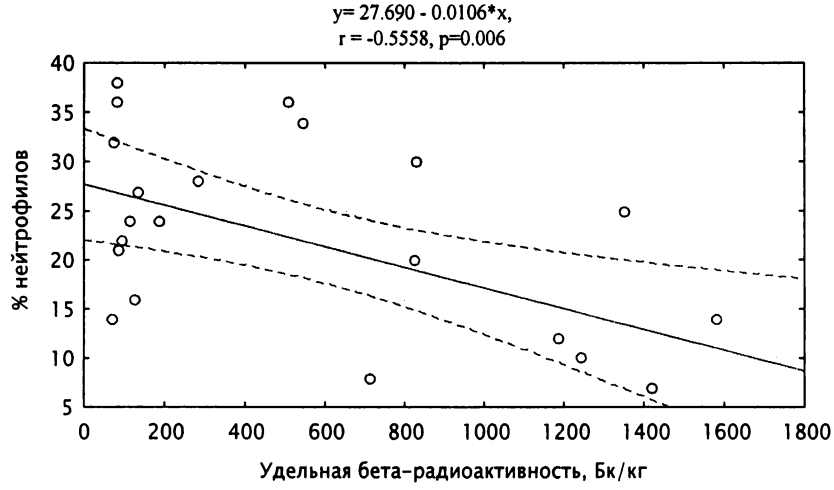


Рис. Зависимость процента нейтрофилов в периферической крови рыжих полевок, обитающих на загрязненных радионуклидами территориях, от уровня удельной β-радиоактивности.

Загорского технологического комплекса ГУП МосНПО «Радон», к повреждающему воздействию оксидативной природы использовали методику обработки суспензии клеток перекисью водорода.

Обработка лимфоцитов селезенки перекисью водорода в концентрации 0.5 и 5 мМ приводила к достоверному повышению уровня однонитевых разрывов ДНК в обеих исследуемых группах. В то же время лимфоциты селезенки рыжих полевок, отловленных на загрязненных радионуклидами территориях, реагировали на воздействие перекиси водорода несколько слабее, чем лимфоциты селезенки полевок, отловленных на контрольных участках. Это может быть связано с повышенной активностью антиоксидантных систем и/или активизацией репарации ДНК.

Таким образом, многолетние исследования рыжих полевок, обитающих на территории Загорского технологического комплекса ГУП МосНПО «Радон», показали, что животные, населяющие загрязненные территории, характеризуются нормальными клиническими показателями. Не отмечено каких-либо тератогенных эффектов и патологоморфологических изменений во внутренних органах, мышечной и костной тканях. Возможно, что дозовые нагрузки, получаемые животными на загрязненных территориях, являются «подпороговыми». С другой стороны, со времени установления радиоактивного загрязнения почвы и растений за счет миграции радионуклидов из мест захоронения сменилось около 80-ти поколений рыжих полевок. Поэтому не исключено, что мы имеем дело с радиорезистентной популяцией животных. В пользу этого предположения говорит факт увеличения резистентности лимфоцитов селезенки рыжих полевок, обитающих на загрязненных территориях, к воздействию перекиси водорода.

КОМПЛЕКСНЫЙ ПОДХОД К ОЦЕНКЕ СТАБИЛЬНОСТИ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ (НА ПРИМЕРЕ СИГОВЫХ ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ)

Пак И. В.

Тюменский государственный университет, г. Тюмень

В работе приведены результаты комплексного исследования сиговых рыб, обитающих в речных и озерных экосистемах на севере Тюменской обл., проведенного в разные годы.

Материалом для исследования послужили развивающиеся эмбрионы и взрослые особи пеляди (*Coregonus peled* Gmelin), пыжьяна (*C. lavaretus pidschian* Gmelin), чира (*C. nasus* Pallas), муксуна (*C. muksun* Pallas), ряпушки сибирской (*Coregonus sardinella* Val.).

Половозрелых рыб отлавливали в районе их нерестилищ, сбор половых продуктов осуществляли от текучих производителей. Свежеотцеженную икру от группы самок осеменяли спермой от нескольких самцов. Отмытую и набухшую оплодотворенную икру инкубировали в аппаратах Вейса. Развивающихся эмбрионов, начиная со стадии поздней бластулы, периодически фиксировали по Карнуа и затем приготавливали давленные препараты по общепринятой ацетокарминовой методике. Состояние генетического гомеостаза рыб оценивали по частоте встречаемости аномальных митозов в клетках развивающихся зародышей и по частоте эмбрионов с видимыми нарушениями развития. Морфометрический анализ провели на рыбах в возрасте трех лет, отловленных в р. Пур. Сбор биохимических проб проводили одновременно с морфологическим анализом. При обработке белых скелетных мышц использовали метод электрофореза в ПААГ.

Цитогенетический анализ (1989 г.) развивающихся эмбрионов сиговых рыб, населяющих водоемы Тюменской обл., позволил определить генетическое состояние популяций как относительно стабильное. Если частота встречаемости у эмбрионов спонтанных хромосомных нарушений в какой-то мере отражает стабильность и

устойчивость развития организмов, то более стабильными выглядели популяции рыб из речных экосистем по сравнению с озерными. На этом фоне исключительное положение занимает чир, интерпретация которого дана в одной из ранее опубликованных работ (Цой и др., 1996).

Исследования популяций рыб из ряда водоемов, проведенные через семь и затем через пять лет, выявили негативные изменения в показателях стабильности развития в условиях озерных и речных экосистем. Так, частота аберрантных клеток у эмбрионов пеляди из оз. Ендырь к 1996 г. повысилась на 157%; а к 2001 г. – еще на 14.3%; у эмбрионов пеляди из оз. Челбаш это увеличение к 1996 г. составило 100%. У муксуна из низовьев р. Обь частота аберрантных клеток у развивающихся зародышей к 1996 г. возросла на 138.6%, а к 2001 г. – еще на 42.3%. У эмбрионов чира из р. Ляпин встречаемость аберрантных клеток, наоборот, к 1996 г. снизилась на 41%, но, тем не менее, оставалась самой высокой среди всех исследованных видов рыб.

Морфологический анализ популяций сиговых рыб по совокупности пластических и меристических признаков не выявил высоких показателей изменчивости. Более высокие значения коэффициентов вариации были зафиксированы у ряпушки сибирской по массе тела. Ранее отмечалось, что для ряпушки являются характерными резкие колебания по массе тела между особями, что обуславливает большую изменчивость этого вида (Скрябин, 1979).

Биохимический анализ белых скелетных мышц пеляди, пыжьяна, ряпушки сибирской и чира по 20-ти локусам определил разный уровень полиморфности и гетерозиготности. Наиболее низкий уровень полиморфности по 99%-ному критерию был обнаружен у ряпушки сибирской (0.105), наиболее высокий – у пыжьяна (0.200). У пеляди и чира этот показатель был одинаков и составил 0.150. Показатели средней на локус гетерозиготности также были размытыми: наиболее высокий отмечен у пыжьяна, наименьший – у пеляди. Сопоставление показателей полиморфности и гетерозиготности у ряпушки сибирской и чира из разных водоемов выявило специфичность популяций р. Пур. Для ряпушки, обитающей в р. Пур, по сравнению с популяциями других рек Восточной Сибири, характерны более низкая полиморфность и низкий показатель гетерозиготности. У популяции чира р. Пур показатели полиморфности являются промежуточными между гетерозиготностью популяций чира рек Анадырь, Чаун и Енисей.

Литература

Цой Р.М., Сергиенко Л.Л., Пак И.В. Хромосомная мутабильность у сиговых рыб из речных и озерных экосистем Обь-Иртышского бассейна // Генетика, 1996. Т.32. № 1. С. 137-139.

Скрябин А.Г. Сиговые рыбы юга Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. 212 с.

ОЦЕНКА СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗАПОВЕДНИКА «КИВАЧ»

Платонова Е.А.

Ботанический сад Петрозаводского государственного университета, г. Петрозаводск

meles@onego.ru

Исследования проводили в государственном заповеднике «Кивач», который располагается в среднетаежной подзоне Карелии. С целью выявления факторов распределения лесного покрова в катене, определения сукцессионного статуса и особенностей потенциального состава растительности использовался оригинальный алгоритм анализа лесных катен (Заугольнова, 1999), базирующийся на современных представлениях об организации растительности (Оценка и сохранение..., 2000).

В центральной части заповедника, представляющей собой всхолмленную моренную равнину, произведено геоботаническое описание 90 пробных площадей размером 100 и 400 кв. м. Для каждой пробной площади на основе шкал Д.Н. Цыганова (1983) рассчитаны значения по факторам увлажнения, трофности, содержания азота, измерена кислотность верхних горизонтов почвы и сквозистость полога. По сходству экологических режимов в пределах катен выделены следующие типы экотопов: 1) вершины гряд с выходом на поверхность кристаллических пород (диабазов); 2) верхние части склонов гряд, занятые супесчаной мореной; 3) дренируемые нижние части склонов и участки плоско-вогнутой равнины с озерно-ледниковыми глинами и склоны речных долин и ручьев с торфяно-илисто-глинистыми отложениями; 4) нижние части склонов (окраины болот) или узкие депрессии, подстилаемые глинами или алевритами с избыточным проточным или слабопроточным увлажнением; 5) депрессии с теми же подстилающими породами с застойным увлажнением.

Анализ экологического пространства основных лесообразующих древесных видов в пределах катены позволил выявить факторы, ограничивающие нормальный круговорот поколений. Так, основным лимитирующим фактором для возобновления сосны (*Pinus sylvestris* L.) является низкая освещенность при сквозистости полога менее 55%, для роста и развития ели (гибридогенные формы *Picea abies* (L.) Karst и *P.obovata* Ledeb.) – минимальное содержание азота в пределах катены. Ограничение для выхода в древесный ярус осины (*Populus tremula* L.) происходит в условиях низкой трофности в сочетании с нормальным и высоким увлажнением. Береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.) и

береза повислая (*Betula pendula* Roth.) формируют инвазионные популяции на участках недавних пожаров на вершинах гряд; последняя не произрастает в условиях высокого увлажнения. Липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.) достигает древесного яруса на хорошо дренируемых участках, с высокими значениями трофности и pH почв. При повышении увлажнения липа способна формировать инвазионные популяции, переходя к вегетативному возобновлению. Ольха черная (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) произрастает только в депрессиях с проточным увлажнением, где достигает генеративного состояния, но возобновляется преимущественно вегетативным путем.

В результате проведенного анализа определены области их возможного распространения в пределах исследуемых катен (см. табл.). В большинстве экотопов в составе древесного яруса может присутствовать пять-семь исследуемых видов; исключение составляет локально встречающийся экотоп 5.

Потенциальный состав древесных видов в экотопах всхолмленной моренной равнины заповедника «Кивач»

Номер экотопа	Основные лесообразующие виды деревьев						
	Picea abies × *P. obovata*	*Pinus sylvestris*	*Tilia cordata*	*Alnus glutinosa*	*Populus tremula*	*Betula pubescens*	*Betula pendula*
1,2	п	п	—	—	и, п	и, п	и, п
3	п	п	п	—	п	п	п
4	п	п	и	п	и	п	и
5	и	п	—	—	—	п	—

Условные обозначения: п — нормальные полночленные популяции, и — инвазионные.

На следующем этапе исследования производилась оценка сукцессионного состояния фитохор, которые выделялись по составу древесных видов и возрастной структуры их популяций. Было выяснено, что на территории заповедника представлен широкий спектр сообществ, находящихся на разных этапах сукцессии после пожаров и рубок. По набору видов и структуре популяций деревьев наиболее близки к потенциальному (климаксовому) состоянию фитохоры в депрессиях с избыточным увлажнением. Этому способствуют значительная давность нарушений (150 и более лет, на отдельных участках следов антропогенных воздействий не выявлено), относительно раннее наступление стадии распада древостоя в связи со слабым закреплением корневых систем деревьев и ранним загниванием ствола и более высокая освещенность.

В остальных экотопах происходит формирование первого поколения позднесукцессионных видов или начало распада этого поколения. На вершинах гряд моренной равнины в фитохорах с доминированием сосны в условиях повторяющихся низовых пожаров нормальные полночленные популяции имеет сосна, инвазионные – ель и береза.

Широко представлены на территории заповедника фитохоры, хотя и отличающиеся по составу доминантов (сосна, ель), но имеющие сходство возрастной структуры популяций: нормальные полночленные популяции формирует ель, неполночленные с выпадением всех или отдельных состояний прегенеративного периода – сосна, береза, осина. Подобные сообщества занимают верхние и нижние части катены и при давности нарушений 150-170 лет находятся на стадии завершения онтогенеза первого поколения позднесукцессионных видов (этапы демутации определены по: «Восточноевропейские ...», 1994). К этой же стадии относятся фитохоры с участием липы. На отдельных участках пойм рек и ручьев, в нижних частях склонов описаны фитохоры, где нормальные полночленные популяции имеет не только ель, но и мелколиственные виды. При давности нарушений, такой же, как и предыдущих фитохор, эти сообщества быстрее переходят к следующему этапу демутации – формированию второго поколения позднесукцессионных видов.

В депрессиях с застойным увлажнением сосна и береза проходят все этапы онтогенетического развития, ель формирует инвазионные популяции, что в целом соответствует экологическому режиму таких территорий.

Таким образом, в ходе проведенного анализа обозначена роль экотопа и антропогенного фактора при формировании современных популяций исследуемых видов. А представления о потенциальном составе растительности в катенах моренной равнины могут служить основой для оценки состояния и направления смен растительного покрова и на других территориях с подобным типом ландшафта.

Литература

Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. 364 с.

Заугольнова Л.Б. Иерархический подход к анализу лесной растительности малого речного бассейна (на примере Приокско-террасного заповедника) // Ботан. журн., 1999. Т.84. № 8. С.42-56.

Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М.: Научный мир, 2000. 196 с.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ПАЛЬЧАТОКОРЕННИКА МЯСО-КРАСНОГО (*DACTYLORHIZA INCARNATA* (L.) SOO) В ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Плотникова И.А.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
novikova@ib.komisc.ru

Пальчатокоренник мясо-красный (*Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo) – представитель сем. Orchidaceae. Вид включен в Красную книгу Республики Коми и список редких и исчезающих растений Урала и Приуралья (Горчаковский, Шурова, 1982). На Урале вид приурочен к осоковым сообществам, встречается на сырых лугах, низинных болотах, по берегам водоемов (Филиппов, 1997). В Печоро-Илычском заповеднике отмечен в бассейне р. Илыч, в горных и предгорных районах (Лавренко и др., 1995). Нами обнаружена ценопопуляция данного вида на ключевом болоте в бассейне р. Печора (недалеко от кордона Шежым) в предгорном районе заповедника.

Летом 2002-2003 гг., с целью оценки состояния пальчатокоренника мясо-красного в Печоро-Илычском заповеднике, обследованы две ценопопуляции вида в предгорном районе заповедника, в северной и южной его частях. Первая, более южная, располагалась в окрестностях кордона Шежым, на ключевом пушицево-хвощово-гипновом болоте с проточным увлажнением в ложбине стока по центру болотного массива (ЦП 1). Вторая – на ключевом осоково-вахтово-сфагновом болоте (в центральной его части), на левом берегу р. Укъю, в устье р. Неримъю (ЦП2).

В каждой ценопопуляции было проанализировано по 40 растений, находящихся в генеративной фазе. В пределах исследуемых сообществ были сделаны геоботанические описания, заложены трансекты, каждая площадью 1×10 м. Трансекты разбивали на учетные площадки в 1 м,^{2} на которых определяли частоту встречаемости в сообществе

Морфологические показатели *Dactylorhiza incarnata*

Признак	ЦП 1		ЦП 2		Коэф. Стьюдента
	M ± m	C_V, %	M ± m	C_V, %	
Высота растения, см	27.65±0.67	15.32	30.76±0.69	14.2	3.23*
Высота соцветия, см	4.25±0.10	15.20	5.42±0.14	16.9	6.82*
Число цветков, шт.	21.55±1.09	32.01	18.52±0.79	26.98	2.25*
Число листьев, шт.	4.1±0.1	15.43	3.5±0.11	20.46	3.97*
Длина первого листа, см	6.99±0.23	20.91	10.15±0.29	18.54	8.38*
Ширина первого листа, см	1.22±0.03	17.42	1.52±0.04	15.98	5.91*
Длина второго листа, см	9.49±0.27	18.35	9.79±0.29	18.98	0.73
Ширина второго листа, см	1.48±0.04	17.88	1.35±0.03	14.94	2.46*
Отношение числа цветков к высоте соцветия	5.06±0.22	27.06	3.39±0.10	19.45	6.92*
Отношение длины первого листа к его ширине	5.78±0.17	19.12	6.74±0.21	19.41	3.53*
Отношение длины второго листа к его ширине	6.57±0.28	27.07	7.29±0.19	17.35	2.07*
Длина губы, мм	6.42±0.28	9.21	6.78±0.06	5.55	3.21*
Длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	7.36±0.09	8.57	6.75±0.06	6.14	5.09*
Длина нижнего лепестка наружного круга околоцветника, мм	7.96±0.09	7.19	7.27±0.08	7.20	5.60*
Длина шпорца, мм	6.23±0.12	12.34	6.33±0.07	6.86	0.68
Ширина шпорца, мм	2.49±0.04	11.03	1.97±0.04	11.5	9.27*
Длина прицветника, мм	19.76±0.48	15.39	16.51±0.23	9.04	6.08*
Длина боковой доли губы, мм	5.27±0.09	10.79	5.06±0.08	10.04	1.76
Ширина боковой доли губы, мм	2.08±0.06	18.87	1.43±0.05	23.61	7.83*
Ширина губы, мм	6.34±0.13	13.22	5.53±0.12	13.95	4.51*
Длина завязи, мм	9.36±0.18	12.44	9.87±0.14	8.86	2.22*
Отношение длин губы и шпорца	1.05±0.03	16.11	1.07±0.01	8.70	0.97
Отношение длин губы и верхнего лепестка	0.87±0.01	7.33	1.00±0.01	4.88	10.31*
Отношение длин верхнего и нижнего лепестков	1.08±0.01	4.65	1.08±0.01	5.45	0.50
Отношение длины губы к ее ширине	1.03±0.02	15.22	1.24±0.02	8.54	7.01*

Примечание. Знаком * помечены коэффициенты Стьюдента, показывающие достоверные различия между средними при 95%-ном доверительном уровне.

и плотность растений на единицу площади. При изучении генеративной сферы для измерения брали по три цветка из центральной части соцветия, в последующем данные усредняли и использовали как показатели размеров частей цветка для отдельного растения. Выделение возрастных состояний проводили по морфологическим параметрам надземных органов (число листьев, параметры листа, число жилок).

Плотность ценопопуляций низкая – 1-1.1 особь на м^2. Встречаемость несколько выше в ЦП 2 – 38%, вместо 32% в ЦП 1.

Растения ЦП 2 отличаются от таковых ЦП 1 большими размерами, но меньшим количеством цветков и листьев. Цветки здесь мельче и прицветники короче (см. табл.). Исследования Е.Г. Филиппова (1997) по Уралу показали, что при движении с юга на север у растений данного вида уменьшаются число листьев, ширина первого и второго листьев, число цветков, высота соцветия и размеры цветков. Наши данные подтверждают эту закономерность.

Степень варьирования одноименных признаков в ценопопуляциях пальчатокоренника довольно сходна. У растений ЦП 1 более изменчивы число цветков, длина первого листа, отношение числа цветков к длине соцветия, отношение длины второго листа к его ширине. Наименее вариабельными являются длина губы, длина верхнего и нижнего лепестков наружного круга околоцветника, и отношения длины губы к длине верхнего лепестка и длины верхнего лепестка к длине нижнего. В ЦП 2 наибольший уровень изменчивости отмечен для числа цветков и листьев и ширины боковой доли губы, низкий – для длины губы, длин верхнего и нижнего лепестков, длины прицветника, шпорца и завязи и т. д. В ЦП 1 большинство признаков варьирует сильнее.

По мнению М.Б. Фардеевой (1997), соотношение возрастных групп в ценопопуляциях пальчатокоренника мясо-красного зависит от формы и степени антропогенного воздействия: в ненарушенных местообитаниях ценопопуляции вида имеют левосторонний возрастной спектр. Это подтверждается и результатами наших исследований: возрастной спектр изученных ценопопуляций полночленный левосторонний, с преобладанием имматурных особей.

Анализ корреляционных связей между признаками выявил большое сходство в их структуре между ценопопуляциями. Выделяются две корреляционные плеяды признаков: признаки вегетативной сферы и цветка. Они не являются обособленными, так как их связывают длина прицветника, завязи и ширина второго листа (в ЦП 1), коррелирующие с признаками обеих групп. В ЦП 2 число достоверных реализованных коррелятивных связей несколько выше – 38.56% (вместо 32.68% ЦП 1), здесь появляются наиболее сильные связи между признаками. В более благоприятных условиях обитания доля достоверных реализованных коррелятивных связей между морфометрическими признаками выше (Ишмуратова, 2003), что говорит о лучших условиях произрастания для растений в ЦП 2.

Изученные ценопопуляции не обнаружили критического отклонения от нормы, что свидетельствует о возможности их дальнейшего сохранения в заповеднике.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 01-04-96435р2001урал.

Литература

Горчаковский П.Л., Шурова Е.А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М.: Наука, 1982. 208 с.

Ишмуратова М.М., Суюндуков И.В., Ишбирдин А.Р., Жирнова Т.В. Состояние ценопопуляций некоторых видов сем. Orchidaceae на Южном Урале. Сообщение 1. Виды со стеблекорневыми тубероидами // Растительные ресурсы, 2003. Т. 39. Вып. 2. С. 1-17.

Лавренко А.Н., Улле З.Г., Сердитов Н.П. Флора Печоро-Илычского биосферного заповедника. СПб.: Наука, 1995. 256 с.

Фардеева М.Б. Орхидные Республики Татарстан: биология, экология, вопросы охраны: Автореф. дисс. ... к.б.н. М., 1997.

Филиппов Е.Г. Внутривидовая изменчивость и экология видов рода Dactylorhiza Neck. ex Nevski (сем. Orchidaceae) на Урале: Автореф. дисс. ... к.б.н. Екатеринбург, 1997. 24 с.

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТЕРЕОКАУЛОНА АЛЬПИЙСКОГО В ТУНДРОВЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Плюснин С.Н.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
plusnin@ib.komisc.ru

Представители рода Stereocaulon являются привлекательным объектом для изучения внутривидовой изменчивости лишайников. Крупнейший исследователь стереокаулонов А.В. Домбровская отмечала, что многие виды этого рода чрезвычайно полиморфны. При этом происхождение многочисленных отклонений в строении таллома от нормы не вполне ясно. В большинстве случаев неизвестно, являются ли такие девиации следствием проявления генотипа в определенных условиях или это просто фенотипические изменения ряда поколений (Домбровская, 1985).

Объектом наших исследований был широко распространенный в тундровой зоне напочвенный азотфиксирующий лишайник стереокаулон альпийский (*Stereocaulon alpinum* Laur.). Цель работы состояла в анализе изменчивости *S. alpinum* по морфологическим признакам в тундровых популяциях лишайника на Северо-Востоке европейской части России. Анализ изменчивости был направлен на определение вклада модификационной, генетической и возрастной составляющих в изменчивость признаков и выявление в популяции лишайника дискретных фенотипических классов талломов.

Образцы лишайников были собраны в 2001-2002 гг. в трех географических точках (исследовано по 30 пятен доминирования в каждой точке): мыс Болванский Нос и дельта р. Нерута (запад Большеземельской тундры), южная часть хр. Яны-Пупу-Нер (Северный Урал). В пределах каждого пятна доминирования проводили учет 13 морфологических признаков у 20 псевдоподециев. Рассчитывали частоты выявленных элементарных фенотипов в пределах пятен доминирования, ценопопуляций, локальных популяций и всей выборки. По полученным данным определяли величину изменчивости признаков, используя для ее оценки сумму дополнений к индексу Симпсона: $V = \Sigma (1 - D_{si})$, где $D_{si} = \Sigma p_j^2$ – значение индекса Симпсона для *i*-го признака, а p_j – частота *j*-го фенотипа в выборке. По соотношению величин изменчивости талломов на каждом из уровней выясняли вклад различных факторов в общую величину вариации. Степень влияния условий среды на проявление признаков определяли с помощью дисперсионного анализа. Фенотипические классы талломов выявляли посредством кластерного анализа.

Полученные данные позволяют высказать предположение, что изменчивость таких признаков, как характер ветвления псевдоподециев, расположение филлокладиев, обилие цефалодиев и покрытие их войлочком, в значительной степени определяется возрастными изменениями и случайными причинами. Вклад различий талломов в пределах пятен доминирования в общий уровень изменчивости лишайника по этим признакам составлял более 50% (табл. 1). Наиболее надежными маркерными признаками, позволяющими разграничить отдельные генетические линии лишайника, являются форма филлокладиев и способность их к слиянию. Эти признаки были стабильны в своем проявлении в пределах пятен доминирования (см. табл. 1), и их развитие мало зависело от внешних причин (табл. 2). Изменчивость направления роста псевдоподециев, формы цефалодиев, окраски и текстуры войлочка в большой мере является модификационной, так как фенотипический состав пятен доминирования по указанным признакам сильно зависел от субстратной и/или ценотической приуроченности лишайника (см. табл. 2).

В результате исследований выявлено пять фенотипических классов *S. alpinum* (морфотипов). Ключевыми признаками, позволяющими разграничить морфотипы, являются направление роста псевдоподециев, обилие и характер войлочка, форма филлокладиев и цефалодиев. Морфотипы, обозначенные нами как A и B, имеют прямостоячие псевдоподеции, стволик которых покрыт умеренно развитым войлочком. По другим же признакам они различаются: псевдоподеции морфотипа A имеют типичные (чешуйковидные) филлокладии, полушаровидные и шаровидные бугорчатые цефалодии, губчатый войлочек; для морфотипа B характерны фетровый войлочек и скудно-длиневидные филлокладии, цефалодии типичной формы (гроздевидные и крупинковидные). Отличительными особенностями талломов морфотипа C, состоящих из приподнимающихся псевдоподециев, являются обильный губчатый войлочек, скудно-длиневидные филлокладии и нетипичные полушаровидные и шаровидные бугорчатые цефалодии. Морфотипам D и E свойственны стелющиеся псевдоподеции, типичные филлокладии (иногда сливающиеся) и цефалодии, войлочек фетровой или клочковатой текстуры. Различия морфотипов состоят в обилии войлочка (D – умеренно или слабо развитый, E – слабо развитый) и его окраске (D – беловатый, E – коричневатый). К особенностям морфотипа E также относится присутствие трещиноватых и открытых цефалодиев, а на псевдоподециях морфотипа D иногда развиваются пальцевидные филлокладии.

Таблица 1

Величина изменчивости морфологических признаков стереокаулона альпийского и вклад в нее различных факторов

Признаки		Общая величина изменчивости	Вклад в общую величину изменчивости различий, %			
			в пределах пятен доминирования	между пятнами доминирования	между ценопопуляциями	между локальными популяциями
Псевдоподеции	Направление роста	0.57	45	39	16	0
	Характер ветвления	0.47	70	22	5	3
	Окраска	0.64	12	39	36	14
Войлочек	Степень развития	0.67	44	36	15	5
	Текстура	0.70	48	33	17	2
	Окраска	0.55	34	43	22	1
Филлокладии	Расположение	0.64	71	17	11	0
	Слияние	0.16	30	56	4	10
	Форма	1.29	39	40	18	3
Цефалодии	Покрытие войлочком	0.41	58	20	16	6
	Обилие	0.60	59	26	10	5
	Форма	1.80	29	39	17	15
Обилие апотециев		0.08	49	31	20	1

Таблица 2

Оценка влияния условий среды на проявление морфологических признаков стереокаулона альпийского

Признак		Влияние внешних факторов на проявление признака		
		Субстрат	Ценотические условия	Географическое положение
Псевдоподеции	Направление роста	++	+	
	Характер ветвления	+	+	+
	Окраска	+	+	++
Войлочек	Степень развития		+	++
	Текстура		++	+
	Окраска	++	+	++
Филлокладии	Расположение		+	
	Слияние			
	Форма			++
Цефалодии	Покрытие войлочком		+	++
	Обилие	+		++
	Форма	++	++	++
Обилие апотециев				

Вероятно, популяции *S. alpinum* представлены двумя или тремя генетическими линиями. Помимо типичного *S. alpinum*, псевдоподеции которого несут исключительно чешуйковидные филлокладии, есть представленная морфотипами B и C раса, родственная эпилитному виду *S. grande*, особенностью которого являются дланевидные филлокладии. Еще одну обособленную генетическую линию *S. alpinum* может представлять морфотип D, которому свойственны характерные для *S. glareosum* пальцевидные филлокладии.

Литература

Домбровская А.В. Распространение и изменчивость видов рода Stereocaulon (Schreb.) Hoffm. в Мурманской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 4. С. 118-130.

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *DIANTHUS FISCHERI* SPRENG. В РЕСПУБЛИКЕ КОМИ

Полетаева И.И.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
novikova@ib.komisc.ru

Гвоздика Фишера (*Dianthus fischeri* Spreng) – многолетнее травянистое растение из сем. Гвоздичные (Caryophyllaceae). Гвоздика Фишера относится к боровой эколого-ценотической группе растений. Обитает в светлых, преимущественно сосновых лесах, на опушках, полянах и лугах.

Ареал гвоздики Фишера охватывает восточную часть Европы. На территории России вид распространен в Калининской, Смоленской, Московской, Ивановской, Кировской, Горьковской областях, Республике Татарстан и Удмуртии.

В Республике Коми вид обнаружен в южных и юго-западных районах (окрестности с. Ужга и ст. Язель). Вид включен в «Красную книгу Республики Коми» (1998), имеет третью категорию охраны по классификации Международного союза охраны природы в связи с малой численностью и ограниченной территорией распространения в регионе. Ближайшие местонахождения – в Кировской и Пермской областях (Овеснов, 1997; Баранова, 2000), где гвоздика Фишера также считается редким растением. На северной границе своего распространения вид встречается в тех же растительных сообществах, что и в центральной части ареала, – в светлых сухих сосновых лесах.

На основании исследования популяций *D. fischerii* в Республике Коми выделен базовый возрастной спектр (эмпирический, модальный вариант из тех, что наблюдаются в природе). В условиях, отклоняющихся от оптимальных, базовый вариант спектра может не совпадать с характерным для вида (Заугольнова, 1994).

Популяция *D. fischerii* в Республике Коми занимает площадь около 60 тыс. м^2, представлена отдельными скоплениями площадью от 1 до 400 м^2. Каждое конкретное скопление имеет возрастной спектр, в различной степени отличающийся от базового (см. табл.), что связано с пластичностью реакции вида при воздействии различной экологической и ценотической обстановки (Ценопопуляции..., 1988). Большинство скоплений *D. fischerii* нормальные, неполночленные: во многих отсутствуют проростки, субсенильные и сенильные особи.

Численность особей ювенильной группы может варьировать в разные годы. Большое количество ювенильных и имматурных растений (53-68%) отмечено в скоплениях 1, 5 и 6. Численность вегетативных особей колеблется в

Возрастные спектры *Dianthus fischeri*

Скопление	Участие, %								Индекс возрастности
	Возрастное состояние								
	p	*j*	*im*	*v*	*g1*	*g2*	*g3*	*ss*	
1	7.1	43.9	3.2	4.5	35.5	3.9	-	1.9	0.1514
2	-	13.4	10.0	3.3	40.0	30.0	-	3.3	0.1868
3	-	68.7	-	18.8	12.5	-	-	-	0.0684
4	-	8.3	16.7	25.0	41.7	8.3	-	-	0.1929
5	-	53.1	4.7	15.7	23.4	3.1	-	-	0.1090
6	-	42.3	13.2	21.4	20.9	1.7	0.5		0.1077
7	-	10.8	6.2	13.8	46.2	16.9	4.6	1.5	0.2773
8	-	16.9	10.2	18.6	45.8	6.8	1.7	-	0.1995
9	-	-	-	14.2	57.1	28.7	-	-	0.3136
10	-	12.5	9.4	12.5	53.1	12.5	-	-	0.2270
11	-	15.9	3.2	14.3	42.8	17.4	1.6	4.8	0.2774
12	-	8.3	16.7	4.2	41.7	29.1	-	-	0.2722
13	6.9	22.6	9.6	3.5	28.7	20.9	7.8	-	0.2510
Базовый	1.1	24.4	7.9	13.1	37,6	13.8	1.2	0.9	-

разных скоплениях от 3.3 до 25.0%. Сравнительно низкий (в среднем 12.4%) процент вегетативных растений служит показателем благоприятных условий (Снаговская, 1966), поскольку в оптимальных условиях развитие молодых особей совершается наиболее быстро, и они в короткий срок достигают генеративного состояния.

Численность генеративных особей колеблется в разных скоплениях от 12.5 до 70%, но в среднем составляет 45.4%. Постгенеративные растения присутствуют лишь в четырех скоплениях в количестве 1.5-4.8%.

Среди нормальных ценопопуляций выделяют четыре типа: молодые, зрелые, стареющие и старые (Уранов, Смирнова, 1969) на основе критерия абсолютного максимума. Все изученные скопления относятся к группе молодых ценопопуляций.

Сравнивая изученные скопления по классификации «дельта-омега», предложенной Л.А. Животовским (2001), индекс возрастности девяти скоплений в среднем составляет 0.16 (0.0684-0.2510), их можно отнести к «молодым», а скопления, имеющие индекс возрастности в среднем 0.29, – к «зреющим».

Базовый возрастной спектр *D. fischerii* в Республике Коми нормальный, полночленный, левосторонний, в котором максимум приходится на молодые генеративные особи.

Литература

Баранова О.Г. Картосхемы распространения редких растений в Вятско-Камском междуречье. Ижевск, 2000. 180 с.

Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология, 2001. № 1. С. 3-7.

Заугольнова Л.Б. Методология изучения структуры и функционирования лесных сообществ // Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. С. 49-93.

Красная книга Республики Коми. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. М.: ДИК, 1998. 528 с.

Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь, 1997. 251 с.

Снаговская М.С. Сравнительная характеристика популяций *Medicago falcata* в разных экологических условиях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71. С. 51-59.

Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т.74. Вып. 1. С. 119-134.

Ценопопуляции растений. Очерки популяционной биологии. М., 1988.

ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «МАРИЙ ЧОДРА»

Полянская Т.А.
Национальный парк «Марий Чодра», Марий Эл
marchodra@mari-el. ru

Важной характеристикой ценопопуляций (ЦП) является изменение их во времени (Динамика ценопопуляций, 1985; Жукова, 1995). Исследование динамики ЦП дает возможность охарактеризовать развитие ее как системы и предсказать поведение в изменчивой среде. Исследователи различают два основных типа динамики: сукцессивный и флюктуационный.

Для бореальных поликарпиков своеобразие их экологии связано с теми условиями, которые создаются эдификаторами этих лесов – елями (сильное затенение, рыхлая структурная почва, почти полное безветрие). В связи с этим в еловых лесах и их производных преобладают растения, для которых весьма обычны подавленное семенное размножение и вегетативное разрастание, мелкие семена, наличие сильно развитых листовых пластинок и белых цветков, преобладание многолетних растений. Чаще всего таежные растения обладают совокупностью указанных признаков.

Цель работы – изучение особенностей динамики ЦП *Vaccinium myrtillus* L., *Maianthemum bifolium* (L.), *Trientalis europaea* L., *Oxalis acetosella* L. в трех фитоценозах: осиннике липово-снытевом, сосняке черничном и ельнике черничном в 1996-1998 гг.

Динамика ЦП черники в исследуемых фитоценозах носила характер мелкомасштабных флюктуаций. Наибольшая доля участия фракций принадлежала то особям прегенеративного, то особям постгенеративного периодов (сосняк черничный, 1997). Ускорение процессов старения и отмирания парциальных кустов черники в 1997 г. связано с сильными морозами. Отмечены незначительные колебания показателей индексов восстановления и замещения, скорости развития, плотности, небольшие колебания общей фитомассы. Фитомасса была наибольшей во все годы наблюдений в сосняке черничном (5722.80-10667.6 кг/га) и вносила значительный вклад в общую биомассу ценоза.

Динамика ЦП майника двулистного. Абсолютные максимумы в эти годы приходились то на группы прегенеративной фракции, то на особи постгенеративной фракции (сосняк черничный 1996, 1997 гг.; ельник черничный, 1997 г.). Наименьшая доля генеративной фракции отмечена в ельнике черничном (19 шт. в 1997 г.); также в этом фитоценозе выявлены наибольшие показатели фитомассы (160.4-238.4 кг/га), что подтверждает тот факт, что майник двулистный – вид, наиболее приспособленный для обитания под пологом хвойно-таежных лесов. В изученных ЦП наблюдаются незначительные колебания демографических параметров, преимущественно вегетативный способ разрастания и размножения (в ЦП преобладают имматурные или виргинильные особи), несущественные изменения скорости развития ЦП. Доля фитомассы занимает промежуточное положение.

Для всех ЦП седмичника европейского характерны левосторонние возрастные спектры с максимумом на *v* особях, отмечены небольшие колебания численности, индексов восстановления и замещения, фитомассы и скорости развития, флюктуационные изменения. Это, в первую очередь, связано с регулярным вегетативным размножением с помощью клубней, возникающих во всех онтогенетических состояниях и обеспечивающих ежегодные малые популяционные волны, при этом левосторонний характер базового спектра седмичника европейского не меняется. Доля фитомассы изученных ЦП в общей биомассе ценоза незначительна и составляет от 0.006 до 0.05%, что определяет его патиентную роль в изученных сообществах.

Динамика ценопопуляций кислицы обыкновенной, как показали наблюдения в осиннике липово-снытевом, сосняке черничном и ельнике черничном, носит волнообразно-флюктуационный характер, с незначительными колебаниями численности, плотности, биомассы, индексов восстановления и замещения, коэффициентов возрастности. Размножение происходит как семенным путем, так и вегетативным разрастанием. Биологическая особенность вида способствует накоплению почвенного запаса семян, о чем свидетельствует ежегодное весеннее появление многочисленных проростков. Наибольшее количество проростков нами отмечено в сосняке черничном (52 шт./м^2). Популяции кислицы обыкновенной находятся в состоянии динамического равновесия, поскольку их пополнение семенным и вегетативным путем (18-20 %) примерно равно числу ежегодно погибших (20%) взрослых растений (Шорина, 1985).

Наибольшая плотность ценопопуляций обнаружена нами в сосняке черничном, где она составляет 122.0 шт./м^2. Здесь же отмечены наибольшие значения надземной и подземной биомассы (3.1 и 2.5 г/0.25м^2 соответственно).

Таким образом, изучение динамических аспектов возрастной структуры исследуемых видов показало, что в изученных ЦП наблюдаются флюктуационные и волнообразно-флюктуационные изменения, характеризующиеся переходами максимумов с виргинильной группы на субсенильную и обратно, незначительными колебаниями демографических параметров и изменением скорости развития ЦП, а также незначительные колебания биопродуктивности.

Благодарю д.б.н. проф. Л.А. Жукову за консультации и помощь в работе.

Литература

Динамика ценопопуляций. М.: Наука, 1985. 206 с.

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.

Шорина Н.И. Сезонная динамика ценопопуляций кислицы обыкновенной в связи с ее биологией // Динамика ценопопуляций растений. М., 1995. С.36-45.

ФЕНОМЕН ПЕРМАНЕНТНОЙ ВСПЫШКИ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА В ГОРНЫХ ЛЕСАХ ЮЖНОГО КЫРГЫЗСТАНА

Пономарев В.И.[1], Андреева Е.М.[1], Мамытов А. М.[2]
[1]*Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург*
v_i_ponomarev@mail.ru, e_m_andreeva@mail.ru
[2] *Институт биосферы Южного отделения НАН КР, Кыргызстан, г. Джелал-Абад*

Одна из ключевых проблем популяционной экологии – динамика численности популяций, наиболее ярко выраженным проявлением которой являются вспышки массового размножения.

Широко известно явление вспышек массового размножения лесных насекомых филлофагов. Как правило, они носят циклический характер, с четко выраженными фазами – депрессия, подъем численности, собственно вспышка, кризис вспышки. Разные популяции одного вида в пределах ареала обитания имеют различные цикличность и интенсивность вспышек. Кроме того, у любого вида существуют участки ареала, на котором вспышки массового размножения никогда не отмечаются.

Для объяснения причин вспышек массового размножения выдвинут ряд гипотез – трофические, климатические, паразитарные, генетические. Не рассматривая здесь подробно указанные гипотезы, необходимо отметить, что все они исходят из цикличности вспышек.

Одним из наиболее известных видов насекомых филлофагов, дающих вспышки массового размножения, является непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* (L.)). Это вид с ярко выраженной цикличностью вспышек на том участке ареала, где он такие вспышки дает. До 70-х гг. XX в. был известен только один участок ареала, на котором данный вид поддерживал стабильно очень высокую численность, с дефолиацией кормового древостоя в течение очень длительного времени. Это штаты Новой Англии в США (с 80-х гг. XIX в. до 20-х гг. XX в.). Объяснялось рассматриваемое явление интродукцией вида на новый ареал, «эффектом бутылочного горлышка», отсутствием специализированных паразитов и хищников (Doane, McManus, 1981).

В 1970-х гг. феномен перманентной вспышки массового размножения непарного шелкопряда возник в Южном Кыргызстане. К сожалению, он крайне скупо описан в научной литературе. Точнее, он вообще не описан как феномен. Первые попытки привлечь внимание к этому феномену были предприняты совместной российско-кыргызстанской исследовательской группой в 2000 г. (Пономарев и др., 2001).

В Южном Кыргызстане до 1960-х гг. вспышек массового размножения непарного шелкопряда не фиксировалось (Кожанчиков, 1950).

Впервые о непарном шелкопряде, как вредителе орехоплодовых насаждений, упоминают А.А. Токтосунов и П.И. Кулакова (1958) в связи с увеличением его плотности в 1954 г. В 1963 г. в пойме р. Яссы в верхнем орехоплодовом поясе (грецкий орех) он проявил себя как серьезный вредитель (цит. по: Ашимову, 1989), а в 1966 г. был подавлен. В 1969 г. непарный шелкопряд вновь появляется в значительном количестве. В 1971 г. площадь очагов достигает 2600 га, в 1972 г. - 6500, в 1981 г. – 65334 га (Воронцов, 1984). Такая площадь очагов держалась (с небольшими колебаниями от 41000 до 52000 га) в течение двух десятилетий до 1996 г. При этом необходимо учитывать, что вся площадь орехоплодовых лесов Южного Кыргызстана занимает, по разным источникам, от 50000 до 66000 га.

С 1996 г. началось постепенное снижение площадей очагов. В 1998 г. площадь очагов сократилась до 34000 га, в 2000 г. – до 22000, в 2001 г. – до 18000 га. В 2003 г. высокая численность гусениц отмечалась на площади не более 200 га. К осени этого года высокая плотность популяции, определяемая по плотности кладок, снизилась до десятков гектар. То есть, впервые более чем за 30 лет отмечено практически полное исчезновение очагов непарного шелкопряда.

Данный феномен перманентной вспышки невозможно объяснить с позиций, с которых предпринимались попытки объяснить перманентно высокую плотность непарного шелкопряда в Новой Англии в конце XIX - начале XX в. в силу того, что в Южном Кыгызстане не задействован ни один из факторов, которые привлекались для объяснения высокой плотности в Новой Англии. Этот вид в район Южного Кыргызстана не был интродуцирован, а существует здесь очень длительное время. Ряд популяционных характеристик, отличающих непарного шелкопряда рассматриваемого региона по ряду показателей от других популяций, описал еще П.А. Косминский (1929).

Анализ литературы, лесопатологических актов и отчетов лесхозов (архив г. Джелал-Абад, архив станции защиты леса, г. Джелал-Абад, Кыргызстан), полевые и лабораторные исследования позволили установить особенности протекания вспышки 1969-2003 гг.

Вспышка началась в поясе насаждений грецкого ореха (1800-1300 м над ур. м.). В пояс фисташковых насаждений (1200-800 м над ур.м.) очаги спустились только к 1974-1975 гг. До этого непарный шелкопряд не считался сколько-нибудь серьезным вредителем фисташки. К 1979 г. плотность популяции достигла в фисташковых насаждениях такой величины, что на отдельных деревьях насчитывалось до 500 и более кладок. Затухала вспышка после 1996 г. в обратной последовательности. С 1998 г. не было отмечено ни одного серьезного очага в поясе грецкого ореха. С 2001 г. началось резкое сокращение очагов в фисташковой зоне.

Единственным значимым фактором, который появился в конце 50-х гг. XX в. и прекратил свое воздействие на популяцию непарного шелкопряда в 1996 г., были тотальные, в том числе авиаобработки орехоплодовых лесов химическими инсектицидами. В конце 1950-х гг. проводилась активная борьба против яблоневой моли в поясе грецкого ореха (в подлеске грецкого ореха высокую долю составляют яблоневые насаждения). Гусеницы младших

возрастов в основной массе проходят питание на подлеске и только в старших переходят на питание грецким орехом. В 1996 г. в связи с финансовыми трудностями прекратились авиахимобработки, а с 1999 г. - и наземные химобработки.

Применение химических инсектицидов может влиять на два гипотетических фактора, снижающих плотность популяции: 1) паразиты и хищники, 2) межмикропопуляционные скрещивания, увеличивающие норму реакции популяции.

Относительно первого фактора. Исследования А.А. Орузумбекова (2001), проводившиеся в период, когда химобработки еще активно практиковались (начало 1990-х гг.), показали, что, во-первых, заражаемость гусениц паразитами и хищниками была очень высокой (до 60%), во-вторых, паразиты и хищники не являлись фактором, значимо влияющим на изменение плотности популяции.

По поводу второго фактора отметим, что К.С. Ашимовым (1989) было показано значительное различие микропопуляций разных поясов по фенотипическим характеристикам, а нами (Пономарев и др. 2002; Андреева и др., 2002) – существенные различия как по фенотипическим, так и трофическим показателям. Учет по феромонным ловушкам выявил активную миграцию имаго самцов в период лета в смежные высотные пояса. Ранее (Пономарев, 2002) мы рассматривали возможное влияние ширины нормы реакции популяции r-стратегов на реализацию вспышки. По данным отчетов лесхозов, в 1970-1980-х гг. велась активная химборьба не только против гусениц, но и бабочек с помощью гексахлорановых шашек. То есть резко снижалась возможность межмикропопуляционных скрещиваний не только путем воздушной миграции гусениц младших возрастов, но и имаго. В 2000 г., после ознакомления с ситуацией (Пономарев и др., 2001), нами был дан прогноз о прекращении перманентной вспышки в ближайшие годы. Прогноз строился на увеличении возможности панмиксии после снятия пресса тотальных химобработок. В это время очаги занимали еще значительные площади (до половины всех орехоплодовых насаждений). Прогноз оправдался полностью, правда, с некоторым ускорением.

В связи с этим, мы полагаем, что специалистам защиты леса необходимо объединить усилия по изучению ситуации с непарным шелкопрядом в Южном Кыргызстане, так как, возможно, перед нами ключ к решению проблемы вспышек массового размножения. К сожалению, наши предыдущие обращения (Пономарев и др., 2001, 2002) не были услышаны.

НЕКОТОРЫЕ МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОДЗЕМНОЙ СТРУКТУРЫ ВЕГЕТАТИВНО-ПОДВИЖНЫХ РАСТЕНИЙ НА ПРИМЕРЕ БРУСНИКИ ОБЫКНОВЕННОЙ

Прокопьева Л.В.
Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола
botanica@marsu.ru

Вегетативно-подвижные растения распространены в природе довольно широко и очень часто выступают в качестве доминантов естественных растительных сообществ (Любарский, Полуянова, 1984). Поэтому понятен интерес к изучению этих растений, которые могут оказывать заметное воздействие на структуру, особенности и экологические свойства конкретных местообитаний.

Предлагаемая нами методика может быть использована для растений, предпочитающих вегетативное размножение семенному, образующих обширные заросли и состоящих из множества взаимопроникающих отдельных особей. Выделение отдельной особи представляется довольно сложным, так как части подземных коммуникаций могут отмирать, повреждаться животными и пр.

Все это характерно для вегетативно-подвижного длиннокорневищного кустарничка – брусники обыкновенной, которая образует полицентрические особи. Нужно добавить, что в природных условиях нами (за шесть лет исследования) ни разу не были встречены проростки брусники. По некоторым же литературным данным, они встречаются довольно часто на полусгнивших пнях, деревьях, валежнике, порубочных остатках, на лесных тропах, старых кострищах, обочинах старых лесных дорог (Авдошенко, 1948; Солоневич, 1956).

Начинать лучше с простой ситуации. Для этого в местах произрастания брусники мы находим такие участки, где число парциальных кустов не превышает 15-20 на 2-3 м^2, а самые близкие участки с данным видом находятся не ближе 5-6 м по радиусу. Конечно, нужно стремиться найти те участки, где число парциальных кустов меньше, а до ближайшего клона расстояние больше. Тогда можно надеяться, что все эти парциальные кусты являются составными частями одного растения. При большем числе кустов уверенность в этом снижается. В ягоде брусники редко встречается одно семя, в среднем - от восьми до 22 семян (Прокопьева, 2003), поэтому при семенном размножении брусника, скорее всего, распространяется не отдельными семенами, а группой семян. Во время прорастания могут погибнуть не все проростки, и из одного места начнут расти и развиваться несколько растений. Следовательно, чем меньше парциальных кустов, тем с большей точностью можно определить число отдельных растений. Наличие малого числа кустов указывает также на то, что процессы разрушения, по всей видимости, еще не затронули подземные побеги (корневища) брусники.

Выбранный участок разбивается на учетные площадки 50×50 см (25×25 см) так, чтобы на них попали все парциальные кусты. Площадки нумеруются.

Внутри каждой площадки устанавливается возрастное состояние парциального куста и определяются его координаты (в см) по осям абсцисс и ординат. Отсчет можно вести либо всегда от левого нижнего угла, либо (что удобнее) от того угла, который ближе к парциальному кусту, но с обязательным фиксированием полученных данных в полевом дневнике. В лабораторных условиях на миллиметровой бумаге вычерчиваются учетные площадки согласно масштабу и наносятся точки – парциальные кусты – с указанием возрастных состояний.

Изучаемый участок освобождается от сучьев, мохового, лишайникового и травяного покровов, подстилки. Выкапывание травянистых растений следует проводить, не повреждая корневища брусники. Парциальные кусты осторожно раскапывают, стараясь не обрывать корневища, их связывающие. Если это случилось, то разрывы маркируются и данные заносятся в дневник с указанием того, какие части корневища были связаны между собой.

На карте (миллиметровой бумаге) отмечаются все соединения парциальных кустов и, если возможно, направления роста корневища. Нередко расстояние между двумя точками – парциальными кустами – на карте не равно длине корневища между данными кустами. Это объясняется неровностью почвы, залеганием корневища на разной глубине, а также тем, что корневище идет не точно по прямой, а изгибается и может в некоторых случаях менять свое направление роста. Например, нами было выкопано растение брусники, у которого корневище сделало петлю (длиной около 0.5 м) и вернулось практически в то же место. Очень часто корневища одного и того же растения могут располагаться друг над другом. Кроме того, парциальные кусты часто сидят не прямо на корневище, а на небольших ответвлениях. Чтобы непосредственно проследить расположение и ход корневищ, можно осторожно раскопать парциальные кусты с корневищами, не вынимая их из почвы, зарисовать и только потом полностью выкопать все части для последующего анализа.

Необходимо также маркировать окончания, в том числе и растущие, и места ответвлений с указанием их координат, которые потом также отмечаются на карте. Растущие окончания нужно отмечать, так как они очень быстро из бело-розовых становятся коричневыми, что иногда стирает их отличие от более старых корневищ. В дальнейшем анализируются составленные схемы.

