РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт экологии растений и животных

ЭВОЛЮЦИОННАЯ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ (НАЗАД В БУДУЩЕЕ)

МАТЕРИАЛЫ КОНФЕРЕНЦИИ МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ,

посвященной 90-летию со дня рождения академика С.С. Шварца

30 *марта* – 3 *апреля*
2009 г.

ЕКАТЕРИНБУРГ

ГОЩИЦКИЙ

УДК ...
ББК ...
Б ...

Материалы конференции изданы при финансовой поддержке РФФИ (проект № 09-04-06014) и Президиума УрО РАН.

Э
Эволюционная и популяционная экология (назад в будущее). Материалы конф. молодых ученых, 30 марта – 3 апреля 2009 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. — Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий», 2009. — 286 с.
Табл. 52, Рис. 76.

ISBN 5–93472–xxx–x

В сборнике опубликованы материалы Всероссийской конференции молодых ученых «Эволюционная и популяционная экология (назад в будущее)», проходившей с 30 марта по 3 апреля 2009 г. в Институте экологии растений и животных УрО РАН. Работы посвящены проблемам изучения биологического разнообразия на популяционном, видовом и экосистемном уровнях, анализу экологических закономерностей эволюции, поиску механизмов адаптации биологических систем к экстремальным условиям, а также популяционным аспектам экотоксикологии, радиобиологии и радиоэкологии.

ISBN 5–93472–xxx–x

© Коллектив авторов, 2009
© Оформление. Издательство «Гощицкий», 2009

ПРЕДИСЛОВИЕ

30 марта — 3 апреля 2009 г. на базе Института экологии растений и животных УрО РАН состоялась Всероссийская конференция молодых ученых-экологов, студентов и аспирантов «Популяционная и эволюционная экология». В 2009 г. мероприятие, насчитывающее более чем 45-летнюю историю, было посвящено 90-летию со дня рождения академика С.С. Шварца.

В работе конференции приняли участие молодые ученые и приглашенные программным комитетом лекторы. Молодые участники из 30 регионов РФ представляли 47 организаций, из которых: 22 научно-исследовательских, входящих в структуру РАН и других ведомств, 24 ВУЗа РФ и Лесотехнический университет (Зволен, Словакия). Общее число участников конференции составило 180 человек. Всего на конференции было представлено 13 устных, 43 коротких презентаций стендовых докладов и 66 стендовых сообщений.

В рамках конференции прошли две мемориальных сессии. Первый рабочий день был посвящен памяти д-ра биол. наук Л.Ф. Семерикова. Доклад о своем друге, коллеге и замечательном человеке прочитал д-р биол. наук, профессор Н.В. Глотов (Марийский госуниверситет). Второй день конференции был посвящен памяти академика С.С. Шварца. С лекциями выступили ученики, последователи и ведущие научные сотрудники ИЭРиЖ УрО РАН: д-р биол. наук Ф.В. Кряжимский «Популяционная экология: вчера, сегодня, завтра», д-р биол. наук Г.В. Оленев «Метод морфофизиологических индикаторов»; д-р биол. наук В.Г. Ищенко «Адаптация земноводных к экстремальным условиям»; д-р биол. наук, профессор А.Г. Васильев «Перспективы развития эволюционной экологии». Участникам конференции был продемонстрирован небольшой фильм, подготовленный канд. биол. наук Н.Л. Добринским. Состоялось также открытие памятной доски «Здесь с 1946 по 1976 гг. работал выдающийся эколог XX века академик С.С. Шварц».

Утренние сессии конференции открывали пленарные лекции ведущих специалистов в области биологии и экологии: д-ра биол. наук Д.В. Политова (ИОГен РАН, г. Москва) «Молекулярное маркирование в популяционной генетике и экологии: проблема выбора маркеров»; д-ра биол. наук, профессора Н.М. Окуловой (ИПЭЭ РАН, г. Москва) «Закономерности в многолетней динамике численности млекопитающих полупустыни»; д-ра биол. наук, профессора Н.В. Лебедевой (ЮНЦ РАН, г. Ростов-на-Дону) «Новые

технологии исследования в решении ключевых проблем современной орнитологии».