При исследовании ценопопуляций брусники, где она представлена многочисленными растениями (или клонами), изучение подземной структуры осуществляют следующим образом. Через всю площадь проводят прямую линию (можно заложить и трансекту), вдоль которой выкапывают особи брусники через определенное расстояние (например, десять шагов, пять метров и т.д.). Выбирают случайным образом парциальные кусты, с которых начинают выкапывание полицентрических систем брусники. Случайность выбора парциальных кустов можно осуществить, например, так: брать ближайший к носку правого ботинка парциальный куст. Минимальная длина корневищ брусники, обнаруженная нами в таких условиях, составляет 0.64 м (это была часть какого-то растения, так как заметны следы отмирания корневища), максимальная – 21.24 м (Прокопьева, в печати). Позднее было найдено растение с длиной корневища 114.4 м!

Автор выражает большую признательность д.б.н. проф. Н.В. Глотову за ценные замечания и пожелания.

Работа выполнена при поддержке гранта НП «Университеты России» (УР.07.01.012) и гранта МарГУ (задание Минобразования РФ).

Литература

Авдошенко А.К. Семенное размножение брусничных // Докл. АН СССР. 1948. Т. 60. № 5. С. 897-899.

Любарский Е.Л., Полуянова В.И. Структура ценопопуляций вегетативно-подвижных растений. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1984. 138 с.

Прокопьева Л.В. Семенная продуктивность брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) // Ботанические исследования в Азиатской России: Материалы XI съезда Русского ботанического общества (18-22 августа 2003 г., Новосибирск-Барнаул). Т. 3. Барнаул, 2003. С. 47-48.

Прокопьева Л.В. Структура явнополицентрических особей брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. // Ученые записки НТГПИ (в печати).

Солоневич Н.Г. Материалы к эколого-биологической характеристике болотных трав и кустарничков // Растительность Крайнего Севера и его освоение. Вып. 2. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 307-497.

МОНИТОРИНГОВЫЙ ПОТЕНЦИАЛ КОММУНИКАТИВНЫХ СИСТЕМ ПОПУЛЯЦИЙ БУРОГО МЕДВЕДЯ НА ЗАПОВЕДНЫХ И НЕОХРАНЯЕМЫХ ЛЕСНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

Пучковский С.В.
Удмуртский государственный университет, г. Ижевск
svpuch@mail.ru

Бурый медведь *Ursus arctos* L. издавна интересовал людей как объект охоты, источник вреда и опасности. В наше время многие популяции этого вида уже не существуют, численность других существенно изменилась, причем направленность их динамики различна. Состояние многих популяций бурого медведя в Канаде, США, России, Хорватии и некоторых других странах удовлетворительное. В стратегии отношения людей к данному виду ведущую роль занимает управление популяциями, включая их восстановление, охрану и рациональное использование. Существенно меняется понимание многосторонней значимости и перспективности многоцелевого использования популяций бурого медведя. При этом живой медведь дает значительно бульшую выгоду, чем убитый. Более того, на своем «рабочем месте», в естественных условиях, бурый медведь приносит человеку наибольшую пользу как существенный элемент механизма, обеспечивающего устойчивую динамику экосистем.

В соответствии с традиционным интересом к бурому медведю сформировалась достаточно эффективная практика слежения за численностью указанного вида в России. Однако смена приоритетов в природопользовании и растущая актуальность управления популяциями бурого медведя показали очевидную неполноту наших знаний о состоянии его популяций в России, многих сторонах экологии и поведения, частоте конфликтных ситуаций (человек – медведь), отдаленных эффектах (экологических и микроэволюционных) воздействия антропогенных факторов. Особенно острой является проблема дальнейшего развития системы мониторинга. За рубежом управление популяциями бурого медведя сопровождается изучением изменчивости и генетических процессов (Boulanger et al., 2002).

Все уровни организации из биологии бурого медведя могут быть в принципе объектами мониторинга или биологическими индикаторами состояния экосистем (среды обитания). Однако суть мониторинга – сбор, хранение и обработка информации, создание моделей, характеризующих современное и будущее состояния объекта. В этой связи особое место занимают популяционные коммуникативные системы вида, которые имеют информационную природу (Наумов, 1977). Мы рассматриваем, в основном, мониторинговые возможности коммуникативных систем популяций бурого медведя, а также скоррелированные с ними другие аспекты мониторинга.

Изучение коммуникативных систем бурого медведя начато нами в 1984 г. (Пучковский, 1991, 2000). Стационарные работы, проводившиеся в Удмуртской республике, дополнены выездами в некоторые другие регионы. Обследованы ключевые участки, расположенные на охраняемых (Печоро-Илычский и Саяно-Шушенский заповедники, заказник Северный в Удмуртии) и неохраняемых территориях. Использовались традиционные методы полевого исследования биологии бурого медведя (Пажетнов, 1979; Jamnický, 1987), дополненные оригинальными приемами и модификациями заимствованных методов. Методические приемы с годами обновлялись, частично – подвергались упрощению и унификации. Основные методы: учетные маршруты по линиям коммуникаций (лесные просеки, дороги, тропы, естественные границы и проч.), регистрация следов деятельности, описание и картирование сигнальных (медвежьих) деревьев, описание медвежьих «меток» на деревьях и почве, измерения (отпечатков лап, высоты расположения меток, диаметра медвежьих деревьев, протяженности следовых дорожек), сбор шерсти с деревьев, статистическая обработка данных.

В бланк описания элементов коммуникативной системы заносятся: порода дерева, диаметр, расположение на местности, биотоп, признаки многолетнего мечения, признаки мечения текущего года (в том числе повреждающее мечение), наличие медвежьих волос (свежих и прошлых лет), грязь на стволе, затески, сделанные топором. Кроме того, регистрируются обтоптанность около дерева и следовые дорожки, каталища.

Перечень регистрируемых признаков целесообразно сохранять как базовую основу, которая обеспечивает преемственность мониторинговых работ в конкретном месте или регионе, а также сравнимость результатов, полученных в разных местах и регионах. В то же время возможны модификации этого перечня в зависимости от меняющихся задач и с учетом своеобразия местных природных условий и организационных возможностей.

Изучение коммуникативных систем в популяциях бурого медведя позволяет получать полезную информацию о состоянии объектов мониторинга: популяций бурого медведя и экосистем, в которых они обитают. Полный набор элементов маркировочного поведения характерен только для взрослых самцов, отдельные его элементы проявляют медведицы и медвежата. Некоторые звери довольно легко отличаются манерой поведения при маркировке деревьев: это выбор определенных объектов мечения, расположение царапин и закусов, использование троп и т.д. Исследование ДНК волос (см. ниже) в сочетании с измерениями следов и манеры мечения дает возможность предельно точно различать индивидуальность медведей. Протяженные следовые дорожки (0.5 км и более), элементы мечения с многолетней (десятки лет) давностью свойственны популяциям бурого медведя, обитающим в экосистемах с минимальным воздействием антропогенных факторов. В экосистемах с интенсивным природопользованием (рубка леса и проч.) быстрее обновляются медвежьи деревья, при развитой сети лесовозных дорог их плотность снижается.

Меченные медведем деревья располагаются, в основном, на путях передвижения медведей во время гона; значительно реже это места успешной охоты или находки крупной падали, отдельные берлоги, места встречи

медведя с человеком или свежими следами его деятельности. Поэтому находка, например, двух-трех меченных медведем деревьев вне связи с медвежьей тропой дает шанс найти остатки жертвы зверя. Свежее мечение многих деревьев на звериных тропах и просеках демонстрирует гонное состояние медведя.

Рассчитывается (на 10 км маршрута) линейная частота мечения (Пучковский, 1998). Дополнительные приемы позволяют выявлять предпочитаемость мечения деревьев разных видов и динамику данного показателя (Пучковский, Митюхина, 2001). На медвежьих деревьях нередко (30-50% регистрируемых деревьев) встречается свежая (текущего года) шерсть: это отдельные шерстинки, обильные волосы (остевые и пуховые) или клочья шерсти. Часть волос, сохранившая волосяные луковицы, оказывается пригодной для исследования методами молекулярной генетики и осуществления генетического мониторинга (Холодова, 1998).

Литература

Наумов Н.П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи соврем. териологии. М.: Наука, 1977. С. 91-110.

Пажетнов В.С. Сигнальные метки в поведении бурых медведей (*Ursus arctos* L.) // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 10. С. 1536-1542.

Пучковский С.В. К развитию методики изучения коммуникативной деятельности бурого медведя *Ursus arctos* (Carnivora, Ursidae) // Зоол. журн. 1991. Т. 70. № 1. С. 155-157.

Пучковский С.В. Роль человека в формировании коммуникативной системы бурого медведя (*Ursus arctos*) и проблема мониторинга // Экология. 1998. № 5. С. 390-395.

Пучковский С.В. Дендроактивность бурого медведя *Ursus arctos*: экологические и этологические аспекты // Вестник Удмуртского ун-та. 2000. № 3. С. 69-82.

Пучковский С.В., Митюхина М.С. Избирательность мечения деревьев бурым медведем *Ursus arctos* (Carnivora, Ursidae) в Удмуртии // Сибирский эколог. журн. 2001. № 1. С. 99-102.

Холодова М.В. Об участии заповедников в создании банка данных о генетическом разнообразии животных // Заповедное дело. Научно-методические записки комиссии по заповедному делу. Вып. 3. М., 1998. С. 79-83.

Boulanger J., White G.C., McLellan B.N. et al. A meta-analysis of grizzly bear DNA mark-recapture projects in British Columbia, Canada / Ursus. 2002. Vol. 13. P. 137-152.

Jamnický J. Formy kommunicácie medveda hnedého (Ursus arctos L.) // Folia venatoria. 1987. № 17. С. 151-167.

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТАЛЛОМОВ ЛИШАЙНИКА *LOBARIA PULMONARIA* (L.) HOFFM. НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ

Пыстина Т.Н., Семенова Н.А.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
pystina@ib.komisc.ru

Неморальный лишайник *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. имеет широкое распространение в таежных лесах и на всем протяжении бореальной зоны Голарктики не проявляет дизъюнкций в ареале. Виды, неморальные по происхождению, но широко расселившиеся в районах, которые были покрыты плейстоценовыми оледенениями, объединяют в так называемую «селективную группу» (Бардунов, 1978; Макрый, 1990). Их массовое распространение в бореальных сообществах обусловлено достаточно высокой экологической пластичностью и адаптивными способностями. Исчезновение или катастрофическое сокращение размеров популяций этих видов, отмечаемое во многих европейских странах и районах России, связано преимущественно с деятельностью человека. Так, основные угрожаемые факторы для *L. pulmonaria* – сведение старовозрастных лесов и глобальное загрязнение воздуха (Scheidegger et al., 1998). В Республике Коми *L. pulmonaria* – широко распространенный вид, встречающийся от южной до крайнесеверной тайги, в горах Урала поднимается до верхней границы леса.

L. pulmonaria имеет листоватый коричневато- или зеленоватоокрашенный таллом до 50 см в диаметре. Лопасти глубоко вырезаны, дихотомически ветвящиеся, более-менее блестящие, сетчато-ребристые, между ребрами имеются ямчатые углубления, которым на нижней стороне соответствуют бугорчатые вздутия. На ребрах и по краю лопастей образуются округлые сорали, позднее прорастающие в изидии. Нижняя поверхность от желтовато- до темно-коричневой с голыми вздутиями и желобками между ними, обычно покрытыми густым ворсом. Апотеции сидячие с красновато-коричневым диском, до 0.5 см в диам., изредка встречаются на ребрах или по краю лопастей. Таллом гетеромерного строения и состоит из четырех слоев: верхний коровый – около 35 мкм толщиной, водорослевый – 40, сердцевинный – 200-300, нижний коровый – 35 мкм. Основным фотобионтом является зеленая водоросль *Myrmecia.* В сердцевинном слое часто встречаются цефалодии, содержащие цианобактерию *Nostoc muscorum* (Определитель лишайников..., 1975). Жизненный цикл от прорастания диаспоры до образования взрослого таллома с многочисленными вегетативными и генеративными диаспорами в среднем равняется 25 годам (Scheidegger et al., 1998).

Для анатомо-морфологических исследований было взято 79 взрослых неповрежденных талломов, произраставших в различных формациях лесов шести районов Республики Коми. Средний диаметр собранных образцов составил 11.5 см. В центральной и краевой (псевдомеристематической) частях каждого таллома было сделано по шесть поперечных срезов (по три – на ребрах и в ямках).

В результате исследований было выявлено, что талломы *L. pulmonaria*, произрастающие в сильно освещенных и затененных местообитаниях, отличаются от типичных по морфологическим и анатомическим признакам.

Талломы теневой формы имеют вид сильно рассеченной кожистой пластинки с узкими лопастями сероватозеленоватого или светло-оливкового цветов, блестящими только в краевой зоне. Поверхность более-менее выровненная, на ребрах и краях лопастей в обилии развиваются диаспоры, иногда апотеции. Обычно произрастают у основания стволов деревьев в еловых или смешанных лесах. Как правило, имеют невысокие показатели жизненного состояния: отмирающая центральная часть, пораженность паразитическими грибками.

Световая форма встречается реже, главным образом, на деревьях на открытых участках: опушки леса, края вырубок, старые выборочные вырубки, кроны деревьев и т.д. В северных регионах республики – в пойменных древовидных ивняках. Поверхность у световых форм глянцевая, кожистая, глубокоямчатая в центральной части, цвет более темный (до темно-коричневого), особенно на краях лопастей. Таллом становится компактнее, лопасти с широкими, по краю дуговидно изогнутыми долями, слабо рассеченные. В сравнении с теневыми экземплярами, обычно имеет меньшие размеры и характеризуется низкой степенью развития органов вегетативного размножения. Апотеции отмечаются крайне редко.

Из числа собранных талломов мы отнесли к типичной форме 72 образца, световой – 23 и теневой – 28. Анатомическое изучение типичных образцов показало, что средняя толщина срезов в растущей и центральной частях равняется 189 и 283 мкм соответственно, при этом сердцевинный слой составляет более половины толщины талломов (рис. 1). Талломы светового типа, по сравнению с типичными, несколько толще: в краевой зоне – в среднем на 9%, в центральной – на 4%. Утолщение происходит в основном за счет увеличения сердцевинного, в меньшей степени, водорослевого слоев. Размеры нижнего и верхнего коровых слоев практически не меняются.

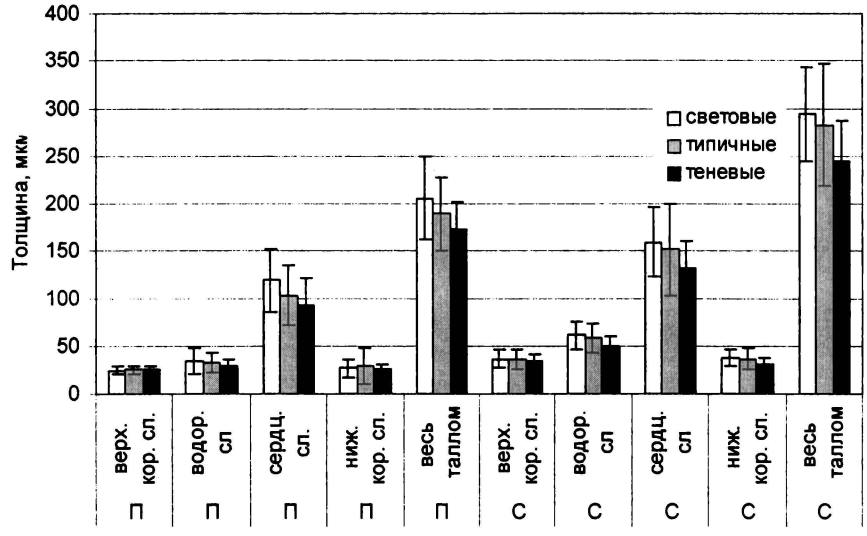


Рис. 1. Толщина слоев талломов (мкм) лишайника *Lobaria pulmonaria* в псевдомеристеме (П) и средней части (С).

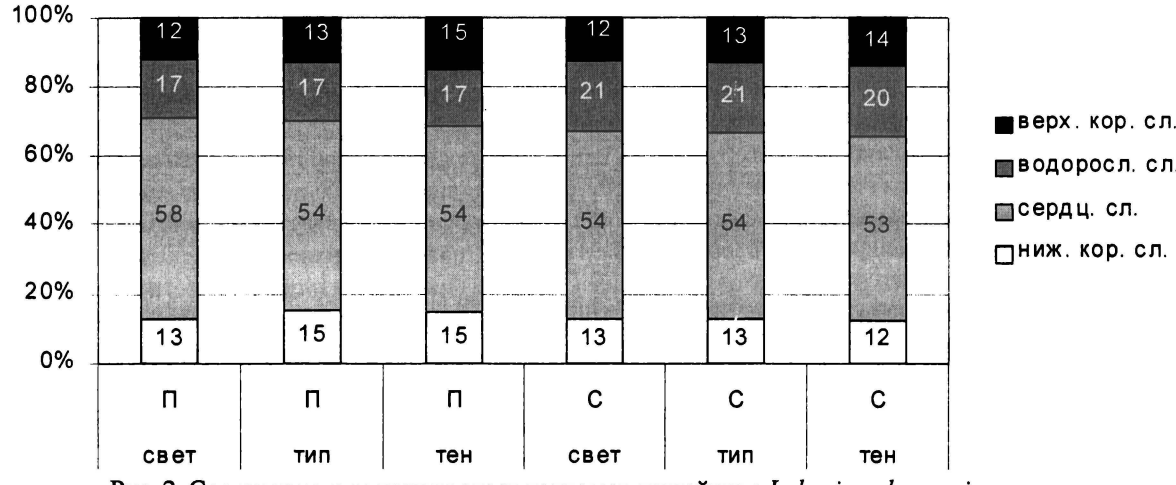


Рис. 2. Соотношение толщины слоев талломов лишайника *Lobaria pulmonaria* различных экологических форм в псевдомеристеме (П) и средней части таллома (С).

Экземпляры, произрастающие в условиях сильного затенения, имеют самые тонкие талломы. В сравнении со световыми формами отклонение показателей толщины таллома от типичных образцов более выражено: в средней части происходит уменьшение на 13%, а в псевдомеристеме – на 9%. Толщина почти всех слоев, как в растущей, так и в старой частях таллома, в той или иной степени уменьшилась, что особенно заметно на примере сердцевинного слоя. Если сравнивать световые и теневые формы талломов *L. pulmonaria* между собой, то наблюдается увеличение толщины талломов световых форм по сравнению с теневыми в среднем на 20%.

Однако, несмотря на значительные отклонения в толщине слоев талломов различных форм, процентное соотношение толщины слоев между собой меняется незначительно (рис. 2).

Образование талломов разных экологических форм можно рассматривать как одну из стратегий адаптации охраняемого лишайника *L. pulmonaria* к меняющимся условиям окружающей среды, а возможно, и выживания вида в стрессовых условиях.

Литература

Бардунов Л.В. Эпифитные мхи Южной Сибири //Флора Прибайкалья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1978. С.4-18.

Макрый Т.В. Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1990. 200 с.

Определитель лишайников СССР. Л.: Наука, 1975. Вып. 3. 275 с.

Scheidegger C., Frey B., Walser J.-C. Reintroduction and augmentation of population of the endangered *Lobaria pulmonaria*: method and concepts // Lobarion lichens as indicators of the primeval forests of the Eastern Carpathians (Darwin International Workshop: honored to the 100-years anniversary of a famous Ukrainian lichenologist Professor Alfred M.Oxner (1898-1973), 25-30 May 1998, Kostrino, Ukraine). Kiev, 1998. P. 33-52.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ГРУППИРОВОК СОБОЛЯ НА ОСНОВЕ НЕМЕТРИЧЕСКИХ ВАРИАЦИЙ ЧЕРЕПА

Ранюк М.Н., Монахов В.Г.
Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург
ranyuk@ipae.uran.ru

Проведен сравнительный анализ проявления неметрических признаков черепа в двух выборках соболя Приобья – бассейнах рек Вах (правый приток Оби) и Юган (левый приток Оби). Популяция соболя бассейна р. Вах представляет собой акклиматизантов, потомков байкальских соболей, интродуцированных на эту территорию в 50-х гг. XX в. (Тимофеев, Павлов, 1973).

Материал данного исследования – промысловые выборки соболя 1981-1985 гг. Всего изучено 128 черепов взрослых соболей (старше одного года), из них 60 – с бассейна р. Вах и 68 черепов – с бассейна р. Юган.

Исследованы 28 неметрических признаков черепа: 1. Передние подбородочные отверстия. 2. Подрезцовые подбородочные отверстия. 3. Нижнечелюстные отверстия в районе первого и второго премоляра. 4. Отверстия в передней части ямки жевательной мышцы, около второго моляра. 5. Отверстия в задней части ямки жевательной мышцы, около второго моляра. 6. Положение назальной части венечного гребня относительно первого моляра. 7. Наличие первого премоляра на нижней челюсти. 8. Наличие первого премоляра на верхней челюсти. 9. Альвеолярные отверстия в районе первого премоляра. 10. Дополнительные верхнечелюстные подрезцовые отверстия. 11. Положение дополнительного резцового отверстия относительно резцовых. 12. Альвеолярные отверстия в районе первого моляра. 13. Наличие медиального отростка в области небной вырезки. 14. Положение дополнительных отверстий около овального отверстия. 15. Дополнительные отверстия возле овального отверстия. 16. Дополнительные отверстия слухового барабана. 17. Дополнительные решетчатые отверстия. 18. Форма решетчатого отверстия. 19. Отверстие в нижней части мыщелковой ямки. 20. Височные отверстия. 21. Отверстия верхнезатылочной кости. 22. Медиальное отверстие верхнезатылочной кости. 23. Отверстия в затылочном предбугорье. 24. Отверстия в верхней части мыщелковой ямки. 25. Расположение надглазничных отверстий около заглазничного отростка. 26. Надглазничные отверстия около заглазничного отростка. 27. Лобные отверстия. 28. Дополнительные резцовые отверстия.

Для исследования дискриминативной ценности неметрических признаков черепа использовали пошаговую модель дискриминантного анализа, результаты которого сравнили со значениями стандартного критерия хи-квадрат (см. табл.).

Значимые различия по частоте встречаемости (критерий хи-квадрат) между исследуемыми выборками обнаружены для 13 неметрических признаков черепа из 28. В пошаговую модель дискриминантного анализа были включены восемь признаков из 28, все они имеют значимые значения хи-квадрата (см. табл.).

По результатам дискриминантного анализа все исследуемые выборки (самцы Ваха (n=30), самки Ваха (n=30), самцы Югана (n=31) и самки Югана (n=37)) имеют значимые различия ($p<0.001$) между собой. 47% объясняемой

Результаты анализа проявления неметрических признаков черепа
методом критерия хи-квадрат и методом пошаговой модели дискриминантного анализа

Неметрические признаки черепа соболя	Хи-квадрат. df=3	F-критерий включения > 2.8 df1,2=3, 243
1	2.44	0.77
2	0.58	0.79
3	7	2.01
4	3.1	0.61
5	4.43	0.91
6	**13.57**	**5.71**
7	1.4	1.27
8	2.26	1.58
9	2.04	1.11
10	1.54	0.16
11	**8.45**	**5.64**
12	**8.76**	1.51
13	4.25	1.49
14	2.97	0.97
15	0.98	0.22
16	5.81	2.44
17	6.96	2.01
18	**25.2**	**9.04**
19	**16.44**	**5.36**
20	**10.76**	2.67
21	**28.43**	**8.76**
22	**9.7**	0.75
23	**13.8**	**4.76**
24	**9.99**	1.57
25	**18.73**	0.32
26	**22.5**	**6.68**
27	**19.83**	**4.75**
28	4.3	0.37

дисперсии приходится на первую дискриминантную каноническую функцию (ДКФ1), которая разделяет выборки по полу, 43% объясняемой дисперсии приходится на ДКФ2, которая разделяет выборки по географической принадлежности (см. рис.).

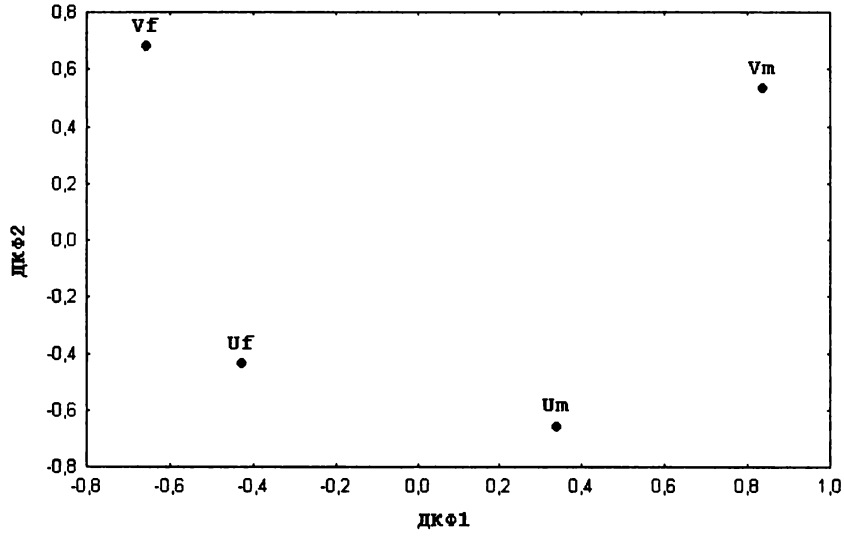


Рис. Расположение исследуемых выборок в пространстве дискриминантных канонических функций:
Vf – самки, Вах; Vm – самцы, Вах; Uf – самки, Юган; Um – самцы, Юган.

Наблюдаемый ярко выраженный половой диморфизм в проявлении неметрических признаков черепа соболя, возможно, объясняется корреляцией неметрических признаков с размерами черепа. Необходимо также отметить несколько более значительные различия в проявлении неметрических признаков между самками и самцами с бассейна р. Вах (см. рис.). Обнаруженные межпопуляционные различия в частотах встречаемости неметрических вариаций

черепа соболя могут являться следствием особенности микроэволюционного процесса, протекающего в интродуцированной популяции соболя.

Литература

Тимофеев В.В., Павлов М.П. Соболь // Акклиматизация охотн.-промысл. зверей и птиц в СССР. Ч.1. Киров, 1973. С.51-105.

ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДОВ ИММУНОТОКСИКОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ В МОНИТОРИНГЕ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Романова Е.Б.

Нижегородский государственный университет, г. Н. Новгород

ecology @ bio.unn.ru

В связи с увеличением антропогенного воздействия на окружающую среду большое внимание стали уделять оценке состояния природных популяций (Захаров и др., 2000). Получаемые в ходе биоиндикационных исследований результаты, во-первых, важны для качественной и количественной оценок состояния окружающей среды, во-вторых, характеризуют последствия воздействия экологических факторов на объект исследования, и, в-третьих, вскрывают ранее неизученные биологические закономерности, основываясь на комплексном и системном подходах. Важной составной частью фаунистического комплекса водоемов урбанизированных территорий являются земноводные, успешно использующиеся в качестве универсальных биоиндикаторов окружающей среды (Кузьмин, 1995; Леонтьева, Семенов, 1997). Имеются сведения о влиянии среды обитания на стабильность развития земноводных (Гелашвили и др., 2001; Чубинишвили, 1998, 2001; Устюжанина, Стрельцов, 2001) и об использовании периферической крови лягушек рода Rana в качестве тест-системы для оценки загрязнения окружающей среды (Исаева, Вязов, 1996; Чернышова, Старостин, 1994).

Актуальность иммунотоксикологического подхода в системе экологического мониторинга не вызывает никаких сомнений (Исаева, Вязов, 1996), поскольку иммунная система, обеспечивающая жизнеспособность живого организма, чрезвычайно чувствительна к действию экотоксикантов и может выступать, как показатель воздействия на организм различных антропогенных факторов. Оценивая изменения баланса компонентов иммунной системы, можно судить о наличии в окружающей среде чужеродных для организма веществ, вызывающих эти изменения.

Иммунотоксикологические исследования рекомендуется начинать с определения действия факторов окружающей среды на вес и клеточность центральных (тимус, костный мозг) и периферических (лимфоузлы, селезенка) органов иммунитета и количества ядросодержащих клеток в крови. Основные клеточные популяции: В-лимфоциты, продуцирующие антитела, иммуноглобулиновой природы, и Т-лимфоциты, регулирующие взаимодействие клеток, постоянно находятся в делении и являются особенно чувствительными к воздействию различных средовых факторов. Объект наших исследований - популяции зеленых лягушек (*Rana esculenta* L.) городских озер г. Н. Новгорода и Нижегородской обл.: (точка 1 – условный контроль – оз. Свято, Нижегородская обл., Арзамасский р-н; точка 2 – оз. Круглое, г. Дзержинск; точка 3 – оз. Лунское, г. Н. Новгород; точка 4 – оз. Сормовское, г. Н. Новгород). В селезенке амфибий подсчитывали общее количество ядросодержащих клеток, и в тестах розеткообразования определяли функциональную активность популяций иммунокомпетентных клеток (Т- и В-лимфоцитов). Уровень стабильности развития популяций зеленых лягушек оценивали по величине интегрального показателя флуктуирующей асимметрии (ФА). Балл величины стабильности развития земноводных определяли по пятибалльной шкале отклонения величины ФА (Захаров и др., 2000).

Наиболее благоприятная обстановка наблюдается в оз. Свято (А=0.54±0.023), где наименьшая антропогенная нагрузка (см. табл.).

Популяции амфибий экспериментальных точек 2-4 испытывают более интенсивное антропогенное воздействие и, как видно, нарушение стабильности развития у них более выражено. Установлено достоверное различие величин показателя флуктуирующей асимметрии между условным контролем (точка 1) и другими точками ($p<0.01$).

У амфибий условного контроля (точка 1) количество кариоцитов в селезенке было выше, чем в других экспериментальных точках. По сравнению с популяциями озер Круглое, Лунское и Сормовское это отношение составило: 1.4; 1.2 и 1.3 соответственно ($p<0.01$).

Показатели абсолютного и относительного содержания Т-лимфоцитов в селезеночной суспензии были ниже у популяций лягушек озер Круглое (точка 2) и Сормовское (точка 4) по сравнению с популяцией оз. Свято (точка 1). Среднее содержание В-лимфоцитов в селезенке как в относительном, так и в абсолютном выражении оказалось ниже у амфибий оз. Круглое (точка 2).

Для выяснения существования связи между иммунологическими и морфогенетическими показателями был рассчитан коэффициент прямолинейной корреляции Пирсона (r) (Гланц,1999). Установлено наличие отрицательной

Морфогенетические и иммунологические показатели стабильности развития популяций зеленых лягушек рода Rana

Экспериментальная точка	Величина показателя стабильности развития		Количество Т-лимфоцитов, %	Количество В-лимфоцитов, %	Общее число ядросодержащих клеток, тыс./мкл
	ФА	баллы			
1. оз. Свято (Арзамасский р-н)	0.54±0.023	2	30.43±1.83	39.40±2.05	14.96±0.68
2. оз. Круглое (г. Дзержинск)	0.75±0.024*	5	22.30±1.48*	29.46±3.02	10.28±0.66*
3. оз. Лунское (г. Н. Новгород)	0.66±0.031*	5	28.05±1.84	23.07±1.15*	12.36±0.59*
4. оз. Сормовское (г. Н. Новгород)	0.64±0.024*	4	23.07±1.15*	35.17±1.44	11.17±0.43*

* $p<0.01$.

зависимости между абсолютным содержанием Т-лимфоцитов в селезенке амфибий и показателем асимметрии во всех исследованных точках: $r_1 = -0.74\pm0.14$; $r_2 = -0.82\pm0.11$; $r_3 = -0.84\pm0.09$; $r_4 = -0.88\pm0.07$.

Таким образом, анализ морфогенетических и иммунологических показателей популяций зеленых лягушек в разных экологических условиях обитания показал сходный характер реакции на воздействие внешней среды. Достаточно высокие значения коэффициентов корреляции между ними свидетельствуют о возможности использования любого из примененных подходов при первичной оценке качества среды обитания.

Литература

Гелашвили Д.Б., Краснов А.К., Логинов В.В. и др. Методологические и методические аспекты мониторинга здоровья среди государственного природного заповедника «Керженский» // Природа Керженского заповедника. Н. Новгород, 2001.С.3-23.

Гланц И.А. Медико-биологическая статистика. М.: Практика, 1999. 459 с.

Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И. и др. Здоровье среды. Методика оценки. М., 2000. 68 с.

Исаева Е.И., Вязов О.С. Общая оценка иммунного статуса // Последствия Чернобыльской катастрофы: Здоровье среды. М.,1995. С. 54-60.

Кузьмин С.Л. Сокращение численности земноводных и проблема вымирания таксонов // Успехи современной биологии.1997. Т.117. Вып.6. С.726-731.

Леонтьева О.А., Семенов Д.В. Земноводные как биоиндикаторы антропогенных изменений среды // Успехи современной биологии. 1997. Т.117. Вып.6. С.732-734.

Устюжанина О.А., Стрельцов А.Б. Сравнительная оценка состояния природной среды по стабильности развития травяных (*R. temporaria*) и озерных (*R. ridibunda*) лягушек // Вопросы герпетологии. М., 2001. С. 296-298.

Чернышова Э.В., Старостин В.И. Периферическая кровь лягушек рода Rana как тест-система для оценки загрязнения окружающей среды // Изв. РАН. Сер. биол. 1994. №4. С.656-660.

Чубинишвили А.Т. Оценка стабильности развития и цитогенетического гомеостаза в популяциях европейских зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) в естественных и антропогенных условиях // Онтогенез. 2001.Т. 32. № 6. С. 434-439.

Чубинишвили А.Т. Гомеостаз развития в популяциях озерной лягушки (*Rana ridibunda*), обитающих в условиях химического загрязнения в районах средней Волги // Экология. 1998. № 1. С. 71-74.

ГНЕЗДОВАНИЕ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ В ПЕРМИ

Рыбкин А. В.
Пермский государственный университет, г. Пермь
alien@psu.ru

Птицы-дуплогнездники служат удобным объектом для экологического мониторинга. Главным препятствием для заселения птицами-дуплогнездниками городских парков и скверов является отсутствие мест, пригодных для гнездования. Развешивания искусственных гнездовий решает данную проблему, а при проведении мониторинга позволяет выявить роль антропогенного фактора в характере формирования населения этой экологической группы. Наиболее удобным объектом для мониторинга считается самый массовый вид дуплогнездящихся птиц – мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca* Pall.).

Для привлечения птиц-дуплогнездников в г. Пермь в 2001-2003 гг. было развешано 200 искусственных гнездовий типа «синичник», высотой 30 см, площадью дна от 10×10 до 15×15 см и диаметром летка 35-40 мм. Гнездовья развешивались в линии по 50 шт. через 20-25 м на высоте 4.5 м. Места развески: Черняевский парк (Индустриальный р-н), парк Сосновый бор (Кировский р-н), сад Миндовского (Индустриальный р-н), Егошихинское кладбище (Ленинский р-н). По возрастанию степени урбанизированности зоны развески можно выстроить в следующий ряд: лесопарк (Черняевский парк и Сосновый бор), кладбище (Егошихинское), городской сад (сад Миндовского).

Результаты заселения птицами искусственных гнездовий проверены в ходе исследований в мае-июле 2003 г. При проверке гнездовий регистрировали их заселенность, время откладки первого яйца, величину кладки, размеры яиц, количество вылупившихся и вылетевших птенцов. Прослежена судьба 33 гнезд (табл. 1, 2).

Таблица 1

Даты откладки первого яйца, средние размеры кладки и успех размножения мухоловки-пеструшки в зонах с разной степенью урбанизации

Место (кол-во гнезд)	Дата откладки 1-го яйца (число мая)	Средние размеры кладки (кол-во яиц, шт.)	Вылупилось птенцов, шт. (успех, %)	Вылетело птенцов, шт. (успех, %)
Лесопарк (n=26)	20.0 ±0.87	6.9 ±0.24	6.2 ± 0.45 (90.0)	5.26 ± 0.89 (84.6)
Кладбище (n=4)	23.7 ± 5.62	6.0 ± 1.13	5.3 ± 2.31 (87.5)	4.75 ± 1.85 (90.4)
Городской сад (n=3)	26.0 ± 4.93	6.7 ± 0.65	5.7 ± 1.31 (85.0)	5.60 ± 1.31 (100.0)

Таблица 2

Размеры яиц мухоловки-пеструшки из зон с разной степенью урбанизации

Место	Средняя длина (мм), σ, C_V	Средний диаметр (мм), σ, C_V	Средний объем ($мм^3$), σ, C_V
Лесопарк (n=172)	17.70 ± 0.26 0.69 3.88	13.48 ± 0.13 0.33 2.46	1619.48 ± 64.91 168.87 10.43
Кладбище (n=24)	17.96 ± 0.37 0.38 2.11	13.79 ± 0.41 0.41 3.00	1747.39 ± 87.20 88.98 5.09
Городской сад (n=12)	17.28 ± 0.70 0.50 2.91	13.18 ± 0.55 0.39 2.98	1531.23 ± 66.25 47.80 3.12

В лесопарках мухоловка заселила 29% всех гнездовий, на кладбище и городском саду - только 2%. Помимо пеструшки гнездились также: большая синица (*Parus major* L.), горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus* L.) и полевой воробей (*Passer montanus* L.).

В лесопарке наблюдали более ранние сроки откладки первых яиц, по сравнению с кладбищем и городским садом.

ЗИМНЕЕ ПИТАНИЕ ВОРОБЬИНОГО СЫЧА В НЕКОТОРЫХ РАЙОНАХ ПЕРМСКОЙ ОБЛАСТИ

Рыбкин А.В., Быков Д.А.
Пермский государственный университет, г. Пермь
alien@psu.ru

Материал собран в 2001-2003 гг. на территории учебно-научной базы ПГУ «Предуралье», в городском лесопарке «Черняевский» и урочище Красава, близ г. Пермь. В ходе осмотра искусственных гнездовий и естественных дупел были собраны зимние запасы, погадки и остатки пищи. Всего было обнаружено семь кладовых с запасами пищи, восемь поедей и 44 погадки (см. табл.).

Основную долю в зимнем питании сыча составляют мышевидные грызуны (53.6%), реже встречаются птицы (27.8) и насекомоядные (18.6).

Самый большой запас пищи (29 объектов) был обнаружен в городском лесопарке «Черняевский», в дощатом синичнике в апреле 2003 г. В него входили: полевка экономка (3 экз.), обыкновенная полевка (2), рыжая полевка (3), мышь лесная (4), полевая мышь (3), бурозубка обыкновенная (9), бурозубка малая (1), бурозубка средняя (1), московка (1), большая синица (1), полевой воробей (1). Судя по тому, что запасы так и остались нетронутыми до весны, сам сыч, вероятно, стал жертвой ястреба-тетеревятника, на гнездовом участке которого висел синичник.

Зимнее питание воробьиного сыча (*Glaucidium passerinum* L.) в Пермской области

Виды	Число экземпляров, шт.	Число экземпляров от общего числа объектов питания, %
МЛЕКОПИТАЮЩИЕ	70	72.2
Мышевидные грызуны	52	53.6
Полевка экономка (*Microtus oeconomus*)	3	3.1
Обыкновенная полевка (*M. arvalis*)	4	4.1
Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolis*)	25	25.8
Мышь лесная (*Apodemus sylvaticus*)	4	4.1
Полевая мышь (*A. agrarius*)	3	3.1
Мышь малютка (*Micromys minutus*)	3	3.1
Рыжие полевки далее не опр. (*Clethrionomys* sp.)	3	3.1
Мыши лесные и полевые, ближе не опр. (*Apodemus* sp.)	3	3.1
Мышевидные грызуны, ближе не опр.	4	4.1
НАСЕКОМОЯДНЫЕ	18	18.6
Бурозубка обыкновенная (*Sorex araneus*)	13	13.4
Бурозубка средняя (*S. coecutiens*)	1	1.0
Бурозубка малая (*S. minutus*)	1	1.0
Бурозубка, далее не опр. (*Sorex* sp.)	3	3.1
ПТИЦЫ	27	27.8
Буроголовая гаичка (*Parus montanus* L.)	3	3.1
Зеленая лазоревка (*P. caeruleus* L.)	10	10.3
Белая лазоревка (*P. cyanus* Pall.)	6	6.2
Московка (*P. ater* L.)	1	1.0
Большая синица (*P. major* L.)	1	1.0
Полевой воробей (*Passer montanus* (L.))	2	2.1
Чечетка (*Acanthis flammea* L.)	1	1.0
Снегирь (*Pyrrhula pyrrhula* L.)	2	2.1
Овсянка (*Emberiza citrinella* L.)	1	1.0
ВСЕГО	97	100

Примечательно, что подавляющее большинство птиц (23 экз.) в запасах обнаружено в дуплянках на урочище Красава. Урочище представляет собой тростниковые займища на промышленных отстойниках биологической очистки. Дамбы отстойников поросли молодыми осинами, березами и черной ольхой. Вплотную к зарослям примыкают сельскохозяйственные угодья. В.К. Рябицев (2001) описывает воробьиного сыча как вид, предпочитающий высокоствольные смешанные леса. Очевидно, что на зимовку такой своеобразный биотоп сыч выбрал из-за обилия в нем птиц. Наибольшую долю в его запасах здесь составили зеленая и белая лазоревки. Зимой 2002-2003 гг. на Красаве первые запасы появились в середине ноября, затем они постоянно пополнялись до середины марта. Из 12 дуплянок, пригодных для устройства кладовых, сычом использовались девять, расположенных в непосредственной близости друг от друга. При этом в одних дуплянках находились только запасы, а в других – остатки пищи и погадки. На подобное разделение мест хранения пищи (склад) и питания (столовая) указывает также Г.Н. Лихачев (1957, 1971).

В гнездовой период сыч отмечен только на учебно-научной базе «Предуралье».

Литература

Лихачев Г.Н. Зимнее использование сычиком искусственных гнездовий // Тр. Приокско-террасного заповедника. 1957. Вып. 1. С. 287-290.

Лихачев Г.Н. Материалы по питанию воробьиного сычика // Тр. Приокско-террасного заповедника. 1971. Вып. 5. С. 135-145.

Рябицев В.К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2001. 608 с.

МЕТОД БИОИНДИКАЦИИ ЭКОСИСТЕМ ПО СООТНОШЕНИЮ АДАПТИВНЫХ И ИНАДАПТИВНЫХ ПОТЕНЦИАЛОВ ПОПУЛЯЦИЙ И БИОЦЕНОЗОВ (ИНФОРМАЦИОННО-ЭНТРОПИЙНЫЙ АСПЕКТ)

Савинов А.Б.
Нижегородский государственный университет, г. Нижний Новгород
sabcor@mail.ru

Методология любой науки, в том числе биологии, рациональна, если основывается на диалектической логике (Вессель, 1965; Зеленов, 2003). Последняя предполагает познание каждого явления и объекта как единства противоположностей в их противоречивых отношениях. Альтернативные подходы обусловливают односторонние концепции. В частности, в биологической литературе развитие популяций организмов в той или иной экосистеме и приобретение ими различных признаков (морфологических, физиологических, биохимических, этологических и др.) традиционно рассматриваются как сугубо приспособительный процесс к меняющимся условиям обитания. Сознавая односторонность такого подхода и пытаясь ее преодолеть, многие исследователи стали выделять у организмов не только адаптивные (приспособительные), но и инадаптивные (неприспособительные, вредные, нейтральные) признаки, не исключая, тем самым, другой альтернативы – неадаптивной эволюции отдельных признаков (Борхвардт, 1983; Гродницкий, 1999; Пучковский, 1999).

Однако при антропоцентрическом делении признаков на адаптивные и инадаптивные (Грант, 1980) односторонность традиционной трактовки адаптациогенеза преодолевается лишь формально, при этом возникает тенденция объяснять развитие признаков в популяции без естественного отбора, номогенетически. Наряду с этим, не решает проблемы и концепция относительности адаптаций в разных условиях среды (Вессель, 1965; Яблоков, Юсуфов, 1998).

Возникшую методологическую сложность можно устранить, используя диалектическое положение о материальном объекте (явлении) как единстве противоположных сторон (процессов). В соответствии с этим положением каждый признак живого организма можно представить противоречивой совокупностью адаптивных и инадаптивных качеств (Савинов, 1988), поскольку любой признак организма адаптивен по отношению к одним и одновременно (а не в другой ситуации) инадаптивен по отношению к другим факторам материального пространства, непосредственно воздействующим на организм в каждый момент времени.

Количественно оценить адаптивную (А) и инадаптивную (И) составляющие того или иного признака можно на уровне популяции. Для этого предложено (Савинов, 2000) использовать формулу информационной энтропии Шеннона:

$$H = -\sum_{i=1}^{n} P_i \log_2 P_i,$$

где $P_i = n/N$, т.е. отношение количества тождественных количественных (или качественных) состояний (n) признака к числу всех состояний (N) данного признака. Таким образом, P_i может быть частотой встречаемости значений признака в выборке из популяции (например, встречаемость одинаковых значений длины листа растения среди всех значений этого признака в выборке из ценопопуляции, частоты встречаемости фенов в фенофонде популяции и т.п.).

Показано, что для оптимально организованной (гармоничной) системы $F=1-H/H_{max}=0{,}618$, а $K=H/H_{max}=0{,}382$ (Колков, 1989), где $H_{max}=\log_2 N$. Мы приняли, что $А+И=1$, $F=А$, $K=И$ (Савинов, 1998, 2000), поскольку у оптимально развитого признака (системы) $А>И$. Нами были введены понятия реактивности признака ($Р$), реактивности популяции (биосистемы) ($РП$) адаптивного ($АП$) и инадаптивного ($ИП$) потенциалов популяции (биосистемы) (Савинов, 1998, 2000):

$$Р=А/И;\ АП=\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n} A_i;\ ИП=\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n} И_i;\ РП = АП / ИП = \frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}(A_i / И_i),$$

где A_i, $И_i$ – адаптивная и инадаптивная составляющие i-го признака (части биосистемы) соответственно, n – число оцениваемых признаков (частей биосистемы).

Реактивность характеризует способность отражения внешних воздействий в свойствах признака, популяции или любой другой биосистемы (Дедю, 1989). Исходя из вышеизложенного, можно ввести понятие реактивности биоценоза ($РБ$):

$$РБ=\frac{1}{m}\sum_{j=1}^{m} РП_j,$$

где $РП_j$ – реактивность j-той популяции биоценоза, m – число рассматриваемых популяций.

Для оптимально (идеально) организованной и развивающейся биосистемы, в том числе популяции $А/И=1.618$, т.е. $РП=1.618$ (Савинов, 2000). Это же значение будет определять и оптимально организованный и функционирующий биоценоз, т.е. его $РБ=1.618$. Чем больше значение реактивности биосистемы (популяции, биоценоза) будет отстоять от указанной оптимальной величины, тем дисгармоничнее организация и развитие данной биосистемы. Таким

образом, с помощью *РП*, *РБ* можно оценивать состояние популяций, биоценозов, а следовательно, и экосистем. Так, нами проводятся комплексные исследования экосистем парков г. Н. Новгород, находящихся в градиенте химического загрязнения выбросами автотранспорта (Савинов и др., 2002; Савинов, Шабалина, 2002). В ходе этих исследований были определены частоты фенов в популяциях одуванчика *Taraxacum officinale* и жужелицы-птеростиха *Pterostichus niger*, численность видов почвенных клещей-орибатид в парке (2П), минимально загрязненном, и в парке (3П), подверженном максимальному воздействию поллютантов. На основе этих данных для популяций одуванчика (О), птеростиха (П) и комплексов орибатид (ОР) 2П и 3П были рассчитаны величины *Н, РП, РБ*. В 2П для О, П, ОР величины *РП* составили 3.42, 1.58, 2.44 соответственно, *РБ* – 2.48; в 3П величины *РП* для тех же организмов составили: 4.88, 1.43, 3.81, а *РБ* – 3.37. Следовательно, по интегральному показателю *РБ* экосистемы 2П и 3П достаточно далеки от оптимального состояния, однако биоценоз и экосистема 2П организованы и развиваются гармоничнее, чем таковые в 3П, подверженном максимальному химическому загрязнению.

Литература

Борхвардт В.Г. Адаптивность, отбор и направленная эволюция // Вестник ЛГУ. Сер. биол. 1983. №21. Вып. 4. С. 6-15.

Вессель Г. Вирусы – чудо – противоречия. М.: Прогресс, 1965. 272 с.

Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.

Гродницкий Д.Л. Критика неодарвинизма // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. №5. С. 488-509.

Дедю И.И. Экологический энциклопедический словарь. Кишинев: Гл. ред. Молдав. Сов. Энциклопед., 1989. 408 с.

Зеленов Л.А. Идея методологии // Модели и анализ систем. Вып. 3. Н.Новгород: Изд-во ВВАГС, 2003. С. 25-44.

Колков А.И. Гармония и творчество // Вопр. психологии.1989. №1. С. 83-90.

Пучковский С.В. Избыточность живых систем: понятие, определение, формы, адаптивность // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. №6. С. 642-653.

Савинов А.Б. К развитию теории адаптациогенеза // Проблемы макроэволюции. М.: Наука, 1988. С. 153-154.

Савинов А.Б. Методы фенотипической индикации популяций животных // Экологический мониторинг. Ч. 3. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 1998. С. 105-144.

Савинов А.Б. Методология системно-кибернетического подхода в экологическом мониторинге // Экологический мониторинг. Ч. 4. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2000. С. 342-366.

Савинов А.Б., Сидорова Л.Е., Ермилов С.Г. и др. Особенности эдафонов городских парков, подверженных разным техногенным и рекреационным нагрузкам // Зоологические исследования регионов России и сопредельных территорий. Н. Новгород: Изд-во НГПУ, 2002. С. 47-49.

Савинов А.Б., Шабалина М.Е. Фенетическая структура популяций и изменчивость пластических признаков жужелицы *Pterostichus niger* в городских парках // Там же. С. 49-50.

Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение (Дарвинизм). М.: Высш. шк., 1998. 336 с.

ПОПУЛЯЦИОННО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ЭКОСИСТЕМ ГОРОДСКИХ ПАРКОВ

Савинов А.Б.[1], Сидорова Л.Е.[2], Ермилов С.Г.[2], Иванникова Л.А.[3], Юнина В.П.[1], Иванов А.В.[4]

[1]*Нижегородский государственный университет, г. Н. Новгород*

sabcor@mail.ru

[2]*Нижегородский педагогический университет, г. Н. Новгород*

cas@nnspu.ru

[3]*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, г. Пущино*

alifanov_v@mail.ru

[4]*Нижегородский государственный архитектурно-строительный университет, г. Н. Новгород*

eco-nngasu@yanddex.ru

Комплексная биоиндикация экосистем парков городов Н. Новгород и Урень (Нижегородская обл.) проведена на основе оценки состояния популяций видов-биоиндикаторов (одуванчик лекарственный *Taraxacum officinale* Wigg., жужелица птеростих черный *Pterostixus niger* Schall), (Савинов, 1998; Савинов, Кюрегян, 2000; Савинов, Шабалина, 2002; Савинов и др., 2002.), комплексов популяций почвенных клещей-орибатид (Сидорова, Ермилов, 2002), метаболической активности популяций почвенных микроорганизмов (биологическая активность почв – БАКП) (Иванникова, 1992). Параллельно были выполнены геоботанические исследования, а также определены: 1) уровни загрязнения экосистем выбросами автотранспорта путем моделирования процессов рассеяния поллютантов на территориях парков (с помощью компьютерной программы «Zona»); 2) стандартные физико-химические характеристики почв.

Исследования проведены в 2001-2003 гг. в парках г. Н. Новгород: им. И.П. Кулибина (1П), им. А.С. Пушкина (2П), ННГУ (3П), а также в парке г. Урень (4П) Нижегородской обл. Физико-химические особенности почв отражены в таблице 1.

Таблица 1

Физико-химические характеристики почв парков

Парк	Гумусовый слой, см	Плотность, г/см^3	Общая пористость, %	Общий углерод, %	pH		Поглощенные основания, мг-экв./100 г почвы				Оксиды, мг/100 г почвы	
					водная	солевая	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Na^{+}	K^{+}	P_2O_5	K_2O
1П	6-11	0.99	18.9	2.22	7.30	6.8	14.8	1.8	0.06	0.6	30	25.9
2П	4-5	0.82	26.8	2.22	7.38	6.9	21.5	2.7	0.06	0.7	40	28.3
3П	3-9	0.81	26.4	2.05	6.70	5.9	13.3	2.7	0.05	0.6	40	20.5
4П	0	0.94	4.1	1.51	6.35	5.5	9.8	2.5	0.06	0.4	60	16.3

Парки находятся вдали от промышленных зон и подвергаются в основном загрязнению выбросами автотранспорта (автомагистрали непосредственно примыкают к территориям 1-4П). Интенсивность движения автотранспорта по периметрам 1-4П составляла 1342±210, 1500±145, 3603±193, 139±3 автомобилей/час соответственно. Моделирование рассеяния компонентов автомобильных выбросов с помощью компьютерной программы «Zona» (табл. 2) показало, что наибольшие уровни загрязнения аэрополлютантами обнаруживаются в приземном слое воздуха 1, 3П, а в атмосфере 4П концентрации загрязнителей незначительны (ниже уровней определения расчетным способом).

Таблица 2

Концентрации загрязнителей в приземном слое воздуха парков (в долях ПДК)

Парки	CO	NO_2	Соединения Pb
1П	<0.05-0.1	0.5-1.0	2.0
2П	≤0.05	0.2-0.5	0.1-0.5
3П	0.1	1.0	2.0
4П	-	-	-

Исследования динамики выделения CO_2 при минерализации органических веществ сообществами микроорганизмов (Иванникова, 1992) в почвах 1-4П свидетельствуют о том, что наибольшей биологической активностью (БАКП) характеризуются почвы 1, 2П (в 2П БАКП максимальна) (см. рис.), отличающиеся от почв 3,4П лучшими физико-химическими показателями (см. табл.1).

Минимальная БАКП отмечена для почвы 3П, территория которого в наибольшей степени загрязняется автомобильными выбросами (см. табл. 2). С параметрами БАКП согласуются данные о состоянии сообществ почвенных клещей-орибатид: их численность составляла 120, 980, 560, 9600 экз./мI, число видов – 6, 17, 10, 10, а индексы Шеннона – 2.62, 2.90, 1.90, 0.41 в 1-4П соответственно (Сидорова, Ермилов, 2002). При этом численность клещей в 4П оказалась выше лишь за счет одного вида – *Oppiella nova* (83.5%).

В 1-4П ценопопуляции одуванчика (1-4Ц) развивались специфично (табл. 3).

Однако при большем химическом загрязнении биотопов (1-3П) наблюдалась и более высокая семенная продуктивность особей. Это подтверждает аналогичные данные, полученные в отношении *T. officinale* ранее (Савинов, 1998; Жуйкова и др., 2002). Изменение других фенотипических показателей, в том числе фенофондов, происходило

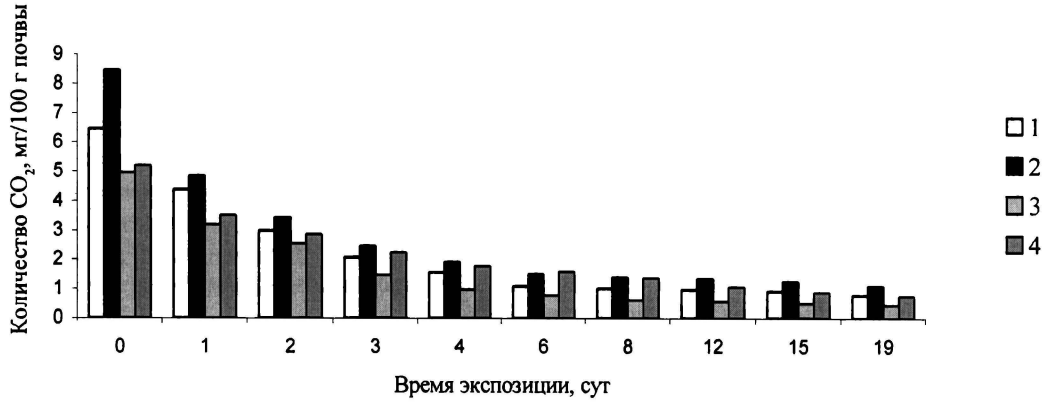


Рис. Динамика выделения CO_2 при минерализации органических веществ почв парков (1 – 1П; 2 – 2П; 3 – 3П; 4 – 4П).

Таблица 3

Фенотипические показатели ценопопуляций одуванчика из городских парков

Парки	Количество семянок в корзинке, экз.			
	нормальных	дефектных	поврежденных фитофагами	всего
1П	126.8±0.8 125.6±4.7	10.2±1.5 8.2±1.3	1.0±0.4 1.6±0.6	137.1±0.9 135.4±5.0
2П	141.3±2.3 124.1±5.6	11.6±1.8 6.8±1.0*	0.8±0.5 0.7±0.3	152.2±0.9 131.1±5.4
3П	182.9±1.2 128.7±6.0	10.0±1.3 4.4±0.9**	0.2±0.1 1.4±0.5	190.4±1.2 143.0±6.2
4П (контроль)	- 116.4±6.5	- 10.8±1.7	- 0.9±0.5	- 128.1±6.8

Примечание: над чертой – данные 2001 г., под чертой – 2002 г.; * $p<0.05$; ** $p<0.001$.

в 1-4Ц по-разному. При этом, видимо, большое влияние оказывали эдафические и климатические условия вегетационного периода. Летний сезон 2002 г. отличался от сезона 2001 г. более высокими среднемесячными температурами воздуха и меньшим количеством осадков, что, очевидно, и отразилось на количестве нормальных, дефектных и поврежденных фитофагами семянок, на их длине и массе, на количестве генеративных побегов и листьев у особей одуванчика. В биотопах с разными уровнями загрязнения атмосферы и различными эдафическими параметрами (см. табл. 1) растения 1-4Ц специфично реагировали на ухудшение условий вегетатационного периода 2002 г.

Исследования фенотипического разнообразия популяций жужелицы-геобионта *P. niger* в 1-4П (Савинов, Шабалина, 2002) показали, что параметры фенофондов (абсолютное и среднее число фенов) убывают в ряду биотопов 1-4П, а величины флуктуирующей асимметрии билатериальных пластических признаков *P. niger* максимальны для популяции в 1П и минимальны для популяции 4П. Это свидетельствует о снижении стабильности онтогенеза *P. niger* в указанном ряду биотопов.

Таким образом, параметры разнообразия популяций и групп организмов разных трофических уровней и таксономической принадлежности адекватно отражают состояние и специфику природно-антропогенных экосистем городских парков.

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ОСОБЕЙ И ЕЕ ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Савиных Н.П.
Вятский государственный гуманитарный университет, г. Киров
botany@vshu.kirov.ru

Многие цветковые растения, в том числе и виды рода Veronica L. (Scrophulariaceae), характеризуются поливариантностью – внутривидовым разнообразием особей. Онтогенетическая поливариантность (ОП) в широком смысле – существование в виде разных жизненных форм – свойственна *V. serpyllifolia* L. На лугах, вдоль дорог в лесу она – малолетник или однолетник вегетативного происхождения. После вырубки леса все потенции организма реализуются в один год, формируется типичный однолетник-монокарпик: проявляется способность растения к акселерации в генеративной сфере и происходит переход от многолетности к однолетности, которая реализуется в результате терминальной аббревиации онтогенеза (по Т.И. Серебряковой, 1983).

ОП в узком смысле – как разная жизненность особей одного возрастного состояния в пределах одной ценопопуляции – более всего свойственна однолетникам-монокарпикам. Независимо от положения побегов в пространстве и длине междоузлий жизненность растений обусловлена интенсивностью и типом их ветвления. По этому признаку выделяются особи: а) сильно разветвленные: до второго-третьего порядка; б) слабо ветвящиеся: с базитонным и акротонным ложнодихотомическим ветвлениями или акросимподиальным нарастанием; б) одноосные с терминальным соцветием.

Морфологическая поливариантность (МП) проявляется на уровне разных структур. От деятельности апикальных меристем зависит строение верхушек побегов. Нарастание побегов вероник индетерминировано. Монокарпические (МК) анизотропные побеги многолетних плевроботрических видов обычно заканчиваются фрондозными интеркалярными двойными кистями, ежегодно отмирают с дистального конца. Системы побегов нарастают в этом случае мезо- и базисимподиально. Недоразвитие, или отмирание верхнего вегетативного участка или его части, приводит к образованию ложнотерминальных соцветий и акросимподиальному нарастанию. Однако нарастание системы побегов в целом остается базисимподиальным.

У акроботрических вероник (*V. spicata* L.) в экстремальных условиях обитания происходит усечение терминального соцветия с образованием боковых. Для однолетников (*V. arguteserrata* Regel et Schmalch., *V. biloba* L.) это типично. Верхушки побегов у них бывают в виде двойных фрондозных гомео-, гетеротетических и ложнотерминальных кистей, двух кистей при акротонном ложнодихотомическом ветвлении.

Формирование пазушных соцветий за счет более молодых боковых меристем и у многолетников, и у однолетников – несомненно, адаптивный признак в условиях открытых мест при постоянном дефиците влаги.

МП проявляется у однолетников и на уровне элементарных метамеров в виде изменения формы и края листовых пластинок, длины черешков, опушения. Таким образом могли возникать новые виды и подвиды вероник (Цвелев, 1982; Сенников, 1995 и др.).

У горных однолетников (*V. ferganica* M. Pop.) в течение года меняется длина междоузлий: во время цветения все они сближены, а при созревании плодов и семян могут растягиваться. Вполне правомочно выделять в этом случае две фенобиоморфы (по классификации А.П. Хохрякова, 1994). Способны к растяжению междоузлия розеточной части и у некоторых многолетников с полурозеточными побегами, особенно у *V. spicata* и *V. densiflora* Ledeb. Данная особенность в развитии побегов обеспечивает вынос семян в верхние ярусы травостоя и расселение вида в пространстве и во времени.

Изменение очагов формообразования (точек роста по Л.А. Жуковой, 1995) приводит у мезофитов к включению в зону обогащения монокарпических побегов разного числа метамеров, а вслед за этим – к разной степени разветвленности соцветия. Оно может быть в виде простой, двойной, тройной или множественной кисти с разным строением прицветных листьев. В условиях повышенной влажности этот модус усиливается за счет образования сериальных почек и комплексов побегов из них. Сериальные комплексы состоят из цветка, соцветия, вегетативного побега, паракладиев в различных комбинациях и числе у разных видов.

Для однолетников-монокарпиков характерна редукция метамеров или их структурных элементов. Число вегетативных метамеров может сокращаться до одного-двух, и вслед за образованием одной пары настоящих листьев формируется соцветие. Налицо способность растений к эфемеризации: завершению онтогенеза в крайне сжатые сроки. Видимо, благодаря этому многие вероники, особенно секции Alsinebe Griseb., не являясь ксерофитами, растут в каменистых пустынях и различных типах степей, в том числе горных. В ряде случаев у однолетников (*V. acinifolia* L.) и даже у многолетних видов (*V. montana* Buxb., *V. baumgartenii* Roem. et Schult.) число цветков в парциальном соцветии сокращается до одного-двух, что демонстрирует возможности редукции парциальных соцветий у вероник.

Иногда морфологические изменения происходят комплексно.

Поливариантность имеет важное значение в жизни вида. Появление новых признаков в пределах ценопопуляции, несомненно, - проявление модификационной изменчивости и преадаптации, которая в данных конкретных условиях, возможно, и не является адаптивным признаком, но может быть подхвачена естественным отбором при освоении новых условий обитания. Так, видимо, возникли однолетники-монокарпики в гигрофильной, мезофильной и ксерофильной линиях эволюции в роде Veronica (Савиных, 2003).

Комплексные изменения строения элементарных модулей, отдельные из которых проявляются в разных комбинациях у существующих видов, определяют повышение уровня дифференциации универсального модуля: специализацию его частей с выделением структурно-функциональных зон, что в свою очередь приводит к автономизации отдельных побегов в структуре особей и повышению их независимости от материнского растения в целом. Благодаря этому возможно появление полицентрических форм и вегетативной подвижности.

Изучение ОП и МП, особенно в пределах ценопопуляции, важно для выяснения возможных эволюционных преобразований в пределах крупных таксонов. Для вероник установлены следующие модусы возникновения поливариантности: а) изменение способа нарастания побегов; б) изменение строения метамеров: листьев, длины междоузлий, числа очагов формообразования; в) редукция метамеров; г) акселерация в генеративной сфере.

Эти модусы позволили определить основные направления морфологической эволюции вероник: формирование монокарпических побегов от олигокарпических, трав от древесных предков, розеточных растений от длиннопобеговых форм, однолетников от многолетников; преобразование сложных латеральных соцветий в терминальные.

Вышеперечисленные особенности в строении и биологии вероник проявляются и в других таксонах цветковых растений, в том числе – в роде Rorippa Scop. (Cruciferae).

Литература

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 222 с.

Савиных Н.П. О происхождении и эволюции однолетников в роде Veronica L. // Одиннадцатое Международное совещание по филогении растений: Тез. докл. (Москва, 28-31 января 2003 г.) / Под ред. В.С. Новикова, А.К. Тимонина и А.В. Щербакова. М., 2003. С. 88-89.

Сенников А.Н. Новые данные о распространении *V. vindbonensis* (Scrophulariaceae) на территории бывшего СССР // Ботан. журн. 1995. Т. 80. № 5. С.15-18.

Серебрякова Т.И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журн. общ. биол. 1983. Т.44. № 5. С.579-593.

Хохряков А.П. Активная, а не пассивная жизненная форма // Природа. 1994. № 6. С. 36-41.

Цвелев Н.Н. Вероники (Veronica L.) из родства *V. spicata* L. и некоторые вопросы филогении этого рода // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 86. Вып. 6. С. 82-92.

ФЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НАСЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ГОРОДСКОГО ЛЕСОПАРКА И ЗАПОВЕДНИКА

Самойлова Н.М.
Ильменский государственный заповедник, г. Миасс
sanata@ilmeny.ac.ru

Большинство исследователей антропогенного воздействия на популяционные характеристики позвоночных животных изучают влияние одного или нескольких факторов, воздействующих, как правило, в больших дозах или кардинально трансформирующих местообитания. Их негативные последствия для населения животных очевидны. Однако далеко не всегда нагрузка достигает таких крайних величин и форм, даже чаще она бывает «умеренной». Данные уровни антропогенного воздействия еще мало изучены. Лесопарки, сохранившиеся при застройке городов, с одной стороны, обладают основными свойствами естественных местообитаний, с другой – они подвержены влиянию целого комплекса антропогенных факторов. Поэтому они могут служить хорошим полигоном для исследований влияния умеренной антропогенной нагрузки на биоту. Одной из важных характеристик, отражающих микроэволюционные процессы внутри вида, связанные с антропогенной трансформацией и фрагментацией мест обитания животных, является индивидуальная изменчивость. В представленном сообщении приводятся результаты сравнительного анализа фенооблика выборок обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., 1758) и рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) из городского лесопарка и с заповедной территории.

Выборки животных собраны при проведении учетных работ 1997-1999 гг. в сходных сосняках (четыре типа биотопов: IeIV) лесопарка г. Миасс (Южный Урал) и соседствующего с городом Ильменского государственного заповедника. Территория городского лесопарка отличается от заповедной повышенными в десятки раз рекреационной, транспортной, шумовой, электромагнитной нагрузками, выпадением минеральной пыли, показателями загрязнения почв и снега по целому ряду химических элементов (Кораблев, Пермякова, 1991, 1993, 1994). Этот, сохранившийся в черте города, сосновый массив размером около 4 км^2 ограничен со всех сторон автодорогами с твердым покрытием, промышленными или жилыми многоэтажными застройками, и по его территории проходят высоковольтная ЛЭП и автошоссе.

Для оценки индивидуальной изменчивости изучаемого населения мелких млекопитающих использован эпигенетический подход, который основан на выделении и учете дискретных альтернативных, наследственно обусловленных вариаций признаков – фенов. В данном случае учитывались варианты проявления неметрических краниологических признаков (отверстия для кровеносных сосудов или нервов), традиционно применяемых для изучения внутрипопуляционного разнообразия у перечисленных видов и непроявивших при предварительном корреляционном анализе связи с полом, возрастом и друг с другом.

Обыкновенная бурозубка. Оценка проведена по 17-ти билатеральным признакам черепа, исходя из количества изученных сторон. В лесопарке значимо возрастает встречаемость шести признаков, но ни по одному из них она не уменьшается по сравнению с заповедником. Фенетическая дистанция в целом между заповедной и лесопарковой выборками, выраженная через показатель ***MMD*±*MSD***, равна 0.045±0.003 и отражает внутрипопуляционные различия (по Васильеву и др., 2000). При неметрическом шкалировании матрицы ***MMD***-дистанций между различными биотопическими выборками и последующей их многомерной ординации в пространстве первых двух главных координат (рис. 1) центроиды заповедных и лесопарковых выборок объединились в две довольно разобщенные группы по

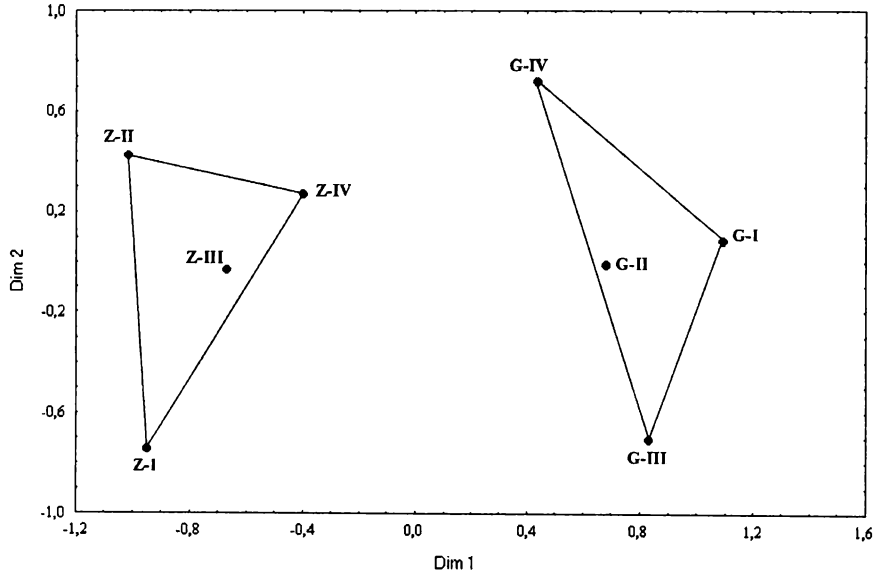


Рис. 1. Ординация фенетических различий между выборками обыкновенной бурозубки из разных сосняков ИГЗ (Z) и лесопарка г. Миасс (G) после многомерного неметрического шкалирования *MMD*-дистанций.

первой оси, которая, вероятно, и отражает влияние антропогенной нагрузки. Таким образом, антропогенное воздействие, возможно, накладывает определенный отпечаток на фенооблик населения обыкновенной бурозубки, но наблюдаемые отличия заповедной и лесопарковой выборок не достигают значительного уровня, и изученная лесопарковая группировка по эпигенетическим характеристикам осталась в пределах «общей» популяции.

Рыжая полевка. Оценка проведена по трем небилатеральным и 16-ти билатеральным признакам черепа. В лесопарке значимо возрастает встречаемость двух признаков и уменьшается одного, по сравнению с заповедником. Фенетическая дистанция в целом между заповедной и лесопарковой выборками ***MMD±MSD*** равна 0.016±0.003, что свидетельствует об отсутствии фенетических особенностей у сравниваемых группировок. При многомерной ординации различных биотопических выборок в пространстве двух главных координат, по итогам неметрического шкалирования матрицы ***MMD***-дистанций между ними, не произошло четкого разделения центроидов заповедных и лесопарковых выборок ни по одной из осей (рис. 2). Полученные результаты позволяют утверждать, что антропогенное воздействие не повлияло на фенетическую характеристику населения рыжей полевки.

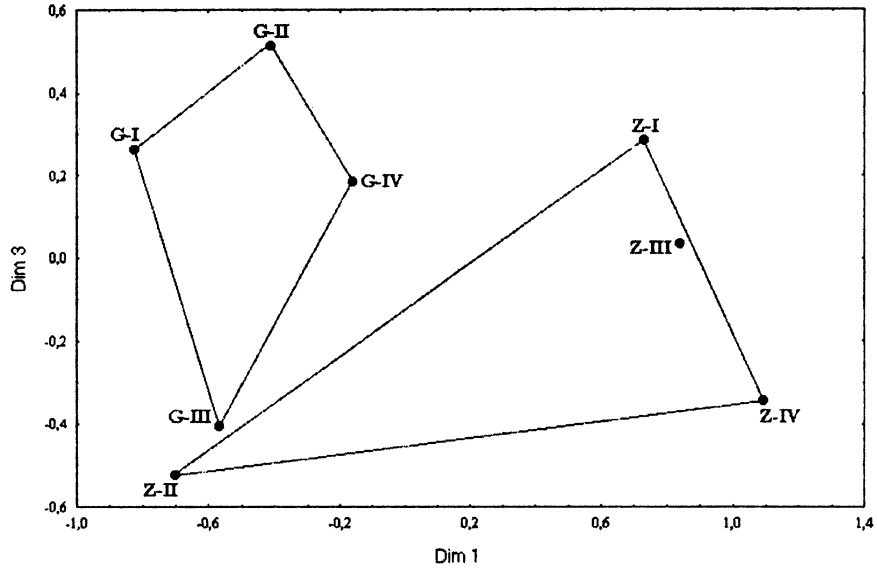


Рис. 2. Ординация фенетических различий между выборками рыжей полевки из разных сосняков ИГЗ (Z) и лесопарка г. Миасс (G) после многомерного неметрического шкалирования *MMD*-дистанций.

У популяционных группировок обоих видов, обитающих в черте города, отмечены некоторые преобразования фенооблика по сравнению с соседними заповедными группировками, но у каждого свои. В то же время отличие в целом совокупности фенетических характеристик не достигает существенных масштабов, отличия по фенетическим дистанциям незначительны и не превышают внутрипопуляционный уровень. Однозначно утверждать, связана ли специфичность фенооблика сравниваемых группировок с антропогенной нагрузкой или это связано только с территориальной их разобщенностью на данном материале, невозможно.

Литература

Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). Екатеринбург, 2000. 132 с.

Кораблев Г.Г., Пермякова И.А. Отчет по теме «Предварительная оценка загрязнения воздушного бассейна г. Миасс методом снеговой съемки» // ИМин УрО АН СССР. Миасс, 1991. Рукопись, Архив ИМин. 43 с.

Кораблев Г.Г., Пермякова И.А. Отчет по теме «Оценка и контроль общего состояния окружающей среды на территории г. Миасс и прилегающих районов с помощью комплексного минералого-геохимического опробования снегового и почвенного покрова, поверхностных вод и донных осадков» // ИМин УрО РАН. Миасс, 1993. Рукопись, Архив ИМин. 151 с.

Кораблев Г.Г., Пермякова И.А. Отчет по теме «Анализ экологической ситуации в г. Миасс и прогноз возможного загрязнения вод В.Киалимского водохранилища тяжелыми металлами» // ИМин УрО РАН. Миасс, 1994. Рукопись, Архив ИМин. 123 с.

ДИВЕРГЕНЦИЯ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ВИДОВ PINUS В КРЫМУ И СМЕЖНЫХ РЕГИОНАХ

Санников С.Н., Петрова И.В.
Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург
lpb@r66.ru

Ранее систематика видов Pinus Крыма и смежных регионов основывалась лишь на фенотипических признаках, подверженных широкой модификационной изменчивости. Генетические методы не применялись. Поэтому таксономический статус видов Pinus Крыма и Кавказа недостаточно обоснован, а их филогенетические отношения не выяснены.

В эвксинской флористической провинции, к которой относится территория Крымского природного заповедника, произрастают популяции трех видов Pinus (Mirov, 1967): 1) *P. pallasiana* D. Don, сосна крымская, подвид средиземноморской *P. nigra ssp. pallasiana* (D. Don) Holmboe; 2) *P. pityusa* Steven (в Крыму – *var. stankewiczii*, Sukacz.), сосна пицундская, относящаяся к средиземноморскому виду *P. brutia* Ten. *var. pityusa* Steven; 3) *P. sylvestris* L., которую Е.Г. Бобров (1978) относит к «крымско-кавказскому» виду *P. kochiana* Klotzsch ex C. Koch.

С целью выявления степени генетической дифференциации и филогенетических связей видов Pinus Крыма и смежных регионов нами проведен сравнительный фенотипический анализ (по 24 признакам шишек) 22 популяций (выборок) и изозимный анализ (по 15 локусам) 14 популяций четырех видов Pinus Крыма, Западного Кавказа, Украинских Карпат и Русской равнины.

В таблице приведены результаты сопоставления средних парно-групповых фенотипических расстояний Махаланобиса (полученных путем дискриминантного анализа 24 количественных признаков шишек) между пятью ландшафтными группами популяций *Pinus sylvestris* в Крыму и смежных регионах. Фенотипическая дифференциация, частью, несомненно, обусловленная весьма существенными различиями комплекса факторов среды сравниваемых регионов, оказалась наибольшей (19.5-38.2) между популяцией из Закавказья (Геленджик) и выборками из всех других регионов, включая Северный Кавказ (Теберда). Минимальная фенотипическая разница выявлена между популяциями Крыма и Русской равнины. Фенотипические дистанции между всеми другими парами регионов колеблются в относительно узких пределах (13.5-18.7). Отмеченные особенности фенотипической дифференциации популяций отражаются ординацией выборок в трехмерном пространстве (рис. 1), на котором геленджикская выборка отчетливо отделяется от выборок из Крыма, Карпат, Русской равнины и Северного Кавказа.

Несколько иные соотношения установлены в величинах средних генетических дистанций Нея. Они также оказались максимальными – на уровне географической расы – между закавказской выборкой (Геленджик) и популяциями Карпат и Русской равнины (D_{N72} – 0.027-0.031; D_{N78} – 0.023-0.027) и на уровне географической группы популяций – между Закавказьем и Северным Кавказом или Крымом (D_{N72} – 0.020-0.022). Минимальная степень генетической дифференциации крымских эндемичных популяций *Pinus sylvestris* наблюдается с выборками Северного Кавказа (Теберда, D_{N72} – 0.010). Это соответствует данным палеогеографии, согласно которым в межледниковые эпохи Крым и Кавказ соединялись сухопутным мостом, по которому мог тысячелетиями идти обмен генами между популяциями. В то же время семена сосны с юга Русской равнины могли достигать восточной части Крыма и Таманского полуострова по течению Дона, который впадал в Черное море на месте Керченского пролива. Тем не менее, между популяциями Крыма и Русской равнины (как и Карпат), со стороны которых в плейстоцене миграции сосны непрерывно препятствовал изоляционный барьер засоленных почв и степной солончаковой растительности, средняя D_{N72} в полтора раза больше (0.014-0.016).

Особенности генетической дифференциации рассматриваемых ландшафтных групп популяций *Pinus sylvestris* Крыма и смежных регионов вполне подтверждаются кластерным анализом (рис. 2). На дендрограмме выявляется отчетливое подразделение выборок на две группы, обладающие внутренней общностью генофонда – крымско-

Средние парно-групповые показатели дифференциации ландшафтно-географических групп популяций *Pinus sylvestris*

Ландшафтные группы популяций	Параметры дифференциации	
	D^2	D_{N72}
Крым - Карпаты	15.0+1.9	0.016+0.003
Крым - Северный Кавказ	14.7+2.1	0.010+0.001
Крым - Русская равнина	7.8+1.3	0.014+0.002
Крым - Закавказье	38.2+3.2	0.020+0.006
Карпаты - Северный Кавказ	13.5+1.6	0.019+0.001
Карпаты - Русская равнина	18.7+1.9	0.014+0.001
Северный Кавказ - Русская равнина	18.3+2.8	0.020+0.002
Северный Кавказ - Закавказье	19.5+3.2	0.022+0.006
Закавказье - Русская равнина	25.8+3.4	0.031+0.002
Закавказье - Карпаты	36.1+4.2	0.027+0.004

Примечание. D^2 - фенотипическое расстояние Махаланобиса; D_{N72} – генетическая дистанция (по Nei, 1972).

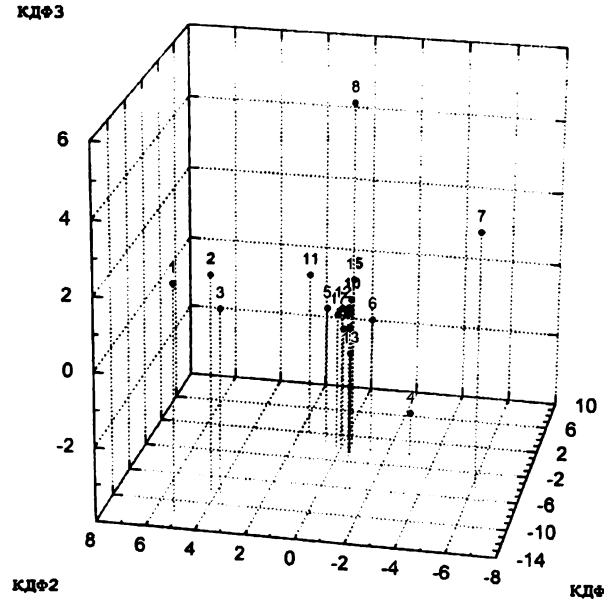


Рис. 1. Ординация видов и популяций Pinus Крыма и смежных регионов (Западный Кавказ, Украинские Карпаты, Русская равнина) по комплексу 24 фенотипических признаков шишек. 1, 2, 3 – *Pinus pityusa* Steven; 4, 5, 6, 9-17 – *Pinus sylvestris* L.; 7 – *Pinus pallasiana* D. Don; 8 – *Pinus mugo* Turra.

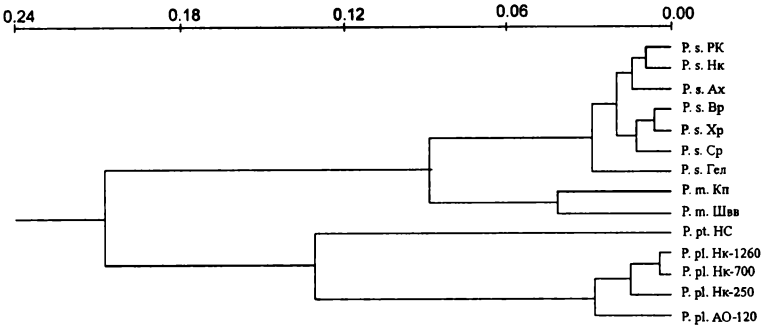


Рис. 2. Дендрограмма генетических дистанций Нея (Nei, 1978) между видами и популяциями Pinus Крыма и смежных ландшафтных стран. Виды: P. m. – *Pinus mugo*, P. pl. – *Pinus pallasiana*, P. pt. – *Pinus pityusa*, P. s. – *Pinus sylvestris*. Выборки: АО-120 – Закавказье, Архипово-Осиповка (120 м над ур. м.); Ах – Архыз (1350 м); Вр – Воронеж; Гел – Геленджик (250 м); Кп – Карпаты, Пожижевская (1550 м); Нк-1260 – Крым, Никита (1260 м); Нк-250 – Никита (250 м); Нк-700 – Никита (700 м); НС – Крым, Новый Свет (150 м); РК – Роман-Кош (1450 м); Ср – Сарапул; Хр – Херсон (Цюрупинск); Швв – Шварцвальд (1250 м).

северокавказской и карпатско-русскоравнинной. Средняя межгрупповая (попарная) D_{N72} между ними находится на уровне около 0.020, соответствующем рангу географических групп популяций (Петрова, Санников, 2001). Выборка из Закавказья (Геленджик) отличается генетической специфичностью. Можно предположить, что она относится к одной из маргинальных популяций *Pinus kochiana* Klotzsch ex C. Koch (Бобров, 1978), произрастающей в зоне интрогрессивной гибридизации с северокавказской *Pinus sylvestris*. Для проверки этой гипотезы необходим изозимный анализ серии популяций Закавказья (Рица, Местиа, Боржоми).

Результаты изозимного анализа и определения генетических дистанций D_{N72} и D_{N78} между шестью выборками *Pinus sylvestris*, тремя *P. mugo*, четырьмя *P. pallasiana* и одной *P. pityusa* (см. рис. 2), свидетельствуют о следующем.

Максимальная парногрупповая генетическая дистанция D_{N78} крымских, западно-кавказских и воронежской популяций *Pinus sylvestris* (Рк и Крм) установлена с крымской эндемичной популяцией *Pinus pityusa* (Новый Свет) – 0.237. Несколько меньшая D_{N78}, также вполне соответствующая видовому рангу у хвойных видов (Millar et. al.,1988; Крутовский и др., 1990), найдена между *Pinus sylvestris* и *P. pallasiana*. Минимальный уровень дифференциации (D_{N78} – 0.070), свидетельствующий о слабой филогенетической подразделенности видов, наблюдается между популяциями *P. sylvestris* и *P. mugo* (из Украинских Карпат и Шварцвальда). В результате анализа кладограмм Вагнера (Sneath, Sokal, 1973), построенных на основе генетических расстояний Роджерса (рис. 3), можно предположить, что последний вид лишь сравнительно недавно, в плейстоцене, возник в результате мутации в одной из предковых популяций *P. sylvestris*. Вероятнее всего, это произошло в суровых климатических условиях зоны верхней границы леса где-либо в горах юга Европы (Альпы, Бескиды, Карпаты), а затем *P. mugo* успешно адаптировалась и расселилась в этой среде. С двумя другими видами *Pinus* средиземноморской группы – *P. pityusa* и *P. pallasiana* – популяции *P. mugo* дифференцированы так же, как и *Pinus sylvestris* в наибольшей степени (D_{N78} – 0.239 и 0.245 соответственно).

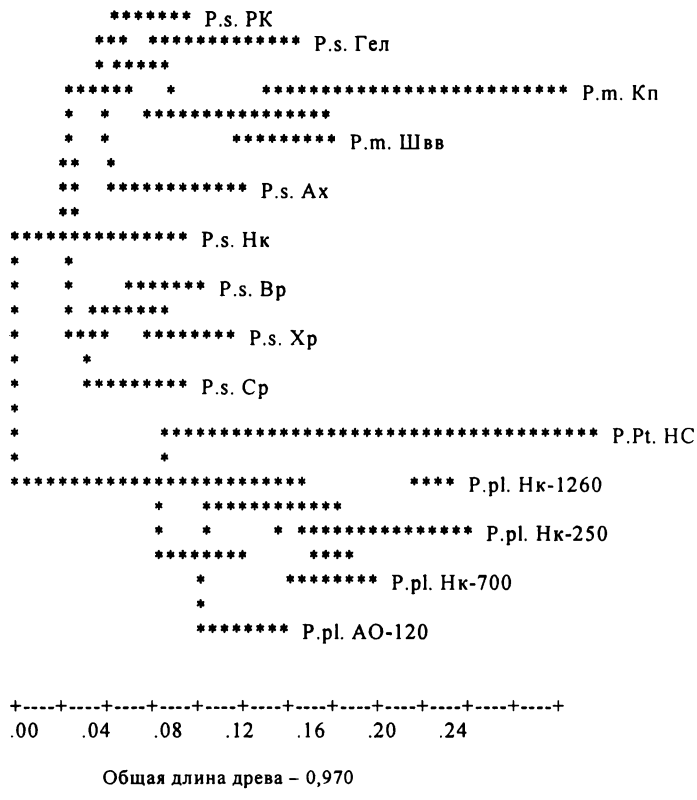


Рис. 3. Филогенетическое древо популяций видов Pinus Крыма и смежных ланшафтных стран, построенное по методу Вагнера. Шифры видов и популяций – см. рис. 2.

Работа выполнена при поддержке фонда РФФИ, проект № 02-04-49424.

ЦЕНОЭКОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ И ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ И СОПУТСТВУЮЩИХ ВИДОВ

Санников С.Н., Санникова Н.С.
Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Широкомасштабное количественное изучение географических закономерностей структуры и функций ценопопуляций древесных растений – одна из актуальных, но недостаточно разрабатываемых проблем. Главной причиной слабого развития этого направления популяционной биологии является отсутствие экогеографически обоснованных методических принципов и методов ординации зонально замещающих типов леса (ценоэкосистем).

Нами на примере уникальной 1500-километровой меридиональной цепи массивов сосновых лесов (*Pinus sylvestris* L.) на песчаных надпойменных террасах равнинного Зауралья и Северного Тургая построена система климатически замещающих типов ценоэкосистем (Санников, 1974). Все 47 типов сосняков геоморфологической фации песчаных надпойменных террас семи подзон объединены в шесть рядов ординации энтопически аналогичных типов леса: I – на вершинах высоких бугров (дюн) с наиболее сухими дренированными почвами; II – на невысоких вершинах и верхних покатых частях склонов с суховатыми хорошо дренированными почвами; III – на средних частях пологих склонов со свежими (периодически влажными) достаточно дренированными почвами; IV – на нижних частях (шлейфах) склонов и плоских террасах с влажными слабо дренированными почвами; V – на окраинах болот с избыточно влажными плохо дренированными торфянистыми почвами; VI – на сфагновых болотах с мокрыми торфяными почвами.

В местных топоэкологических профилях энтопически (по положению в рельефе) аналогичные типы леса различных подзон, включенные в один ряд ординации, характеризуются одинаковым относительным уровнем влажности, дренированности, термообеспеченности, трофности и других взаимосвязанных факторов среды. Они наиболее сопоставимы с целью выявления зонально-географических трендов тех или иных интересующих исследователя параметров экотопов, популяций, биоценозов и ценоэкосистем. Сравнительный трансзональный эколого-географический анализ структуры и функций ценопопуляций *Pinus sylvestris* в рядах климатически замещающих типов леса позволил выявить ряд экогеографических закономерностей.

Установлены существенные тренды в возрастной структуре, полноте, размерах деревьев, вегетативной и генеративной продуктивности древостоев (рис. 1), в частности,увеличение на порядок их семеношения в направлении

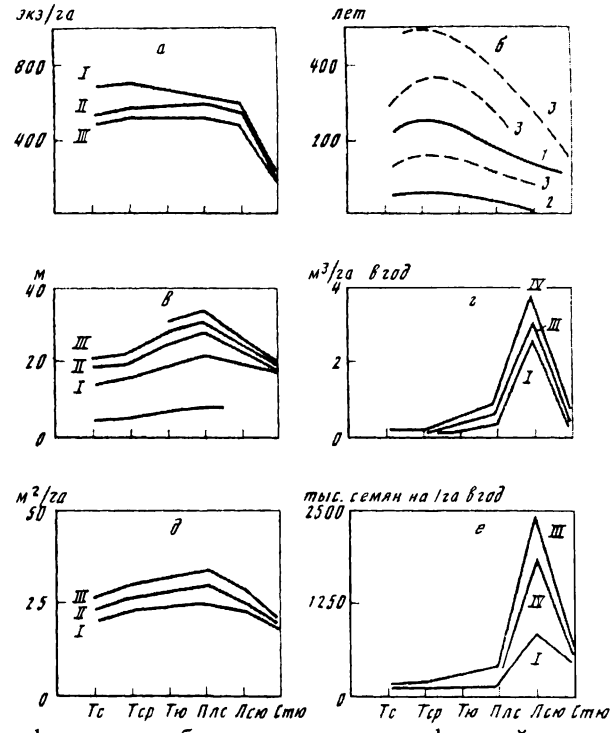


Рис.1. Зонально-ценогеографические особенности структуры и функций модальных древостоев равнинных сосновых лесов Зауралья и Северного Тургая. I-IV – ряды энтопически аналогичных типов леса; а – плотность древостоя; б – возрастная структура; 1 – основное поколение, 2 – подрост, 3 – деревья других поколений; и – средняя высота; г – средний текущий прирост стволовой древесины; д – абсолютная полнота; е – семеношение (в начале стадии «репродуктивно зрелого древостоя»). Тс – тайга северная; Тср – тайга средняя; Тю – тайга южная; Плс – предлесостепь; Лсю – лесостепь южная; Ст – степь южная.

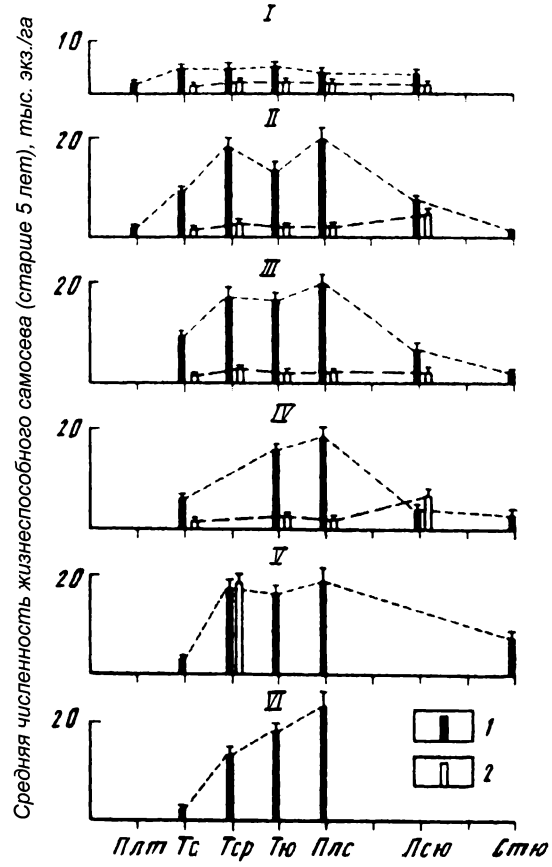


Рис.2. Зонально-ценогеографические профили естественной возобновляемости популяций сосны на открытых местообитаниях (при близких условиях инспермации) в сосновых лесах Зауралья и Западного Тургая (Плт – предлесотундра); 1 – гари; 2 – вырубки.

от северной тайги к южной лесостепи, а далее – резкое падение репродукции к южной границе ареала. По градиентам фенотипических расстояний Махалонобиса и генетических дистанций Нея (Nei, 1972, 1978) выявлена отчетливо выраженная генетическая граница между популяциями островных боров южной лесостепи и степи (Петрова и др., 2000). На том же участке трансекты показано уменьшение вдвое требований к влаге прорастающих семян степной сосны, по сравнению с лесостепной (Санникова, 1975).

Во всех рядах климазамещающих типов сосновых лесов установлено закономерное увеличение (в два-три раза) интенсивности естественного возобновления ценопопуляций сосны на сплошных гарях (при одинаковом расстоянии от стены леса и степени выгорания грубого гумуса) в направлении от центра ареала к его северной и южной границам. Показано смещение экотопического оптимума возобновления с вершин увалов к их подножиям в направлении с севера на юг (рис. 2). Однако не выявлено зональных изменений в возобновляемости сосны на грубогумусной подстилке сплошных вырубок, которая почти одинаково препятствует прорастанию семян во всех подзонах и типах леса.

С помощью метода фитоценодиаграмм, построенных по рядам климазамещающих типов леса, в пределах Западной Сибири и Северного Тургая установлены зональные ценогеографические смены видового состава и биоразнообразия древесного яруса, подроста и нижних ярусов в суходольных типах сосновых лесов и их относительная константность в сосняках на верховых болотах. Аналогичный подход применен нами и для анализа географических трендов почвенно-гидротермических факторов ценоэкосистем (Санников, 1992).

Сравнительное ценогеографическое изучение видового состава и экобиоморф травянистых растений показало, что в направлении от северной тайги к южной степи по мере увеличения частоты и интенсивности грозовых пожаров (с 2 до 7%) доля пожароустойчивых видов нижнего яруса возрастает с 35-50 до 80-90% (Чижов, Санникова, 1978).

В целом, в сочетании с традиционным ценопопуляционно-экологическим анализом в местных топоэкологических профилях ценоэкогеографический анализ в рядах климазамещающих энтопически аналогичных типов леса позволяет выявить эколого-географические закономерности структуры и функций ценопопуляций и биогеоценозов в масштабе крупных ландшафтных стран.

ОЦЕНКА ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА *TARAXACUM OFFICINALE* S.L. В УСЛОВИЯХ ЕСТЕСТВЕННОГО ПОЧВЕННОГО ФОНА

Северюхина О.А.[1], Жуйкова Т.В.[2]
[1]*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург*
Severuhina_olya@mail.ru
[2]*Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия, г. Нижний Тагил*
ecolab@ntspi.ru

В связи с ухудшением экологической обстановки в результате загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами, пестицидами и другими отходами промышленности в настоящее время большой интерес приобретают исследования, связанные с изучением процессов функционирования природных популяций, в том числе процесса воспроизводства, так как у многих видов травянистых растений семенное размножение – основной путь самоподдержания ценопопуляции. Судьба природных ценопопуляций, подверженных действию промышленных поллютантов, в большей степени зависит от жизнеспособности потомства. В ряде работ отмечается отрицательное воздействие загрязняющих веществ на всхожесть семян, рост и развитие проростков различных видов растений из природных популяций (Мамаев, Шкарлет, 1971; Ковда и др., 1979; Поповичев, 1980; Черненькова, 1987; Фролова, 1998; Киреева и др., 2001). Одним из методов, позволяющих наиболее точно определить жизнеспособность семенного потомства, является проращивание в условиях, максимально приближенных к естественным. В связи с этим, целью данного исследования была оценка жизнеспособности и ростовых показателей семенного потомства *Taraxacum officinale* s.l. в условиях естественного почвенного фона.

Объектом исследования было семенное потомство одуванчика лекарственного *Taraxacum officinale* s.l. из разных по уровню химического загрязнения ценопопуляций. *Taraxacum officinale* s.l. – многолетний, стержнекорневой поликарпик (Определитель..., 1994). По типу полового размножения – это факультативный апомикт, триплоид (Ермакова, 1990). Вид полиморфный. Ранее установлено, что структуру исследуемых ценопопуляций составляют две формы *T. off.* f. *dahlstedtii* Lindb. fil.и *T. off.* f. *pectinatiforme* Lindb. fil. (Безель и др., 1998).

Исследования проводили в районе промышленного центра Среднего Урала (г. Нижний Тагил). Участки, на которых произрастали ценопопуляции одуванчика лекарственного, характеризовались разной степенью загрязнения почвы тяжелыми металлами. Суммарная токсическая нагрузка изучаемых территорий варьировала от 1 до 33 отн. ед. (Безель и др., 1998).

Семенное потомство исследуемых морфологических форм одуванчика проращивали в лабораторных условиях в чашках Петри на почве из мест произрастания материнских растений. Кислотность среды была близкой к pH почвы на участках. В эксперименте было использовано 6000 шт. семян одуванчика. Опыт проводился в трехкратной повторности. В ходе эксперимента вели ежедневное наблюдение за проростками в течение 30 дней.

Оценку жизнеспособности семенного потомства проводили по следующим показателям: энергия прорастания и всхожесть семян; выживаемость одномесячных проростков; число проростков, давших настоящий лист; длина корня. У проростков фиксировали также морфологические, хлорофильные и некротические нарушения.

Анализ энергии прорастания семенного потомства показал, что ее значения варьируют во всех вариантах от 12 до 98%. Не установлена зависимость исследуемого показателя от уровня токсической нагрузки и различий между формами одуванчика. Аналогичная картина отмечена и при анализе показателей всхожести семян и выживаемости одномесячных проростков. Однако ежедневные наблюдения за вышеперечисленными показателями выявили некоторые различия между потомством одуванчика с минимально и максимально загрязненных территорий: всхожесть семян фонового участка у обеих форм *T. officinale* s.l. до третьего-четвертого дня исследования достоверно выше, чем остальных ($p<0.01$). Начиная с четвертого дня, у проростков *T. off.* f. *pectinatiforme* из ценопопуляций импактной территории всхожесть семян достоверно выше, чем с остальных участков, что подтверждено методом множественных сравнений Шеффе ($p<0.05$). Подобная зависимость сохраняется до конца эксперимента. Для проростков *T. off.* f. *dahlstedtii* данный факт отмечен только в течение пятого-седьмого дня. В последующие дни зависимости показателя от уровня токсического загрязнения не наблюдается.

Кроме того, анализ частоты встречаемости проростков, характеризующихся различной всхожестью, показал, что у *T. off.* f. *dahlstedtii* наиболее часто на максимально загрязненном участке встречаются особи, имеющие показатель от 14 до 30% и от 70 до 90%. У второй формы при тех же условиях большинство всходов характеризуется высоким уровнем всхожести – более 70%. Таким образом, для семенного потомства *T. off.* f. *dahlstedtii* с импактного участка характерно более значительное варьирование исследуемого показателя, чем у второй формы, однако средние значения всхожести семян у *T. off.* f. *dahlstedtii* и *T. off.* f. *pectinatiforme* примерно одинаковые.

В ходе эксперимента не выявлено зависимости выживаемости проростков обеих форм от уровня загрязнения участков. Однако выделяется период с четвертого по восьмой день наблюдений, в который отмечено увеличение изучаемого показателя у семенного потомства максимально загрязненной территории. У *T. off.* f. *dahlstedtii* этот период длится всего два дня (пятый-шестой день эксперимента), у *T. off.* f. *pectinatiforme* – пять дней (четвертый-восьмой день). Таким образом, период повышенной выживаемости проростков с импактной территории у *T. off.* f. *pectinatiforme* более протяженный, чем у *T. off.* f. *dahlstedtii*.

Процесс формирования настоящих листьев у проростков исследуемых форм одуванчика начинается с девятого дня опыта. Массовый характер он приобретает на 14-15-й день. Ежедневные наблюдения за проростками показали, что на протяжении практически всего периода исследования количество растений с настоящим листом у *T. off.* f. *dahlstedtii* с максимально загрязненного участка меньше, чем с других территорий. Начиная с 23-го дня эксперимента, различия между растениями *T. off.* f. *dahlstedtii* из разных ценопопуляций по изучаемому признаку «стираются». Проростки второй формы характеризовались близкими значениями показателя независимо от мест произрастания материнских растений. В целом, количество проростков, давших к концу опыта один или несколько настоящих листьев, составляет в среднем 85-90%.

Проведены измерения длины главного корня проростков. Установлена зависимость данного показателя от уровня токсической нагрузки. При проращивании семян на почве фоновой и импактной территорий проростки характеризуются наименьшими показателями длины корня в результате недостаточного и чрезмерного количества микроэлементов в почве соответственно. В условиях проращивания семенного потомства на почве буферных зон отмечено значительное увеличение исследуемого показателя по сравнению с остальными участками вследствие стимулирующего действия оптимальных доз микроэлементов ($p<0.05$). Проведенный анализ частоты встречаемости проростков с разной длиной корня показал, что диапазон изменчивости признака на импактном участке у *T. off.* f. *dahlstedtii* шире, чем у *T. off.* f. *pectinatiforme*.

По мере роста химического загрязнения участков отмечается увеличение доли растений, имеющих некротические повреждения корневой системы, что является результатом токсического действия ионов тяжелых металлов. Следует заметить, что число поврежденных проростков из максимально загрязненного участка у *T. off.* f. *pectinatiforme* в 1.5 раза выше, чем у *T. off.* f. *dahlstedtii*.

С ростом токсической нагрузки на участках выявлено также увеличение числа проростков с морфологическими, хлорофильными и некротическими нарушениями надземной части у обеих форм. Аналогичное увеличение доли растений с различными видами нарушений надземной части проростков отмечено и в работах других авторов (Фролова, 1998; Киреева и др., 2001).

Таким образом, в ходе работы получены следующие выводы:

1. Всхожесть и выживаемость потомства *T. off.* f. *dahlstedtii* и *T. off.* f. *pectinatiforme* в целом не зависит от уровня загрязнения исследуемых территорий. Однако на определенных этапах онтогенеза происходит увеличение изучаемых показателей у растений импактного участка, особенно четко проявляющееся у *T. off.* f. *pectinatiforme*.

2. Число проростков с настоящим листом у *T. off.* f. *dahlstedtii* с импактного участка меньше, чем с других территорий; у второй формы изучаемый показатель не зависит от уровня загрязнения.

3. Влияние химического загрязнения проявляется в торможении процессов образования корней и увеличении доли растений, имеющих некротические и морфологические нарушения подземной и надземной частей проростка.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект №01-04-96402).

Литература

Безель В.С., Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н. Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов // Экология. 1998. № 5. С. 376-382.

Ермакова И.М. Одуванчик лекарственный: Номенклатура и систематическое положение // Биологическая флора Московской области. М., 1990. С. 210-269.

Киреева Н.А., Мифтахова А.М., Кузяхметов Г.Г. Рост и развитие сорных растений в условиях техногенного загрязнения почвы // Вестник Башкирского университета. 2001. № 1. С. 32-34.

Ковда В.А., Золотарева Б.Н., Скрипченко И.И. О биологической реакции растений на тяжелые металлы в среде // Доклады АН СССР. 1979. Т. 247. № 3. С. 766-768.

Мамаев С.А., Шкарлет О.Д. Влияние промышленных загрязнений на репродуктивный процесс у сосны обыкновенной // Растения и промышленная среда. Киев: Наук. думка, 1971. С. 63-65.

Поповичев Б.Г. Влияние газов, выбрасываемых промышленными предприятиями, на показатели качества сосны обыкновенной и березы пушистой // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. 1980. № 9. С. 59-62.

Фролова Н.П. Семенное воспроизводство *Taraxacum officinale* Wigg. в условиях техногенных загрязнений // Репродуктивная биология растений. Сыктывкар, 1998. С. 41-50. (Тр. Коми научного центра УрО РАН; № 158).

Черненькова Т.В. Особенности прорастания и роста семян сосны и ели при различной загрязненности почв тяжелыми металлами // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. М.: Наука, 1978. С. 168-182.

ИЗУЧЕНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ВАЛЕРИАНЫ ОЧЕРЕДНОЛИСТНОЙ В ЗАПАДНОЙ ЯКУТИИ

Семенова В. В.[1], Черемушкина В. А.[2], Егорова П. С.[3]

[1]Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск

[2]Центральный Сибирский Ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск

[3]Якутский ботанический сад Института биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск

valerianasaha@yandex.ru

Valeriana alternifolia L. – валериана очереднолистная (сем. Valerianaceae – валериановые) относится к ряду Officinalis Grub. секции Rhizophorae подрода Valeriana. Валериана очереднолистная в медицине применяется аналогично валерианы лекарственной. Действующие вещества – сложные эфиры (валепотриаты) содержатся в корнях и корневищах. В научной медицине препараты валерианы применяются как седативное средство при нервном возбуждении, хронических функциональных расстройствах центральной нервной системы, эпилепсии, судорогах, неврозах сердечно-сосудистой системы и т. д. (Горбунов, 2002).

В России валериана распространена в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. В Якутии встречается во всех флористических районах, произрастая на сухих и заболоченных лугах, галечниках, по берегам рек и лесным опушкам.

Ход онтогенеза валерианы очереднолистной в природе, как показали наши исследования, не отличается от такового валерианы лекарственной, описанной Н.В. Илюшечкиной (1998 г.) для Республики Марий Эл. Различие наблюдается только в биометрических показателях. Структура ценопопуляции этого вида изучена по общепринятой методике (Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976; Жукова, 1995). Исследования проводились в Сунтарском районе Республики Саха (Якутия) в местностях Усун кытыл, Боруллуо, Илимнир, Кытыл, Вилючанка, Аннях и Тянькя в разных сообществах. В каждой ценопопуляции закладывались трансекты шириной 1 м и длиной от 10 до 30 м. Определялись онтогенетическая структура, индексы возрастности (Уранов, 1975; Животовский, 2002), индексы восстановления и старения ценопопуляций (Жукова, 1975; Глотов, 1998), плотность особей, продуктивность семян.

Анализ онтогенетической структуры ценопопуляций валерианы очереднолистной показал, что все они относятся к нормальному типу. По классификации абсолютного максимума и дельта-омега шесть ценопопуляций – молодые. В четырех из них: Усун кытыл, Вилючанка, Аннях и Тянькя, в онтогенетическом спектре преобладают ювенильные или имматурные растения. Индексы возрастности низкие: дельта 0.05-0.1; омега 0.16-0.29; а индекс восстановления этих ценопопуляций очень высокий – 0.88-0.94. Вероятно, они возникли недавно, что подтверждается отсутствием в ценопопуляциях субсенильных и сенильных особей. Ценопопуляции из Илимнира и Боруллуо также молодые, но абсолютный максимум в спектре смещается на виргинильные и молодые генеративные растения. Отсутствие или незначительное участие в ценопопуляции старых особей сказывается на показателях возрастности: при низкой дельте (0.14-0.21) возрастают значения омеги (0.4-0.55). Онтогенетический спектр ценопопуляции из Кытыла – центрированный, абсолютный максимум приходится на средневозрастные генеративные особи (28%). Поскольку в популяции доля молодых растений, включая молодые генеративные, составляет больше половины (60.7%), данную ценопопуляцию можно рассматривать как молодую, приближающуюся к зрелой (дельта – 0.28, омега – 0.54).

Плотность особей сильно варьирует в разных ценопопуляциях и колеблется в пределах 8.96-37.0 на 1 м^2. Небольшая плотность в некоторых сообществах, вероятно, связана с двумя причинами: 1) интенсивное использование

сообществ как пастбища во время максимального развития валерианы приводит к уменьшению доли молодых растений на начальных этапах онтогенеза; 2) периодическое заливание угнетает генеративные особи и способствует выпадению их из сообщества.

Не меньший интерес представляет продуктивность валерианы очереднолистной в исследованных ценопопуляциях. Реальная семенная и потенциальная семенная продуктивность у них колеблется в пределах 417.8-1262.21 семян и 839.6-1696.9 семяпочек на побег. Наибольший показатель семенной продуктивности наблюдается у ценопопуляции из Кытыла, а наименьший – из Боруллуо. Процент семенификации изменяется незначительно, в пределах от 50.02 до 62.44. Высокая семенная продуктивность растений создает достаточную базу для успешного семенного возобновления.

Таким образом, наши исследования показали, что в Западной Якутии валериана очереднолистная, произрастая в разных сообществах, образует устойчивые ценопопуляции. Наиболее продуктивным из них является ценопопуляция из Кытыла.

Литература

Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений// Жизнь популяций в гетерогенной среде. ч. 1. Йошкар-Ола, 1998. С. 146-149.

Горбунов Ю.Н. Валерианы флоры России и сопредельных государств: Морфология, систематика, перспективы использования. М.: Наука, 2002. 207 с.

Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология, 2001. №1. С. 3-7.

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИН «Ланар», 1995. 224 с.

Илюшечкина Н.В. Поливариантность онтогенеза и особенности структуры ценопопуляций *Valeriana officinalis* L и *Polemonium caeruleum* L.: Автореф. дисс... к.б.н. Сыктывкар, 1998. 27 с.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки, 1975. № 2. С. 7-34.

Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. 215 с.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА СОЛОНЕЧНИК

Скользнева Л.Н.
Заповедник «Галичья гора», Липецкая обл.
vgu@zadonsk.lipetsk.ru

Galathella angustissima (Tausch) Novopokr., *G. linosyris* (L.) Reichenb. fil., *G. villosa* (L.) Reichenb. fil. – малоизученные растения, встречающиеся в степных и лугово-степных сообществах Европы и Малой Азии. Материал собирался на территории Липецкой области, где в условиях северной лесостепи перечисленные виды относятся к редким растениям. С учетом этого применялись методики, разработанные для изучения ЦП редких видов растений (Голубев, 1977; Голубев, Молчанов, 1978).

Солонечник узкий, солонечник льновидный и солонечник мохнатый относятся к короткокорневищным кистекорневым растениям. Общая продолжительность полного онтогенеза растений данной жизненной формы невелика и составляет в среднем 7-15 лет (Жукова, 1995). При этом наиболее продолжительным является генеративный период (3.5-6 лет), наименее – постгенеративный (1.5-3 года). Вегетативное размножение осуществляется по типу старческой партикуляции, происходящей, как правило, в конце или, в некоторых случаях, в начале генеративного периода. Интенсивность партикуляции невысока. В частности, у солонечника узкого (*G. angustissima*) и солонечника льновидного (*G. linosyris*) образуются в среднем четыре клониста, не способных к омоложению. В процессе онтогенеза видов формируется компактная структура клона, не превышающая 5-7 см в диаметре. У солонечника мохнатого (*G. villosa*) образуются более рыхлые клоны. Почки возобновления закладываются на апикальном конце укороченного корневища. Слаборазветвленное корневище солонечника льновидного имеет до двух почек возобновления, более разветвленное корневище солонечника узкого – до 10 почек. Надземные побеги ортотропные. Монокарпический побег ветвится в верхней части, образуя боковые побеги второго и третьего порядка, несущие на концах корзинки. Объединенное соцветие – метелковидный тирс. Иногда (у солонечника льновидного) боковые побеги формируются в базальной части монокарпического побега. В этом случае по длине они сопоставимы с главной осью.

В самоподдержании ценопопуляций основное значение имеет семенное размножение. Потенциальная семенная продуктивность у солонечника узкого составляет в среднем 310 семян на один генеративный побег, у солонечника льновидного – 880 и у солонечника мохнатого – 114 семян на один генеративный побег.

Анализ возрастной структуры ценопопуляций трех видов солонечников показал, что в наиболее критическом положении находится *G. linosyris*. На территории области вид относится к категории исчезающих растений и известен лишь в двух точках (см. табл.).

Популяционные характеристики солонечника мохнатого, солнечника льновидного и солнечника узкого на территории Липецкой области

Номер ЦП	Местонахождение	*p*	*j*	*im*	*v*	*g1*	*g2*	*g3*	*ss*	*s*	Площадь ЦП, м^2	Плотность ЦП, особей/м^2
Galathella villosa (солонечник мохнатый)												
17	ур. Быкова Шея	0	0	0	0	33.3	66.7	0	0	0	-	б/п*, 3 особи
18	ур. Галичья гора	0	0	0	0	33.3	0	66.7	0	0	-	б/п, 3 особи
Galathella linosyris (солонечник льновидный)												
1	ур. Воронец	0	0	0	8.1	62.2	29.7	0	0	0	100	2.3
2	ур. Быкова Шея	0	0	1.8	10.6	54.5	30.0	3.0	0	0	400	2.2
3	ур. Быкова Шея	0	0	0	0	92.9	7.1	0	0	0	300	1.8
4	с. Бигильдино	0	0	0	0	66.7	33.3	0	0	0	1	б/п, 6 особей
5	с. Бигильдино	0	0	3.0	30.3	45.5	21.2	0	0	0	200	3.3
6	ур. Быкова Шея	0	0	3.0	30.3	53.0	10.3	3.3	0	0	300	6.0
7	ур. Быкова Шея	0	0	10.0	6.7	70.0	13.3	0	0	0	400	5.5
8	ур. Корытное	0	0	0	49.0	49.0	0	2.0	0	0	30	б/п, 11 особей
Galathella angustissima (солонечник узкий)												
9	ур. Воронец	0	0	0	6.9	55.2	37.9	0	0	0	250	2.4
10	ур. Быкова Шея	0	0	0	0	36.4	63.6	0	0	0	200	0.5
11	ур. Быкова Шея	0	0	0	3.8	73.1	15.4	7.7	0	0	200	1.7
12	ур. Липовка	0	0	0	0	21.7	65.2	8.7	4.3	0	150	0.8
13	ур. Липовка	0	0	0	5.9	35.3	29.4	17.6	11.8	0	300	1.1
14	ур. Липовка	0	0	0	0	31.6	68.4	0	0	0	100	1.8
15	ур. Быкова Шея	0	0	0	16.7	5.6	44.4	27.8	5.6	0	100	1.9
16	ур. Быкова Шея	0	0	0	41.3	39.1	2.2	13.0	4.3	0	6000	4.6

Примечание: б/п – бесплощадочный учет.

В каждом местонахождении отмечены лишь единичные особи. Такое положение вида связано с тем, что солонечник мохнатый на севере Среднерусской лесостепи находится вне зоны эколого-фитоценотического оптимума. Кроме того, оставшиеся местонахождения приурочены к заповедным территориям, где в условиях абсолютно-заповедного режима отмечена интенсивная мезофитизация сообществ. В степной зоне *G. linosyris* распространен значительно шире, вид не только хорошо переносит выпас, но и расширяет свои позиции на выпасаемых территориях (Горшкова, Семенова-Тян-Шанская, 1959). К причинам, ограничивающим развитие вида, относятся также некоторые биологические особенности (низкий процент семенификации, количество полноценных семян от общего числа составляет лишь 5%).

Солонечник льновидный на территории Липецкой области относится к категории уязвимых видов, был известен в восьми точках. При повторном обследовании произрастание вида не подтверждено в четырех пунктах. В оставшихся местонахождениях (8 ЦП) проанализированы основные популяционные характеристики (см. табл.). Из восьми ценопопуляций лишь в четырех вид находится в относительно удовлетворительном состоянии. Причины неудовлетворительного состояния ЦП различны: сенокосы до созревания семян (солонечники относятся к позднецветущим видам и созревание семян происходит в сентябре-октябре месяце), перевыпас.

Солонечник узкий на территории Липецкой области также относится к категории уязвимых видов. Из шести известных местонахождений в трех вид исчез. Оптимальных состояний для вида не обнаружено (см. табл.). В одной точке площади ЦП заметно увеличились (в урочище Липовка, где отмечались лишь единичные экземпляры, в настоящее время выделены три ценопопуляции, общей площадью 550 м^2). Большинство ценопопуляций вида находятся в неудовлетворительном состоянии (небольшие площади, низкая плотность, ярко выраженный неполночленный спектр). К лимитирующим развитие вида факторам, в первую очередь, относятся: мезофитизация степных сообществ, посадка лесных культур вблизи степных склонов, разработка карьеров.

Для сохранения солонечника мохнатого, солонечника льновидного и солонечника узкого на территории Липецкой области необходимо: включение в состав ООПТ местонахождений видов, не имеющих статуса охраняемых территорий; выращивание в культуре и посадка в ранее известные места обитания; умеренный выпас, способствующий ксерофитизации степных сообществ.

Литература

Голубев В.Н. К методике количественного изучения редких и исчезающих растений флоры Крыма // Бюл. гос. Никитск. бот. сада, 1977. Вып. 1 (32). 15 с.

Голубев В.Н., Молчанов Е.Ф. Методические указания к популяционно-количественному и эколого-биологическому изучению редких, исчезающих и эндемичных растений Крыма // Бюл. гос. Никитск. бот. сада, 1978. 41 с.

Горшкова А.А., Семенова-Тян-Шанская А.М. О продвижении на север под влиянием пастьбы южно-степных и полупустынных растений // Ботан. журн., 1959. Т. 37, вып. 5. С. 671-678.

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.

ДИНАМИКА ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКИ В ТЕЧЕНИЕ ГОДОВОГО ЦИКЛА В СРЕДНЕТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЕ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА

Соловьев В.А.
Сыктывкарский государственный университет, г. Сыктывкар
solovyov@ssu.komi.ru

Водяная полевка по продолжительности жизни относится к эфемерным видам, в связи с чем возрастная структура популяции непрерывно изменяется в течение года. Процесс этот отселектирован отбором в связи с особенностями абиотических и биотических условий в различных частях ареала. Наш регион является северным пределом распространения вида, отличающийся суровыми, континентальными условиями, которые определяют особенности местных популяций, в том числе и ее возрастную структуру. Перезимовавшие особи приступают к размножению со вскрытием рек, что в среднетаежной подзоне приходится на конец апреля, а чаще на первую декаду мая. Группа «перезимовавшие» далеко не однородна по возрастному составу. Сюда входят старые особи и зверьки первой генерации прошлого года, вес которых 200 г и более. Среди 121 перезимовавших они составляют 28%, 24 самца (19.8%) и 10 самок (8.2%). Это тоже не совсем однородная группа, состоящая в меньшей степени из старых полевок (senex) и зверьков весенней генерации прошлого года, достигших крупных размеров (adultus 2). Подавляющее большинство перезимовавших представлено зверьками, родившимися с конца июня по август. В наших сборах их 85 особей, или 70% (самцов 49.5%, самок 20.5). Эта группа, которую можно назвать как adultus 1, состоит из особей последующих летних генераций, родившихся с конца июня примерно до середины августа. Среди 22 полевок, отловленных в апреле-мае 1983 г., восемь особей по весу и длине тела были значительно ниже средних показателей взрослых (36%). В числе перезимовавших - три полевки, которые явно ушли в зиму как полувзрослые и их вес в мае оказался 97, 116 и 118 г. Это зверьки последней августовской генерации и они в позднеосенние месяцы не смогли набрать вес взрослых. В течение зимы они подросли, но по весу и длине тела значительно уступали взрослым, родившимся в июне-июле прошедшего года. Подтверждением этому может быть тот факт, что 3 сентября мы отлавливали полувзрослых полевок, вступающих в зиму с незавершенным ростом. В условиях дефицита кормов в зимний период, при жестких зимних температурах и увеличенной теплоотдаче при небольшой массе тела, большая часть энергии расходуется не на ростовые процессы, а на поддержание температуры организма. Следует полагать, что смертность их зимой гораздо выше, чем у полевок других возрастных групп и, вероятно, немногие из них доживают до весны.

Таким образом, в первой декаде августа размножение водяных полевок прекращается, и в зиму популяция вступает довольно пестрой по возрастному составу, о чем свидетельствует неоднородный возрастной состав полевок, отловленных в апреле-мае следующего года. В годы наивысшей численности популяции, каким был 1983 г., а в последующие 20 лет она больше никогда не достигала такого уровня численности, самые первые ювенильные полевки появлялись в первой декаде июня и популяция состояла из перезимовавших и ювенильных. Следует заметить, что перезимовавшие полувзрослые, которые по своим ростовым показателям в начале мая не достигали показателей взрослых, в июне догоняли их и эквифинальность ростовых процессов была очевидной. В конце июня полувзрослые самки первой (весенней) генерации тоже участвуют в размножении, и семь особей из 26 отловленных (26.2%) оказались беременными. При этом среднее число эмбрионов у них было достаточно высоким и равнялось 7.86, тогда как у взрослых сеголеток (adultus 1) этот показатель был 7.14, а в группе adultus 2-8.44. Вряд ли следует говорить о том, что полувзрослые самки более плодовиты, чем взрослые сеголетки, однако, приведенные цифры свидетельствуют о высокой плодовитости полувзрослых самок. Самцы этого возраста в половом процессе, видимо, не участвуют, их просто не допускают более взрослые самцы, имеющие явные преимущества в выборе самки. В июле же они достигают веса взрослых и вполне конкурентоспособны в споре за самку. К этому времени численность старых особей (senex), значительно снижается и их вклад в генофонд популяции становится ничтожно малым. Популяция состоит из взрослых сеголеток (размножающихся), полувзрослых и ювенильных зверьков, достигая в этот месяц пика численности. Следует отметить уникальный факт: 2 июня 1984 г. была отловлена ювенильная самка, вес которой был 38 г, а длина тела 100 мм с восьмью эмбрионами. Все остальные ювенильные самки, а их было поймано за три года высокой численности 34 особи, не имели следов беременности. Взрослые сеголетки участвуют в размножении 38.8%, а полевки из группы adultus 2 – 75%. Это в основном зверьки первой весенней генерации. Максимальное количество эмбрионов (11) отмечено у двух самок в этой возрастной группе. В июле три самки этого же возраста были подсосными и беременными (повторная беременность).

Таким образом, основной вклад в генофонд популяции вносят самки первой (весенней) генерации, в меньшей степени – старые из группы senex, вес которых находился в пределах 230-250 г. Как отмечалось выше, в первой декаде августа, а в отдельные годы – в середине августа, размножение прекращается и популяция состоит из взрослых сеголеток, полувзрослых, а старые полевки из группы senex практически отмирают.

Резюмируя выше изложенное, следует отметить, что в условиях среднетаежной зоны европейского Северо-Востока число генераций водяной полевки сокращается, и поэтому возрастная структура популяции оказывается более обедненной. В связи с пессимальностью абиотических и биотических факторов некоторая часть зверьков последней генерации уходит в зиму с незавершенным ростом, и вес этих особей значительно ниже зверьков первых летних генераций. В годы вспышки численности в размножении принимают участие не только перезимовавшие полевки, но и полувзрослые самки и даже беременными могут оказаться ювенильные особи. В этом мы видим адаптацию к быстрому наращиванию численности популяции при укороченном лете.

ВИТАЛИТЕТНАЯ СТРУКТУРА РАЗЛИЧНЫХ КОМПОНЕНТОВ ПОПУЛЯЦИЙ *PINUS SYLVESTRIS* L. В ЕСТЕСТВЕННЫХ И НАРУШЕННЫХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ

Ставрова Н.И.
Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург
nata@AS7542.spb.edu

Сравнительный анализ виталитетных спектров отдельных структурных компонентов популяций древесных растений позволяет охарактеризовать их современное состояние, генеративный потенциал и динамические тенденции в конкретных условиях внешней среды.

Исследования проводились на территории Мурманской области. Анализировались популяции сосны обыкновенной, сформировавшиеся после интенсивных пожаров давностью 50-70 лет в местообитаниях северотаежных сосновых лесов лишайникового и лишайниково-зеленомошного типов и еловых лесов зеленомошного типа. Данные получены на 14 пробных площадях, размером 0.1 га, расположенных на расстоянии 65 (региональный фон), 30, 12 и 4-8 км от комбината по производству цветных металлов. На каждой пробной площади по квадратам 5×5 м был выполнен учет всех особей сосны высотой более 0.2 м. Для каждой особи измерялись основные морфометрические показатели (высота, диаметр у основания и на высоте 1.3 м) и определялась категория состояния по соотношению параметров кроны (протяженности живой части, радиуса, плотности) с параметрами кроны эталонной особи соответствующей возрастной группы. Использована 5-балльная шкала: I – здоровые особи (параметры кроны – >75-100% от эталонных), II – ослабленные (параметры кроны – >50-75% от эталонных), III – сильно ослабленные (>25-50% от эталонных), IV – отмирающие (>0-25% от эталонных), V – сухие. В составе популяций сосны выделялись три основных компонента: господствующий (древесный ярус) – особи с диаметром на высоте 1.3 м ≥4 см, подчиненный 1-й (подрост) – особи с диаметром на высоте 1.3 м ≥0.5 см, но < 4 см, подчиненный 2-й (возобновление) – особи с диаметром на высоте 1.3 м < 0.5 см.

Господствующая часть популяций сосны в фоновых условиях отличается неравномерным, положительно асимметричным виталитетным спектром, характеристики которого обусловлены значительным преобладанием особей I категории жизненного состояния (см. рис., а). Доля здоровых особей в составе древесного яруса исследованных популяций сосны варьирует от 50 до 70%, в соответствии с этим величина коэффициента асимметрии (A) составляет 1.8-1.5, относительная выравненность распределений ($E_{отн.}$) – 45-50%, индекс жизненного состояния (L) – 0.80-0.90. Параметры виталитетных спектров древесного яруса зависят от плотности и текущего возраста первых генераций сосны: чем ниже плотность и меньше возраст древесного яруса, тем больше доля здоровых особей в его составе, резче выражена правосторонняя (положительная) асимметрия распределений, меньше степень выравненности спектров, выше общий уровень жизненного состояния. В составе подроста преобладают ослабленные и сильно ослабленные особи (см. рис., б). Виталитетные спектры подроста варьируют от слабо положительно асимметричных до центрально симметричных (A=0.9- 0.01) в зависимости от плотности древесного яруса и отличаются более низкими значениями индекса состояния (L=0.50-0.40). Для возобновления (см. рис., в) характерно преобладание сильно ослабленных и отмирающих особей, а в популяциях с высокой плотностью – отмирающих и сухих; центральная симметрия или отрицательная асимметрия виталитетных спектров и наиболее низкие, по сравнению с другими компонентами, значения индекса состояния (L=0.20-0.30). По величине индекса L компоненты популяций в фоновых условиях образуют следующий ряд: древесный ярус > подрост > возобновление.

В условиях низкого и среднего уровня промышленного загрязнения (18-30 км от источника выбросов) господствующая часть популяций сосны характеризуется достоверным (в среднем двукратным) снижением доли здоровых особей и преобладанием ослабленных (см. рис., г), уменьшением степени положительной асимметрии (A – до 1.3-0.7), повышением выравненности спектров, снижением индекса жизненного состояния до 0.70–0.50. В противоположность древесному ярусу виталитетные спектры подчиненных компонентов популяций сосны в рассматриваемых условиях (см. рис., д, е) не обнаруживают отрицательной динамики. Индекс жизненного состояния

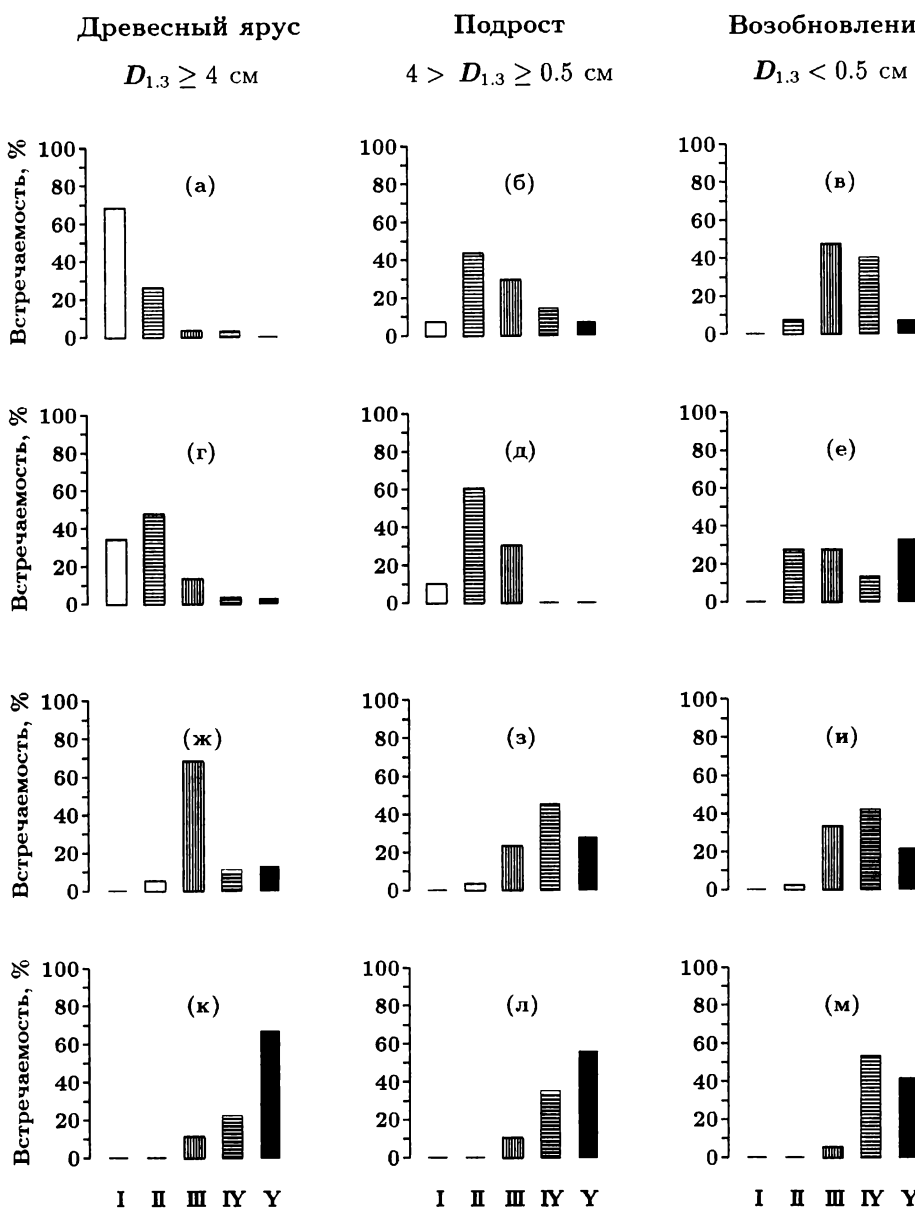


Рис. Виталитетные спектры компонентов популяций сосны обыкновенной на расстоянии 65 км (а-в), 30 км (г-е), 12 км (ж-и), 8 км (к-м) от медноникелевого комбината (г. Мончегорск, Мурманская обл.). Римскими цифрами обозначены категории жизненного состояния: I – здоровые, II - ослабленные, III – сильно ослабленные, IV – отмирающие, V – сухие.

подроста и возобновления, по сравнению с фоновой зоной, остается без изменения или несколько повышается. В соответствии с этим соотношение компонентов популяций по величине индекса жизненного состояния (L) изменяется: древесный ярус (0.45-0.70) = подрост (0.50-0.65) > возобновление (0.30-0.35).

При высоком уровне загрязнения (12 км от источника выбросов) виталитетные спектры всех компонентов популяций (см. рис., ж-и) характеризуются преобладанием сильно ослабленных и отмирающих особей (70-80%), центральной симметрией (А от 0.6 до -0.6). Индекс жизненного состояния древесного яруса, по сравнению с фоновыми условиями, снижается в три-четыре раза, подроста и возобновления – в 1.5-3. По величине индекса компоненты популяций образуют ряд: древесный ярус (0.25-0.35) > подрост (0.10-0.20) = возобновление (0.10-0.20). На расстоянии менее 8 км от источника загрязнения отмечается существенное изменение виталитетных распределений и сглаживание различий в жизненном состоянии разных компонентов популяций сосны (см. рис., к-м). Положительно асимметричные и центрально симметричные спектры преобразуются в резко отрицательно асимметричные (А – до -1.7); соотношение компонентов популяций по величине индекса жизненного состояния (L): древесный ярус (0.07) = подрост (0.08) = возобновление (0.07).

Выполненные исследования позволяют количественно оценить влияние естественных (внутрипопуляционная конкуренция) и антропогенных факторов на жизненное состояние различных компонентов популяций сосны обыкновенной в условиях европейского Севера.

ВОЗРАСТНАЯ ИНВЕРСИЯ ДЕПОНИРОВАНИЯ ^{90}SR В КОСТНОЙ ТКАНИ ПОЗВОНОЧНЫХ НА ВУРСе: ПОПЫТКА ОБЪЯСНЕНИЯ

Стариченко В.И.
Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург
starichenko@ipae.uran.ru

На территориях, загрязненных радионуклидами (например, ВУРС), у позвоночных животных отмечены случаи возрастной инверсии аккумуляции ^{90}Sr – нарушение возрастной закономерности депонирования радионуклида (Тарасов, 2000; Тарасов и др., 2001; Стариченко, 2002) – в скелете некоторых молодых особей фиксируется значительно бóльшая, по сравнению со старыми животными, концентрация ^{90}Sr; в лабораторном эксперименте при хронической затравке животных существует прямо противоположная закономерность: взрослые особи накапливают большее количество радионуклида, чем молодые. Это может быть связано как с обитанием на более радиоактивно грязных территориях, так и с неучитываемыми морфо-физиологическими нарушениями в развитии костной ткани. Последнее предположение было проверено нами в модельном эксперименте на мышах линии СВА. В качестве модификатора ростовых процессов использована овсяная диета (с добавлением кускового мела и зелени) с момента родов и до забоя детенышей (Стариченко и др., 1993). Половине выращенного потомства из контрольной и «овсяной» групп ^{90}Sr был введен (однократно, внутрибрюшинно) в возрасте 54-57 суток, второй половине – в возрасте 81-85 суток. Забой осуществлен через три недели после введения радионуклида. Радиометрия проведена на приборе RFT 10 MHz-Zahler VAG-120.

К моменту окончания первого этапа эксперимента животные достигли возраста ~2.5 месяцев, т.е. их хронологический возраст соответствовал стадии половой зрелости, что и подтверждалось в отдельных семействах контрольной группы, где происходило спаривание самцов и самок. У «овсяных» животных такого зарегистрировано не было. «Овсяные» животные были гораздо мельче контрольных (без явно выраженных диспропорций в размерах тела): масса тела для контрольной и «овсяной» групп составляла 17.6±0.2 и 11.7±0.2 г; масса бедренных костей – 0.100±0.001 и 0.073±0.001 г соответственно. К окончанию второго этапа эксперимента (возраст ~ 3,5 мес.) животные в обеих группах несколько подросли, но соотношение массовых характеристик тела и скелета осталось прежним: масса тела – 21.7±0.3 и 13.7±0.3 г; масса бедренных костей – 0.120±0.001 и 0.086±0.002 г соответственно. Различия между всеми исследованными группами достоверны ($p<0.01$).

Концентрация ^{90}Sr в бедренной кости экспериментальных животных представлена на рисунке (цифрами отмечены экспериментальные группы: 1, 2 – контроль и «овес» I-го возраста; 3, 4 – II-го возраста). Например, для I-го возраста концентрация ^{90}Sr составляет в контроле и опыте 935±17 и 1606±24 Бк/г, для II-го возраста – 643±10 и 1266±45 Бк/г соответственно. С возрастом концентрация радионуклида закономерно снижается. Однако при сравнении групп друг с другом выявлены достоверные различия, что свидетельствует о пролонгированном влиянии выбранного воздействия, которое с течением времени не приводит к сближению исследованных параметров в опытных и контрольных группах. Анализ влияния половой принадлежности на аккумуляцию ^{90}Sr подтвердил давно утвердившееся в радиобиологии мнение об относительно незначительном вкладе половых различий в накопление большинства остеотропных радионуклидов (Стариченко и др., 1993).

Вместе с тем известно, что остеоидная (не полностью минерализованная) ткань по отношению к остеотропным веществам, обладая сравнимыми с костной тканью сорбционными свойствами, по своим десорбционным способностям гораздо ниже (Любашевский, 1980), т.е. не полностью минерализованная костная ткань удерживает депонированные на ее поверхностях радионуклиды сильнее. Оценка соотношения минерального и органического компонентов в костях опытных и контрольных животных показала, что коэффициент озоления бедренной кости для животных I-го возраста оказался равным 3.2±0.02 – для контроля и 4.4±0.05 – для опыта; 3.0±0.01 и 4.1±0.07 – для II-го возраста соответственно, т.е. кости опытных животных при сгорании дают меньше зольного остатка, чем кости контрольных животных, что свидетельствует о наличии в их составе меньшего количества минерального вещества.

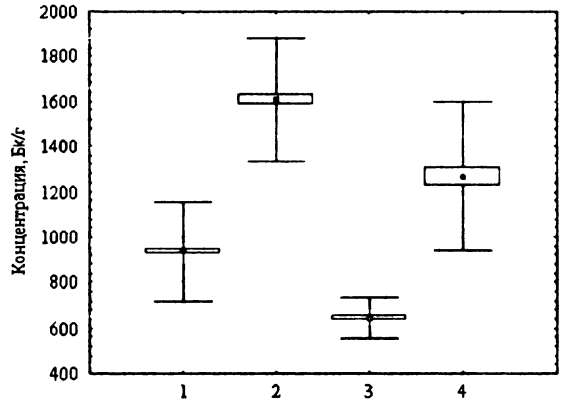


Рис. Концентрация стронция-90 в бедренной кости экспериментальных животных.

Таким образом, настоящей, полностью сформировавшейся кости в скелете «овсяных» животных приблизительно на 25% меньше, чем у контрольных ($p<0.01$). По прошествии месяца (временной разрыв между I и II возрастом) коэффициент озоления уменьшается в обеих группах, т.е. степень минерализации костной ткани увеличивается, однако разрыв между контролем и опытом сохраняется на прежнем уровне.

Об изменении темпов роста скелета, несмотря на гармоничное развитие отдельных сегментов тела, свидетельствуют и различия величины индексов бедренной и большеберцовой костей (отношение массы бедренной/ большеберцовой кости в мг к массе тела в г). В опытных группах они равны 5.6 для бедра и 4.5 – для большеберцовой кости в сравнении с 6.2 и 5.2 соответственно в контроле.

Факт замедления ростовых процессов и изменения химического состава костей при недостаточном поступлении в организм веществ, необходимых для нормального образования костной ткани, прежде всего кальция, витаминов и белков, хорошо известен и описан в литературе (Румянцев, 1958; Пархон, 1959; Касавина, Торбенко, 1979). В этом случае костный возраст не соответствует хронологическому.

Таким образом, диета, состоящая в течение длительного времени из овса, не только замедляет темп роста тела, но и дифференциацию морфологических структур скелета, вызывая несоответствие хронологического и физиологического возрастов. Если предположить, что в природной среде у некоторых особей физиологический возраст костной ткани в силу ряда причин может быть значительно меньше хронологического, т.е. кость недообызвествлена и поэтому сильнее накапливает остеотропные радионуклиды, то факт более интенсивного кумулирования ^{90}Sr в скелете этих животных можно удовлетворительно объяснить полученными нами результатами.

Литература

Касавина Б.С., Торбенко В.П. Жизнь костной ткани. М.: Наука, 1979. 176 с.

Любашевский Н.М. Метаболизм радиоизотопов в скелете позвоночных. М.: Наука, 1980. 255 с.

Пархон К.И. Возрастная биология. Клинические и экспериментальные исследования. Бухарест: Изд-во литературы на иностранных языках, 1959. 467 с.

Румянцев А.В. Опыт исследования эволюции хрящевой и костной тканей. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 376 с.

Стариченко В.И. Уровень депонирования ^{90}Sr в костной ткани обыкновенной слепушонки на ВУРСе // Региональная научно-практическая конференция «ВУРС-45». Озерск: Редакционно-издательский центр ВРБ, 2002. С. 288-291.

Стариченко В.И., Любашевский Н.М., Попов Б.В. Индивидуальная изменчивость метаболизма остеотропных токсических веществ. Екатеринбург: Наука, 1993. 165 с.

Тарасов О.В. Радиоэкология наземных позвоночных головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа: Дис. ... канд. биол. наук. Озерск: Опытная науч.-исслед. станция ПО «Маяк», 2000.

Тарасов О.В., Любашевский Н.М., Стариченко В.И. Экологические факторы как модификаторы фундаментальных закономерностей метаболизма ^{90}Sr и ^{239}Pu, ^{240}Pu у позвоночных в радиоактивной среде // IV съезд по радиационным исследованиям: Тез. докл. М., 2001. Т. 2. 614 с.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЛИШАЙНИКОВ *PHYSCIA STELLARIS* (L.) NYL. И *XANTHORIA PARIETINA* (L.) TH. FR. В УСЛОВИЯХ ГОРОДА

Суетина Ю.Г., Глотов Н.В.
Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола
botanica@marsu.ru

В популяционно-экологических исследованиях значительный интерес представляет изучение изменчивости признаков приспособленности репродуктивных особей в изменяющихся условиях среды.

Цель работы – изучение изменчивости площади слоевища и числа апотециев у генеративных особей эпифитных лишайников *Physcia stellaris* (L.) Nyl. и *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в разных по уровню загрязнения зонах города.

Исследования проводили в 2001 г. на территории г. Йошкар-Ола. Выполнено зонирование территории на основе распространения индикаторных видов лишайников (Суетина, 1999). В каждой зоне загрязнения собирали по 12 слоевищ молодого (*g1*) и средневозрастного (*g2*) онтогенетических состояний обоих видов, произрастающих на липе сердцелистной (*Tilia cordata* Mill.).

Поскольку изучаемые признаки сильно скоррелированы как у *P. stellaris* (коэффициент корреляции Спирмена $r_s=0.87$; $p<0.001$), так и у *X. parietina* ($r_s=0.94$; $p<0.001$), то ниже приводятся результаты только по площади слоевища.

Трехфакторный (вид, онтогенетическое состояние, зона загрязнения) дисперсионный анализ показал, что статистически высоко значимы эффекты онтогенетического состояния и зоны загрязнения ($p<10^{-7}$), в то время как площади слоевищ двух видов не различаются. Однако последнее является следствием своеобразного сочетания

взаимодействия факторов: статистически значимы все парные взаимодействия ($p<0.01$) и на 5%-ном уровне даже взаимодействие вид – онтогенетическое состояние – зона загрязнения ($p=0.03$) (см. рис.).

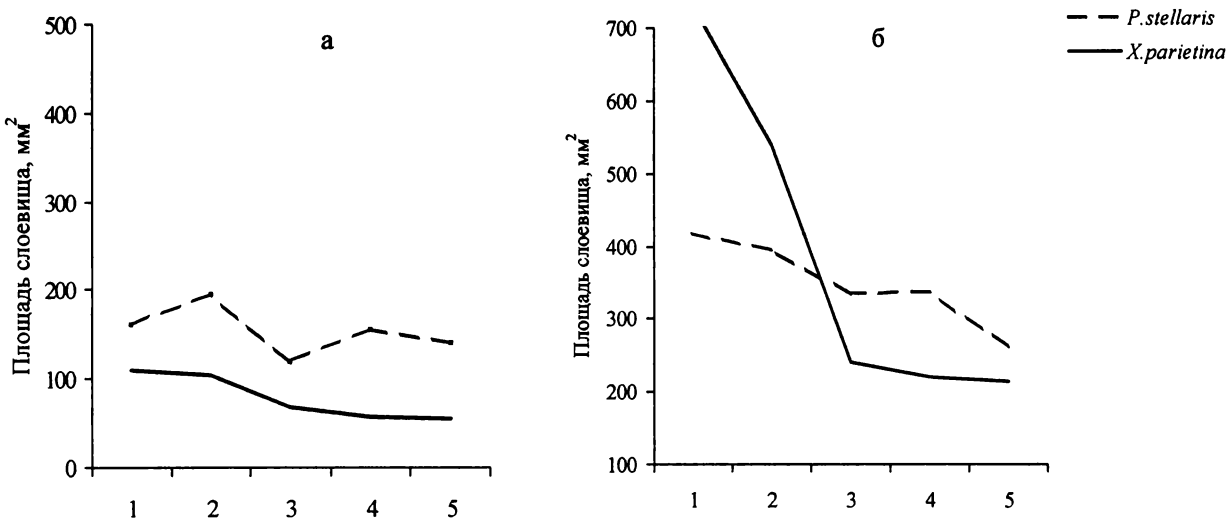


Рис. Изменение площади слоевища у видов *P. stellaris* и *X. parietina* в *g1* (а) и *g2* (б) онтогенетическом состоянии. Зоны загрязнения: 1 – наименьшего загрязнения, 2 – слабого загрязнения с преобладанием щелочных компонентов, 3 – слабого загрязнения с преобладанием кислых компонентов, 4 – умеренного загрязнения, 5 – сильного загрязнения.

В *g1* онтогенетическом состоянии площади слоевищ *P. stellaris* выше, чем у *X. parietina*, при систематическом уменьшении площади слоевищ обоих видов с увеличением степени загрязнения. В *g2* состоянии (при большей, естественно, площади слоевищ по сравнению с *g1*) картина другая. В зонах (1) наименьшего и (2) слабого загрязнения с преобладанием щелочных компонентов площадь слоевищ *X. parietina* явно больше, но при увеличении уровня загрязнений – зоны (3), (4), (5) – меньше, чем у *P. stellaris*. Наблюдается общая тенденция к уменьшению площади слоевищ с увеличением уровня загрязнения, гораздо резче выраженная у *X. parietina*.

Проявление различий в *g2* онтогенетическом состоянии, возможно, объясняется тем, что в этом состоянии уже хорошо развиты плодовые тела – апотеции, которые в *g1* состоянии только начинают формироваться. Поскольку апотеции не покрыты ко́ровым слоем (плотная верхняя и нижняя кора слоевища лишайников препятствует доступу вредных соединений и частиц – Шапиро, 1996), возможность проникновения через апотеции различных веществ в слоевище в *g2* повышается.

Влияние загрязнения воздуха на лишайники проявляется через прямое действие и через изменение свойств субстрата. Подщелачивание среды (золой, кальцийсодержащей пылью и т.п.) вызывает повышение pH субстратов (Нильсон, Мартин, 1982), что, как показано в работе, более благоприятно для развития слоевищ *X. parietina*. Это подтверждает и тот факт, что в природных местообитаниях *X. parietina* в качестве источника питательных веществ использует субстраты с высоким уровнем pH: кору деревьев, каменные кладки, черепицу крыш, известняк и морские скалы (Wirth, Düll, 2000).

Таким образом, показана необходимость характеристики морфологических признаков лишайников в разных онтогенетических состояниях генеративного периода, а не в среднем для всех особей. *X. parietina* является более чувствительной по сравнению с *P. stellaris* к эвтрофикации субстрата и, в целом, более чувствительной к степени и характеру загрязнения. При этом необходимо учесть, что чувствительность вида лишайника к загрязнению зависит от климатических особенностей местообитания, вида загрязнения, городской застройки, видовой принадлежности дерева (в случае эпифитных лишайников), скорости роста и расселения и других биологических особенностей лишайников.

Исследования проведены при поддержке гранта НП «Университеты России» (УР.07.01.012) и гранта МарГУ (задание Минобразования РФ).

Литература

Нильсон Э.М., Мартин Л.Н. Эпифитные лишайники в условиях кислого и щелочного загрязнения // Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Таллин, 1982. Ч.2. С. 88-100.

Суетина Ю.Г. Изменения эпифитной лихенофлоры и структуры популяции *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в городской среде: Автореф. дис. … к.б.н. Йошкар-Ола, 1999. 26 с.

Шапиро И.А. Физиолого-биохимические изменения у лишайников под влиянием загрязнения // Усп. совр. биол., 1996. Т. 116. №2. С.158-171.

Wirth V., Düll R. Farbatlas Flechten und Moose. Stuttgart: Ulmer, 2000. S. 90.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ТАКТИКИ И СТРАТЕГИИ *FRITILLARIA RUTHENICA* WIKSTR. В БАШКИРСКОМ ЗАУРАЛЬЕ

Сулейманова В.Н.[1], Ишмуратова М. М.[2]
[1] ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б.М. Житкова, г. Киров
[2] Сибайский институт Башкирского государственного университета, г.Сибай
wild_grass@vniioz1.kirov.ru

Рябчик русский (*Fritillaria ruthenica* Wikstr.) сем. Liliaceae – редкий вид флоры Башкортостана, занесенный в «Красную книгу Республики Башкортостан» с категорией редкости III (Красная..., 2001). Исследования состояния ценопопуляции (ЦП) этого вида в Башкортостане ранее не проводились.

Изучено 4 ЦП *F. ruthenica* в условиях разной степени антропогенных нагрузок, выпаса и рекреации. Все они приурочены к степным сообществам нижней и средней части юго-западных, западных, восточных и северных склонов хр. Ирендык.

Исследования онтогенетических стратегий проводились в соответствии с разработками, предложенными М.М. Ишмуратовой и А.Р. Ишбирдиным (2002). Градиент ухудшения условий обитания *F. ruthenica* на Южном Урале рассчитан по индексу виталитета ЦП (IVC), который выстраивали по уменьшению индекса (см. рис.). В работе даны типы онтогенетических тактик, которые отражают тенденции на уровне варьирования отдельных морфогенетических параметров по методике Ю.А. Злобина (1989).

Для *F. ruthenica* характерно несколько типов чистых и комбинированных онтогенетических тактик: дивергентная, конвергентная, дивергентно-конвергентная.

Дивергентную тактику проявляет изменчивость следующих морфологических признаков: длина репродуктивного побега, ширина листьев нижней и средней формации, число и длина листьев средней формации. При этом коэффициент вариации признака в ряду ухудшения условий обитания возрастает.

Конвергентная тактика присуща для изменчивости таких морфологических признаков, как ширина лепестков внутреннего круга околоцветника, число цветков. При этом изменчивость признака на градиенте ухудшения условий обитания понижается.

Дивергентно-конвергентная тактика характерна для изменчивости таких морфологических признаков, как длина лепестков внутреннего круга околоцветника, число листьев верхней формации, число и длина листьев нижней формации. При этом коэффициент вариации признака при ухудшении условий обитания сначала повышается, а затем понижается.

На градиенте ухудшения условий обитания происходит сначала усиление морфологической интеграции особей *F. ruthenica*, что выражается в повышении индекса морфологической интеграции (от 34.1 до 56%), затем при дальнейшем ухудшении – разрушение координированности развития растения на морфологическом уровне. Это выражается в снижении индекса морфологической интеграции (до 35.2%).

На градиенте ухудшения условий местообитаний изменяются демографические показатели в ЦП. Уменьшаются доля проростков от 9.20% до 0 и общая доля прегенеративных особей в ЦП, причем соотношение прегенеративных особей к генеративным меняется от 7.31 до 2.57%. При этом число генеративных особей от суммы взрослых особей увеличивается от 30.6 до 67.0%. Процент семенификации на градиенте ухудшения имеет тенденцию к росту (от 78.09

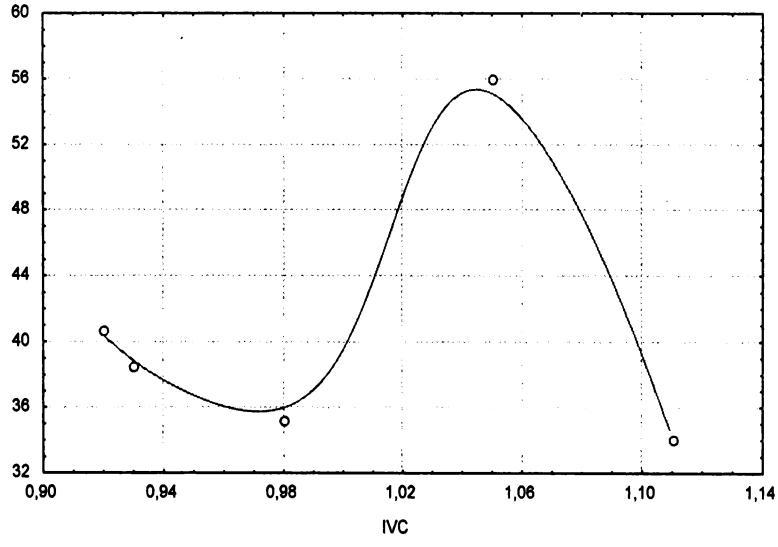


Рис. Изучение морфологической интеграции *Fritillaria ruthenica* Wikstr. с улучшением условий обитания (по оси абсцисс – индекс жизненности ценопопуляции (IVC), по оси ординат – их соотношения).

до 83.04%). На градиенте ухудшения обитаний мы наблюдаем противоположные тенденции в уменьшении доли проростков в ЦП и увеличение генеративных особей и процента семенификации. Однако интенсивная антропогенная нагрузка даже при увеличении генеративных особей и процента семенификации не позволяет поддерживать высокую долю прегенеративных особей в ЦП.

Таким образом, в онтогенетической стратегии для *F. ruthenica* характерно проявление защитной и стрессовой компоненты. При ухудшении условий сначала наблюдается защитная компонента, что выражается в повышении индекса морфологической интеграции. При дальнейшем ухудшении условий обитания наблюдается проявление стрессовой компоненты, что выражается в понижении индекса морфологической интеграции. На градиенте ухудшения условий обитания повышается координированность особей на уровне семенного возобновления: увеличиваются число генеративных особей в ЦП и их семенная продуктивность. Подобный тип поведения характерен растениям со смешанной CRS стратегией.

Литература

Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань, 1989. 147 с.

Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р. Об онтогенетических тактиках *Rhodiola iremelika* // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Сб. тез. и докл. IV Всероссийского популяционного семинара. Нижний Тагил, 2002. С. 76-78.

Красная книга Республики Башкортостан. Уфа: Китап, 2001. Т.1. 280 с.

ГЕТЕРОХРОННОСТЬ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОЛОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ НАСЕКОМЫХ

Суходольская Р. А.
Институт экологии природных систем АН Республики Татарстан, г. Казань
sukhodol@iens.kcn.ru

Во второй половине прошлого века была сформулирована, а затем экстраполирована на все бинарные системы теория дихронной эволюции полов (Геодакян, 1965, 1989, 1998а, 1998б). Одним из ее положений является следующее: в оптимальных, стабильных условиях среды, когда нет необходимости в эволюционной пластичности, основные характеристики раздельнополой популяции – соотношение и дисперсия полов как отношение разнообразия мужских и женских особей по данному признаку, половой диморфизм как отношение среднего генотипа мужских и женских особей по этому признаку – уменьшаются и имеют минимальное значение, падают рождаемость и смертность мужского пола, в мужской части популяции сокращаются размах изменчивости и разница между мужским и женским полом. Все это снижает экологическую пластичность популяции. В экстремальных условиях изменчивой среды, когда для быстрой адаптации требуется высокая эволюционная пластичность, идут обратные процессы. Резкие изменения среды отражаются, прежде всего, на экологической подсистеме - на мужском поле, и поэтому резкие изменения половых характеристик популяции свидетельствуют об экологическом неблагополучии.

Целью настоящего исследования было выяснить, действительно ли самки и самцы одной и той же популяции отличаются по объему изменчивости. В анализ были взяты два вида жужелиц и один вид бронзовок.

Жужелиц отлавливали стандартным методом в лесных битопах, расположенных в среднем течении р. Вятка (Кукморский р-н Республики Татарстан). Для одного из видов – *Carabus estreicheri* F.-W. – это северная граница ареала, другой вид – *Pterostichus melanarius* Ill. – эврибионтный космополит. Выборки из популяций обоих видов (по 350 особей) анализировались по одним и тем же признакам: размерам жуков, коэффициенту вариации мерных признаков, индексам, характеризующим габитус тела. Результаты обработаны дифференцированно – для самок и самцов.

Показано, что в популяциях жужелиц, обитающих на краю ареала, четче выражен половой диморфизм по размерам и увеличен объем изменчивости у самцов. У эврибионтного мультисезонного вида такие закономерности не обнаружены. Это говорит в пользу тезиса, что на краю ареала, где условия обитания для вида не являются оптимальными и микроэволюционные сдвиги идут быстрее, гетерохронность изменчивости полов выражена явственно. У эврибионтного вида гетерохронность изменчивости полов не обнаруживается. Работа требует продолжения в плане исследования популяций других видов жужелиц и в других точках ареала.

Бронзовки (*Oxythyrea funesta Poda,* Coleoptera, Scarabeidae) в количестве 350 особей были отловлены в районе, в сильной степени загрязненном воздушными эмиссиями (окрестности г. Набережные Челны, Республика Татарстан). Морфометрический анализ, проведенный отдельно по самцам и самкам, показал, что в популяциях, обитающих в явно неблагоприятном биотопе, нет четко выраженного полового диморфизма ни по размерам тела, ни по окраске, а объем изменчивости мерных признаков, оцениваемый по коэффициентам вариации, в основном больше у самок. Подобные результаты могут объясняться как вагильностью бронзовок, так и неоднозначностью реакции их популяций на воздушное загрязнение. И первый, и второй тезисы требуют подтверждения, связанного с продолжением полевых и лабораторных исследований.

Литература

Геодакян В.А. Роль полов в передаче и преобразовании генетической информации // Проблемы передачи информации, 1965. Т. 1. № 1. С. 105-113.

Геодакян В.А. Теория дифференциации полов в проблемах человека // Человек в системе наук. М.: Наука, 1989. С. 171-189.

Геодакян В.А. Эволюционная роль половых хромосом // Генетика, 1998а. Т. 34. №8. С. 1171-1184.

Геодакян В.А. Об эволюционной близорукости экологических концепций // Теория эволюции: наука или идеология? // Тр. XXV Любищевских чтений. Ценологические исследования. Вып. VII. МОИП. Центр системных исследований. М.-Абакан, 1998б. С. 244-249.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ТАКТИКИ И СТРАТЕГИЯ *NEOTTIA NIDUS-AVIS* (L.) RICH. НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

Суюндуков И.В., Каипов Ф.З.

Сибайский институт Башкирского государственного университета, г. Сибай

sujundukov11@mail.ru

Цель настоящей работы – исследовать изменчивость морфологических признаков, онтогенетические тактики и стратегию выживания *Neottia nidus-avis* (сем. Orchidaceae) на Южном Урале.

Исследования проводили в полевые сезоны 2002-2003 гг. в горно-лесной зоне Южного Урала. Всего было исследовано девять ценопопуляций (ЦП). При изучении морфологических особенностей генеративных особей учитывали высоту растения, диаметр стебля, число листьев, длину соцветия, число цветков в соцветии, длину метамеров в соцветии и параметры губы цветка (длину, ширину, индекс). Для каждого параметра вычислены средние значения, ошибки средних значений и коэффициенты вариаций (C_V). Стратегия вида определялась нами по характеру тренда индекса морфологической интеграции (I), рассчитываемого как доля достоверных коррелятивных связей от числа возможных парных связей (Злобин, 1989). Изменение индекса морфологической интеграции изучалось вдоль экоклина, устанавливаемого по индексу виталитета ЦП по размерному спектру особей (IVC) (Ишмуратова, Ишбирдин, 2002).

Анализ изменчивости морфологических признаков генеративных особей в исследованных ЦП показал, что уровень варьирования большинства признаков средний и высокий. Наиболее изменчивы высота растения (C_V=20.4-25.5%), длина соцветия (C_V=16.6-28.9%), диаметр стебля (C_V=17.1-33.7%), число листьев (C_V=14.9-25.1) и число цветков в соцветии (C_V=13.8-33.7%). Наименее изменчивыми являются параметры губы: длина (C_V=9.3-15.7%), ширина (C_V=9.6-19.7%) и индекс (C_V=5.5-20.0 %).

Оценка изменчивости морфологических признаков в ряду ухудшения условий показала, что для *N. nidus-avis* характерна конвергентная онтогенетическая тактика для всех исследованных признаков. Это означает, что с ухудшением условий уровень изменчивости признаков снижается. На рисунке 1 приведена кривая изменения коэффициента вариации на градиенте ухудшения условий для числа цветков в соцветии. Такая конвергентная тактика служит выживанию *N. nidus-avis* в условиях усиления стресса.

Оценка изменения морфологической целостности особей в ЦП вдоль экоклина показала, что с ухудшением условий роста вначале происходит незначительное снижение уровня морфологической интеграции признаков (рис. 2). При дальнейшем возрастании стресса происходит усиление координация в развитии морфологических

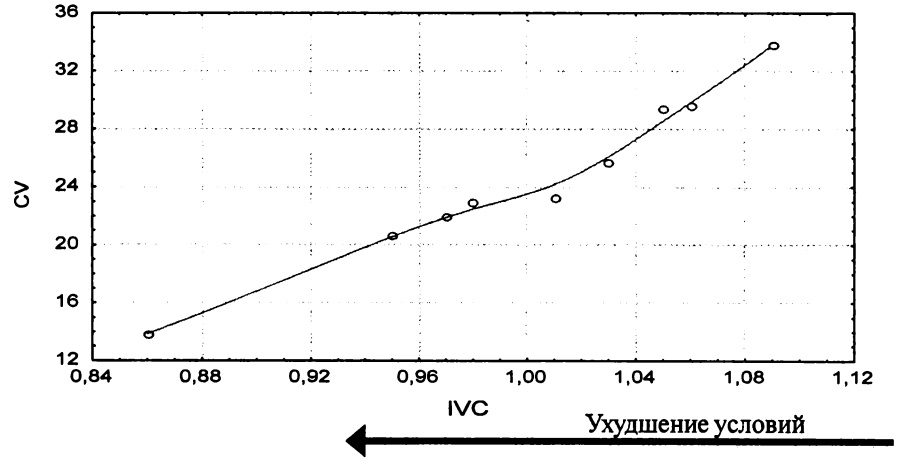


Рис. 1. Изменение коэффициента вариации числа цветков в соцветии *Neottia nidus-avis* в зависимости от виталитета особей в ценопопуляции (по оси абсцисс – индекс виталитета ценопопуляции, по оси ординат – коэффициент вариации).

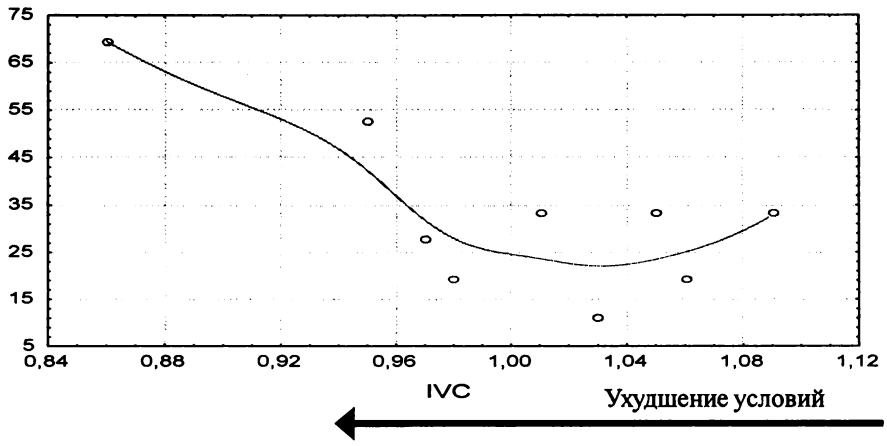


Рис. 2. Изменение индекса морфологической интеграции *Neottia nidus-avis* в ряду ухудшения экологических условий обитания. По оси абсцисс – индекс виталитета ценопопуляции, по оси ординат – индекс морфологической интеграции.

признаков. В этой стратегии вида наблюдается чередование стрессовой и защитной компонент (Злобин, 1989), причем последняя носит более выраженный характер. В худших условиях произрастания отмечен самый высокий индекс морфологической интеграции (I=69.4%). Таким образом, с ухудшением условий обитания у *N. nidus-avis* уменьшается габитус особей, снижается изменчивость морфологических признаков и растет уровень координации в развитии растений.

Литература

Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань, 1989.147 с.

Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р. Об онтогенетических тактиках *Rhodiola iremelica* // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Сб. тез. докл. 4 Всерос. популяционного семинара. Нижний Тагил, 2002. С. 76-78.

Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988. 316 с.

ОСОБЕННОСТИ ИЗУЧЕНИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ЛАНДЫША МАЙСКОГО В ЦЕЛЯХ БИОИНДИКАЦИИ

Талипова Е.В.
ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б. М. Житкова, г. Киров
wild_grass@vniioz.1.ru

Изменения условий окружающей среды под действием тяжелых металлов оказывают влияние на фотосинтез, рост и развитие растений. Процесс фотосинтеза представляет собой сложную последовательность окислительно-восстановительных реакций, осуществляется при участии световых фотохимических и темновых ферментативных реакций.

Структурной единицей, где протекают фотосинтетические реакции являются хлоропласты, в которых локализованы фотосинтетические пигменты. Пигментный комплекс имеет большое значение в жизни и продуктивности растений. Известно, что продуктивность растений во многом определяется характеристиками фотосинтетического аппарата, которые достаточно изучены у сельскохозяйственных растений (Андрианова и др., 2000), но практически не изучены у дикорастущих растений, к которым и относится ландыш майский (*Convallaria majalis* L., сем. Liliacea).

C. majalis – официнальное лекарственное растение (ГФ, 1989). Листья, трава и цветки применяются для лечения острой и хронической сердечной недостаточности, при пороках сердца, кардиосклерозе, неврозах сердца (Машковский, 1988).

Пробы листьев ландыша майского отобраны в течение вегетационного периода 2003 г. в фазу созревания плодов вдоль автомагистрали федерального значения: Киров-Советск (Кировская обл.) на расстоянии: 1, 5, 10, 15, 20, 50 м от дорожного полотна и в фоновых местообитаниях (более 1000 м от автомагистрали).

В растениях *C. majalis* установлено содержание фотосинтетических пигментов: хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов. Определение проведено на фотокалориметре (Spekol, Jena) в ацетоновой вытяжке, при длинах волн 662. 644 нм (хлорофиллы *a* и *b*) и 440.5 нм (каротиноиды) (Шлык, 1971) в пяти-шестикратной биологической повторности.

В результате исследований выявлено следующее. Минимальное содержание хлорофилла *a* составило 3.33 мкг/г с.в. в листьях ландыша майского, произрастающего на удалении 5 м от автомагистрали (см. табл.), а максимальное –

Содержание пигментов в листьях ландыша майского в зависимости от удалении от автомагистрали (мкг/г сух. в-ва)

Расстояние от дорожного полотна, м	Хлорофилл *a*	Хлорофилл *b*	Сумма каротиноидов
5	3.33±0.18	1.89±0.19	1.05±0.06
10	3.86±0.44	2.08±0.28	1.21±0.13
15	4.41±0.23	2.16±0.11	1.39±0.08
50	4.76±0.42	2.46±0.17	1.68±0.16
Близкие к фоновым (более 1000 м)	5.76±0.61	2.94±0.29	2.11±0.22

на фоновых территориях (5.76 мкг/г с.в.). Наименьшее содержание хлорофилла *b* (1.89 мкг/г с.в.) выявлено на удалении 5 м от дорожного полотна, а максимальное – на территориях близко к фоновым и составило 2.94 мкг/г с.в. Минимальное содержание каротиноидов определено на удалении 5 м от дорожного полотна (1.05 мкг/г с.в.), а максимальное – на удалении 2000 м (1.05 мкг/г с.в.). Корреляционный анализ выявил достаточно сильную взаимосвязь между удаленностью от дорожного полотна и содержанием пигментов в листьях *C. majalis* (r=0.82 для хлорофилла *a*, r=0.87 для хлорофилла *b* и r=0.85 для каротиноидов).

Таким образом, можно отметить, что состояние фотосинтетического аппарата у *C. majalis* на разном удалении от автомагистрали отличается. Выявлено, что наименьшее содержание фотосинтетических пигментов в листьях *C majalis* наблюдается на удалении 5 м от дорожного полотна, максимальное – на фоновых территориях. Концентрация фотосинтетических пигментов в листьях зависит от степени загрязнения придорожных территорий. Проведенные исследования показали, что величина концентрации фотосинтетических пигментов в листьях *C. majalis* является показателем степени загрязнения среды под воздействием автомагистралей

Литература

Андрианова Ю.Е., Тарчевский И.А. Хлорофилл и продуктивность растений. М.: Наука, 2000. 135 с.

Государственная фармакопея СССР. Издание XXI. М., 1989. Ч. 2. 398 с.

Машковский М.Д. Лекарственные средства. М.: Медицина, 1984. Т. 2. 576 с.

Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154-170.

ИНДИКАТОРЫ СОСТОЯНИЯ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ ПРИ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Тестов Б.В.[1], Афонина Т.Д[2]., Пьянкова Д.А[1]., Баранова Л.Н.[1]

[1]*Пермский государственный университет, г. Пермь*

testov@psu.ru

[2]*Пермская государственная медицинская академия, г. Пермь*

При изучении влияния экологической ситуации на человека и животных, обитающих в природной среде, важно выделить влияние того или иного фактора (возможно совокупности факторов) на группу исследуемых особей. Это достаточно трудно сделать, если изучаемые факторы не относятся к числу патогенных и не приводят к эффектам, заведомо более сильным, чем все остальные условия существования.

Исследованиями показано, что изменения любого экологического фактора отражаются на состоянии организма и ведут к каким-либо компенсаторным или адаптационным изменениям, величина которых определяется интенсивностью действующего фактора. Его действие считается значимым, если приводит к отклонению от нормы, которая хорошо разработана для лабораторных животных.

Для диких животных понятие «норма» достаточно неопределенно, поскольку из-за многообразия видов и особенностей их обитания она может широко варьировать для различных регионов. Поэтому при проведении исследований используют сравнительный анализ популяций растений и животных, обитающих в сходных биотопах, но отличающихся действием изучаемого экологического фактора. Если анализ популяционных групп в таких биотопах не выявляет существенных различий, то принято считать, что действие изучаемого экологического фактора не оказывает существенного влияния на изучаемые виды животных. Если частота животных с измененными морфологическими, физиологическими или генетическими параметрами на экспериментальном участке выше чем в контроле, то действие экологического фактора на изучаемую природную популяцию следует считать существенным. Однако при проведении исследований животных в природной среде возможны случаи больших изменений в организме под действием ранее перенесенного стресса. Он оставляет в организме достаточно серьезные изменения, которые могут быть интерпретированы исследователями как реакция организма на действие изучаемого экологического фактора. Если эти изменения достаточно сильно выражены, то иногда их относят к точковым мутациям, которые невозможно выявить путем хромосомного анализа. К таким случаям, природа которых пока окончательно не выявлена, относится значительная вариабельность размеров селезенки. Селезенка, согласно

определению в энциклопедическом словаре, является одним из основных депо крови, участвует в кроветворении, обмене веществ, выполняет иммунобиологичекую и защитную функции.

Наши исследования показали, что при сильных стрессовых воздействиях на организм лабораторных мышей наиболее интенсивная реакция отмечена со стороны селезенки и тимуса. После острого облучения ионизирующим излучением в больших дозах обычно наблюдается уменьшение веса животных, нередко заканчивающееся их гибелью. При этом максимальное падение веса отмечено для тимуса и селезенки (табл. 1).

Таблица 1

Динамика относительного веса органов самок белых мышей после острого облучения в дозе 6 Гр, %

Органы	Время после облучения, сут.				
	0	6	9	12	15
Тушка	100	102	108	108	111
Сердце	100	105	96	111	100
Печень	100	99	117	111	115
Тимус	100	41	60	83	93
Селезенка	100	43	101	150	93
Поджелудочная железа	100	117	139	116	121

Исследования показали, что после прохождения критического периода, который наблюдается на четвертые-шестые сутки, происходит быстрое увеличение веса селезенки, достигающее 200% и более в зависимости от глубины поражения. Уменьшение веса селезенки сопровождалось снижением интенсивности гемопоэза, который мы определяли, подсчитывая в камере Горяева общее число клеток и число ядросодержащих клеток на единицу веса органа. Приготовление препаратов проводили по общепринятой методике. Вырезанную часть органа растирали в ступке до однородной суспензии. При этом основное количество делящихся и созревающих клеток переходило во взвесь. Оставшуюся негомогенизированной массу, представляющую преимущественно стромальные клетки, отделяли центрифугированием. Надсадную взвесь клеток с помощью меланжеров разводили физраствором и жидкостью, используемой для подсчета лейкоцитов крови. Из полученных двух цифр одна соответствовала сумме числа зрелых клеток крови (эритроцитов) и числа клеток, делящихся и созревающих в органе. Вторая – только количеству новых клеток, возникающих в органе. Результаты подсчета числа клеток крови (эритроцитов) и клеток, созревающих в органе (ядросодержащих), в норме и при различных экстремальных воздействиях представлены в табл. 2.

Таблица 2

Соотношение между числом созревающих клеток и количеством клеток крови (эритроцитов) в селезенке в норме и при экстремальных воздействиях

Характеристика групп животных		Число мышей	Состав клеток в селезенке			
			Вес органа, мг	Число клеток, млн.	Доля ядросодержащих, %	Доля эритроцитов, %
Контроль	Половозрелые	25	181±23	17.6±2.6	50±10	50±11
	Молодые	18	99±10	6.7±0.8	67±6	33± 4
Облученные в дозе 7.1 Гр:						
вторые сутки после облучения		10	48.8±5,2	2.6±0.4	32.7±4.4	67.3±5.6
шестые сутки после облучения		10	30.2±4,6	2.8±0.6	24.2±4.3	75.8±5.2
15-е сутки после облучения		12	130.1±6,8	17.7±2.8	28.4±3.9	71.6±5.6
После введения колхицина:						
первые сутки		12	79.3±8.1	9.9±0.8	24.2±5.3	75.8±7.6
третьи сутки		10	54.8±7.2	3.8±0.2	16.6±6.2	83.4±8.2
десятые сутки		12	192.2±16.3	16.3±1.2	50.3±8.2	49.4±7.8

Из данных табл. 2 следует, что весовые показатели селезенки достаточно хорошо отражают интенсивность деления клеток в органе. Количество созревающих клеток после действия сильного стрессирующего фактора быстро уменьшается и через три-шесть дней начинает восстанавливаться. Минимальное значение клеточности органа наблюдается в зависимости от характера и интенсивности воздействия. Следует отметить, если увеличение делящихся клеток после достижения минимума не наблюдается, то животное обречено на гибель. Это обычно происходит, если вес селезенки падает до 20 мг. Через две-три недели после воздействия фактора вес селезенки может достигать 200-250% от первоначального, а затем постепенно возвращается к норме. Мы наблюдали такие резкие колебания веса и клеточности селезенки после облучения, введения колхицина, алкоголя, фосфида цинка, блокировки носового дыхания.

Сходные изменения веса органа и количества делящихся клеток наблюдаются в тимусе, который также является иммунокомпетентным органом и относится к системе гемопоэза. Однако уменьшение веса тимуса и количества

клеток в нем происходит в первые часы после воздействия стресса и может быть результатом долгого нахождения животного в холодной и сырой ловушке или медленной гибели при попадании в давилку. Реакция селезенки на воздействие стрессового фактора отмечена гораздо позже, а последствия глубокого стресса – более длительные. Поэтому селезенка может выполнять роль индикатора на стрессовые реакции. Выборку животных с очень большой или очень маленькой селезенкой следует учитывать отдельно, как особей, испытавших необычайно сильное стрессовое воздействие.

МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

Ткаченко К.Г.
Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург
kt@kt8393.spb.edu

Изучение особенностей онтогенеза, роста и развития растений – один из краеугольных методов интродукции и ресурсоведения полезных видов растений. Это позволяет углубленно исследовать жизнь растения в течение малого и большого жизненного цикла в естественных и новых для него условиях произрастания. Собирая исходный материал в природе, коллектор должен по возможности охватить максимальное число разнообразных популяций интересующего его вида, в которых он собирает семенной и/или посадочный материал. Это необходимо для последующего анализа и отбора наиболее перспективных популяций и форм растений из них для дальнейшего введения в культуру.

Основными разделами в изучении репродуктивной биологии растений являются следующие: способы вегетативного размножения, пол растения, ритмика цветения и опыления – антэкология, эмбриональные процессы, плодоношение и семенная продуктивность, покой и прорастание семян, неоднородность семян и плодов, дессеминация и семенное возобновление.

Наблюдения за особенностями цветения растений нужно организовывать таким образом, чтобы выявить следующие моменты: морфологические особенности соцветий (главного, первого и последующих порядков); половую дифференциацию цветков в пределах главного соцветия и соцветий разного порядка, для особи и групп особей разного возраста и разного возрастного состояния; ход и порядок (ритмику) распускания и отцветания цветков в тех же порядках соцветий; сезонный и суточный ритмы распускания цветков в пределах особи и агропопуляции (и/или популяции); последовательность, особенность и длительность прохождения мужской и женской фаз цветения цветков разных половых типов в пределах соцветия и особи; выявление влияния метеорологических и экологических условий на ритм цветения; динамика нектаро- и медопродуктивности цветков разного полового типа в соцветии; выявление насекомых-опылителей и ритма их посещения цветков; особенности формирования семян в разных частях соцветия и особи.

Естественным продолжением наблюдений за цветением является выявление особенностей семя- и плодоношения. Помимо изучения семенной продуктивности (потенциальной и реальной) растений необходимо решать и такие вопросы, как ритм плодоношения с регистрацией наступления дат фаз спелости у модельных цветков, особей и популяций; ход созревания плодов в зависимости от их местоположения в соцветии и положения соцветия на особи; средней продолжительности созревания плода; проявление гетерокарпии и гетероспермии в пределах соцветия и особи. Последнее положение подразумевает выявление различий не только морфологических, но и качественных – их размеров и массы, в последующем – всхожести и ритма развития нового поколения.

Важно выявлять закономерности, которые будут определяться и возрастным состоянием особей, и их возрастом (как будет сказываться тот фактор, например, когда 10-летнее растение впервые вступает в генеративное состояние, какого качества формируются на нем плоды и семена, и как от них отличаются семена, которые сформировались у особей, достигших молодого генеративного состояния на второй или третий год жизни). Как проходит ритм развития особей из разных исходных популяций в новых условиях? Важно фиксировать возраст у особей, впервые зацветших, изменение ритма цветения у них на протяжении длительного времени, длительность репродуктивного состояния у генеративных растений разного возрастного состояния и возраста, а также выявлять факторы, влияющие на семенное возобновление и, в частности, на формирование возможного запаса семян в почве.

Важным моментом современного изучения особенностей онтогенеза и как одной из его составных частей – антэкологии, является гетерокарпия и/или гетероспермия. Условия формирования семян в пределах соцветия и/или особи, а также конкретных популяций не одинаковы, что приводит к значительной разнокачественности семян, которая сказывается в дальнейшем на ритме роста и развития особей нового поколения. При отборе материала в природе для последующей интродукции важно фиксировать, какие семена (их конкретное место положение в соцветии и положение соцветия на особи) были взяты для последующей интродукционной работы. Необходимо также учитывать, что в условиях питомников растения выращиваются в более благоприятных условиях, нежели в природе. Новые условия, кроме того, способствуют изменению (в сторону увеличения, как правило) морфологических характеристик растений и приводят к повышению их продуктивности. Для проведения статистических обработок собираемого материала число наблюдаемых модельных особей не должно быть меньше

30 или даже 50 для каждого образца вида. Естественно, что в случае получения значительного размаха изменчивости того или иного признака, число модельных особей должно быть увеличено.

Семена должны быть обработаны по единой схеме. По мере возможности этого необходимо придерживаться в период работы в полевых условиях. В период сбора материала в поле желательно проводить сразу значительную часть разборки семян по соцветиям, частям соцветия, особям и побегам, и т.д. Использование приемов, при которых каждое соцветие или единица обработки упакованы отдельно, важно только в том случае, если исследователя интересуют тонкости семенной продуктивности и качества семян в зависимости от популяций и экологической и географической приуроченности. При более общей постановке задач делается самый простой сбор семян с доступного числа растений, а образец объединяется.

Работа коллектора в поле должна учитывать степень зрелости семян на растениях. Производить сбор недозрелых семян, как правило, не имеет смысла. Сбор семян, которые уже начинают осыпаться с растения, не даст полной картины о семенной продуктивности и качестве образуемых семян. Однако же, если у исследователя есть возможность выращивать растения из собранных семян, то сбор любого их количества в природе не имеет принципиального значения.

Желательно в течение нескольких лет проследить за особенностями ценопопуляционных взаимосвязей вида (или видов). Зная исходные особенности биологии вида, можно будет в дальнейшем давать самые разносторонние прогнозы и рекомендации.

ПРОГРАММА РАБОТ ПО ИЗУЧЕНИЮ ЛАТЕНТНОГО ПЕРИОДА РАСТЕНИЙ В ПОЛЕВЫХ И СТАЦИОНАРНЫХ УСЛОВИЯХ

Ткаченко К.Г.
Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург
kt@kt8393.spb.edu

Для популяционной характеристики вида важным моментом является подробное исследование особенностей его латентного периода. Нами предлагается следующая программа проведения таких работ:

Работа с семенами*

1. Хранение семян. Наиболее благоприятный режим – хранение в холодильнике(ах) или термостате(ах) при +4°С или -18°С. Если есть возможность, семена должны храниться в бумажных пакетах, максимально подробно этикетированных, и/или запаянных под вакуумом полиэтиленовых пакетах. Это позволяет возвращаться к исходным семенами в наиболее удобное время. Если же, в дополнение, общее число собранных семян будет позволять (т.е. их должно быть более 2000-3000 шт.), и семена будут разобраны по маленьким пакетам, то часть из них может быть оставлена на длительное хранение (от одного года и более) для выяснения сохранения всхожести в разных контролируемых условиях. В случае невозможности организации особых условий хранения следует стараться хранить семена не на свету и в более прохладных условиях, нежели рабочие помещения;

2. Сбор семян в полевых условиях. Число собранных семян должно быть более чем достаточное для проведения лабораторных длительных и семяноемких опытов. Надо исходить из примерного следующего расчета: на опыт не менее 400 шт. полноценных вызревших семян, число постановок опытов на проращивание в течение года не менее шести раз, с учетом закладки на разные сроки хранения число требуемых семян еще увеличивается и на число лет соответственно; при дальнейшей работе, с учетом разделения семян по фракциям и по степени зрелости, это также ведет к увеличению исходного числа семян. Из вышесказанного следует, что каждый образец должен иметь не менее 3000, а лучше порядка 5000 шт. семян, так как в процессе чистки, подготовки и определении жизнеспособности семян какая-то часть будет израсходована;

3. Определение потенциальной, условно-реальной и реальной семенной продуктивности. Методики проведения этих работ наиболее полно отражены в трудах Е.А. Ходачек, Р.Е. Левиной, В.А. Вайнагия, Т. А. Работнова и др;

4. Морфологическое описание плодов необходимо делать в поле (если есть возможность и условия) или сразу же по возвращении. Для этого необходим гербарий;

5. Морфологическое описание семян. Один из важных моментов работы должен проводиться с учетом положений, приведенных в «Атласе по описательной морфологии» З.Т. Артюшенко (1986). И не менее ценным источником информации по степени развитости зародыша, сформированности эндосперма и прочим моментам морфологии, особенностей прорастания должна служить многотомная сводка «Сравнительная эмбриология семян» и некоторые другие справочники;

6. Разделение семян по фракциям, например, на почвенных ситах с разными ячейками (диаметром 0.25, 0.5, 1.0, 2.0, 3.0 мм и т.д. в зависимости от размера семян, естественно, что для мелких и крупных фракции будут разделены соответственно);

* Различные специализированные органы спорофита семенных растений, развивающиеся (обычно после оплодотворения) из семязачатка. Все разнообразие семянок, мерикарпиев, зерновок, эремов — для упрощения используется обобщенный термин «семя».

7. Форма, размеры и цвет семян. При этом желательно делать разбор по степени их зрелости и положению в соцветии(ях). При описании цвета желательно использовать международные классификаторы по цветовой гамме, что дает возможность приводить унифицированные цвета, без привнесения субъективных оценок;

8. Определение жизнеспособности семян. Этот раздел работы можно, и в некоторых случаях необходимо включать в план работ. Определение жизнеспособности можно проводить с помощью трифенилтетразолий хлорида или других красителей, работающих на активные и «живые» ферменты, а также с помощью рентгеноскопии семян на аппарате, для этого приспособленном. Первый путь определения жизнеспособности приводит к полной потере семенного материала. Второй же позволяет сохранить семена и проводить дальнейшие определения с каждым конкретным семенем, зная степень развитости его зародыша и эндосперма;

9. Определение всхожести (лабораторной) в чашках Петри в нормальных условиях, т.е. в комнатных условиях на смоченной фильтровальной бумаге (или на более изощренных подложках типа ваты и лутрасила; ваты и бумаги). Как правило, необходимо ставить не менее чем три или четыре чашки Петри с семенами одновременно для каждого образца. В случае, если исходное число семян в собранном образце не позволят это проводить (т.е. в каждой чашке должно быть по 100 шт.), ставится ограниченное число семян (исходя из имеющихся возможностей – т.е. по 10 шт. в чашку, но с последующим пересчетом на 100 %, при максимальном числе возможных повторностей для проведения статистической обработки). При этом желательно расширить исследования по особенностям прорастания, а именно – проращивание в контролируемых условиях – в термостате при определенных и задаваемых параметрах и периодичности воздействия температуры и освещенности. Наличие или отсутствие света для прорастания семян некоторых видов, возможно, будет решающим;

10. Постановка семян на прорастание (или при выращивании в питомниках) должна включать следующее разделение семян: а) средний образец семян (Фирсова, 1955, 1968); б) семена, разделенные на разные фракции по своему местоположению в соцветии или на растении (см. выше);

11. Исходя из имеющихся данных в литературе, будет видно, для каких видов нужно проводить стратификацию, скарификацию, промораживание, длительное промывание в воде (для вымывания колинов из околоплодника или семенной кожуры). Часто приходится экспериментировать и подбирать нужные условия в каждом конкретном случае. Это, как правило, зависит от степени созревания семян, их биологических особенностей и других причин;

12. Постановка семян на проращивание должна осуществляться ежемесячно, для выявления динамики и ритмов прорастания. Известны волновые зависимости прорастания семян от календарных сроков (зима, весна, лето, осень). Основной (наибольший) пик, как правило, для большинства видов циркумполярной области приходится на весну, второй пик – на конец лета, начало осени. Желательно это выявить и отметить для всех исследуемых видов. Кроме того, важно учитывать и влияние сроков и условий хранения семян до начала их проращивания;

13. Проведение анализа почвы в местах естественного произрастания и в местах выращивания. Определение влияния улучшения обеспеченности элементами питания на семенную продуктивность растений;

14. Определение влияния на семенную продуктивность и качество семян как отдельных макро- и микроэлементов, так и их разнообразных соединений.

Для ведения лабораторных экспериментальных журналов могут быть предложены и приняты нижеприведенные таблицы с примерным размещением граф, которые могут быть в каждом конкретном случае изменены.

Вид	Номер образца	Место сбора	Число побегов на особи, шт./особь	Число соцветий на побеге, шт./поб.	Число плодов, шт.	Число семян в плоде, шт.	Масса семян, г

Цвет семян	Размер семян	Номер фракции	Масса семян	Всхожесть	Энергия прорастания	Условия хранения	Длительность хранения

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИОННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОДХОДА В ОЦЕНКЕ СОСТОЯНИЯ СРЕДЫ НА ПРИМЕРЕ *BETULA PENDULA* ROTH. И *TILIA CORDATA* MILL.

Турмухаметова Н.В.
Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола
bonid@mail.ru

В последнее время с возрастанием антропогенного воздействия на окружающую природную среду особое значение приобретает информация об уровнях загрязнения, характере и интенсивности ответной реакции биологических объектов на влияние токсикантов (Биоиндикация ..., 1988). Одной из важнейших проблем в разработке

системы мониторинга является выбор таких объектов, которые обнаруживают изменения параметров среды от фонового состояния (Захаров, 2000).

Цель работы – выявить зависимость фенологических и морфометрических показателей растений от степени загрязнения среды. Нами был использован популяционно-онтогенетический подход, обоснованный в концепции дискретного описания онтогенеза Т.А. Работнова – А.А. Уранова и его учеников (Ценопопуляции растений, 1988). Гетерогенность популяций березы повислой (*Betula pendula* Roth.) и липы сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.) изучали на примере особей трех онтогенетических состояний генеративного периода: молодого (*g1*), средневозрастного (*g2*) и старого (*g3*) (Диагнозы и ключи ..., 1989; Разумовский, 1992). Исследование проводили в 1999-2002 гг. в нескольких зонах г. Йошкар-Ола Республики Марий Эл с общим охватом 240 учетных деревьев каждого вида. Места произрастания объекта исследования различаются по степени загрязнения среды, выявленной на основании лихеноиндикационных исследований (Суетина, 1999): лесопарк в окрестностях города (зона наименьшего загрязнения), микрорайон «Дубки» (зона слабого загрязнения), центральный парк города и окрестности завода «ICN Марбиофарм» (зона умеренного загрязнения). На основе нескольких методик (Серебряков, 1954; Бейдеман, 1974; Елагин, 1975; Булыгин, 1979; Юркевич и др., 1980) в течение вегетационного периода у *B. pendula* регистрировались 15 фенофаз развития вегетативных и генеративных органов, у *T. cordata* – 13 фаз. Интегральным описательным методом (Батманов, 1967) в весенний период наблюдения осуществлялись через один-два дня, летом и осенью с интервалом шесть-семь дней. Обработку данных проводили с помощью критерия хи-квадрат метода разложения хи-квадрата на компоненты, двухфакторного (модель I) дисперсионного анализа (Sokal, Rohlf, 1995), метода множественных сравнений (Глотов и др., 1982).

Сезонное развитие как особей *B. pendula*, так и *T. cordata* в разных экологических условиях протекает не синхронно. Наибольшие сдвиги в биоритмике обнаружены у растений в зоне промышленно-транспортного умеренного загрязнения среды. Весенние фенофазы у объектов исследования в городе наступают раньше на 2-7 дней, а осенние – на 7-14 дней раньше по сравнению с условиями лесопарка в пригороде. Методом дисперсионного анализа было установлено, что в условиях города у *B. pendula* и *T. cordata* сокращаются длительность вегетации и продолжительность отдельных фенофаз ($p<0.05$-0.01). Это может быть объяснено неблагоприятными факторами городской среды (Mayer, 1982). При техногенном загрязнении в фрагментах локальных городских популяций *B. pendula* и *T. cordata* обнаружена ритмологическая поливариантность онтогенеза. Для ритмологической поливариантности характерна асинхронность в сроках наступления фенофаз у особей в пределах популяции растений (Жукова, 2001). В генеративных фракциях обоих видов выделены две феноритмогруппы: ранневегетирующие (*g2* особи у *B. pendula* и *g2* и *g3* особи у *T. cordata*) и с более поздней вегетацией (*g1* и *g3* особи у *B. pendula* и *g1* особи у *T. cordata*), которые статистически значимо ($p<0.05$-0.01) различаются по длительности фенофаз. Асинхронность сезонного развития особей *B. pendula* и *T. cordata* разного биологического возраста повышает степень гетерогенности фрагментов локальных городских популяций и может способствовать их устойчивости и адаптации к климатическим факторам и загрязнению окружающей среды.

Для индикации загрязнения воздуха в качестве признаков часто используют изменение прироста побегов – как радиального, так и линейного (Биоиндикация ..., 1988). Мы оценивали влияние условий произрастания на ростовые процессы побегов *B. pendula* и *T. cordata*. Для этого у пяти-десяти модельных деревьев *B. pendula* и *T. cordata* разных онтогенетических состояний из нижнего яруса кроны брали по десять ветвей. Главную ось рассматривали как ось n+1 порядка, ее боковые ветви как оси n+2 порядка, образующиеся на них как оси n+3 порядка и т.д. Каждая ветвь охарактеризована следующими признаками (Серебряков, 1952): длина удлиненных побегов n+3 и n+4 (n+3,4) порядков приростов 1999-2002 гг., количество метамеров и укороченных побегов или листьев на приросте текущего года, а также побегов n+5 порядка. Определяли размеры почек, исследовали емкость почки (Серебрякова, 1971). Установлено, что признаки количество структурных элементов почки и побега, число листьев *B. pendula* не подвержены влиянию возраста и условий среды ($p>0.05$). В относительно чистых условиях произрастания (лесопарк) у разновозрастных генеративных особей *B. pendula* различия в изучаемых морфометрических показателях побегов сглажены. В техногенной среде у *g3* деревьев проявляется поливариантность побегов: увеличение прироста побегов и числа побегов следующего порядка. С увеличением степени загрязнения среды у *B. pendula* активируются ростовые процессы: средний прирост удлиненных побегов за четыре года в 1.03-1.12 раз больше, по сравнению с контрольными деревьями ($p<0.01$). В условиях антропогенного загрязнения линейные размеры и емкость почек у *T. cordata* уменьшаются ($p<0.01$). Возрастные особенности влияют только на размеры почек *T. cordata*, емкость почки является более стабильным признаком. Наименьшие размеры почек наблюдаются у *g1* деревьев, наибольшие – у *g3*. Линейный прирост годичных побегов и число боковых побегов уменьшаются по мере старения особей *T. cordata* только в относительно чистых условиях среды. Средневозрастные генеративные деревья *T. cordata* являются более чувствительными к загрязнению среды и формируют недоразвитые короткие побеги. Это может быть связано с ежегодной потерей одного метамера в результате перевершинивания побегов. В условиях слабого и умеренного загрязнения среды у *T. cordata* происходит угнетение ростовых процессов: снижается среднегодовой прирост в 1.1-1.65 раза, уменьшается число метамеров и листьев.

Таким образом, реакция растений разного биологического возраста на загрязнение среды неоднозначна и выражается в асинхронном темпе сезонного развития, размерной поливариантности побегов у *g3* особей *B. pendula* и *g2* особей *T. cordata*. Фенологические показатели обоих видов в большей степени отражают особенности среды.

Морфометрические показатели побегов могут дать и противоположную характеристику качества среды, как, например, длина побега *B. pendula*. Следовательно, учитывая биологический возраст растения, можно получить более полную оценку среды. Для целей биоиндикации с использованием показателей побеговой системы предпочтительнее использовать *T. cordata*. Применение фенологических и морфологических методов в совокупности с популяционно-онтогенетическими, с одной стороны, дает возможность изучить адаптационные возможности популяций растений, с другой – позволяет проследить динамику и оценить степень антропогенного воздействия в целом.

Выражаю особую признательность д.б.н. проф. Л.А. Жуковой и к.б.н. доц. Э.В. Шестаковой за постоянные консультации при выполнении работы.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01-04-48949.

Литература

Батманов В.А. Заметки по теории фенологических наблюдений // Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 1967. С. 7-30.

Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 154 с.

Биоиндикация загрязнений наземных экосистем / Под ред. Р. Шуберта. М.: Мир, 1988. 350 с.

Биометрия / Н.В. Глотов, Л.А. Животовский, Н.В. Хованов, Н.Н. Хромов-Борисов. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 264 с.

Булыгин Н.Е. Дендрология. Фенологические наблюдения над лиственными древесными растениями. Л.: ЛТА, 1979. 96 с.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений: Деревья и кустарники. М.: Прометей, 1989. 105 с.

Елагин И.Н. Методика проведения и обработки фенологических наблюдений за деревьями и кустарниками в лесу // Фенологические методы изучения лесных биогеоценозов. Красноярск, 1975. С. 3-20.

Жукова Л.А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. 2001. № 3. С. 169-176.

Захаров В.М. Здоровье среды: концепция. М., 2000. 27 с.

Разумовский Ю.В. Влияние экологических факторов на рост и развитие *Tilia cordata* Mill. в парковых насаждениях (на примере г. Москвы): Дисс. ... канд. биол. наук. М., 1992. 239 с.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 391 с.

Серебряков И.Г. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах // Доклады на совещании по стационарным геоботаническим исследованиям. М.-Л., 1954. С. 145-159.

Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 360 с.

Суетина Ю.Г. Изменения эпифитной лихенофлоры и структуры популяции *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в городской среде: Автореф. дис. ... к.б.н. Йошкар-Ола, 1999. 26 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.

Юркевич И.Д., Голод Д.С., Ярошевич Э.П. Фенологические исследования древесных и травянистых растений. Минск: Наука и техника, 1980. 88 с.

Mayer F.H. Baume in der Stadt. Stuttgsrd, 1982. 380 s.

Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. New York: Freeman, 1995. 887 p.

ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ ЛИСТЬЕВ *BETULA PENDULA* ROTH И *TILIA CORDATA* MILL В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ГОРОДА

Улицкая Ю.Ю.

Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия, г. Нижний Тагил

Одним из перспективных подходов в изучении компонентов экосистем является оценка состояния популяций по стабильности развития, которая обеспечивается сложным регуляторным аппаратом, защищающим нормальное формообразование от возможных нарушений как со стороны отклонений во внутренних факторах, так и со стороны изменений в факторах внешней среды. В настоящее время для этого все шире используются возможности измерения флуктуирующей асимметрии как морфогенетической меры нарушения стабильности развития.

Задачей данного исследования было показать возможность использования флуктуирующей асимметрии листьев как морфогенетической меры нарушения стабильности развития и использования ее для оценки состояния антропогенной среды.

Работа проводилась в городе Н. Тагил – одном из крупных промышленных центров Урала и России. Экологические условия в нем формирует развитый комплекс горнорудной, металлургической, машиностроительной и химической промышленности.

Объектом исследования были выбраны береза повислая (*Betula pendula* Roth) и липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill) – широко распространенные виды лиственных пород, используемые в городском озеленении. *Betula pendula* плохо переносит задымленный воздух и уплотнение почвы, и может служить в качестве индикаторного вида. *Tilia cordata* является выносливым в городской обстановке, в аллейных, уличных и придорожных посадках, обитает в наших условиях на северной границе своего ареала.

Для анализа были взяты выборки листьев из двенадцати точек, находящихся в разных условиях интегрального загрязнения почвы и воздуха. Так, точки g1, s10, s12 расположены в «наветренной части города», s5-s6 – в «лесопарковой зоне», на южной границе города, s3-s4 – в «промышленной зоне» города, s8 – в посадках озеленения одной из центральных городских улиц.

В соответствии с методикой, описанной в работе Н.Г. Кряжевой и др. (1996), для изучения флуктуирующей асимметрии брали по десять листьев с укороченных побегов из нижней части кроны пяти деревьев в каждой точке.

Промеры проводили на левой и правой половинках листовой пластинки по шести параметрам, рекомендованным в этой работе:

- ✓ угол между главной жилкой и жилкой второго порядка (второй по счету от основания листа) (d1),
- ✓ расстояние между основаниями первой и второй жилок второго порядка (d2),
- ✓ расстояние между концами этих же жилок (d3),
- ✓ отношение (d3) к (d2)-(d4),
- ✓ длину второй от основания листа жилки второго порядка (d5),
- ✓ ширину половинки листа – измерение проводили посередине листовой пластинки (d6).

Величину флуктуирующей асимметрии оценивали по дисперсии асимметрии и величине среднего относительного различия между сторонами на признак.

При росте и развитии растения в экологически чистых условиях дисперсия флуктуирующей асимметрии должна быть близка к нулю, поскольку отклонения ростовых процессов той или иной стороны листовой пластинки равновероятны (по определению флуктуирующей асимметрии). Флуктуирующая асимметрия отдельных промеров листа *Betula pendula* изменяется в довольно широких пределах в зависимости от условий местообитания.

Наиболее изменчивы у листьев *Betula pendula* промеры d1 и d2; а у листьев *Tilia cordata* – d6 (рис. 1). Это может быть связано с особенностями морфологии листьев этих видов растений.

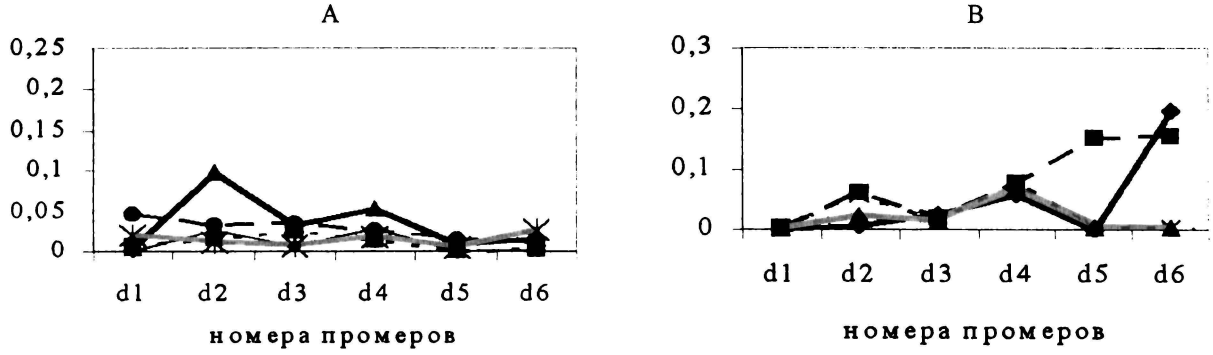


Рис. 1. Дисперсия асимметрии листовых пластинок; A – *Tilia cordata* Mill; B – *Betula pendula* Roth.

По результатам анализа полученных данных можно видеть, что интегральное значение флуктуирующей асимметрии листьев *Tilia cordata* и *Betula pendula* имеет существенные различия по точкам отбора проб и показывает большее нарушение стабильности развития древесных растений в «промышленной зоне» города (рис. 2).

Результаты кластерного анализа дисперсий отдельных промеров флуктуирующей асимметрии листьев с пробных площадок показывают существенные отличия проб листьев из точек, расположенных в «промышленной

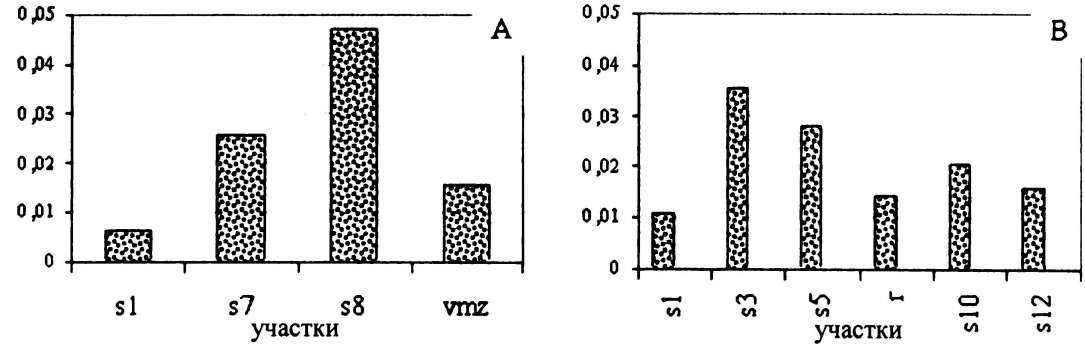


Рис. 2. Среднее относительное различие между сторонами на признак;
A – *Tilia cordata* Mill; B – *Betula pendula* Roth; участки – см. в тексте.

зоне» города, что наглядно подтверждает наличие интегрального загрязнения воздуха в этих точках (рис. 3). Кроме того, по таким дендрограммам можно выделить группы участков со сходным уровнем интегрального загрязнения.

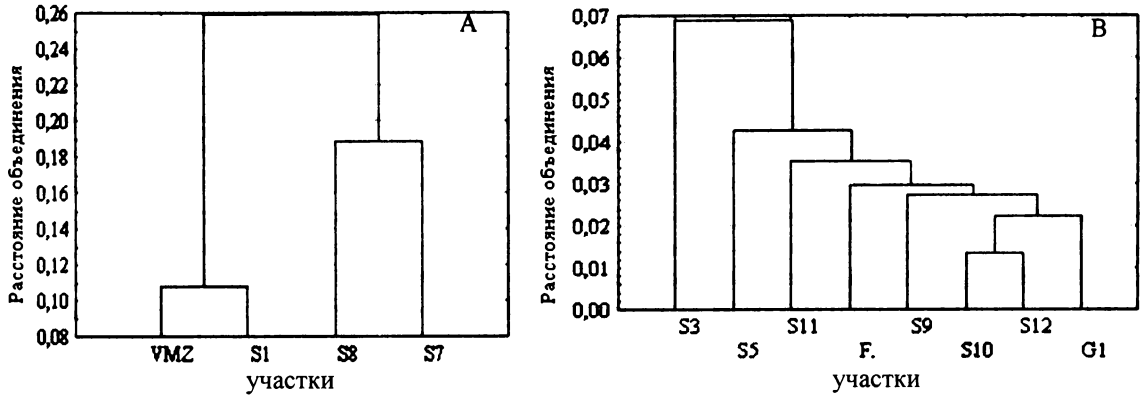


Рис 3. Дендрограмма сходства выборок листьев *Betula pendula* Roth и *Tilia cordata* Mill, построенная на основании кластерного анализа дисперсий отдельных промеров флуктуирующей асимметрии. А – *Tilia cordata* Mill; В – *Betula pendula* Roth.

Таким образом, показатели флуктуирующей асимметрии листьев можно использовать для биоиндикации состояния антропогенной среды.

Литература

Кряжева Н. Г., Чистякова Е. К., Захаров В. М. Анализ стабильности развития березы повислой в условиях химического загрязнения // Экология. 1996. №6. С. 441-444.

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ПРИЗНАКОВ В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ *TARAXACUM OFFICINALE* S.L. ПРИ ХРОНИЧЕСКОМ ОБЛУЧЕНИИ В МАЛЫХ ДОЗАХ

Ульянова Е.В., Позолотина В.Н.
Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург
selena@ipae.uran.ru

В рамках данного исследования было изучено многообразие реакций растений на хроническое воздействие малых доз радиации на примере ценопопуляций одуванчика лекарственного. Такие работы в пойме р. Теча, загрязненной радионуклидами в результате деятельности ПО «Маяк», проводятся более десяти лет (Позолотина, 2001), что позволяет выявить временную изменчивость разных характеристик облучаемых растений, обусловленную сочетанным действием радиации и других экологических факторов.

Материалы и методика. Одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* s.l.) – широко распространенный многолетний поликарпик из семейства астровые, триплоид (n=8). Размножается вегетативно, корневыми отпрысками и семенами, которые формируются в основном путем нередуцированного партеногенеза без псевдогамии (Поддубная-Арнольди, 1976; Ермакова, 1990).

Семена одуванчика собирали в 2002 г. на правом и левом берегах р. Теча и в фоновой ценопопуляции, расположенной на берегу р. Пышма, вне зоны радионуклидного загрязнения, и проращивали методом рулонной культуры. Жизнеспособность семенного потомства оценивали по всхожести (В%), выживаемости (Вж%), числу растений с настоящим листом (Л%), длине корня (Дл.К., мм). Для обнаружения скрытой изменчивости радиочувствительности семена облучали в дозе 250 Гр, оценивая эффекты по тем же критериям. Электрофорез ферментных систем: Adh (E.C.1.1.1.1), Est (E.C.3.1.1.1), Fdh (E.C.1.2.1.2), Gdh (E.C.1.4.1.2), Got (E.C.2.6.1.1), 6-Pgdh (E.C.1.1.1.44), Pgi (E.C.5.3.1.9), Skdh (E.C.1.1.1.25), Dia (E.C.1.8.1.4) и гистохимическое окрашивание образцов проводили по общепринятым методикам (Peackok et al., 1965; Harris, Hopkinson, 1976). Из-за триплоидности одуванчика полученные зимограммы анализировали как аллозимные фенотипы. По данным анализа рассчитывали показатель фенотипического разнообразия Животовского (μ) и долю редких фенотипов (hμ) (Животовский, 1991).

Результаты и обсуждение.

Уровни загрязнения участков и расчет дозовых нагрузок. На выбранных нами участках правого берега р. Течи концентрация ^{90}Sr в поверхностном слое почвы (0-5 см) составила 4348 Бк/кг, а ^{137}Cs – 9489 Бк/кг, а на левом берегу – 1951 и 10830 Бк/кг соответственно. На фоновом участке концентрация ^{90}Sr в почве равна 15 Бк/кг, а ^{137}Cs – 31 Бк/кг. Таким образом, уровень загрязнения импактных участков превышает фоновый по ^{90}Sr в 130-290 раз, а по ^{137}Cs – в 630-720 раз. Дозовые нагрузки на наиболее чувствительные меристематические ткани одуванчика за счет искусственных радионуклидов превысили фоновый уровень в 40-45 раз (Позолотина, 2001).

Анализ показателей жизнеспособности семенного потомства. За более чем десятилетний период наблюдений нами были установлены границы изменчивости показателей жизнеспособности семенного потомства одуванчика. Так, в 1994 и 1998 гг. выживаемость проростков из импактной и фоновой зон практически не различалась. В 1997 г. отмечено преимущество по данному признаку у проростков из ценопопуляции поймы р. Теча. В остальные годы более жизнеспособные семена формировались на фоновом участке (Позолотина, 2001). По результатам настоящего исследования выявлено, что все показатели жизнеспособности семенного потомства правобережной ценопопуляции были ниже по сравнению с фоновой и левобережной ($p<0.001$). Последняя выборка характеризуется низкими, в сравнении с фоновым участком, всхожестью семян и выживаемостью проростков и не отличается от нее по скорости листообразования и длине корней ($p>0.05$). Более полную характеристику семенного потомства дает анализ индивидуальной изменчивости признаков. Как видно из рисунка, самый широкий диапазон изменчивости выживаемости характерен для правобережной ценопопуляции, а самый узкий – левобережной. Промежуточным диапазоном обладает фоновая ценопопуляция. Отметим, что и по всхожести, числу растений с настоящим листом наблюдается такая тенденция.

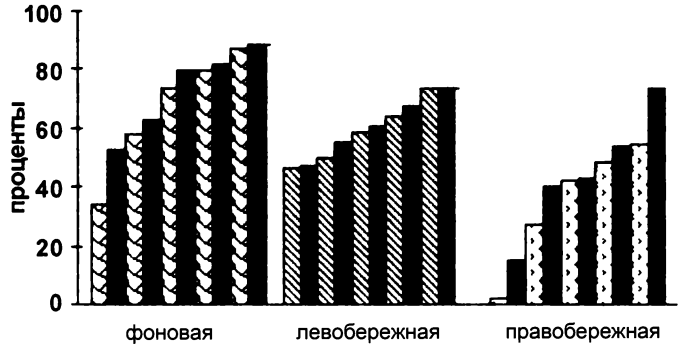


Рис. Индивидуальная изменчивость выживаемости в исследованных выборках.

Анализ показателей радиорезистентности семенного потомства. По результатам исследования установлено, что выборки достоверно различаются между собой: по большинству показателей наиболее устойчиво семенное потомство фоновой ценопопуляции, менее устойчиво – левобережной, и наиболее радиочувствительны семена правобережной ценопопуляции ($p<0.001$). Для удобства интерпретации полученные данные были трансформированы в процентах к собственному контролю. У разных растений из импактных и фоновой ценопопуляций были отмечены различные типы реакций семян на провокационное облучение (стимулирующее, подавляющее, индифферентное). Однако, если в хронически облучаемых выборках стимулирующее и подавляющее действия провокационного облучения были выражены очень ярко (особенно в правобережной, где стимуляция процессов у отдельных растений превышала показатели в 2-8 раз), то в фоновой ценопопуляции выявлена только тенденцию к этому. Эти данные свидетельствуют о повышенной нестабильности процессов, характерных для хронически облучаемых растений.

Изменчивость ферментных систем растений. Установлено, что по показателю фенотипического разнообразия ферментов импактные ценопопуляции достоверно отличаются от фоновой по всем системам ($p<0.05$), кроме Got и Dia. Различия между импактными выборками недостоверны, о чем свидетельствует критерий Стьюдента ($t_{12}=0.56\text{-}2.92$). Из этих данных складывается впечатление, что уровень изменчивости ферментных систем хронически облучаемых выборок сходен. Однако анализ таблиц сопряженности показывают качественные и количественные различия фенотипов. Достоверно импактные выборки различаются между собой по системам Pgi-1, 6-Pgdh, Skdh и Got ($\chi^2=14.6\text{-}56.2$, $p<0.001$), левобережная и фоновая ценопопуляции – по Skdh, Got ($\chi^2=29.1\text{-}96.9$, $p<0.001$), а правобережная и фоновая – по Pgi-1, 6-Pgdh, Got, Dia ($\chi^2=9.4\text{-}50.7$, $p<0.05$). Расчет доли редких морф определил, что импактные выборки не различаются между собой по Pgi-2, левобережная и фоновая – по 6-Pgdh, Skdh, Adh, Got и Dia, правобережная и фоновая – по Fdh и Est-fl. По одним системам доля редких морф фоновой ценопопуляции близка к левобережной, по другим – к правобережной выборкам. Это дает нам основания предполагать, что право- и левобережные выборки генетически различны, адаптационные процессы, несмотря на близкие уровни радионуклидного загрязнения, имеют разную направленность.

Выводы

Установлено, что семенное потомство импактных ценопопуляций в 2002 г. было менее жизнеспособно и более радиочувствительно по сравнению с фоновой выборкой. Левобережная ценопопуляция имеет преимущества по данным показателям перед правобережной. Сравнение с ранее полученными данными свидетельствует, что в отдельные годы картина была противоположной, а иногда выборки не различались между собой.

Установлены широкая амплитуда изменчивости большинства показателей жизнеспособности семенного потомства хронически облучаемых ценопопуляций и большая вариабельность их реакции на провокационное облучение.

Показано, что импактные ценопопуляции генетически различны, об этом свидетельствуют качественные и количественные различия в аллозимной структуре и вклад доли редких морф в общее разнообразие выборок. Предполагается, что приспособление растений к длительному действию малых доз радиации может идти разными путями.

Литература

Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.

Позолотина В.Н. Исследование локальных ценопопуляций одуванчика (*Taraxacum officinale* s.l.) из радиоактивно загрязненных зон // Экология. 2001. № 2. С. 117-124.

Harris H., Hopkinson D.A. Handbook of Enzyme Electrophoresis in human genetics. Amsterdam: North Holland Publ. Co., 1976.

Peacock A.C., Bunting S.C., Queen K.G. Serum protein electrophoresis in acrylamide gel: patterns from normal human subjects // Science. 1965. V.147. P. 1451-1453.

ВОЗРАСТНЫЕ СПЕКТРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *MERTENSIA PALLASII* (LEDEB.) G. DON (*BORAGINACEAE*) НА ГОРЕ СИНЮХА (АЛТАЙСКИЙ КРАЙ)

Усик Н.А.
Алтайский государственный университет, г. Барнаул
usik@bio.asu.ru

Популяционный анализ растений природной флоры, нуждающихся в охране, путем учета возрастного состава, численности каждой возрастной группы позволяет оценить устойчивость видов к антропогенному воздействию, реальную степень угрозы существованию тех или иных популяций и перспективы их развития в будущем.

Нами были проведены популяционные исследования *Mertensia pallasii* (Ledeb.) G. Don – узколокального эндемика Алтайской горной страны. В настоящее время достоверно известны два местонахождения вида: на горе Синюха у пос. Колывань Алтайского края и вершине Коргонского белка Республики Алтай. Этот редкий вид включен в список охраняемых растений региональных Красных книг: Республики Алтай (1996) и Алтайского края (1998). *Mertensia pallasii* образует три ценопопуляции по северному и северо-восточному склонам на высоте 950-1210 м над ур. м. Все они относятся к луговым фитоценозам. Первая и вторая находятся в непосредственной близости друг от друга на расстоянии около 100 м на северном склоне с высотами 950 и 1000 м над ур. м. соответственно. Несмотря на небольшое расстояние, разделяющее эти популяции, геоботанические описания позволяют выделить две отличающиеся по составу ассоциации: *Mertensia pallasii – Dryopteris filix-mas, Mertensia pallasii – Thalictrum minus + Veronica longifolia.*

Первая ценопопуляция находится на высоте 950 м над ур. м. под отвесными скалами высотой 9.5-10 м, на узкой, вытянутой вдоль этих скал площадке шириной 3.5-4 м и длиной около 25 м. *Mertensia pallasii* доминирует здесь в составе растительного сообщества, в качестве содоминанта выступает *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. Общее проективное покрытие – около 100%. Из злаков отмечено два вида, из разнотравья – 20 (*Saussurea latifolia* Ledeb., *Chamaenerion anqustifolium* (L.) Scop., *Veronica longifolia* L. и др.). Согласно методике изучения видового состава растительных сообществ А.А. Корчагина (1964), описания проводили в начале и середине вегетационного периода. Весной нами выявлены эфемероиды – *Corydalis bracteata* (Steph.) Pers., *C. nobilis* (L.) Pers., *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl., *Anemonoides caerulea* (DC.) Holub.

Вторая ценопопуляция расположена недалеко от первой, в сходных эколого-эдафических условиях – на высоте 1000 м над ур. м. под отвесными скалами 10-11 м высотой. Площадка несколько меньших размеров и имеет 5 м в ширину и 15 – в длину. *Mertensia pallasii* здесь также выступает доминантом. Общее проективное покрытие – около 100%. По видовому составу оба сообщества очень близки. Во втором отмечены 20 видов сосудистых растений. Злаки представлены двумя видами: *Calamagrostis pseudophragmites* (Hall.fil.) Koel. обнаруживает наибольший процент участия в сообществе, другой вид – *Milium effusum* L. – встречается единичными экземплярами. Из разнотравья преобладают *Veronica longifolia* L., *Thalictrum minus* L., *Aconogonon alpinum* (All.) Schur, *Geranium albiflorum* Ledeb., *G. krylovii* Tzvelev и др. Среди эфемероидов отмечены те же виды.

Третья ценопопуляция в сообществе *Mertensia pallasii – Chamaenerion anqustifolium* обнаружена нами на северо-восточном склоне, на самой вершине г. Синюха на высоте 1210 м над ур. м., у подножия отвесных скал 8-10 м высотой. *Mertensia pallasii* занимает крайние к скалам места до кустарниковых зарослей из *Spiraea media* Franz Schmidt, *Rosa spinosissima* L., *Ribes procumbens* Ledeb. Общее проективное покрытие в растительном сообществе - около 100%. Флористический состав представлен 28 видами. Злаки в описании не отмечены. Из разнотравья преобладают: *Chamaenerion anqusitfolium* (L.) Scop., *Thalictrum minus* L., *Senecio nemorensis* L., *Tanacetum vulgare* L., *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и др. Все обследованные сообщества сформировались на горно-лесных серых скелетных слабо развитых почвах, на элювии гранитов под луговой растительностью.

При выявлении возрастной структуры ценопопуляций подсчет растений осуществлялся на учетных площадках 1 м^2. Исследования проводились в конце июля, и чтобы избежать ошибок при определении числа ювенильных растений и проростков, которые к этому времени имели хорошо сформировавшийся настоящий лист, вели подсчет суммарно проростков и ювенильных особей. Аналогично поступили и с генеративными особями, рассматривая их без разделения на возрастные группы.

Данные рисунка свидетельствуют о том, что в возрастной структуре всех трех ценопопуляций много общего: 1) все они полночленны, т.е. в них представлены все возрастные группы особей; по классификации Т.А. Работнова (1960) их следует отнести к нормальным; 2) обращает на себя внимание преобладание особей, еще не приступивших к цветению, – их относительное участие не ниже 33%, а в ценопопуляции № 3 приближается к 50%; 3) сенильные особи встречаются редко. Сходство спектров ценопопуляций объясняется близкими эколого-эдафическими условиями произрастания. Отличаются они только по видовому составу ассоциаций и антропогенной нагрузке. Сравнивая возрастные структуры ценопопуляций, отмечая их полночленность, можно предположить, что все они находятся в дефинитивном состоянии, испытывая лишь мелкомасштабные циклические колебания общей численности и отдельных возрастных групп, что характерно для длиннокорневищных растений (Смирнова, Егорова, Торопова, 1976).

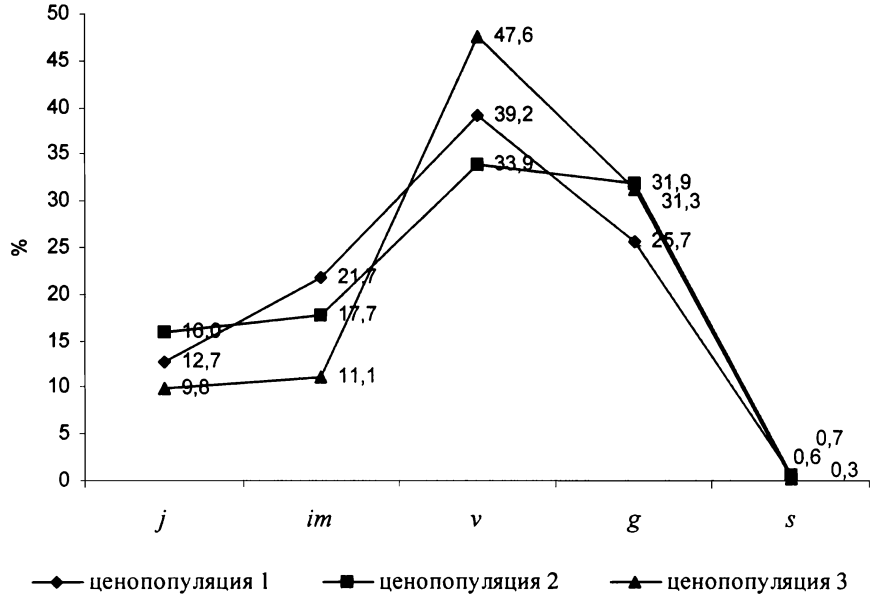


Рис. Возрастные спектры ценопопуляций *Mertensia pallasii* (Ledeb.) G. Don.

Большое число видов виргинильных особей в ценопопуляции № 3 (на вершине г. Синюха, где отмечается наиболее интенсивное пребывание разного рода туристов), по всей видимости, явилось следствием повреждений генеративных особей с последующим неглубоким омоложением потомства за счет роста вегетативных побегов из спящих почек возобновления на корневищах.

Незначительная доля сенильных особей во всех ценопопуляциях обусловлена, прежде всего, биологическими особенностями вида, а именно – при распаде парциалей старых генеративных растений у них наблюдаются перерывы в цветении, что делает их практически неотличимыми от виргинильных особей, особенно в нашем случае, когда мы производили подсчет, не выкапывая растений. Не исключена также вероятность того, что не все особи ценопопуляций доживают до сенильного состояния, выпадая из состава ценоза на более ранних возрастных этапах.

Подводя итоги проведенных исследований, можно сделать заключение, что состояние ценопопуляций *Mertensia pallasii* на г. Синюха указывает на нормальную жизненность вида в рассматриваемых условиях, самоподдержание в них осуществляется за счет неглубокого омоложенного вегетативного потомства и частично семенным путем. Однако, учитывая постоянно увеличивающийся поток посетителей на г. Синюха, встает вопрос об охране рассматриваемой популяции. Полученные данные по возрастному составу изученных ценопопуляций и их численности могут быть использованы для разработки рекомендаций по охране *Mertensia pallasii* на исследуемой территории.

Литература

Корчагин А.А. Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т.3. С. 35-132.

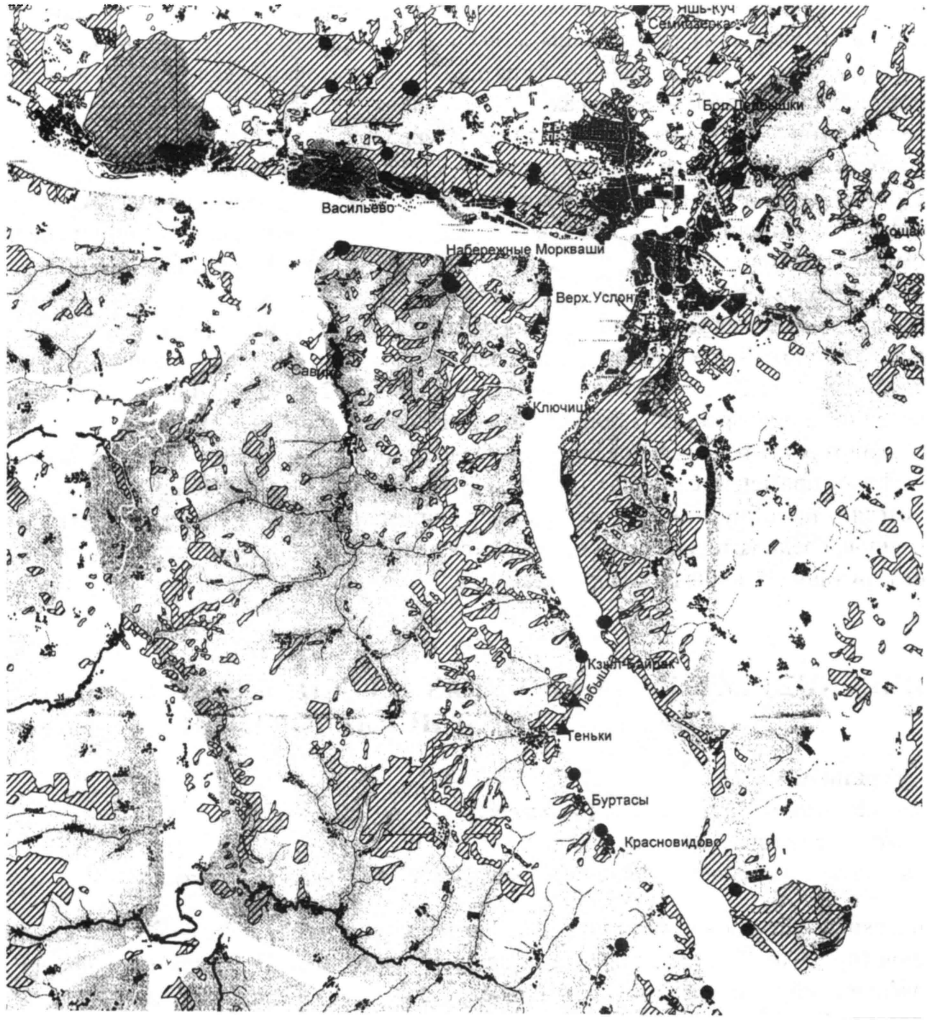
Работнов Т.А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе // Полевая геоботаника. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т.3. С. 132-146.

Смирнова О.В., Егорова В.Н., Торопова Н.А. Возрастные спектры ценопопуляций длиннокорневищных растений // Ценопопуляции растений. М.: Наука,1976. С. 146-167.

МЕТОДЫ КАРТОГРАФИРОВАНИЯ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

Фардеева М.Б.[1], Кожевникова М.В.[2]
[1]Казанский государственный университет, г. Казань
Tatiana.Rogova@ksu.ru
[2]ГУП «НПО ГеоцентрРТ», г. Казань

Изучение редких видов растений часто связано с довольно трудоемким поиском мест их произрастания на территории. Однако одной из характерных черт редких видов растений является их экологическая и биологическая зависимость от условий местообитания. В силу указанных особенностей популяции редких видов растений очень чутко реагируют на изменения условий. Поэтому они, как правило, первыми исчезают с территории фитоценозов, а их сохранение зависит от быстроты поиска и организации охраны данных фитоценозов. Длительное изучение популяций редких видов растений позволяет выявить их требования к различным условиям произрастания и увидеть некоторые закономерности распределения местной популяции на определенной территории. Для определения подобных закономерностей наиболее существенными оказываются методы электронного картографирования, понимая при этом под электронными картами «картографические произведения в электронной форме, представляющие собой цифровые данные, в том числе цифровые карты или слои данных ГИС, вместе с программными средствами их визуализации.



Картосхема настоящего и потенциального произрастания орхидных-кальцефилов в Казанском регионе. М 1:400 000.

Данная работа посвящена изучению распространения популяций орхидных, выявлению закономерностей их распределения по территории Республики Татарстан и поиску потенциальных мест произрастания редких видов. Для примера нами были выбраны орхидные-кальцефилы, которые являются биоиндикаторами почв, богатых кальцием.

Анализируя характер распределения кальцефильных видов орхидей на территории республики и пригородной зоны г. Казань (Казанский регион), нами было отмечено, что эти виды встречаются довольно локально, причем на сравнительно небольших территориях. Места локализации указанных видов – это, как правило, остатки некогда старых и крупных по площади лесных массивов, чаще условно-коренных типов леса (хвойно-широколиственных – на левобережье р. Волга и северных широколиственных с елью – на правобережье). В длительно-производных липняках или хвойно-мелколиственных лесах количественные и качественные оценки состояния популяций орхидных-кальцефилов снижаются, они отмечаются малочисленными популяциями или единичными экземплярами, видовое разнообразие падает. В условно-коренных сообществах популяции таких редких видов орхидей, как башмачок настоящий (*Cypripedium calceolus* L.), пальцеголовник красный (*Cephalanthera rubra* (L.) Rich.), дремлик темно-красный (*Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess.), ятрышник шлемоносный (*Orchis militaris* L.) и т.д. встречаются многочисленными популяциями, находящимися в дефинитивном состоянии.

На первом этапе картографическому анализу подверглись следующие материалы: «Карта доплейстоценовых отложений на территории Республики Татарстан» М 1:500 000 под ред. С.А. Марамчина; топографическая основа Республики Татарстан М 1:200 000; карта известных (за 100 лет) местонахождений ценопопуляций лесных и лесо-луговых видов кальцефильных орхидей, сгенерированная по данным ИС «Флора» экологического факультета КГУ; оценочные карты состояния ценопопуляций этих же видов растений. При этом состояние ценопопуляций определялось по следующим параметрам: численность, плотность, возрастная и пространственная структура и их динамика за пять-десять лет. В результате были выявлены следующие закономерности. Ценопопуляции орхидных-кальцефилов и их местообитания приурочены к эрозионным врезам, на территориях с близким залеганием карбонатных пород, здесь орхидные встречаются «пятнами» и достаточно локализованно произрастают различные виды в хорошо сохранившихся лесных массивах.

На основе выявленной закономерности была составлена карта потенциальных местообитаний кальцефильных орхидей (см. картосхему). В качестве информационных слоев во вновь формируемой карте были использованы следующие материалы: распространение доплейстоценовых отложений с «Карты доплейстоценовых отложений на территории Республики Татарстан» М 1:500 000 под ред. С.А. Марамчина; слои изолиний рельефа, гидросети и контуров современных лесов с топографической основы Республики Татарстан М 1:200 000; карта динамики лесистости за 200 лет (Бойко, 1990).

Учитывалось совпадение трех условий: наличие кальцийсодержащих пород пермской системы, эрозионного среза и подходящего лесного биоценоза. По данным параметрам были выделены различные точки по карте, а затем проведено исследование этих мест. Маршрутные описания (1992-2002 г.) «потенциальных» мест позволили обнаружить новые места произрастания популяций орхидных в Казанском регионе, что существенно облегчило систему поиска и мониторинга редких видов растений. Подобный метод выявления потенциальных местонахождений орхидных-кальцефилов применяется сейчас для нахождения их в различных районах РТ.

На наш взгляд, подобную методику возможно применить и для поисков других биоиндикаторных стенобионтных видов, среди которых часто встречаются редкие и охраняемые, если возможно достаточно четко определить лимитирующие условия их распространения.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ КУЛЬТУРЫ ХВОЙНЫХ В РЕСПУБЛИКЕ КОМИ – ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Федорков А.Л.[1], Туркин А.А.[2], Загирова С.В.[1]
[1]Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
fedorkov@ib.komisc.ru, zagirova@ib.komisc.ru
[2]Сыктывкарская лесная семеноводческая производственная станция, г. Сыктывкар

Географические культуры – четко спланированный долговременный полевой опыт для сравнения популяционных образцов (происхождений) из ареала распространения вида. Под термином *происхождение* обычно понимают географический район, из которого были получены семена. Основной целью создания географических культур является подбор наиболее продуктивных в данном районе происхождений для искусственного лесовосстановления, т.е. разработка лесосеменного районирования.

В ходе прикладных исследований основное внимание обычно уделяется изучению изменчивости адаптивных признаков, таких как сохранность, рост в высоту и по диаметру, устойчивость к болезням, вредителям, низким температурам, фенология, репродукция.

Помимо этого географические культуры являются хорошим объектом для исследования внутривидовой изменчивости. Также отмечается, что в географических культурах можно получить дополнительные данные для

систематики, оценить взаимодействие генотип×среда, рассчитать ювенильно-зрелостные корреляции признаков (Lindgren and Persson, 1997).

Возможная перспектива глобального потепления привлекает внимание исследователей к процессам адаптации древесных растений к климату. Одним из перспективных методических подходов является изучение реакции древесных растений на изменение климатических условий – исследование особенностей их роста и сохранности в географических культурах (Beuker, 1994; Matyas, 1994; Schmidtling, 1994; Stelter, Bradshaw, 1994). При этом перемещение происхождений с севера на юг имитирует потепление, а с юга на север – похолодание.

Метод географических культур применяется в лесном хозяйстве уже более двух столетий и, по словам известного исследователя Ч. Матьяша (Matyas, 1997), его следует считать важным вкладом практического лесоводства в развитие биологии, несмотря на то, что результаты этой работы редко привлекают внимание биологов.

В Республике Коми первые географические культуры сосны и ели были заложены в 1977 г. в Корткеросском лесхозе на площади 20.1 га в рамках Всесоюзной программы по изучению географической изменчивости основных лесообразующих пород, инициированной Е.П. Проказиным (1972). Сосна представлена 24 происхождениями (от Якутии до Ленинградской обл.), ель – 33 происхождениями (от Свердловской обл. до Белоруссии). Результаты их изучения послужили основой для разработки лесосеменного районирования и опубликованы в ряде работ (Наквасина и др., 1987; Тарханов, 1998).

Помимо чисто прикладных, в этих культурах проведены также биологические исследования. Изучена адаптация сосны и ели к климату по созреванию семян на популяционном и индивидуальном уровнях (Федорков, Басов, 1999; Fedorkov, 2000). В последнее время начаты исследования ультраструктуры клеток хвои сосны и ели различного географического происхождения (Загирова, 2003). Предполагается проведение исследований CO_2-газообмена с целью выявления физиологических механизмов адаптации хвойных растений к условиям Севера.

В 1980 и 1987 гг. в Корткеросском лесхозе были заложены географические культуры лиственницы на площади 10.7 га, включающие 17 происхождений, однако к настоящему времени эти культуры характеризуются довольно низкой сохранностью.

В 1996-1997 гг. силами Сыктывкарской лесной семеноводческой станции были созданы географические культуры сосны и ели площадью 5.4 га.

В 2002-2003 гг. совместно с Институтом лесного хозяйства Швеции заложена серия испытательно-географических культур сосны в семи пунктах (четыре – в северной Швеции и три – в Республике Коми). На территории Республики Коми эти пункты расположены в Сыктывкарском, Каджеромском и Усинском лесхозах. В каждом пункте высажен идентичный по происхождению материал, включающий 43 происхождения сосны из Коми, Швеции и Финляндии, а также 266 полусибсовых семей плюсовых деревьев сосны из Коми и Швеции.

В 2003 г., в рамках Российско-Скандинавского проекта «Лиственница», в лесном питомнике Сыктывкарского лесхоза начаты работы по выращиванию посадочного материала 13 происхождений лиственницы (от Камчатки до Архангельской обл.), относящихся к *Larix Sukaczewii, L. sibirica, L. cajanderi, L. gmelini* var. *olgensis, L. gmelini* var. *japonica, L. gmelini* var. *kamchatica* для последующей посадки географических культур. Каждое происхождение представлено несколькими насаждениями, причем выращивание сеянцев ведется раздельно по полусибсовым семьям, что позволит исследовать изменчивость не только на уровне видов, подвидов и происхождений, но и семей.

Также в 2003 г. приступили к выращиванию посадочного материала шести происхождений сосны скрученной *Pinus contorta* var.*latifolia*. Хотя родиной сосны скрученной является Северная Америка, источником семян в данном случае послужили шесть лесосеменных плантаций в северной Швеции, куда она была интродуцирована во второй половине XX в.

Таким образом, в Республике Коми благодаря сотрудничеству между наукой и лесным хозяйством складываются хорошие условия для исследований в области популяционной биологии хвойных.

Литература

Загирова С.В. Изменчивость структуры хвои ели и сосны в географических культурах // Вестник ИБ. 2003. №5(67). С.11-13.

Наквасина Е.Н., Улиссова Н.В., Тарханов С.Н., Сизов И.И. Географические культуры сосны на европейском Севере. М., 1987. 12 с. (Тр. ЦБНТИлесхоза).

Проказин Е.П. Изучение имеющихся и создание новых географических культур. Пушкино: ВНИИЛМ, 1972. 52 с.

Федорков А.Л., Басов В.А. Динамика созревания семян сосны и ели в географических культурах Республики Коми // Лесоведение. 1999. №4. С.70-73.

Тарханов С.Н. Изменчивость ели в географических культурах Республики Коми. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 195 с.

Beuker E. Adaptation to climatic changes of the timing of bud burst in populations of Pinus sylvestris L. and Picea abies (L.) Karst.// Tree Physiology. 1994. №14. P.961-970.

Fedorkov A. Climatic adaptation of seed maturity in Scots pine and Norway spruce populations // Silva Fennica. 2001. V.35. №1. P.119-123.

Lindgren D., Persson A. Vitalization of results from provenance tests. In: Matyas C.(ed). Perspectives of forest genetics and tree breeding in changing world. IUFRO world series. 1997. Vol.6. P.73-85.

Matyas C. Modelling climate change effects with provenance test data // Tree Physiology. 1994. №14. P.797-804.

Matyas C. Climatic adaptation of trees: rediscovering provenance tests. In: Tigerstedt P.M.A. (ed). Adaptation in plant breeding. 1997. P.49-58.

Schmidtling R.C. Use of provenance tests to predict response to climatic change: loblolly pine and Norway spruce // Tree Physiology. 1994. №14. P.805-817.

Stetter R.F., Bradshaw H.D. The choice of genetic material for mechanistic studies of adaptation in forest trees // Tree Physiology. 1994. №14. P.961-970.

СЕЗОННАЯ И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВ ОКРЕСТНОСТЕЙ СЫКТЫВКАРА

Фролова Л.И.
Коми государственный педагогический институт, г. Сыктывкар
kspi@parma.ru

Дождевые черви – один из основных факторов почвообразования. Роль дождевых червей в жизни биогеоценоза весьма значительна. Они участвуют в почвообразовании, создании и сохранении плодородия почв, возвращении в почву питательных веществ, вынесенных из нее растениями. Деятельность их особенно значима в почвах пойменных лугов, так как во время половодий река сносит органические вещества. Перемещение червей в более глубокие слои способствует осушению сырых лугов, так как они рыхлят почву и тем самым улучшают условия ее аэрации. В нашу задачу входило проведение анализа видового состава, численности, вертикального распределения дождевых червей.

Исследования выполнены в 2000-2003 гг. Пробные площадки были взяты на пойменном и суходольном лугах, поле с многолетниками. Для учета дождевых червей применялся метод почвенных проб (Гиляров, Перель, 1974). Каждая серия в пределах биогеоценоза состояла из десяти проб (25×25 см). Отбор проводили три-четыре раза в сезон. Каждую пробу брали до глубины встречаемости червей.

Все изучаемые биотопы привязаны к «центральной части города». Пойменный луг располагается в восточной части г. Сыктывкар, не имеющей застройки. Он находится на левобережье р. Сысола, практически в месте ее впадения в более крупную р. Вычегда, с высотами 78-82 м над ур. м. В пределах города р. Сысола имеет достаточно протяженную пойменную террасу, ежегодно заливаемую во время весеннего половодья.

Суходольный луг и поле с многолетниками (клевер + тимофеевка) расположены к западу от застроенной части города (за железнодорожным вокзалом), в пределах плакорной части равнины междуречья рек Сысола и Дырнос, с высотами примерно 135 м над ур. м.

Результаты исследования показали, что основная масса дождевых червей сосредоточена в дернине и первом слое. Очень редко животных можно было встретить во втором и третьем слоях. С наступлением сухой и жаркой погоды черви мигрировали в более глубокие слои почвы. Там они находились в пассивном состоянии, свертываясь в клубок. Слизистые выделения их кожных желез образовывали толстую пленку и черви оказывались в капсуле, которая способствовала сохранению необходимого минимума влаги.

Дождевые черви семейства Lumbricidae являются наиболее изученной группой среди почвенных беспозвоночных. Нами было зарегистрировано шесть широко распространенных видов (табл. 1), уже известных ранее в Республике Коми (Устинов,1967; Крылова, 1970). Между тремя исследованными биотопами обнаружены достаточно четкие различия в видовом составе и численности дождевых червей.

Таблица 1

Видовой состав и многолетняя динамика численности дождевых червей, экз./м²

Виды	Поле с многолетниками				Суходольный луг				Пойменный луг		
	2000	2001	2002	2003	2000	2001	2002	2003	2001	2002	2003
Dendrobaena octaedra Sav	1.0	1.6	1.7	2.6	12.3	4.7	13.8	11.2	0.6	1.4	3.2
Eisenia nordenskioldi Eisen	-	2.3	2.8	30.4	7.0	2.3	6.2	9.6	0.5	5.9	1.1
Nicodrilus caliginosa Sav.	12.8	9.8	12.4	30.9	0.3	0.8	3.2	1.6	-	-	-
N. roseus Sav.	4.5	4.4	1.1	31.5	-	-	-	-	-	-	-
Lumbricus rubellus Hoffm.	12.3	5.4	8.1	16.5	81.6	10.0	19.4	40 0	6.5	8.6	37.3
Octolasium lacteum Oerley	68.0	66.5	69.8	100.2	3.3	3.7	1.2	16 0	-	-	-
ВСЕГО	98.5	90.3	96.1	212.2	105.0	21.8	43.8	78 4	7.7	15.9	41.6

Как и в лесах, в условиях открытых пространств в каждом из биотопов складывается свой комплекс дождевых червей и наблюдаются значительные различия в их численности.

Из табл. 1 видно, что на пойменных лугах выявлены наименьшая средняя численность (от семи до 40 экз./м^2) и обедненный видовой состав (3) дождевых червей. А наибольшая численность (от 90 до 200 экз./м^2) и видовое разнообразие (6) отмечены на поле с многолетниками. Суходольный луг и поле с многолетниками не имеют между собой резких отличий как по видовому составу (5-6), так и по численности дождевых червей.

Только два вида люмбрицид – *Dendrobaena octaedra* Sav. и *Lumbricus rubellus* Hoffm. – обнаруживали ежегодно во всех биотопах. Из них *L. rubellus* доминировал во всех исследуемых биотопах. Наибольшая численность этого – свыше 90 экз./м^2 – наблюдалась на пойменном лугу в начале июня 2003г. (табл. 2). Постоянно встречающимся видом является *Eisenia nordenskioldi* (от одного-двух до 30 экз./м^2).

Таблица 2

Сезонная динамика численности дождевых червей в почве исследуемых биотопов в 2003 г., экз./м ^{2}

Виды	Поле с многолетниками			Суходольный луг				Пойменный луг		
	6.06	29.07	11.09	31.05	14.06	29.07	11.09	5.06	30.07	9.09
Dendrobaena octaedra Sav	4.8	3.2	-	3.2	24.0	16.0	1.6	3.2	-	6.4
Eisenia nordenskioldi Eisen	81.6	3.2	6.4	-	32.0	-	6.4	1.6	1.6	-
Nicodrilus caligindsa Sav.	67.2	-	25.6	-	6.4	-	--	-	-	-
N. roseus Sav.	89.6	-	4.8	-	-	-	-	-	-	-
Lumbricus rubellus Hoffm.	14.4	8.0	27.2	38.4	57.6	19.2	44.8	99.2	1.6	11.2
Octolasium lacteum Oerley	180.8	40.0	80.0	17.6	32.0	4.8	9.6	-	-	-
ИТОГО	438.4	54.4	144.0	59.2	152.0	40.0	62.4	104.0	3.2	17.6

На всех участках наиболее высокая температура и самая низкая влажность наблюдались в июле. В этот же месяц производился и сенокос. В указанный период отмечен заметный уход дождевых червей в более глубокие слои. *Nicodrilus roseus* и *N. caliginosa* были обнаружены в неактивном состоянии (свернутые в клубок в капсулах) на глубине более 20 см.

Таким образом, для всех обследованных участков характерно, что в мае-июне и сентябре дождевые черви концентрируются в верхних слоях почвы (до 15 см). В сухой и жаркий месяц (июль) они перемещаются в более глубокие слои, и в это же время отмечается самая низкая их численность.

Литература

Гиляров М.С., Перель Т.С. Изучение беспозвоночных животных как компонента биогеоценоза // Программа и методика биогеоценологических исследований. М., 1974. С. 146-168.

Забоева И.В. Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар, 1975. 374 с.

Крылова Л.П. Почвенная фауна хвойных биотопов Коччой-Яга // Фауна и экология животных. Уч. зап. МГПИ им. В.И. Ленина. М., 1970. № 393. С. 217-223.

Устинов И.Д. К фауне дождевых червей Коми АССР// Изв. Коми филиала. ВГО, 1967. Т. 2. Вып. 1 (11). С. 139-141.

ПРИМЕНЕНИЕ ФЕНЕТИЧЕСКОГО ПОДХОДА В ИЗУЧЕНИИ ОСОБЕННОСТЕЙ ОБЫКНОВЕННЫХ ПОЛЕВОК, ДОБЫВАЕМЫХ УШАСТОЙ СОВОЙ НА ТЕРРИТОРИИ ПЕРМСКОЙ ОБЛАСТИ

Хохлова Ю.Е.
Пермский государственный университет, г. Пермь
owl_1980@mail.ru

В проблеме биоценотических взаимоотношений между совами и мелкими млекопитающими большое внимание уделено избирательному изъятию птицами грызунов разного пола, возраста, размера, физиологического состояния и др. (Барабаш-Никифоров, Формозов, 1963; Башенина, 1977; Дорогой, 1981; Janes, Barss,1986; Еремина,1990; Шепель, 1992; Thierry, 1995; Koivunen at al., 1996; Хиревич и др., 2001; Хиревич, 2002). Считается, что избирательность можно определить как вылов хищником отдельных качественно специфичных особей в иной пропорции, чем они представлены в популяции (Галушин, 1982).

Избирательность отлова зависит от половозрастного состава, морфометрических особенностей и фенетического своеобразия животных (Еремина, 1990; Хиревич, 2002). Показано, в частности, что ушастая сова (*Asio otus* L., 1758) добывает обыкновенных полевок (*Microtus arvalis* Pall., 1778), характеризующихся повышенной асимметричностью в расположении черепных отверстий; выборка животных из питания устойчиво отличается от таковой из учетов по частотам встречаемости неметрических признаков черепа (Хиревич, 2002; Хиревич и др., 2003).

Цель данного исследования – применение фенетического подхода в выявлении особенностей обыкновенных полевок, добываемых ушастой совой на территории Чусовского р-на Пермской обл. Сбор материала осуществлен в августе 2002 г. Учеты проведены с использованием ловушек Геро. Данные по питанию ушастой совы получены при анализе погадок. Объем выборок из учетов и питания сов составил соответственно 75 и 60 особей обыкновенной полевки.

В качестве фенов рассматривали вариации 27 перфорационных, билатерально проявляющихся признаков черепа: часть заимствована из аналогичного исследования (Хиревич, 2002), часть выделена в соответствии с каталогом признаков грызунов (Ларина, Еремина, 1988). Подсчитывалась частота встречаемости разных вариаций. Сравнение выборок проводили на основе показателя сходства, который интерпретируется как частота общих морф в сравниваемых группах, и критерия идентичности (Животовский, 1982). Кроме того, выборки сравнивались по среднему значению показателей флуктуирующей, направленной, общей асимметрии и популяционного индекса флуктуирующей асимметрии (Васильев, 1995).

Для исключения зависимости переменных (пол, возраст, вариации признаков) провели корреляционный анализ с использованием критерия Фишера. Достоверной корреляции (т. е. $p \leq 0.05$) не обнаружено. Выборки, содержащие самцов и самок полевок разных возрастных категорий, рассматривались как единое целое.

При сравнении выборок учета и погадок по частотам встречаемости вариаций достоверные отличия ($p \leq 0.05$) обнаружены для 22 признаков из 27. Средний для 27 признаков показатель сходства ($r \pm Sr$) составил 0.836 ± 0.0111, критерий идентичности (I)=638.5. В среднем для 27 признаков различия в паре «учеты-погадки» достоверны при $p=0.01$. Однако следует отметить, что двустороннее, «симметричное» проявление признака (справа и слева) с более высокой частотой отмечается у животных из питания сов (для 12 признаков), чем у полевок из учетов (восемь признаков).

При специальной оценке асимметрии выявлено, что у животных, добытых совами, уровень общей и флуктуирующей асимметрии несколько выше, но различия между выборками недостоверны (см. табл.).

Среднее арифметическое (M), ошибка репрезентативности (m) и достоверность разницы (t) направленной (DA), флуктуирующей (FA), общей (TA) асимметрии и популяционного индекса флуктуирующей асимметрии (FAnm, %) для 27 признаков

	DA		FA		TA		FAnm, %	
	M ± m	t	M ± m	t	M ± m	t	M ± m	t
Учетная выборка	0.004 ± 0.0009	1.54	0.009 ± 0.0013	1.78	0.013 ± 0.0015	1.40	9.77 ± 0.655	0.815
Выборка из питания	0.002 ± 0.0006	-	0.019 ± 0.0091	-	0.022 ± 0.0091	-	10.58 ± 2.350	-

Примечание: «-» – различия между выборками не достоверны (при $p=0.05$).

Таким образом, исследование полевок в Чусовском р-не выявило различия в частоте встречаемости признаков для выборок из учетов и питания птиц, но не подтвердило предположение о достоверно большей асимметричности животных, добытых совами.

Литература

Барабаш-Никифоров И.И., Формозов А.Н. Териология. М., 1963. 396 с.

Башенина Н.В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 354 с.

Васильев А.Г. Пакет прикладных программ «Phen 3.0», 1995.

Галушин В.М. Роль хищных птиц в экосистемах // Зоология позвоночных. Роль птиц в экосистемах. М.: ВИНИТИ, 1982. Т. 11. С. 158-238.

Дорогой И.В. О воздействии птиц-миофагов на половую и возрастную структуру популяции тундровых леммингов // Бюл. МОИП. Отд. Биол:, 1981. Т. 86. Вып. 6. С. 30-33.

Еремина И.В. Фенетическая маркировка этологически разнокачественных особей в популяциях животных // Фенетика природных популяций: Материалы IV Всесоюзного совещания (Борок, ноябрь, 1990). Борок, 1990. С. 84-85.

Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38-44.

Ларина Н.И., Еремина И.В. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 8-52.

Хиревич Е.А. Структурно-функциональный анализ популяции обыкновенной полевки в связи с проблемой избирательности отлова грызунов совами: Дисс... на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Пермь, 2002. 221 с.

Хиревич Е.А., Васильев А.Г., Шепель А.И. Сравнительный анализ обыкновенных полевок из рациона ушастой совы и пойманных ловушками // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Сб. тр. конф. Екатеринбург: «Екатеринбург», 2001. Вып. 2. С. 274-282.

Хиревич Е.А., Шепель А.И., Васильев А.Г. Избирательность ушастой совой особей определенных фенотипов в популяции обыкновенной полевки: Мат-лы IV конференции по хищным птицам Северной Евразии (Пенза, 1-3 февраля 2003 г.). Пенза, 2003. С. 97-99.

Шепель А.И. Хищные птицы и совы Пермского Прикамья. Иркутск, 1992. 296 с.

Janes S., Barss J. Хищничество трех видов сов на северном гофере в зависимости от различной массы тела // РЖ Биол. Сер. Орнитология. № 1. М., 1986. С. 33-34.

Thierry L. Сезонные вариации питания ушастой совы в связи с изменением численности мелких грызунов // Alauda. 1994. № 2. С. 91-100.

НЕКОТОРЫЕ МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЧЕРЕПА СУРКА (*MARMOTA BOBAC* MULL.) НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

Чащин П.В.
Ильменский государственный заповедник УрО РАН, г. Миасс
olga@ilmeny.ac.ru

В 2003 г. после многолетнего запрета в Челябинской обл. была открыта охота на сурка-байбака (*Marmota bobac* Mull.). Это обстоятельство позволило получить данные о некоторых краниометрических характеристиках животных, обитающих на северном пределе распространения вида в азиатской части ареала. Все исследованные (n=38) сурки были добыты охотниками в окрестностях п. Бреды (52°25' с.ш. 60°20' в.д.) 12-14 августа 2003 г.

Вследствие специфики техники промысла сохранность черепов плохая. По этой причине для анализа использовались нижние челюсти, сохранность которых лучше. Правые и левые ветви нижней челюсти считались отдельными данными, что дало возможность получить более представительную выборку (n=45). Промеры делались штангенциркулем с точностью 0.1 мм. Измеряли следующие расстояния: L1 – между передним краем ветви нижней челюсти и вершиной углового отростка; L2 – между передним краем ветви нижней челюсти и вершиной суставного отростка; L3 – между передним краем ветви нижней челюсти и вершиной венечного отростка; L4 – между задним краем диастемы и вершиной углового отростка; L5 – между нижним краем углового и вершиной венечного отростков; L6 – между нижним краем углового и передним краем суставного отростков; L7 – между передним и задним краями суставного отростка.

Пол животных определен по вторичным половым признакам. Возраст – по размерам и массе тела, а также по степени стертости зубов. После установления пола и возраста выборка была разделена на шесть групп: G1 – молодые самцы; G2 – взрослые самцы; G3 – старые самцы; G4 – молодые самки; G5 – взрослые самки; G6 – старые самки. Средние значения перечисленных признаков шести половозрастных групп приведены в табл. 1. Статистическая обработка полученных данных проведена с помощью пакета прикладных программ STATISTICA 5.0 for WINDOWS.

Выяснено, что нижние челюсти молодых самок, по сравнению с молодыми самцами, в среднем несколько крупнее. У взрослых и старых животных средние значения некоторых признаков больше у самцов, а некоторых - у самок. В то же время, судя по величинам стандартных отклонений средних, размеры признаков в значительной степени перекрываются (табл. 2). Таким образом, половой диморфизм в размерах нижней челюсти у сурков не выражен.

Следует отметить, что соотношение половозрастных групп в выборке, вероятно, не отражает их реальное соотношение в природе. Это вызвано избирательностью промысла, поскольку охотники стараются добыть наиболее крупных животных.

Таблица 1

Средние значения размеров семи признаков нижней челюсти сурка из окрестностей п. Бреды для шести половозрастных групп, мм

Номер группы	Номер признака							
	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	n
G_1	60.50	57.70	49.12	44.60	32.04	26.76	6.14	5
G_2	66.88	64.53	54.45	48.60	36.74	31.06	7.26	12
G_3	69.97	67.24	56.74	47.73	39.56	33.50	7.68	9
G_4	61.32	58.48	49.62	45.34	32.76	27.60	6.46	5
G_5	65.98	63.76	53.31	48.13	36.87	31.34	7.39	10
G_6	68.70	66.63	55.15	49.58	39.55	33.30	8.10	4

Таблица 2

Стандартные отклонения средних значений семи признаков нижней челюсти у сурка из окрестностей п. Бреды

Номер группы	Номер признака							
	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	n
G_1	1.85	1.46	1.82	1.28	1.18	1.19	0.37	5
G_2	3.62	3.51	4.04	2.40	2.42	2.29	0.57	12
G_3	1.29	1.51	1.44	8.27	1.58	1.37	0.39	9
G_4	1.63	1.58	2.20	1.44	1.35	1.21	0.45	5
G_5	3.02	2.61	2.53	2.36	1.87	1.54	0.84	10
G_6	0.56	1.19	0.70	0.43	1.08	0.63	0.45	4

Полученные данные позволили исследовать различия по указанным признакам между животными разного возраста и пола. Проведенный дискриминантный анализ показал, что в пространстве первой канонической оси (описывающей 80.6% изменчивости) выделенные половозрастные группы с высокой степенью достоверности ($p<0.001$) разделяются на две группировки. В первую входят молодые самцы и самки, во вторую – взрослые и старые самцы и самки. Анализ матрицы квадратов дистанций Махаланобиса выявил, что внутри первой группировки различия отсутствуют (G1, G4), а внутри второй – несущественны (G2, G3, G5, G6). Наибольший вклад в разделение выборок вносят признаки L5, L6, L2 и несколько меньший L1. Признаки L7 и L3 имеют второстепенное значение.

Таким образом, использование для анализа метрических признаков нижней челюсти позволяет исследовать сравнительно небольшие выборки.

Проведенный на основе этого принципа анализ семи метрических признаков нижней челюсти сурков Челябинской обл. показал, что резкий половой диморфизм размеров черепа у сурка отсутствует. Молодые животные по упомянутым признакам четко отличаются от взрослых и старых животных, которые не имеют достоверных отличий.

Отсутствие достоверных отличий между взрослыми и старыми животными обоих полов позволит в дальнейшем использовать для сравнительного краниометрического анализа изменчивости сурков из разных частей ареала обобщенные по полу выборки.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ИНДЕКСА УПИТАННОСТИ БУРОЗУБОК УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Черноусова Н.Ф.
Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург
cher@ipae.uran.ru

С ростом городов происходит не только все большее изъятие естественной природной среды под городские застройки и трансформации ее в зеленые массивы внутри города, но и они оказывают заметное воздействие на прилегающие природные экосистемы. Изменения в урбанизированных экосистемах происходят с огромной скоростью, трансформация одних компонентов накладывается на изменения других. В связи с чем еще острее встает задача всестороннего исследования воздействия городской среды на изменяемую ею природу.

Мелкие млекопитающие, благодаря быстрой реакции на изменения среды, являются одними из лучших биоиндикаторов экосистем. Чаще объектом внимания исследователей становятся грызуны. Бурозубки также могут служить для этой цели. Они играют важную роль в экосистемах – как активно, так и пассивно формируют эдафотоп. Ведущую роль в питании бурозубок занимают беспозвоночные (паукообразные, многоножки, моллюски и черви и др.), следовательно, численность бурозубок может косвенно свидетельствовать о численности мелких беспозвоночных, населяющих данный биотоп. В их рационе также присутствуют растительные корма, роль которых особенно возрастает в зимний период (Докучаев, 1980, 1990; Ивантер, Макаров, 2000; Шварц и др.,1992). При слишком большом отличии качества корма от оптимального землеройки погибают даже при видимом обилии пищи.

Задачей нашей работы являлось изучение динамики численности и состояния бурозубок на антропогенной территории г. Екатеринбург (Средний Урал).

Учеты проводили в 2000-2002 гг. по стандартной методике ловушко-линиями в следующих локалитетах: в центре города (дендрарий Ботанического сада УрО РАН), четырех окраинных лесопарках г. Екатеринбург и лесном массиве в 50 км юго-восточнее города, выбранном в качестве контрольного (Черноусова, 1996). Оценивали относительную численность населения бурозубок и индекс их упитанности.

За три года максимальное значение индекса плотности для бурозубок отмечено в контроле и Северном лесопарке, относительно высокая численность – в Северо-восточном лесопарке, а наименьшая – в дендрарии (см. табл.).

По динамике численности обследованные точки распались на три группы. Первая – группа со слабо выраженной динамикой (дендрарий и Южный лесопарк), вторая – с выраженной динамикой, с пиком численности бурозубки в 2001 г. (Северо-восточный и Северный лесопарки), и третья – с пиком в 2000 г. и постепенным

Относительная численность бурозубок в контроле и лесопарках на 100 ловушко-суток

Год	Контроль	Дендрарий	Северо-восточный	Южный	Северный	Юго-западный
2000	20.50	1.33	4.67	1.00	7.00	10.67
2001	6.25	2.67	17.33	2.00	34.00	7.67
2002	1.60	3.33	2.67	-	3.00	4.33

понижением к 2002 г. (контроль и Юго-западный лесопарк). В локалитетах первой группы различия относительной численности по годам не были достоверны. Для остальных локалитетов, где динамика была выражена, численность в годы пиков значимо (по χ^2) отличалась от остальных лет. Характер динамики численности в контроле отличался от динамики в городских локалитетах. Хотя направление ее в контроле и Юго-западном лесопарке было сходно, но при этом существенно различалось по степени выраженности (перепад численности в контроле был более резким, чем в Юго-западном лесопарке; см. таблицу). Северный и Северо-восточный лесопарки в годы исследований имели сходную динамику численности. Однако в год максимума относительная численность в Северном лесопарке была в два раза выше, чем в Северо-восточном. Минимальное значение индекса численности отмечено в Южном лесопарке и дендрарии (внутри города). Таким образом, очевидно, что в черте города мы имеем широкий спектр динамики численности бурозубок в разных лесопарках.

Динамика численности является неплохим показателем оценки состояния животных разных сообществ, но индекс упитанности позволяет объективнее судить об условиях жизни животных в различных биотопах. Индекс упитанности обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) рассчитан как отношение длины тела к массе только половозрелых сеголеток в связи с мозаичностью данных по остальным возрастным группам. Поскольку в различных местообитаниях пик численности бурозубок наблюдался в разные годы, мы разбили их на две группы. Первая – группа местообитаний, где максимальный индекс плотности зафиксирован в 2001 г., вторая – без выраженной динамики или с незначительным понижением относительной численности в 2001 г.

Индексы состояния животных из различных местообитаний и по годам отловов мы оценили двухфакторным дисперсионным анализом, результаты которого представлены на рис. 1, 2.

Проведенные сравнения выявили, что между упитанностью бурозубок и их относительной численностью в любом локалитете существует слабая (нефункциональная) обратная зависимость. Коэффициент корреляции индексов плотности и состояния составил –0.66. Обратную зависимость упитанности бурозубок от их численности подтверждает и анализ индекса состояния по местообитаниям без разбиения на группы по выраженности динамики численности (рис. 3). Так, индекс упитанности землероек в Юго-западном лесопарке несколько выше, а максимум индекса плотности ниже, чем в контроле. Сравнение любой другой пары из рассматриваемых местообитаний дает сходные результаты. Однако наблюдаемые отличия упитанности зверей из разных локалитетов статистически

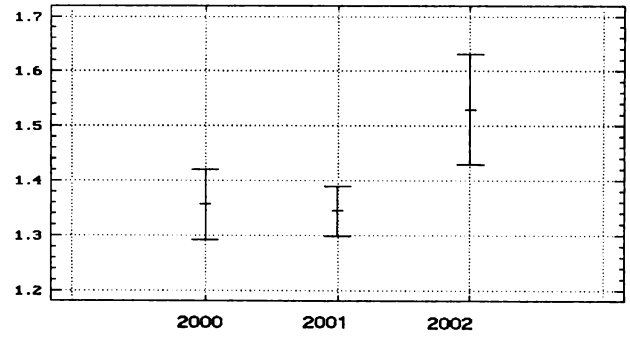


Рис. 1. Динамика индекса состояния (фактор «год») для местообитаний первой группы (по оси ординат – индекс состояния).

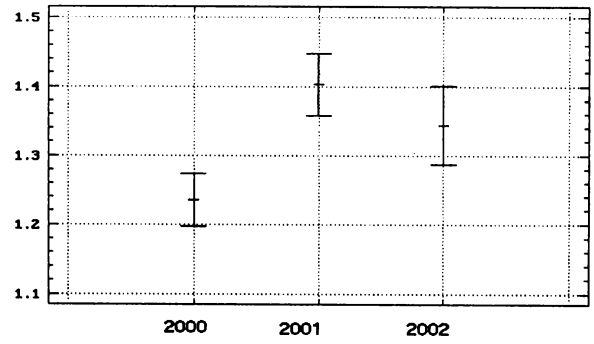


Рис. 2. Динамика индекса состояния (фактор «год») для местообитаний второй группы (по оси ординат – индекс состояния).

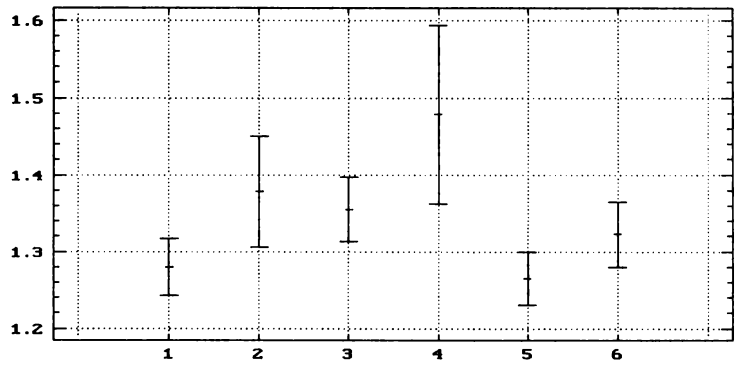


Рис. 3. Усредненный за три года индекс состояния (фактор «местообитание»). Условные обозначения: по оси абсцисс – 1 – контроль, 2 – дендрарий, 3 – Северо-восточный, 4 – Южный, 5 – Северный, 6 – Юго-западный лесопарки; по оси ординат – индекс состояния.

недостоверны, возможно, из-за недостаточного размера выборки. В этой связи можно говорить лишь о слабо выраженной корреляции между относительной численностью зверей в данном местообитании и их упитанностью. Не выявлена также связь упитанности бурозубок с антропогенной нарушенностью локалитета, что может свидетельствовать о достаточной кормовой обеспеченности бурозубок городских территорий.

В мозаичных условиях городской среды сообщества бурозубок реагируют разными типами динамики, дающими возможность наиболее оптимально адаптироваться к локальным условиям каждого местообитания. В результате в городе мы наблюдали все три выделенные нами типа динамики численности бурозубок.

Обнаружена разная степень устойчивости к действию урбанизации у сообществ бурозубок различных локалитетов.

Между индексом упитанности бурозубок и их относительной численностью существует обратная зависимость. Антропогенное воздействие, по-видимому, не влияет на упитанность бурозубок.

Литература

Докучаев Н.Е. Экология бурозубок (род Sorex) на северо-востоке Сибири и оценка их роли в биоценозах: Автореф. дис. ... к.б.н. М., 1980. С.20.

Докучаев Н.Е. Экология бурозубок северо-восточной Азии. М.: Наука, 1990. С.159.

Ивантер Э.В., Макаров А.М. Территориальная экология землероек-бурозубок. Петрозаводск: Изд-во Петрозаводского госуниверситета, 2001. С.270.

Шварц Е.А., Демин Д.В., Замолодчиков Д.Г. Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса. М.: Наука, 1992. С.127.

Юдин Б.С. Значение внутривидовых отношений в расселении вида (на примере обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) // Проблемы внутривидовых отношений организмов. Томск: Изд-во Томского госуниверситета, 1962. С.164-167.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ И ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ОБЫКНОВЕНОЙ БЕЛКИ (*SCIURUS VULGARIS* L.) В ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

Шаповалов С.И., Киселев А.С.
Тюменский государственный университет, г. Тюмень
shapovalovs@mail.ru

Внутривидовая изменчивость, в том числе географическая, – один из важнейших механизмов приспособления вида к разнообразным условиям среды. Большой интерес в этом отношении представляют виды с обширными ареалами, так как наглядно демонстрируют адаптационные возможности организма. Одним из подобных видов является белка, ареал которой охватывает широкий климатический градиент.

Сбор материала произведен в трех пунктах (городах Саранпауль и Когалым, пос. Туртас), расположенных, соответственно, в северной, средней и южной тайге Тюменской обл. Для анализа использовали черепа и шкурки животных. Всего было обработано 33 (2001 г.) и 34 (2002 г.) черепа из г. Когалым (впоследствии Когалым-1 и Когалым-2), в 2002 г. из пос. Туртас – 11 и из г. Саранпауль – 15 черепов. Для оценки географической изменчивости использованы десять краниологических показателей: общая длина черепа (ОДЧ), кондилобазальная длина (КБД), скуловая ширина (СШ), ширина разлета ушных капсул (ШУК), ширина мозговой капсулы (ШМК), межглазничная ширина (МГШ),

высота черепа (ВЧ), длина зубного ряда (ДЗР), высота нижней челюсти (ВНЧ), объем мозговой капсулы (ОМК). Измерение объема мозговой капсулы осуществлено с помощью мелкой дроби, засыпаемой в нее через спинномозговое отверстие. Затем объем дроби измерялся в мензурке с водой. Уровень флуктуирующей асимметрии изучен по расположению перфорационных отверстий в правой и левой частях черепа на небной, височной, носовой и затылочной костях, связанных с выходом кровеносных сосудов и нервов. Для признаков, связанных с подсчетом числа определенных структур, наиболее простой и надежной мерой является средняя частота асимметричного проявления признака (ЧА):

$$ЧА = \frac{\sum(X_i)}{n},$$

где X_i – число асимметричных признаков, деленное на число исследованных признаков, а n – число особей в выборке (Захаров, 1987). Для мерных признаков в качестве интегрального показателя использовали среднюю величину относительного различия между сторонами на признак (ОР). Он рассчитывается по той же формуле, что и ЧА, но при этом X_i – суммарное относительное различие между сторонами (левой и правой, деленное на сумму измерений на двух сторонах) по всем признакам, деленное на число признаков (Захаров и др., 2001). Одновременно с этим мы количественно оценивали цвет сканированных шкурок белок. Цветной файл с разрешением 400 точек на дюйм помещался в графический редактор Adobe Photoshop 5.5. При увеличении 200% с помощью пипетки (Eyedropper) с захватом 5×5 в пяти точках шкурки снимаются три цветовых показателя: red (красный), green (зеленый) и blue (голубой). На их основе рассчитывается показатель белизны, как среднее арифметическое значений трех цветов (Гашев, 2003). Результаты разных повторностей усреднены. Подобным образом было обследовано 117 шкурок, в том числе Когалым-1 – 21, Когалым-2 – 26, Туртас – 38 и Саранпауль – 32 особей.

Сопоставление двух групп белок, добытых в разные годы в районе Когалыма, показало отсутствие различий по большинству краниологических показателей, за исключением длины зубного ряда (табл. 1).

Таблица 1

Краниометрические показатели белки из различных районов исследования, мм

Промеры	Районы исследования											
	Когалым-1			Когалым-2			Саранпауль			Туртас		
	X	S_x	CV	X	S_x	CV	X	S_x	CV	X	S_x	CV
ОДЧ	52.9	0.1	2.0	52.5◎	0.2	2.3	53.1◎	0.2	1.7	52.8	0.3	1.6
КБД	50.6	0.2	2.8	50.2	0.2	2.3	50.1	0.3	2.2	50.7	0.3	1.8
СШ	31.3	0.1	2.6	31.4	0.1	3.0	31.7	0.2	2.4	31.6	0.3	2.9
ШУК	24.9	0.1	2.8	24.5◎	0.1	3.3	24.9◎	0.2	2.4	24.8	0.2	2.7
ШМК	24.8	0.1	2.5	24.7	0.1	1.8	24.7	0.2	2.3	24.8	0.2	2.4
МГШ	17.1✪	0.1	3.0	17.0◎	0.1	3.4	17.5◎✪□	0.1	2.9	17.1□	0.1	2.6
ВЧ	24.5	0.1	2.2	24.4◎	0.1	2.1	24.7◎□	0.1	1.8	24.3□	0.1	1.2
ДЗР	9.5☆✪◆	0.04	2.6	9.2 ◆	0.1	2.9	9.2 ✪	0.1	3.1	9.1 ☆	0.1	3.5
ВНЧ	18.7	0.1	3.3	18.7	0.1	4.0	18.8 ✪	0.1	2.6	18.7	0.2	1.3
ОМК (см³)	5. 41	0.1		4.77	0.1		4.83	0.15		5.42	0.09	

Примечание. Достоверные различия между пунктами:

☆ *Когалым-1 и Туртас* □ *Саранпауль и Туртас* ◎ *Когалым-2 и Саранпауль*

◆ *Когалым-1 и Когалым-2* ✪ *Когалым-1 и Саранпауль*

Белки из различных географических пунктов отличались друг от друга по некоторым краниологическим показателям. При этом различия по большинству признаков между белками из Саранпауля и Когалыма отсутствовали, за исключением межглазничной ширины и длины зубного ряда (по эти признакам различались белки Когалыма-1 и Саранпауля). Между зверями из Туртаса и Когалыма отличия имелись только по длине зубного ряда. Вместе с тем, особи из Саранпауля имели меньший объем мозговой капсулы, чем зверьки из Туртаса и Когалыма-1. Следует отметить, что последнему признаку присуща не только географическая, но и временная изменчивость. Так, животные 2001 г. заметно превосходили по этому показателю особей 2002 г.

Географических различий в уровне асимметрии билатерально-симметричных краниологических признаков (ДЗР, ВНЧ) не обнаружено. Однако по наличию асимметричных перфорационных отверстий черепа между разными выборками были зарегистрированы различия (табл. 2). Неблагоприятные факторы среды нарушают стабильность онтогенеза, и это приводит к усилению асимметричного проявления признаков. По такому показателю выделялись белки из Когалыма, отловленные в годы исследований. Можно предположить, что условия существования белок в данном районе характеризуются меньшей благоприятностью, чем в Туртасе и Саранпауле.

Цвет шкурок белки подвержен определенной географической изменчивости, что может определяться случайными причинами или действием экологических факторов. По нашим данным, светлее были белки из Туртаса,

Таблица 2

Флуктуирующая асимметрия черепа белок из различных пунктов исследования

Уровень асимметрии черепа	Район исследования			
	Когалым-1	Когалым-2	Саранпауль	Туртас
Число особей	31	30	15	11
Особи с флуктуирующей асимметрией	25	20	5	7
Процент	81	66	30	64
Частота асимметричного проявления	0.252	0.213	0.08	0.145

наиболее темными – из Когалыма, а из Саранпауля занимали промежуточное положение (табл.3). Это противоречит известному правилу К. Глогера (1833). Интерпретировать различие в окраске белок с позиций адаптационизма

Таблица 3

Показатель белизны спинной части меха белки из разных пунктов исследования

Район исследования							
Когалым-1		Когалым-2		Саранпауль		Туртас	
X	S_x	X	S_x	X	S_x	X	S_x
65.2 ☆	4.7	65.8 □	4.1	74.3	4.1	87.3 □ ☆	6.8

Примечание. Достоверные различия между районами: □ Когалымом-2 и Туртасом; ◎ Когалымом-1 и ☆ Туртасом.

сложно, вероятно, данный признак носит нейтральный характер и может быть использован для характеристики географической изменчивости вида.

Литература

Гашев С.Н. Новые методические подходы к определению цветовых характеристик биологических объектов // Успехи современного естествознания, 2003. №1. С. 19-22

Захаров В.М. Асимметрия животных. М.: Наука, 1987. 216 с.

Захаров В.М. Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Онтогенез, 2001. Т. 32. №6. С. 404-421.

РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ДЕФЕКТНЫХ ПО РЕПАРАЦИИ ЛИНИЙ *DROSOPHILA MELANOGASTER* ПОСЛЕ ХРОНИЧЕСКОГО ГАММА-ОБЛУЧЕНИЯ

Шапошников М.В., Зайнуллин В.Г., Юшкова Е.А.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г.Сыктывкар
shaposhnikov@ib.komisc.ru

Проблема малых доз ионизирующих излучений была и остается наиболее сложной в радиобиологии. Растительные и животные организмы в процессе эволюции жизни на Земле подвергаются постоянному внутреннему и внешнему облучению от естественных источников радиации. Однако в результате антропогенного радиоактивного загрязнения радиационный фон Земли повысился. Основными причинами этого стали испытания ядерного оружия и выбросы предприятий атомной энергетики. Все живое на Земле находится под постоянным воздействием малых доз ионизирующих излучений. Выяснить эффекты хронического облучения можно при использовании мутантных организмов, которые имеют повышенную чувствительность к облучению.

Цель настоящей работы состояла в исследовании радиочувствительности лабораторных линий *Drosophila melanogaster*, имеющих нарушения в механизмах репарации ДНК и системе детоксикации свободных радикалов после хронического гамма-облучения.

Исследовали влияния хронического гамма-облучения в малых дозах (0.24 Гр) на радиочувствительность *Drosophila melanogaster* к острым дозам облучения (30 Гр). Эксперименты проводили на линиях *Drosophila melanogaster*, имеющих нарушения по механизмам репарации ДНК (*rad54*, *mei-41*, *mus209*, *mus210* и *mus309*), а также детоксикации активных форм кислорода (*sod*).

Экспериментальные линии *Drosophila melanogaster* содержали в условиях хронического гамма-облучения при мощности экспозиционной дозы 2.5 мГр/ч на протяжении четырех дней (время развития от эмбриональной стадии до стадии личинки раннего третьего возраста). Поглощенная доза составляла 0.24 Гр. Для хронического облучения использовали источник ^{226}Ra мощностью 0.5 Гр/ч. Личинок раннего третьего возраста экспериментальных

и контрольных линий подвергали острому гамма-излучению в дозе 30 Гр при мощности экспозиционной дозы 0.05 Гр/с. Облучение проводили на гамма-установке «Исследователь» с источниками гамма-излучения ^{137}Cs, тип ИГИ-Ц-14, общая активность – 7.334×10^7 МБк.

Радиочувствительность *Drosophila melanogaster* к острому облучению исследовали на синхронизированных по возрасту личинках, находящихся на стадии развития личинки раннего третьего возраста. Одновозрастных личинок получали из синхронной двухчасовой кладки при температуре 25.0 °С; для облучения отбирали 50-100 личинок. После облучения вели подсчет окуклившихся личинок в течение четырех-пяти суток с интервалом 12 ч.

Показали, что хроническое облучение в дозе 0.24 Гр приводит к увеличению периода развития личинок третьего возраста у дефектных по репарации и детоксикации свободных радикалов линий *rad54*, *mei-41*, *mus209*, *mus210*, *mus309* и *sod* и его сокращению у линии дикого типа *OR*. Предварительное облучение в малых дозах приводит к достоверному повышению соматической устойчивости к острому облучению у линий дикого *OR* типа и мутантных по репарации линий *mei-41* и *mus209* ($p<0.01$). У линий *rad54*, *mus210, mus309* и *sod* наблюдается аддитивное угнетающее действие хронического и острого действия на развитие личинок третьего возраста.

Таким образом, дефектные по репарации линии дрозофилы, в отличие от линии дикого типа, испытывают угнетающее действие хронического облучения в малых дозах. В то же время предварительное облучение в малых дозах линий *mei-41* и *mus209* приводит к повышению соматической устойчивости к острым дозам. Различие в реакции у мутантных линий может быть связано с нарушением путей репарации, играющих различную роль в определении соматической радиочувствительности. Острое облучение характеризуется цитотоксическим эффектом, связанным с индукцией двунитевых разрывов ДНК, поэтому линии *rad54* и *mus309*, с нарушением репарации двунитевых разрывов, а также линия *mus210* с нарушением эксцизионной репарации имеют повышенную чувствительность к цитотоксическому действию острого облучения. У линий *mei-41* и *mus209* цитотоксический эффект как острого, так и хронического облучения выражен сильнее. Это обусловлено критической ролью генов *mei*-41 и *mus209* в клеточном ответе на облучение. *Mei-41* участвует в запуске каскада клеточных реакций в ответ на повреждение ДНК, а *mus209* необходим для репаративного синтеза ДНК. Снижение радиочувствительности данных линий к острому облучению, по-видимому, связано с высоким уровнем селективной гибели особей после хронического облучения.

Исследования поддержаны целевой программой «Фундаментальные исследования РАН».

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ЦИКЛЫ И ПЕРЕКИСНОЕ ОКИСЛЕНИЕ ЛИПИДОВ

Шевченко О.Г.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
shevchenko@ib.komisc.ru

Перекисное окисление липидов (ПОЛ) и его продукты в эволюционном плане представляют один из наиболее ранних регуляторных механизмов (Барабой, 1991) и являются одним из факторов адаптации к изменяющимся условиям среды (Крепс и др., 1987). Интенсификация ПОЛ происходит вследствие воздействия на живую систему разнообразных экстремальных агентов, приводя к ускорению обмена фосфолипидов (ФЛ), изменениям их относительного состава, липид-белковых отношений, структуры мембран. Одним из важнейших звеньев физико-химической системы регуляции окислительных реакций в липидах является состав ФЛ. Тем не менее, роль фосфолипидов в процессе адаптационных перестроек организма, в связи с различными внутрипопуляционными явлениями, практически не изучена. В настоящей работе представлены некоторые закономерности изменений фосфолипидного состава тканей грызунов в различные фазы популяционного цикла.

Объектами исследования служили полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pall.). Отлов животных (трех возрастных групп) проводили на стационарных участках в Ухтинском р-не Республики Коми в один и тот же период (июль-август) в 1993-1999 гг. Фазы численности животных устанавливали исходя из данных относительной численности зверьков, половозрастного состава популяции и физиологического состояния грызунов. Ткани животных (печень, головной мозг, селезенку) подвергали глубокому замораживанию и для выделения липидов из гомогенатов органов использовали метод Фолча в модификации Кейтса. Разделение фосфолипидов на отдельные фракции осуществляли методом тонкослойной хроматографии.

Результаты исследований показали, что смена фаз популяционного цикла животных сопровождалась значительными изменениями в составе ФЛ всех изученных тканей полевок-экономок. Так, в период депрессии численности содержание лизофосфатидилхолина (ЛФХ) в печени было максимально у зверьков обоего пола и всех возрастных групп и достигало 25-27% от общего количества ФЛ. Очевидно, это обусловлено усилением деградации фосфатидилхолина ФХ, в связи с активацией фосфолипазы A_2, потому что доля одной из основных фракций – ФХ снижалась как у перезимовавших зверьков, так и у молодых самцов и самок в среднем на одну треть. В фазу депрессии резко сокращалась доля и другой основной фракции – фосфатидилэтаноламина (ФЭ). Параллельно со снижением доли основных фракций отмечалось повышение в среднем в 1.5-4 раза количества фосфатидилсерина (ФС) и фосфатидилинозита (ФИ) у всех групп животных по сравнению с аналогичными показателями в период пика численности. Наконец, в фазу депрессии численности отмечалось увеличение соотношения ФХ/ФЭ с 1.4-1.7 до 1.7-

2.2, что позволяет предположить возрастание жесткости мембранных систем печени, при этом суммарная доля легкоокисляемых фракций ФЛ была минимальна. В год пика численности суммарное содержание основных фракций ФЛ (ФХ и ФЭ) составляло 70-75%, в то время как в депрессию – не более 50%, а остальные 50% приходились на долю минорных фракций ФЛ. Если во время депрессии доли таких легкоокисляемых фракций, как ФС+ФИ и ФЭ, были примерно одинаковыми, а относительное содержание ФХ лишь незначительно превышало количество лизоформ ФЛ, то на спаде численности в печени сеголеток количество основной фракции – ФЭ в 6 раз превышало ($p \leq 0.001$) содержание минорных ФС+ФИ, а доля ФХ в 3-9 раз превосходила относительное количество ЛФХ ($p \leq 0.01$). Отметим, что для сеголеток полевок-экономок именно на спаде численности наблюдалось максимальное содержание ФЛ в составе общих липидов, а также доли основных фракций – ФХ и ФЭ.

Известно, что мозг относится к числу органов, характеризующихся, с одной стороны, достаточно высоким относительным содержанием липидов, с другой – относительно устойчивыми биохимическими показателями. Тем не менее, смена фаз популяционного цикла животных вносит значительный вклад в изменения липидной компоненты мембран этой ткани. Только в депрессию численности в головном мозге сеголеток полевок-экономок были обнаружены следовые количества ЛФХ (0.3%), а относительное содержание ФС+ФИ повышалось с 8-10 до 13%. В данный период в головном мозге старых перезимовавших самцов содержалось минимальное количество таких легкоокисляемых фракций ФЛ, как ФЭ и кардиолипин с фосфатидной кислотой (КЛ+ФК), а доля ФС+ФИ достигала 20.4%. В результате соотношение ФХ/ФЭ составило 1.17, тогда как в период спада и пика численности — 0.79-0.80. Аналогичные закономерности были выявлены нами в составе ФЛ печени перезимовавших зверьков: именно в фазе депрессии численности липидная фаза мембран гепатоцитов была наиболее жесткой, а соотношение сумм легко- и трудноокисляемых ФЛ (ΣЛОФЛ/ΣТОФЛ) достигало наименьшего уровня.

Состав ФЛ селезенки полевок, отловленных в различные фазы популяционного цикла, проследим на примере самок сеголеток. В фазу депрессии численности популяции в составе общих липидов селезенки животных отмечены высокое содержание ЛФХ, пониженная доля основных фракций (особенно ФХ), низкая доля ФЛ. Наблюдались изменения и соотношения ФЛ, играющих наиболее важную роль в процессах передачи клеточных сигналов – сфингомиелина (СМ), ФС и ФИ. Именно в этот год в составе ФЛ селезенки было обнаружено минимальное содержание легкоокисляемых фракций.

Выявленные нами изменения состава ФЛ неспецифичны. Сходные перестройки в липидной компоненте мембран отмечались и в других случаях, не связанных с внутрипопуляционными процессами. Резкое возрастание доли лизоформ фосфолипидов, найденное нами в период депрессии численности, отмечалось некоторыми авторами при гельминтозах, адаптационных изменениях, различных патологиях, а также в результате радиационного воздействия. Между тем повышенное содержание ЛФХ представляет реальную угрозу повреждения мембран вследствие его детергентного действия, увеличения проницаемости мембран и изменения активности отдельных мембраносвязанных ферментов (Тюрин и др., 1996). Факт снижения концентрации ФЛ может быть связан с угнетением функциональной активности печени, что показано в экспериментах с использованием различных моделей хронического стресса и при адаптационных изменениях. Высокие величины отношения ФХ/ФЭ и низкая доля более легкоокисляемых фракций, обусловленная преимущественным падением количества ФЭ, обнаруживались не только в тканях печени и головного мозга зверьков, отловленных в фазу депрессии численности, но и у полевок-экономок из зоны аварии на Чернобыльской АЭС, на участках с повышенным уровнем естественной радиоактивности, а также в тканях человека и животных при различных экстремальных ситуациях (Кудяшева и др., 1997; Гичев, 1993). Подобные модификации липидного бислоя мембран связывают с интенсификацией ПОЛ, являющейся неспецифическим компонентом всякого стресса, вызванного разными агентами (Тюрин и др., 1996; Бурлакова, 1980).

Несомненно, выявленные нами особенности фракционного состава липидов тканей полевок-экономок в различные фазы популяционного цикла, теснейшим образом связаны с физиологическим состоянием животных, в частности, с их гормональным статусом, поскольку смена фаз популяционного цикла сопровождается изменениями функциональной активности эндокринных желез, что ранее было показано для этой же популяции полевок (Ермакова, 1991). На различных видах мышевидных грызунов доказано, что смена фаз популяционного цикла сопровождается глубокими изменениями в функционировании систем организма, а увеличение в крови стрессреализующих гормонов создает предпосылки для гиперактивации ПОЛ (Ткачев, 1976; Николаев и др., 1995). Однотипность реакций организма на воздействие факторов различной природы связана с наличием в клетке унифицированных систем передачи сигнала, среди которых важная роль отводится ФИ. Это позволяет предположить, что обнаруженные нами существенные изменения в составе фосфолипидов тканей полевок-экономок из природных популяций, отмеченные в фазу депрессии численности, можно рассматривать как часть неспецифической реакции и связанной с ней активацией процессов ПОЛ.

Литература

Барабой В.А. Механизм стресса и ПОЛ // Успехи современной биологии, 1991. Т.111. С.922-930.

Крепс Е.М., Тюрин В.А., Челомин В.П. и др. Исследование механизмов инициирования перекисного окисления липидов в синантосомах морских костистых рыб // Журнал эволюционной биохимии и физиологии, 1987. Т.23. № 4. С.461-467.

Тюрин В.А., Ардунин А., Тюрина Ю.Ю., Соколова Т.В., Строев В.В. и др. Репарация липидного бислоя мембран при окислительном стрессе: реацилирование фосфатидилэтаноламина в мембранах синантосом, фоторецепторов и эритроцитов // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1996. Т.32. С. 248-255.

Кудяшева А.Г., Шишкина Л.Н., Загорская Н.Г., Таскаев А.И. Биохимические механизмы радиационного поражения природных популяций мышевидных грызунов. СПб.: Наука, 1997.

Гичев Ю.П. Печень: адаптация, экология. Новосибирск, 1993.

Бурлакова Е.Б. Молекулярные механизмы действия антиоксидантов при лечении сердечно-сосудистых заболеваний // Кардиология, 1980. № 8. С.48-52.

Ермакова О.В. Морфофункциональные изменения щитовидной железы и коры надпочечникоа у полевок-экономок, обитающих в условиях повышенной радиоактивности: Автореф. дисс... к.б.н. Киев, 1991.

Ткачев А.В. Роль нейроэндокринных факторов в саморегуляции численности популяции // Экология, 1976. № 2. С.30-36.

Николаев В.И., Денисенко Н.П., Николаева Н.В. Изменение перекисного окисления липидов в зависимости от гормональных реакций при длительной электростимуляции дорсомедианальных ядер гипоталамуса кроликов // Вопросы медицинской химии, 1995. Т.41. № 6. С.33-36.

АНАЛИЗ ВИДОВОГО СОСТАВА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ НЕФТЕЗАГРЯЗНЕННЫХ УЧАСТКОВ ТЕРРИТОРИИ НЕФТЕЮГАНСКОГО РАЙОНА ХАНТЫ-МАНСИЙСКОГО АВТОНОМНОГО ОКРУГА

Шепелева Л.Ф.[1], Фролов В.Н.[2], Лобиков Н.А.[1]
[1]Сургутский государственный университет, г. Сургут
schep@surguttel.ru
[2]ООО «Сервисэкология», г. Нефтеюганск

Рекультивация нефтезагрязненных территорий – одна из самых насущных проблем нефтедобычи на территории Ханты-Мансийского автономного округа (Экология..., 1997; Васильев, 1998). Многие аспекты этой проблемы находятся в стадии разработок, поиска решений, в том числе и проблема фиторекультивации. Цель данной работы – изучение восстановления растительности на различных категориях нефтезагрязненных земель. Задачи: изучить возможности естественного зарастания участков растительностью; изучить влияние рекультивационных мероприятий на состав вновь образующихся фитоценозов; проанализировать сходство и различие фитоценозов на разных категориях участков и эколого-биологический состав видов растений, распространяющихся на нефтезагрязненных участках естественным путем и в ходе рекультивационных мероприятий, оценить эффективность рекультивации, исходя из состава растительных сообществ.

Сбор материала проводился в июле-августе 2003 г. на нефтезагрязненных участках и прилегающих к ним территориях Мамонтовского, Мало-Балыкского, Средне-Балыкского, Усть-Балыкского, Южно-Сургутского и Асомкинского нефтяных месторождений Нефтеюганского района. Исследовано 18 участков, выполнены геоботанические описания растительности, произведен сбор информации о времени и степени загрязнения участков нефтью, наличии рекультивационных мероприятий, оценка типов грунтов. Для определения экологических потребностей видов растений использовались экологические таблицы Л.Г. Раменского (Раменский и др., 1956). Биологические свойства видов оценивались по показателям длительности жизни и вегетативной подвижности (Флора Сибири..., 1987-1997; Шепелева, 1998).

Для анализа все исследованные участки были разделены на следующие категории: естественные, загрязненные нерекультивированные, загрязненные рекультивированные. Загрязненные участки подразделялись также по возрасту (свежие, старые, давние) и типам грунта (торф, минеральные почвы). Сравнение видового состава растительных сообществ нефтезагрязненных земель разных категорий и рекультивированных выполнялось с использованием коэффициента сходства Жаккара (Василевич,1980).

Анализ взаимосвязи возраста нефтяного загрязнения и сходства участков показал, что значительное сходство (43%) видового состава растительных сообществ наблюдается на участках старых (три-семь лет) и давних (свыше семи лет) загрязнений. Коэффициент сходства между участками свежих (менее трех лет) и старых загрязнений составляет около 13%. Это свидетельствует о значительной скорости восстановления растительного покрова на нефтезагрязненных участках с минеральными почвами. С возрастом нефтезагрязнений происходит качественное сближение состава формирующихся фитоценозов с естественными аборигенными сообществами.

Анализ коэффициентов сходства различных категорий нефтезагрязненных участков позволил установить, что наибольшим сходством характеризуются участки естественного зарастания с рекультивированными территориями (50%), а наименьшим – участки естественного зарастания и загрязненные нерекультивированные (27%).

Учет некоторых биологических свойств видов фитоценозов нефтезагрязненных участков показал преобладание многолетних вегетативно подвижных растений (75%), из однолетних видов господствуют растения с высокой семенной продуктивностью. Выяснилось, что после микробиологической рекультивации почв резко улучшаются условия местообитаний, и в составе растительных сообществ преобладают влаголюбивые эутрофные растения.

При сравнении растительных сообществ нефтезагрязненных участков различных категорий были получены следующие блоки видов:

а) виды растений, безразличные к составу грунтов и наличию рекультивации (*Typha latifolia, Juncus geniculatus, Epilobium palustre, Eriophorum vaginatum, Carex rostrata, C. aquatilis, Rumex ucranicum, Phalaroides arundinacea, Ptarmica cartilaginea, Phragmites australis*);

б) виды, характерные для естественных сообществ, развитых на минеральных почвах, и рекультивированных участков (*Bidens tripartita, Calamagrostis epigeios, C. purpurea , Alisma plantago-aquatica, Alopecurus aequalis, Polygonum scabrum, Carex acuta, Eleocharis palustris, Chamaenerion angustifolium, Rumex pseudonatronatus, Hieracium umbellatum*);

в) виды, встречающиеся только на рекультивированных участках: сеяные – *Phleum pratense, Avena sativa, Bromopsis inermis, Alopecurus pratensis*; аборигенные – *Senecio paludosus, Juncus bufonius, Poa palustris, Chenopodium album, Chamomilla recutita, Elytrigia repens, Rumex aquaticus, R. acetosella, Rorippa palustris*;

г) виды с относительно редкой встречаемостью, для которых в настоящее время трудно определить наличие зависимости от рекультивации и состава грунтов.

Два первых блока образовали виды растений – представители естественной флоры влажных луговых и болотных сообществ, а также сорные виды, распространяющиеся в естественных фитоценозах на нарушениях. В этих группах все вегетативно-подвижные растения обладают системой воздухопроводящих путей, и на их развитии в меньшей степени сказывается воздействие токсичности субстрата или наличие на нем воздухонепроницаемого слоя нефти. Они в нормальных условиях встречаются на глеевых почвах и имеют достаточно широкую экологическую амплитуду. Необходимо отметить, что все данные виды в естественных условиях на торфе не отмечены, но после проведения рекультивационных мероприятий для них оказывается пригодна и торфяная почва, вероятно, вследствие подсушки грунта, улучшения газового режима, усиления микробиологических процессов и повышения активного богатства почв.

Среди видов растений, встреченных только на рекультивированных землях, кроме сеяных обильны одно-двухлетние сорняки, имеющие широкую экологическую амплитуду и попадающие сюда семенным путем. Например, *Juncus bufonius* – широко распространенное растение влажных песчаных почв, однако этот вид заселяет нефтезагрязненные участки только после микробиологической рекультивации и активно распространяется. Вероятно, развитию сорняков при естественном зарастании участков препятствует наличие нефтяной пленки или битумно-асфальтеновой корки, препятствующей прорастанию.

В целом, установлено, что эффективность фиторекультивационных работ низкая. Высеваемые виды редко сохраняются в травостое в высоком обилии и со временем легко вытесняются аборигенной флорой, поэтому посев луговых видов можно использовать не для залужения нефтезагрязненных земель, а для индикации степени очистки участков от нефти, причем следует использовать наиболее дешевый посевной материал (овес посевной).

Литература

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1980. 232 с.

Васильев С.В. Воздействие нефтегазодобывающей промышленности на лесные и болотные экосистемы. Новосибирск: Наука, 1998. 136 с.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.

Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1987-1997. Т. 1-13.

Шепелева Л.Ф. Организация луговых сообществ поймы Средней Оби: Автореф. дис.... к.б.н. Новосибирск, 1998. 17 с.

Экология Ханты-Мансийского автономного округа / Под ред. В.В. Плотникова. Тюмень: Софт-Дизайн, 1997. 288 с.

ПОПУЛЯЦИОННО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ СРЕДЫ ПО ВЕЛИЧИНЕ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ ЛИСТОВОГО АППАРАТА БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ

Шержукова Л. В.

Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, г. Н. Новгород

ecology@bio.unn.ru

Насущной задачей сегодняшнего дня является получение своевременной и надежной информации о состоянии окружающей среды, динамике ее изменений и пригодности для жизнедеятельности. Особенно актуальна оценка здоровья среды на урбанизированных территориях, скорости негативных изменений которых особенно высоки. Однако при возрастающем разнообразии антропогенных загрязняющих агентов невозможно отслеживать

влияние каждого из них на живые объекты. Своевременно была разработана методика получения интегральной оценки состояния живых организмов по уровню стабильности развития (Захаров, Кларк, 1993). Согласно этой методике, критерием эффективности гомеостатических механизмов может выступать флуктуирующая асимметрия морфологических признаков, под которой понимают мелкие ненаправленные отклонения от симметричного состояния органа (Захаров, 1987). К настоящему времени в большой серии работ продемонстрирована чувствительность данного показателя к условиям среды организма, но растения, как объект исследования, являются относительной редкостью (Захаров и др., 1997; Кряжева и др., 1996; Гелашвили и др., 1999; Мокров и др., 1999).

Цель настоящей работы – проведение мониторинговых наблюдений за состоянием популяций березы повислой в промышленном Сормовском районе г. Н. Новгород.

Материалом послужили выборки листьев березы повислой, собранные в пяти точках района с интервалом в три года (1999 и 2002 гг.). Сбор материала, его камеральная и статистическая обработка проводились по методике, разработанной в Центре экологической политики России (Захаров и др., 2000). Нарушения стабильности развития оценивали по величине флуктуирующей асимметрии листьев как среднего арифметического отношения разности к сумме пяти промеров листа слева и справа относительно центральной жилки. Чем выше значения этого показателя, тем ниже гомеостаз развития. Достоверность различий оценивали с помощью t-критерия Стьюдента.

Выборки листьев (по десять штук с десяти деревьев в каждой точке) собирались с деревьев, растущих в непосредственной близости от промышленных предприятий (силикатный завод, завод «Красное Сормово», завод «Электромаш») и в зеленых рекреационных зонах (парк «Светлоярское озеро», парк «Сормовский»).

Величина интегрального показателя флуктуирующей асимметрии в выборках березы повислой и ее балльная оценка представлены в таблице.

Величина флуктуирующей асимметрии листьев березы повислой

Точки сбора материала	Величина флуктуирующей асимметрии листьев			
	1999 г.	балл	2002 г.	балл
Силикатный завод	0.064±0.004	5	0.056±0.003	5
Завод «Красное Сормово»	0.061±0.004	5	0.052±0.003	4
Завод «Электромаш»	0.052±0.003	4	0.049±0.003	3
Парк «Светлоярское озеро»	0.051±0.003	4	0.056±0.004	5
Парк «Сормовский»	0.032±0.004	1	0.05±0.003	4

Полученные результаты показывают, что в 1999 г. наиболее высокие показатели флуктуирующей асимметрии листьев наблюдались у растений, находящихся рядом с промышленными предприятиями, достигая максимума у силикатного завода (5 баллов), постепенно снижаясь у завода «Электромаш» до уровня 4-х баллов. В зеленой зоне парка «Светлоярское озеро» площадью 23 га и ограниченного, с одной стороны, высотными жилыми домами, а с другой – автомобильной магистралью, асимметрия листьев высокая (0.051±0.003) и вплотную приближается к уровню асимметрии в промышленной зоне. Достоверно выше ($p<0.05$) стабильность развития растений на территории Сормовского парка, который по площади (180 га) значительно превышает первый, что, видимо, позволяет растениям успешнее справляться с антропогенным стрессом. Величина показателя асимметрии достигла здесь лишь величины 0.032±0.004, что соответствует одному баллу.

При анализе аналогичных данных, полученных в 2002 г., обращает на себя внимание тенденция снижения уровня асимметрии листьев у березы повислой, произрастающей рядом с промышленными предприятиями, и возрастание этой характеристики в рекреационных зонах. В парке «Светлоярское озеро» показатель стабильности развития растений сравнялся с таковым в районе силикатного завода (0.056±0.003), достигнув высшей пятибалльной оценки. В парке «Сормовский» за трехлетний период дестабилизация механизмов онтогенеза оказалась еще более ощутимой, величина асимметрии листьев достигла 4-х баллов ($p<0.001$).

Очевидно, с течением времени на изученной территории идет выравнивание экологических условий за счет некоторого снижения давления со стороны промышленных предприятий (многие из них работают не в полную мощность) и возрастания нагрузки со стороны автотранспортных магистралей, ухудшающих качество воздушного бассейна повсеместно, включая и рекреационные зоны. В целом, экологическая обстановка в Сормовском районе Нижнего Новгорода продолжает оставаться напряженной и растения испытывают сильный онтогенетический стресс.

Литература

Гелашвили Д. Б., Мокров И. В. Некоторые статистические закономерности развития березы повислой на заповедной и урбанизированной территории // Материалы Всерос. научной конференции «Геоботаника XXI век». Воронеж, 1999. С. 136-139.

Захаров В. М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 216 с.

Захаров В. М., Баранов А. С., Борисов В. И. и др. Здоровье среды: методика оценки. М., 2000. 68 с.

Захаров В. М., Кларк Д. М. (ред.) Биотест: интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Московское отделение Международного фонда «Биотест», 1993. 79 с.

Захаров В. М., Чистякова Е. К., Кряжева Н. Г. Гомеостаз развития как общая характеристика состояния организма: скоррелированность морфологических и физиологических показателей у березы повислой // Докл. Акад. наук. Общая биол. 1997. Т 357. №26. С. 1-3.

Кряжева Н. Г., Чистякова Е. К., Захаров В. М. Анализ стабильности развития березы повислой в условиях химического загрязнения // Экология, 1996. №6. С. 441-444.

Мокров И. В., Гелашвили Д. Б. Оценка качества городской среды по стабильности развития березы повислой // Экологические и метеорологические проблемы больших городов и промышленных зон: Тез. докл. Всерос. науч. конф. СПб., 1999. С. 43-44.

К ИЗУЧЕНИЮ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ И ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ *PTEROSTICHUS OBLONGOPUNCTATUS* F. В ТРОИЦКОМ ЗАКАЗНИКЕ

Ширпужева А.С.
Пермский государственный университет, г. Пермь
shalyona@rambler.ru

Ямчатоточечная жужелица (*Pterostichus oblongopunctatus* F.) – один из наиболее массовых и типичных для среднеуральских лесов видов жужелиц. Для вида характерен полиморфизмом имаго по важному в таксономическом отношении морфологическому признаку – числу ямок на надкрыльях. В большинстве случаев (80-90%) на каждом надкрылье имеется 5 или 6 ямок, редко 4,7,8 и очень редко – 3, 9-12. Имаго популяции ямчатоточечной жужелицы можно сгруппировать в два фенотипических класса: I) «малоямчатые» – особи с 3-5 ямками на левом надкрылье и II) «многоямчатые» – особи с 6-12 ямками (Емец, 1984). Соотношение особей двух фенотипических классов, по мнению Бора (Boer, 1968), отражает состояние популяции ямчатоточечной жужелицы.

Задачей данного исследования было описание динамики фенотипической и пространственной структуры популяции жужелицы в двух характерных для лесостепного Зауралья сукцессионных рядах (ксеро- и гидросерия).

Исследования проводились в июне-июле 2002 г. в Троицком заказнике (Челябинская обл.). Ксеросерия была представлена следующим рядом растительных сообществ: 1) осинник в степи; 2) приспевающий и 3) парковый березняки; 4) искусственная дубрава. Гидросерию слагали: 1) березняк-жердняк; 2) средневозрастной; 3) приспевающий и 4) парковый березняки. Материал был получен методом банок-ловушек с фиксатором (4%-ный раствор формалина), которые экспонировались в течение 10-11 дней. Количество ловушек, установленных в биотопе, определялось степенью мозаичности сообществ и варьировало от 10 до 40 штук. Изменение плотности популяции оценивали через показатель «попадаемость» (экз./100 лов.-сут), предполагая постоянство активности вида в середине лета. Равномерное распределение вида в биотопе оценивали через индекс квадрат сигмы. Предполагалось, что $\sigma^2=m$ – соответствует случайному распределению, $\sigma^2<m$ – регулярному, а $\sigma^2>m$ – пятнистому. Динамика фенотипической структуры популяции прослежена на примере двух феноклассов (Емец, 1984).

Плотность популяции ямчатоточечной жужелицы значительно варьирует между биотопами, составляющими два ряда сукцессии. Так, максимальные значения отмечаются на стадии климакса ксеросерии (дубрава – 31.8 экз/100 лов.-сут) и на инициальной стадии гидросерии (березняк-жердняк – 11.3 экз./100 лов.-сут). Минимальная плотность наблюдается, с одной стороны, на начальной стадии ксеросерии (3.0 экз./100 лов.-сут), а с другой – в субклимаксном парковом березняке гидросерии (2.0 экз./100 лов.-сут). В биотопах, составляющих промежуточные стадии сукцессии, плотность популяции одинакова в обеих сериях (попадаемость изменяется от 5.3 до 7.5 экз./100 лов.-сут). В ходе развития ксеросерии наблюдается увеличение (3.0 – 5.3 – 7.0 – 31.8 экз./100 лов.-сут), а в гидросерии – снижение (11.3 – 5.3 – 7.0 – 2.0 экз./100 лов.-сут) плотности популяции.

Плотность населения отдельных парцелл внутри биотопов варьирует в еще больших масштабах. Наивысших значений она достигает в мертвопокровных ассоциациях ксеросериальной дубравы (62.5 экз./100 лов.-сут), а также березняка-жердняка (14.0 экз./100 лов.-сут) и средневозрастного березняка (7.0 экз./100 лов.-сут) гидросерии. Минимальная плотность популяции отмечается в коротконожковых парцеллах субклимаксных сообществ обеих серий (0.9 и 3.0 экз./100 лов.-сут.) и в лабазниковой парцелле паркового березняка ксеросерии (0.9 экз./100 лов.-сут). Помимо этого несколько отличаются по рассматриваемому показателю аналогичные парцеллы соответствующих биотопов. Так, плотность популяции в осоковой парцелле инициальной стадии ксеросерии в два раза ниже, чем в гидросерии (3.0 экз./100 лов.-сут). В дальнейшем животные не регистрируются в осоке ксеросериального приспевающего березняка, а в гидросерии плотность населения продолжает оставаться на том же уровне. В мятликовой и вишарниковой парцеллах паркового березняка ксеросерии плотность популяции выше, чем в аналогичных ассоциациях гидросерии (20.0 и 3.0 для мятлика, 8.2 и 0.0 экз./100 лов.-сут. для вишарника).

Пространственная структура населения жужелиц в двух сукцессионных сериях также различна. Наиболее агрегирована популяция в ксеросерии, где только на начальной стадии (осинник в степи) распределение особей носит равномерный характер. Тогда как в гидросерии размещение жужелицы относительно равномерно и вариации встречаются лишь в отдельных микростациях. Так, пятнистый характер размещения особей отмечается в осоковых парцеллах березняка-жердняка и приспевающего березняка.

Фенотипическая структура жужелиц в биотопах двух сукцессионных рядов обладает особенностями, связанными с условиями существования данного вида. Так, максимальная доля особей I-го класса наблюдается на начальной стадии ксеросерии (осиновый колок в степи) и в приспевающем березняке гидросерии. Наиболее равномерно особи *Pterostichus oblongopunctatus* F. распределены между двумя фенотипическими классами в гидросерийном субклимаксном сообществе и на стадии дубравы в ксеросерии. В остальных биотопах соотношение двух фенотипических классов варьирует в различных пределах, но с постоянным преобладанием представителей фенотипа I (см. рис.). Подобная картина определяется изменением режима увлажнения подстилки, ее иссушением. Кроме того, в процессе развития сукцессий происходит закономерная смена сообществ с сохранением микростациальных участков, повышающих разнообразие условий обитания и влекущих за собой увеличение фенотипического разнообразия популяции на конечных стадиях (см. рис.). Доминирование «малоямчатых» особей на стадии приспевающего березняка в гидросерии является следствием интенсивной антропогенной нагрузки на этот биотоп. Аналогичную ситуацию отмечал на примере воронежской популяции В.М. Емец (1984).

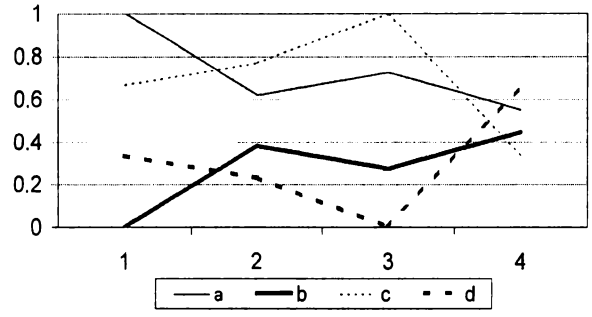


Рис. Динамика фенотипических параметров группировок ямчатоточечной жужелицы в ксеро- и гидросерии лесов Троицкого заказника: a – доля I-го фенотипа в ксеросерии; b – доля II-го фенотипа в ксеросерии; c – доля I-го фенотипа в гидросерии; d – доля II-го фенотипа в гидросерии. 1-4 – номера биотопов в сукцессионных сериях (как в тексте).

Таким образом, можно отметить следующие тенденции:

- плотность популяции ямчатоточечной жужелицы (*Pterostichus oblongopunctatus* F.) изменяется в процессе развития двух сукцессионных серий в различных направлениях;
- плотность одинакова на средних стадиях, но резко различается на крайних;
- плотность популяции в парцеллах отличается еще сильнее;
- пространственная структура в ксеро- и гидросерии различна;
- в обоих сукцессионных рядах преобладают особи I-го фенотипа;
- высокая антропогенная нагрузка приводит к дополнительному преобладанию доли особей с I-м фенотипом.

Литература

Емец В.М. Изменение фенотипической структуры популяции ямчатоточечной жужелицы в местах, измененных рекреацией // Экология, 1984. № 5. С.85-88.

Boer P.J. den. Fluctuations in morph frequency in catches of the groundbeetle Pterostichus oblongopunctatus F. and its ecological significance. Belmontia, 1968. 13. № 2. P.1-20.

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ НА СТАБИЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ГРУППИРОВОК ЩИТНИКА ИТАЛЬЯНСКОГО

Шкиль Ф.Н.

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, г. Москва

fedor@ecopolicy.ru

Определение оптимальных условий обитания представляется особенно важным при работе с видами, имеющими широкий ареал и неясную историю его формирования (Захаров и др., 2001). Одним из методов, позволяющих определить, насколько условия развития близки к оптимальным, является оценка стабильности развития, среди основных показателей которой – флуктуирующая асимметрия, выражающаяся в мелких ненаправленных отклонениях от билатеральной симметрии (Van Valen, 1962). Зависимость величины данного показателя от внешних факторов позволяет использовать его как характеристику оптимальности условий развития (Moller, Swaddle, 1997; Van Dongen, Lens, 2000; Захаров, 1987). Учитывая, что попытки обнаружить причины выявляемых различий по уровню стабильности развития в природных популяциях насекомых в большинстве случаев не приносили желаемых

результатов, нам интересно интересным провести оценку географической изменчивости стабильности развития насекомых на примере щитника итальянского (*Graphosoma lineatum* L.) для определения наиболее благоприятных условий развития в пределах изучаемой части ареала.

Оценка стабильности развития щитника итальянского на изучаемой части ареала, в пределах трех географических зон: лесной, лесостепной и степной, не выявила связи данного показателя с широтным расположением исследуемой группировки. В то же время в некоторых случаях при сравнении близко расположенных группировок, населяющих резко различающиеся по своим характеристикам биотопы, были отмечены отличия в уровне стабильности развития. Так, при сравнении двух выборок лесной зоны – из влажного лесного и лугового (с элементами степной растительности) биотопов – и выборок из четырех различающихся по своим характеристикам биотопов лесостепной зоны: от ярко выраженного степного (с высокой степенью инсолированости и низким уровнем влажности) до влажного черноольшанника (влажного и сильно затененного) – были получены результаты, говорящие о статистически значимом возрастании уровня флуктуирующей асимметрии при увеличении степени увлажнения биотопа и снижении уровня его освещенности ($p<0.05$).

В дальнейшем все выборки были распределены на три группы. Первую группу составили выборки из влажных лесных биотопов, вторую – выборки из различных биотопов со средней степенью инсоляции и увлажнения, третью – выборки из степных биотопов с наиболее высоким уровнем освещения и низким уровнем влажности. Распределение выборок проводилось на основании имеющихся для многих точек сбора геоботанических данных. После этого было проведено сравнение стабильности развития популяционных группировок внутри каждой из зон. Полученные результаты свидетельствуют, что выявленная тенденция наблюдается во всех исследуемых географических зонах (см. рис.). Непараметрический критерий Фридмана подтвердил, что наблюдаемое снижение стабильности развития при росте уровня влажности и снижении степени освещенности статистически значимо ($p<0,05$).

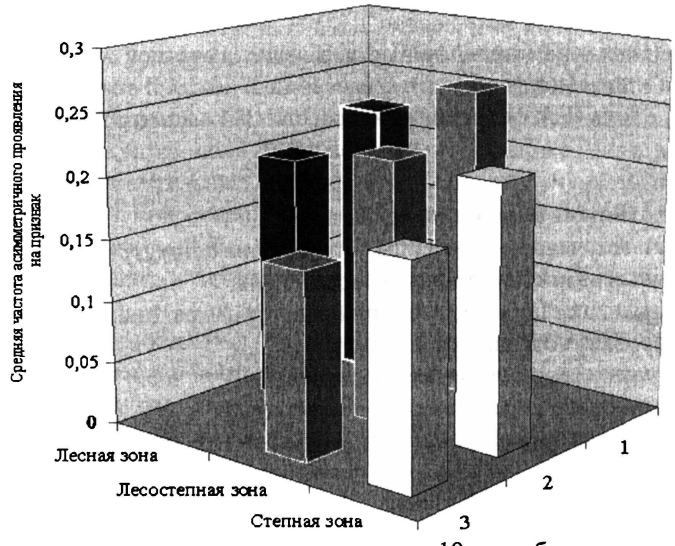


Рис. Средняя частота асимметричного проявления на признак в 19-ти выборках щитника итальянского в пределах трех географических зон (1-3 – группы биотопов: от 1 к 3 происходит снижение увлажненности и увеличение освещенности биотопа).

Таким образом, было показано, что при отсутствии явной зависимости стабильности развития от широтного расположения популяционных группировок обнаруживается ее зависимость от условий, определяемых особенностями биотопа. Максимальный уровень стабильности развития отмечается у группировок, населяющих степные биотопы, в более влажных и затененных биотопах происходит его значимое снижение. Эта тенденция прослеживается внутри всех географических зон. Полученные результаты позволяют предположить, что условия, свойственные степным биотопам, наиболее благоприятны для развития данного вида на исследованной части ареала.

Использование показателей стабильности развития для определения оптимальных условий может представлять большой интерес при работе с видами, имеющими широкий ареал и неясную историю его формирования, так как позволяет предположить, к каким условиям данный вид наиболее приспособлен и может помочь при реконструкции его микрофилогенеза.

Литература

Захаров В.М. Асимметрия животных. М.: Наука, 1987. 216 с.

Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Онтогенез, 2001. Т. 32. № 6. С.404-421.

Moller A.P., Swaddle J.P. Asymmetry, developmental stability and evolution. Oxford: University press. 1997. P. 291-307.

Van Dongen S., Lens L. The evolutionary potential of developmental instability. J. evol.biol. 2000. Vol. 13. P. 326-335.
Van Valen L. A stady of fluctuating asimmetry. Evolution. 1992. P. 125-141.

НЕКОТОРЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ХВОИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Шубина Н.В.[1], Юрьев Ю.Л.[2]
[1]*Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия, г. Н. Тагил*
ecolab@ntspi.ru
[2]*Уральский государственный лесотехнический университет, г. Екатеринбург*
htd@sky.ru

Изучено влияние промышленных загрязнений на характеристики хвои сосны обыкновенной. Исследования проводили на охвоенных несексуализированных побегах, взятых из середины кроны с южной стороны дерева. Пробные участки выбраны в юго-восточном направлении в 5, 15 и 25 км от основного загрязнителя – Нижнетагильского металлургического комбината, а также эталонный участок, расположенный в 75 км в юго-западном направлении от загрязнителей. Анализировали хвою первого, второго и третьего годов жизни.

Измеряли количество и массу поврежденных и здоровых хвоинок, общую и по годичным приростам, аналогично вычисляли охвоенность побегов (отношение массы хвоинок к массе побега, на котором они выросли), массы 100 пар хвоинок и соотношение массы (100 пар) здоровых и поврежденных хвоинок. Одновременно определяли содержание в хвое хлорофиллов *a* и *b*, а также каротиноидов.

В ходе исследования были получены следующие результаты.

Масса 100 пар хвоинок увеличивается по мере удаления от источника загрязнений от 1.14 г (в пяти километрах от НТМК) до 3.41 г (на эталонном участке) т.е. по мере удаления от источника загрязнений хвоинки становятся крупнее (рис. 1).

Рис. 1. Масса 100 пар хвоинок в градиенте загрязнений.

По мере уменьшения загрязнения повышается масса годового прироста стебля и уменьшается его охвоенность – от 4.54 до 1.20. Аналогичная картина наблюдается при сравнении одновозрастных приростов побегов.

На побегах третьего года жизни доля здоровых хвоинок увеличивается в градиенте загрязнения от 0.32 (на 5 км) до 0.93 (на 25 км от источника загрязнений (рис. 2). При этом на наиболее загрязненном участке (5 км) доля здоровых хвоинок значительно уменьшается к третьему году, а на 15 и 25 км эта величина практически не изменяется.

Отношение массы одинакового количества здоровых и поврежденных хвоинок представлено на рис. 3. В хвое первого года жизни этот показатель незначительно уменьшается у растений, произрастающих на участках от 5 к 25 км. На эталонном участке отмечены растения, имеющие здоровую хвою. В хвое второго года различий не наблюдается. Наибольшие различия отмечены на третьем году жизни хвои. Параметр меняет свое значение от 0.28

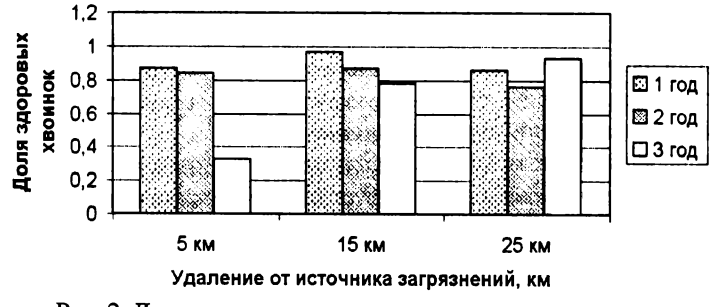


Рис. 2. Доля здоровых хвоинок в градиенте загрязнения.

Рис. 3. Отношение массы 100 пар здоровых и поврежденных хвоинок.

в 5 км от загрязнителя до 0.94 – в 25 км. Это говорит о том, что с удалением от источника загрязнений здоровые хвоинки третьего года становятся крупнее больных.

На 5 км отношение массы 100 пар здоровых и поврежденных хвоинок уменьшается от 1.21 на первом году жизни побега до 0.28 – на третьем. Видимо, это происходит по причине заболевания хвоинок, которые были здоровыми и крупными в прошлом году жизни.

На 15 км происходит сглаживание данного процесса, а на 25 км параметр остается практически неизменным.

По мере удаления от источника загрязнений изменяется и пигментный состав исследуемой хвои. Содержание суммы хлорофиллов и каротиноидов уменьшается по мере удаления от источника загрязнений и составляет минимальную величину в эталонном участке. Отношение хлорофиллов *a* и *b* увеличивается от загрязненного участка к эталону, причем максимально это различие у хвои первого года жизни.

Таким образом, влияние техногенного загрязнения проявляется в уменьшении массы хвоинок и годового прироста, в увеличении содержания пигментов (хлорофиллов и каротиноидов) и уменьшении отношения хлорофиллов *a* и *b*.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ, ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ И ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ *PTEROSTICHUS OBLONGOPUNCTATUS* F. В РАЗНЫХ ЛЕСАХ ЗАКАЗНИКА «ПРЕДУРАЛЬЕ»

Шумиловских Л.С.
Пермский государственный университет, г. Пермь
shum_ls@mail.ru

Лицензионное пространство, занимаемое видом в различных биоценозах, может существенно различаться. Это должно отразиться на таких характеристиках популяции, как плотность, пространственная структура, особенности генофонда группировок.

Для изучения характеристик популяции в гетерогенной среде нами был выбран один из наиболее многочисленных видов жужелиц лесов Среднего Урала *Pterostichus oblongopunctatus* F (P. o.). Для популяций этого вида характерен полиморфизм имаго по важнейшему в таксономическом отношении морфологическому признаку – числу ямок на надкрыльях. Особей ямчатоточечной жужелицы рекомендуется группировать в два фенотипических класса: «малоямчатые» (I фенотипический класс) включают в себя особей с 3-5 ямками на левом надкрылье и «многоямчатые» (II фенотипический класс) – с 6-12 ямками (Boer, 1968).

Работа проводилась в заказнике «Предуралье» (Пермская обл., Кишертский р-н) в трех типах лесов: ельник кислично-звездчатково-осоковый (май и сентябрь 2001 г.), пихто-ельник кислично-зеленомошный и березняк с еловым подростом крупнопапоротниково-аконитово-снытевый (конец мая – начало июня, июль, сентябрь 2003 г.). Отлов жужелиц осуществлялся с помощью ловушек Барбера (пластиковые стаканчики объемом 180 мл, фиксатор – 4%-ный раствор формальдегида). В еловом и березовом лесах все учеты проводились половушечно. Для определения связи агрегированности особей с составом растительности в пихто-еловом лесу изучено население в парцеллах: две зеленомошных (зм 1 и зм 2), две кисличных (ксл 1 и ксл 2), костяничная (кст) и разнотравная (ртр).

Для определения агрегированности особей в пространстве использовался показатель дисперсии: $\sigma^2=\Sigma(m_i-m)/(n-1)$, где n – количество проб. Интерпретация результата состоит в сравнении дисперсии и средней плотности: $\sigma^2=m$ – распределение случайное, $\sigma^2<m$ – регулярное, $\sigma^2>m$ – пятнистое.

Пространственно-временная структура популяции

Данные о средней попадаемости *P. oblongopunctatus* представлены в табл. 1.

Как можно заметить, *P. oblongopunctatus* присутствует в биогеоценозах в течение всего сезона. Максимальная попадаемость наблюдается весной. Это хорошо соотносится с известной информацией о сезонной динамике данного вида жужелиц. Отмечено значительное различие попадаемости вида в разных биотопах, причем минимальная попадаемость в любом сезонном промежутке наблюдается в березовом лесу, являющимся сукцессионной стадией восстановления коренных лесов.

Таблица 1

Характеристики биотопических группировок *Pterostichus oblongopunctatus* F. в изученных лесах

Биотоп	Ельник		Пихто-ельник			Березняк		
Месяц	Май	Сентябрь	Май	Июль	Сентябрь	Май	Июль	Сентябрь
Средняя попадаемость (экз../100лов.-сут.)	91.26	4.09	45.5	28.17	9.25	10.0	2.44	0.25
m/σ^2	0.27	1	-	0.63	-	1	1	-
Тип распределения	Пятнистое	Случайное	-	Пятнистое	-	Случайное	Случайное	-
Соотношение фенотипических классов	3.4	5.75	3.14	3.23	1.85	1.73	10:0	1:0
Соотношение полов	1.6	4.4	1.14	0.74	0.95	1.41	0.25	1:0

Весной и летом при существенной плотности популяции внутрибиотопические группировки *P oblongopunctatus* характеризуются агрегированным распределением (табл. 1). В прочих ситуациях распределение случайно.

Фенотипическая и половая структура популяции

Во всех изученных биоценозах на протяжении всего сезона доля особей I фенотипической группы больше, чем II, причем в больших выборках приблизительно в три раза. Уменьшение доли «многоямчатых» жужелиц объясняется высокой чувствительностью этой фенотипической группы к низкой влажности подстилки в предыдущем году (Емец, 1984).

Половая структура популяций в разных биоценозах изменяется в течение сезона. Весной количество самцов превышает количество самок. Летом отношение меняется в обратную сторону. К осени, когда общая численность популяции снижается, соотношения в разных биоценозах варьируют.

Особенности структуры популяции в разных парцеллах

Данные о парцеллярном распределении *P. oblongopunctatus* отражены на рисунке и в табл. 2.

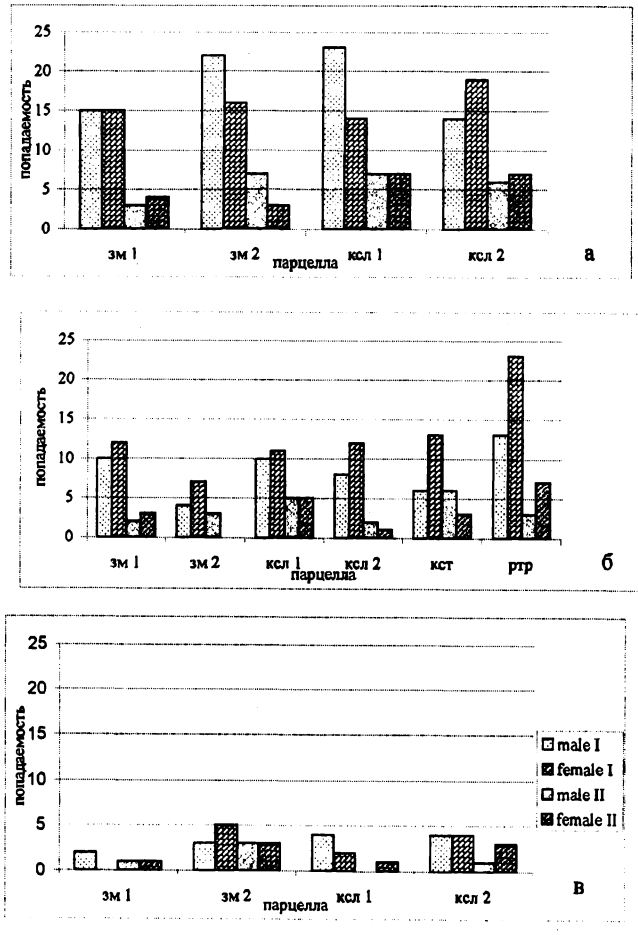


Рис. Фенотипическая и половая структура популяции в разных типах парцелл пихто-ельника: весной (а), летом (б), осенью (в). Аббревиатуру названий парцелл см. в тексте.

Таблица 2

Попадаемость (экз./100лов.-сут.) *Pterostichus oblongopunctatus* F. в разных типах парцелл пихто-ельника (аббревиатура названий парцелл см. в тексте)

Сезон	зм 1	зм 2	ксл 1	ксл 2	кст	ртр
Весна	37	48	51	46	0	0
Лето	27	14	21	23	28	46
Осень	4	14	7	12	0	0

Отмечено снижение количества попавшихся особей во всех парцеллах в течение сезона. Для каждой парцеллы характерны собственные показатели относительной численности, соотношение полов.

Превалирование I фенотипической группы укладывается в рамки общих тенденций, только осенью соотношение I и II групп примерно выравнивается из-за резкого снижения общей численности жужелиц.

Выводы

1. Группировки разных биоценозов различаются только попадаемостью: максимальная наблюдается в ельнике кислично-звездчатково-осоковом, средняя – в пихто-ельнике кислично-зеленомошном и минимальная – в березняке с еловым подростом крупнопапоротниково-аконитово-снытевом;

2. Общие тенденции изменения структуры группировок разных биоценозов совпадают:

– снижение попадаемости в течение сезона;

– превалирование самцов над самками весной и обратное соотношение летом;

– отношение фенотипических групп I:II приближается к значению 3:1 (при высокой плотности);

3. Каждая парцелла характеризуется собственными показателями попадаемости, соотношения полов. Общие тенденции динамики структуры группировок *P. oblongopunctatus* в различных парцеллах совпадают с таковыми всего биоценоза.

ПТИЦЫ КАК ВОЗМОЖНЫЕ БИОИНДИКАТОРЫ ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ

Шумкова Е.С[1], Шепель А.И.[2]

[1]*Пермский государственный университет, г. Пермь*

shumkovm@aport2000.ru

[2]*Пермский государственный университет, г. Пермь*

Высокая антропогенная нагрузка Пермской области оказывает негативное влияние на живые организмы. Одним из наиболее опасных загрязнителей являются тяжелые металлы (ТМ), поэтому необходим контроль за их содержанием в природных экосистемах. Биологический мониторинг имеет преимущества перед химическим, так как возможно временное снижение токсических выбросов, но уже накопленные в организме загрязнители могут оказывать сильное воздействие на биоту. Из-за сезонных и погодных флуктуаций контроль за содержанием токсикантов в среде не дает реальной картины воздействия загрязнения (Лебедева, 1997). Птицы – удобный объект для мониторинга, поскольку скелеты погибших особей, перья, выпавшие во время линьки, скорлупа яиц способны длительное время сохраняться в окружающей среде и их можно использовать как материал для исследований, не изымая животных из экосистемы. Птицы – обитатели самых разнообразных биотопов, в этот класс входят представители разнообразных трофических групп; они характеризуются высоким уровнем обмена веществ, поэтому интенсивно накапливают микроэлементы, в избытке присутствующие в среде обитания. Некоторые тяжелые металлы (ТМ) накапливаются в организме по мере продвижения по трофической цепи, поэтому большое значение имеет изучение их накопления рыбоядными и хищными птицами (конечные звенья трофической цепи).

Содержание ТМ в птицах определялось методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии или эмиссионно-спектральным методом. Пробы отбирались в различных точках Пермской области с 1998 по 2002 г., удаленных от крупных промышленных центров, поэтому можно условно рассматривать уровни ТМ в птицах как фоновые. Цель исследования – было рассмотреть возможности пера, костной ткани и скорлупы яиц птиц в отношении накопления ТМ на территориях, условно принятых за фоновые.

Было выявлено следующее. Содержание ТМ варьировало у разных особей. Самый широкий диапазон концентраций во всех типах проб характерен для Mn. Менее широкий размах концентраций металлов – для Zn в пере, а также для Pb, Ni, Cr во всех типах проб. Содержание Cu, Co и Cd было наиболее постоянно.

У некоторых видов отмечено сильное превышение содержания ТМ по сравнению с другими. Например, в 2000 г. в оперении кряквы (*Anas platyrhynchos*), обитавшей на очистных сооружениях (Чайковский р-н), обнаружено огромное количество свинца (62.76 мкг/г), тогда как у основной массы исследованных птиц Pb накапливался в пределах 0.57-6.64 мкг/г. В 2001 г. в скорлупе хохлатой чернети (*Aythya fuligula*) с прудов-отстойников (Пермский р-н) в больших количествах содержатся Mn (247.28 мкг/г) и Ni (4.21 мкг/г). У многих птиц первый из элементов присутствует в пределах 0-122.71 мкг/г, а второй – ниже предела обнаружения.

В разные годы в скорлупе, оперении и костной ткани птиц ТМ накапливались в следующих пределах (табл.1, 2, 3).

Таблица 1

Содержание тяжелых металлов в скорлупе яиц птиц Пермской области (минимальное-максимальное), мкг/г

Год	Mn	Pb	Ni	Cr	Cd	Cu	Co
1998	1.77-48.82	6.94-46.56	7.58-24.01	0.1-12.2	3.31-5.26	13.55	11.2
1999	5.53-18.02	24.14-60.9	18.28-37.9	0.45-24.5	4.22-10	9.73-12	11.56-14.5
2000	10.72-31.62	11-63	10.72-31.62	2.75-11	0.78-1.53	4.31-21.91	3.05-10.88
2001	0-247.3	0-2.7	0-4.12	0	0	3.76-9.08	0
2002	0-75.05	0-4.55	0-3.76	0-9.41	0	7.51-12.64	0
Весь период	0-247.3	0-63	0-31.62	0-24.5	0-10	3.76-21.91	0-14.5

Таблица 2

Содержание ТМ в оперении птиц Пермской области (минимальное-максимальное), мкг/г

Год	Mn	Pb	Ni	Cr	Cd	Cu	Co
1998	4.32-113.4	0.9-4.95	1.35-4.5	2.07-5.5	0.09-4.54	-	-
1999	2.02-162.11	0.9-12.07	0.57-6.92	1.24-5.76	0.09-2.66	5.09-11.7	0.22-1.4
2000	3.06-168.87	0.57-62.76	1.35-5.34	0.61-4.36	0.04-0.94	3.62-12.8	0.46-2.3
2001	38.82-345.78	3.51-6.92	1.29-34.58	2.11-34.58	0.18-1.15	8.19-17.29	0.18-2.31
2002	13.43-207.73	0.81-6.23	0.23-5.67	0.68-14.59	0-0.37	4.15-14.59	0.04-1.4
Весь период	2.02-345.78	0.57-62.76	0.23-34.58	0.61-34.58	0-4.54	3.62-17.29	0.04-2.31

Таблица 3

Содержание ТМ в костной ткани птиц Пермской области (минимальное-максимальное), мкг/г

Год	Mn	Pb	Ni	Cr	Cd	Cu	Co
1999	8.36-95.94	18.4-24.43	10.67-12.91	4.14-10.15	1.42-1.64	4.04-4.17	5.46-5.73
2000	7.49-45.85	3.33-25.47	6.8-24.78	1.72-11.14	0.38-1.11	2.89-4.91	1.14-2.86
2001	31.46-374.64	0-22.97	0-9.24	0-20.54	0-5.13	5.74-12.48	0-2.57
2002	83.47-430.68	1.26-9.23	0-2.7	0-6.15	5.56-16.22	5.56-16.22	0.7-2.7
Весь период	7.49-430.68	0-25.47	0-24.78	0-20.54	0-6.15	2.89-16.22	0-5.73

При кластерном анализе проб скорлупы яиц, костей и пера птиц выявлено четкое разделение на кластеры по годам. При этом птицы одного вида или с одной территории чаще попадают в один и тот же кластер. При анализе данных по оперению (2001-2002 гг.) все пробы разделились на два кластера: в одном из них – рыбоядные виды, а в другой попали всеядная галка (*Corvus monedula*) и хищник филин (*Bubo bubo*). При анализе скорлупы яиц обнаружены кластеры, один из которых объединяет пробы скорлупы озерной чайки (*Larus ridibundus*) с Сылвенской площадки (Кишертский р-н), а во втором часто встречается скорлупа рыбоядных птиц Оханского р-на. Т.е. эти районы отличаются по содержанию ТМ в скорлупе околоводных птиц.

На основании имеющихся данных нельзя говорить о загрязненности ТМ исследованных территорий. Повышенные концентрации металлов у отдельных особей свидетельствуют, скорее, об индивидуальных особенностях питания, чем о загрязнении районов обитания. Птицы, обитающие в загрязненных биотопах (пруды-отстойники), накапливают некоторые тяжелые металлы в больших количествах. Таким образом, птиц можно использовать в целях биоиндикации среды, загрязненной тяжелыми металлами.

Литература

Добровольская Е.П. Рассеянные химические элементы в оперении птиц: таксономические, географические и экологические аспекты аккумуляции: Автореф. ... к.б.н. М., 2002. 22 с.

Лебедева Н.В. Накопление тяжелых металлов птицами на юго-западе России // Экология, 1997. №1. С.45-50.

Лебедева Н.В. Экотоксикология и биогеохимия географических популяций птиц. М.: Наука, 1999. 200 с.

ОЦЕНКА ДИНАМИКИ СООТНОШЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТЕЙ ПОПУЛЯЦИЙ ГИДРОБИОНТОВ ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МЕТОДА МНОГОМЕРНОГО ВЕКТОРНОГО АНАЛИЗА

Шурганова Г. В., Черепенников В. В.
Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, г. Н. Новгород
shgv@uic.nnov.ru

Прошедший XX век с полным основанием может быть назван веком грандиозного преобразования гидрографической сети. Многие крупнейшие речные системы – Волга, Днепр, Ангара, Колумбия, Миссури и сотни других превращены в каскады водохранилищ (Авакян, 2002). Существенные изменения гидрологического режима рек при создании водохранилищ явились причиной экзогенной сукцессии гидробиоценозов (сукцессия лимногенеза). Структурные и функциональные изменения биоценозов, происходящие в ходе лимногенеза, являются результатом изменений составляющих их популяций отдельных видов гидробионтов.

Чебоксарское водохранилище – самое молодое в системе Волжского каскада, его заполнение началось в 1981 г. Водохранилище отличается очень высоким уровнем водообмена и испытывает интенсивное загрязнение, наиболее сильно проявляющееся в его речной части. Формирование водных масс водохранилища происходит за счет разнородных водных потоков: левобережного, поступающего из Горьковского водохранилища, и правобережного, вносимого р. Ока (до 40% притока воды). Воды этих потоков, имеющие значительные различия гидрофизических и гидрохимических параметров: температуры, прозрачности, электропроводности и т. д., не смешиваются на протяжении речного участка водохранилища. Более однородными водные массы становятся на переходном и особенно на озерном участке водохранилища. Благодаря этим особенностям Чебоксарское водохранилище является уникальным искусственным водоемом, как в Волжском каскаде, так и других каскадах водохранилищ Европы.

Регулярные мониторинговые исследования популяций гидробионтов Чебоксарского водохранилища проводились с момента его образования (1981г.) по 2002 г. Отбор проб осуществлялся путем тотальных ловов с использованием количественной сети Джеди. Обработка материала проводилась общепринятыми в практике гидробиологических исследований счетно-весовым методом (Киселев, 1969; Методические рекомендации, 1984). Пробы отбирались на 18 постоянных станциях, расположенных по всей акватории Чебоксарского водохранилища. В результате работы выявлен видовой состав зоопланктона, соотношение численностей взрослых особей и молоди, самцов и самок отдельных видов гидробионтов, сделаны промеры параметров для дальнейшего расчета биомассы.

Для выделения отдельных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища, границ занимаемых ими акваторий, а также для исследования динамики пространственного распределения популяций основных видов гидробионтов применялся метод многомерного векторного анализа. Суть его состоит в том, что каждой *i*-й популяции вида гидробионтов, идентифицированных в пробе, сопоставлялась соответствующая *i*-я ось N – мерной ортогональной системы координат. N – мерность системы координат равна числу видов в исследуемом биоценозе. Отображение *j*-й пробы в многомерном пространстве представляется в этом случае точкой A_j ($\alpha_{1j}, \alpha_{2j}, \alpha_{3j}, \alpha_{Nj}$), где α_{ij} – численность (биомасса) популяции *i*-го вида в *j*-й пробе как значения *i*-й координаты в N – мерной ортогональной системе координат. В таком представлении каждому *j*-му ценозу может быть сопоставлен вектор A_j, начинающийся в начале системы координат и заканчивающийся в точке A_j. Характер структурно-функциональных связей популяций отдельных видов зоопланктоценоза в векторном представлении определяет соотношение координат вектора, т.е. численностей или биомасс популяций в ценозе. Поэтому для определения этих соотношений проще перейти к единичным векторам A_{j1} в направлении вектора A_j. Компоненты единичного вектора α_{ji1}, равные долям *i*-го вида, в общей численности находились известным образом:

$$\alpha_{ij1} = \frac{\alpha_{ij}}{\sqrt{\sum_{i=1}^{i=N} \alpha_{ij}^2}}.$$

J-ая и *k*-ая пробы считались сходными, если были достаточно близки векторы A_{j1} и A_{k1}. Мера близости характеризовалась величиной скалярного произведения вектора A_{j1} на вектор A_{k1}, равного

$$\sum_{i=1}^{i=N} \alpha_{ij1}\alpha_{ik1}.$$

Определенная таким образом мера близости равна косинусу угла между единичными векторами и, естественно, изменяется от 0 – для проб, не содержащих общих видов, до 1 – для идентичных. Еще одна особенность подобного представления состоит в том, что происходящие изменения видового состава зоопланктоценоза также могут характеризоваться вектором. Направленность этого вектора описывает сближение или расхождение сравниваемых зоопланктоценозов. То есть этот вектор может характеризовать динамику происходящих процессов.

Использование описанных представлений позволило выделить на акватории Чебоксарского водохранилища четыре пространственно непрерывные области с соответствующими им зоопланктоценозами. В пределах каждого

из ценозов был достаточно однородный видовой состав и, естественно, соотношение численностей популяций идентифицированных видов зоопланктона. Анализ результатов многолетних данных (1981-2002 гг.) показал различие тенденций изменения видового состава в выделенных зоопланктоценозах в непрерывно изменяющихся условиях среды. На левобережном речном участке водохранилища наблюдалась тенденция увеличения относительной численности и биомассы рачкового планктона по сравнению с коловраточным. Зоопланктоценоз приобретал все более лимнофильные черты. Зоопланктоценоз правобережного речного участка, расположенного ниже впадения р. Ока, в первые десять лет существования водохранилища оставался реофильным при доминировании коловраток рода Brachionus. Далее происходило снижение количественных показателей развития коловраток и увеличение численности и биомассы ветвистоусых рачков. Зоопланктоценоз переходного участка имел как реофильные, так и лимнофильные черты. Для зоопланктоценоза озерного участка был характерен значительный рост биомассы ветвистоусых ракообразных, преимущественно видов рода Daphnia.

Исследования показали, что большие изменения в пределах каждого из основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища были обусловлены изменениями количественного развития популяций отдельных видов, а также замены популяций одних видов другими. Наиболее значительные изменения при этом произошли в озерном биоценозе, сформировавшемся к пятому году существования водохранилища.

Таким образом, использование многомерного векторного анализа позволило проследить многолетнюю динамику популяций гидробионтов и соответственно основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища. Высокий уровень водообмена, а также загрязнение воды вызывает активно идущие процессы антропогенной трансформации зоопланктоценозов, о чем свидетельствует динамика составляющих их популяций гидробионтов.

Работа поддержана грантом РФФИ 03-05-65064.

Литература

Авакян А.Б. Многоликие водохранилища – феномен XX века // Актуальные проблемы водохранилищ / Всерос. конф. с участием специалистов из стран ближнего и дальнего зарубежья (29 октября-3 ноября 2002 г., Борок, Россия): Тез. докл. Ярославль, 2002. С. 3-6.

Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л.: Наука, 1969. Т. 1. 657 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1982. 33 с.

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ВИТАЛИТЕТНОЙ СТРУКТУРЫ ГОСПОДСТВУЮЩЕГО КОМПОНЕНТА ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ПРИ РАЗНОМ УРОВНЕ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Ярмишко В.Т., Горшков В.В., Ставрова Н.И.
Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург
vasily@VY1490.spb.edu

Проблема комплексного мониторинга состояния лесной растительности требует совершенствования методов анализа характеристик популяций индикаторных видов древесных растений на основе системы четких количественных параметров.

Исследования проводились в период с 1982 по 2003 г. на территории Мурманской области, на серии из 70 постоянных пробных площадей размером 0.1-0.25 га, расположенных по градиенту промышленного загрязнения среды на расстоянии 65 (фоновые условия), 25-30, 15-18, 12 и 8 км от комбината по производству цветных металлов. Анализировалась господствующая часть популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в восстанавливающихся после интенсивных пожаров давностью 50-70 лет сосновых лесах лишайникового и лишайниково-зеленомошного типов (все особи с диаметром на высоте 1.3 м более 0.5 см) и господствующая часть популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в зеленомошных еловых лесах с давностью последнего пожара свыше 200 лет (особи с диаметром на высоте 1.3 м более 4.0 см). На пробных площадях проводилось измерение основных морфометрических показателей деревьев (высота, диаметр у основания и на высоте 1.3 м) и определение категорий их состояния на основе сравнения параметров кроны (протяженности живой части, радиуса, плотности) с параметрами кроны эталонного дерева соответствующей возрастной группы. Выделялось пять категорий состояния: I – здоровые особи (параметры кроны – >75–100% от эталонных), II – ослабленные (параметры кроны – >50–75% от эталонных), III – сильно ослабленные (>25–50% от эталонных), IV –отмирающие (>0–25% от эталонных), V – сухие.

В начале периода исследований виталитетные спектры господствующей части популяций сосны в фоновых условиях (см. рис., а) отличались неполночленностью и резко выраженной положительной асимметрией, обусловленной абсолютным преобладанием (до 90%) особей I категории жизненного состояния (коэффициент асимметрии (A) – 3.0-3.5, относительная выравненность распределений ($E_{отн.}$) – менее 20%, индекс жизненного состояния (L) – 0.97). В последующий 20-летний период основной тенденцией динамики спектров (см. рис., д, з)

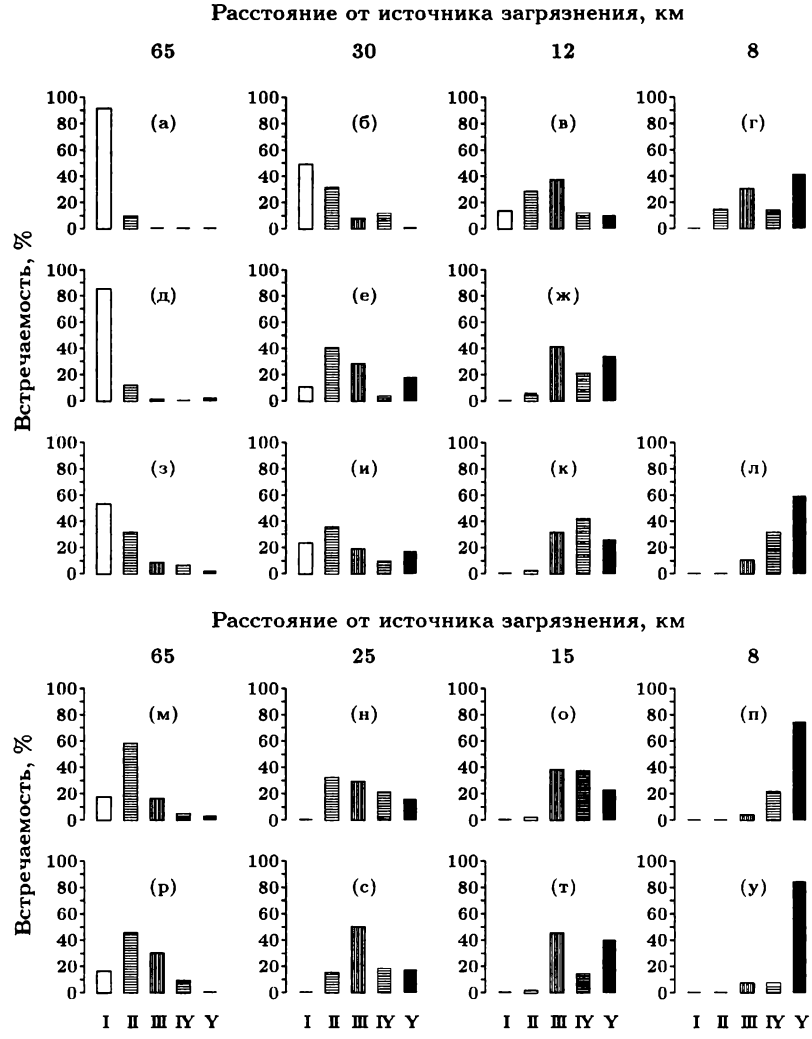


Рис. Виталитетные спектры древесного яруса сосновых (а-л) и еловых (м-у) лесов на разном расстоянии от медно-никелевого комбината (г. Мончегорск, Мурманская обл.). Сосновые леса: данные 1982 г. (а-г), данные 1992 г. (д-ж), данные 2003 г. (з-л); еловые леса: данные 1982 г. (м-п), данные 2003 г. (р-у). Римскими цифрами обозначены категории жизненного состояния: I – здоровые, II – ослабленные, III – сильно ослабленные, IV – отмирающие, V – сухие.

было снижение доли здоровых особей при возрастании доли других категорий, ослабление правосторонней асимметрии, увеличение выравненности, уменьшение индекса жизненного состояния (A – до 1.1-1.2, $E_{отн}$ – до 75%, L – до 0.75).

На расстоянии 30 км от источника выбросов виталитетные спектры господствующей части популяций сосны в 1982 г. (см. рис., б) характеризовались полночленностью, положительной асимметрией (A – 1.0-1.2) и более низким индексом жизненного состояния (L – 0.7-0.8) по сравнению с фоновыми. За период исследований динамика спектров оказалась разнонаправленной: в первое десятилетие (см. рис., е) наблюдались переход к доминированию особей II и III категорий состояния, снижение индекса состояния, преобразование виталитетных спектров в слабо положительно асимметричные, выравненные (L – 0.50, A –0.6-0.7, $E_{отн}$ – до 85%). В последующее десятилетие (см. рис., и) зафиксирована обратная тенденция (L – более 0.70, A – свыше 1.0, $E_{отн}$ – 75%).

В 12 км от комбината за первое десятилетие исходные слабо положительно асимметричные, выравненные виталитетные спектры (L – 0.50, A – 0.30, $E_{отн}$ – 90%) господствующей части популяций сосны (см. рис., в) трансформировались в слабо отрицательно асимметричные (см. рис., ж) в связи с увеличением доли особей низших категорий состояния (A – до -0.2, $E_{отн}$ – 75%, L – 0.20). В последующий период параметры виталитетных спектров на этой территории существенно не изменились (см. рис., к).

На территории, расположенной в 8 км от источника загрязнения, в начале периода исследований виталитетные спектры господствующей части популяций сосны (см. рис., г) отличались высокой долей погибших особей, тенденцией к отрицательной асимметрии, низким значением индекса состояния (L – 0.25, A – -0.30). За 20-летний период зарегистрировано резкое ухудшение жизненного состояния популяций сосны: переход к господству отмерших особей (см. рис., л), неравномерность, резкая отрицательная асимметрия виталитетных распределений (L < 0.10, A – до -1.0, $E_{отн}$ – 55%).

Виталитетная структура господствующей части популяций ели сибирской в начальный период исследований (см. рис., м) характеризовалась преобладанием ослабленных особей, умеренной положительной асимметрией, средними значениями индекса состояния (A – 1.0, $E_{отн}$ –70%, L – 0.65). По мере приближения к источнику выбросов (см. рис., н–п) наблюдалось закономерное изменение параметров виталитетных спектров (A – до -2.0, $E_{отн}$ – до 40%, L – до 0.04). За 20-летний период не зарегистрировано принципиальных изменений виталитетных спектров ни в одном из пунктов исследований (см. рис., р-у), о чем свидетельствует постоянство значений индекса состояния (L) по градиенту загрязнения: соответственно 0.65 и 0.60 (65 км), 0.37 и 0.32 (25 км), 0.20 и 0.20 (15 км), 0.04 и 0.04 (8 км).

Полученные данные показывают, что восстанавливающиеся популяции, по сравнению с ненарушенными, отличаются закономерно бульшей динамичностью характеристик под влиянием естественных процессов в фоновых условиях и растянутой во времени реакцией параметров виталитетной структуры на действие загрязнения. Это связано как с возрастными особенностями исследованных компонентов популяций, так и с биологическими характеристиками сосны обыкновенной и ели сибирской в условиях Севера.

Авторский указатель

Аглиуллина Н.А. 5
Акшенцев Е.В. 6
Алексеева Т.А. 7
Алехин И.Е. 8
Андреева Е.М. 171
Аниськина М.В. 10
Аношенко И.П. 42
Афанасьева О.Е. 11
Ашихмина Т.Я. 58
Бабак Т.В. 14
Барабанова Л.В. 29
Баранова О.Г. 137
Барышникова Н.И. 16
Басаргин Е.А. 17
Бачаров Д.С. 14
Башлыкова Л.А. 120
Бекмансуров М.В. 19
Белоусов А. С. 20
Беляева Н.В. 21
Бикбулатова А.Т. 148
Бобрецов А.В. 23, 24
Бобров Ю.А. 26
Быков Д.А. 181
Быструшкин А.Г. 27
Варзугина Е.Н. 29
Ведерникова О.П. 29
Велисевич С.Н. 31
Вершинин В.Л. 33
Ветлужских И.Л. 60
Видякин А.И. 34
Волчок Н.М. 42
Воскресенская О.Л. 36
Высотина С.В. 38
Гелашвили Д.Б. 39
Глобус О.И. 41
Глотов Н.В. 203
Глушкова И.В. 42
Годин В.Н. 17, 43
Головко Т.К. 45, 47
Горшков В.В. 49, 247
Гребенюк А. В. 51
Григоркина Е.Б. 52
Дабах Е.В. 58
Давыдова Ю.А. 54
Далькэ И.В. 47
Дмитриев А.И. 56
Дмитриев С.Г. 57
Домрачева Л.И. 58, 60
Дружинина Т.Ю. 61
Дукельская А.В. 29
Дымова О.В. 63
Егоров В.Г. 161
Егорова П.С. 196
Елаков А.Л. 161
Елсаков В.В. 64
Ермакова А.Г. 159
Ермакова О.В. 66, 67
Ермилов С.Г. 184
Ермолаев И.В. 68
Ермоленко О.В. 159
Ефимова М.А. 129
Жданова Н.П. 70
Жигальский О.А. 136, 141
Жигилева О.Н. 72
Жиряков А.С. 73
Жуйкова Т.В. 143
Жукова Л.А. 75
Загирова С.В. 76, 222
Загорская Н.Г. 120
Заитова А.С. 87
Зайнуллин В.Г. 10, 78, 232
Зайнуллина К.С. 80
Закамская Е.С. 82
Закиева А.Ф. 92
Заморева Ж.А. 83, 114
Захаров В.М. 70, 85, 119
Захаров В.Ю. 85, 87
Захарова Е.Ю. 89
Захожий И.Г. 47
Иванникова Л.А. 184
Иванов А.В. 184
Иванова Т.В. 90
Ильина И.В. 92, 93
Илюшечкина Н.В. 95
Ишбирдин А.Р. 98
Ишкинина Р.М. 96, 131
Ишмуратова М.М. 98
Каипов Ф.З. 99, 207
Калашникова Л.М. 101
Калинин А.А. 24
Катютин П.Н. 49
Кирик А.И. 102
Киселев А.С. 230
Кодочигова О.В. 104
Кожевникова М.В. 221
Козырева С.В. 106
Комаров А.С. 108
Кораблев Н.П. 110, 111
Кораблев П.Н. 111
Кораблева В.Н. 111
Кривец С.А. 38, 113
Кривоногов Д.М. 83, 114
Кривцова Е. М. 116
Круглова О.А. 117
Кряжева Н.Г. 119
Кудяшева А.Г. 120
Кулагин А.А. 41
Куприянова Е.Б. 121
Кшнясев И.А. 123
Лапшов В.А. 124, 126
Лобиков Н.А. 235
Логинов В.В. 39
Локосова Е.И. 127
Лукьянова Л.Е. 128
Лянгузова И.В. 129
Магафуров А.М. 96, 131
Мазная Е.А. 129
Мак В.В. 132
Маклаков К.В. 134
Мамина В.П. 136, 141
Мамытов А.М. 171
Маркаров А.М. 45
Маркарова М.Ю. 10
Маркова Е.М. 137
Мартюшова С.К. 155
Маслова С.П. 45
Махнин В.Г. 139
Мерзлякова Т.А. 140
Милькина Е.Н. 113
Михеева Е.В. 141
Мокров И.В. 39
Монахов В.Г. 177
Мордвина Е.С. 143
Москалев А.А. 144, 146
Моссэ И.Б. 42
Мотошкова Н.В. 68
Муллабаева Э.З. 148
Мухамедьярова З.Г. 149
Налимова Н.В. 151
Недосекина Т.В. 153

Николаев А.В. ... 82
Новаковская Т.В. ... 155
Нозирова Г.Р. ... 156
Олейникова Е. М. ... 158
Орловская Н.В. ... 159
Осипов А.Н. ... 161
Пак И.В. ... 162
Панов В.В. ... 132
Парастаева Н.Г. ... 104
Петрова И.В. ... 190
Платонова Е.А. ... 163
Плотникова И.А. ... 165
Плюснин С.Н. ... 166
Подольский А.В. ... 73
Позолотина В.Н. ... 217
Полетаева И.И. ... 168
Польский О.Г. ... 161
Полянская Т.А. ... 169
Пономарев В.И. ... 171
Прокопьева Л.В. ... 172
Пучковский С.В. ... 174
Пыстина Т.Н. ... 175
Ранюк М.Н. ... 177
Раскоша О.В. ... 67
Романова Е.Б. ... 179
Рыбкин А.В. ... 180, 181
Савинов А.Б. ... 183, 184
Савиных Н.П. ... 186
Самойлова Н.М. ... 188
Санников С.Н. ... 190, 192
Санникова Н.С. ... 192
Сарбаева Е.В. ... 36
Семенова В.В. ... 196
Семенова Н.А. ... 175
Сергеев А.А. ... 73
Сергеева Е.В. ... 72
Сидорова Л.Е. ... 184
Силкин А.А. ... 39
Скользнева Л.Н. ... 197
Скочилова Е.А. ... 82
Соловьев В.А. ... 199
Ставрова Н.И. ... 200, 247
Стариченко В.И. ... 202
Суетина Ю.Г. ... 203
Суходольская Р.А. ... 206
Суюндуков И.В. ... 99, 207
Сыпин В.Д. ... 161
Табаленкова Г.Н. ... 45, 47
Талипова Е.В. ... 208
Таскаев А.И. ... 78
Татлыбаева А.Ф. ... 93
Тетерюк Л.В. ... 11
Ткаченко К.Г. ... 211, 212
Трефилова Л.В. ... 60
Туркин А.А. ... 222
Турмухаметова Н.В. ... 213
Улицкая Ю.Ю. ... 215
Ульянова Е.В. ... 217
Усик Н.А. ... 219
Ушаков М.В. ... 153
Фардеева М.Б. ... 221
Федорков А.Л. ... 222
Фролов В.Н. ... 235
Фролова Л.И. ... 224
Хохлова Ю.Е. ... 225
Чащин П.В. ... 227
Черемушкина В.А. ... 17, 156, 196
Черепенников В.В. ... 246
Черноусова Н.Ф. ... 228
Шапованов С.И. ... 230
Шапошников М.В. ... 232
Шевченко О.Г. ... 120, 233
Шепелева Л.Ф. ... 235
Шепель А.И. ... 244
Шержукова Л.В. ... 236
Шестакова Э.В. ... 106
Ширпужева А.С. ... 238
Шкиль Ф.Н. ... 119, 239
Шубина Н.В. ... 241
Шулятьева Н.А. ... 73
Шумиловских Л.С. ... 242
Шумкова Е.С. ... 244
Шурганова Г.В. ... 246
Щипанов Н.А. ... 24
Юнина В.П. ... 184
Юрьев Ю.Л. ... 241
Юшкова Е.А. ... 232
Яндавлетова Д.Х. ... 5
Ярмишко В.Т. ... 247
Яцкив А.Н. ... 146

МЕТОДЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Сборник материалов докладов
VII Всероссийского популяционного семинара

16-21 февраля 2004 г.
Республика Коми, г. Сыктывкар

Рекомендовано к изданию Ученым советом Института биологии
Коми научного центра УрО Российской АН

Художник *О.П. Велегжанинов*
Оригинал-макет *И.А. Тюкавина, Н.П. Сердитов*

Лицензия № 0047 от 10.01.99.

Компьютерный набор. Подписано в печать 30.01.2004. Формат 60×84 1/6.
Бум. типографская № 1. Печать офсетная. Усл. печ. л. 31,5. Тираж 250. Заказ № 1.

Издательство Коми научного центра УрО РАН.
167982, ГСП, г. Сыктывкар, ул. Первомайская, 48.