Конференция проводилась при поддержке Президиума Уральского отделения РАН и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 09-04-06014).

В настоящем сборнике представлены результаты работ студентов, аспирантов, молодых ученых, преподавателей ВУЗов в области теоретической биологии и экологии, радиобиологии, популяционной генетики и экологии, учения об эволюции, функциональной экологии и экологического прогнозирования; обсуждаются вопросы биологического разнообразия и механизмы устойчивости биоты, проблемы биометрии и анализа данных.

Как и в прошлые годы, редколлегия сборника констатирует, что мнение конкурсной комиссии, сформированной из числа ведущих научных сотрудников ИЭРиЖ УрО РАН, достаточно объективно отражает качество работ молодых ученых. С наибольшими сложностями редколлегия столкнулась в процессе научного редактирования тезисов докладов и кратких сообщений. Замечания по работам, вошедшим в сборник 2009 г., почти полностью повторяют замечания прошлых лет. Поэтому мы настоятельно рекомендуем авторам материалов настоящего и будущих сборников обратиться к редакторской статье в сборнике материалов конференции 2007 г. «Экология: от Арктики до Антарктики». Напоминаем также о существовании «Советов молодому ученому» (http://ecology.uran.ru/newbie/sovet.pdf).

Редколлегия

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ *PINUS SYLVESTRIS* ЯКУТИИ И СМЕЖНЫХ РЕГИОНОВ (СРЕДНЕЙ СИБИРИ, ЗАБАЙКАЛЬЯ И ПРИАМУРЬЯ)

Д.С. Абдуллина, И.В. Петрова

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: дифференциация популяций, история расселения вида, Pinus sylvestris.

К настоящему времени в некоторых частях ареала генетическая структура популяций сосны обыкновенной и факторы их хорологической дифференциации изучены недостаточно. К числу наименее изученных в геногеографическом отношении относятся мало доступные регионы Якутии, Средней и Восточной Сибири.

Цель работы — изучение популяционно-хорологической структуры, генетического и фенотипического разнообразия вида *Pinus sylvestris* L. Якутии и смежных регионов (Средней Сибири, Забайкалья и Приамурья).

Задачи: 1) изучение фенотипической дифференциации в связи с историей расселения вида; 2) изучение генетической межпопуляционной дифференциации *P. sylvestris* в Якутии, а также в Средней Сибири, Забайкалье и Приамурье.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы данные по 19 выборкам из Якутии, Средней Сибири, Забайкалья и Приамурья. Каждая выборка представлена 50 деревьями.

Фенотипический анализ проводился с использованием карпоморфологических признаков и анатомических признаков хвои (Правдин, 1964; Видякин, 2001). По карпоморфологическим признакам было проанализировано восемь популяций — из Якутска (две), Олекминска, Вилюйска, Алдана, Амги, Витима, Усть-Маи, в каждой популяции шишки собраны с 50 деревьев (в среднем, по 20 шишек с дерева). Препараты срезов хвои были получены из 9 популяций — Амги, Алдана, Вилюйска, Витима, Олекминска, Мирного, Якутска, Хандыги, Усть-Маи. Всего подготовлено порядка 6000 препаратов для изучения анатомии и морфологии хвои.

Генетическая дифференциация определялась с помощью электрофоретического анализа изоферментов по общепринятым методикам (Корочкин и др., 1977).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По фенотипическим параметрам была получена незначительная дифференциация между выборками *P. sylvestris* Якутии. Вероятно, это связано с историей расселения вида. В настоящее время популяции сосны в северной («ледниковой») части своего ареала являются эволюционно сравнительно молодыми. Они должны характеризоваться относительной однородностью генофонда и фенотипических параметров.

Известна следующая методика определения появления вида в регионе (Lang, 1994): если пыльца данного вида превышает более 10% от общего пыльцевого спектра древесных видов, то можно считать, что вид уже стабильно существовал на данном отрезке времени. Сосна обыкновенная появилась одновременно на территории всей Якутии в середине атлантического периода (6000 лет назад) (Хотинский, 1977; Kremenetski et al., 1998), что подтверждается анализом опубликованных палинологических спектров (Томская, 1989; Андреев и др., 1991, 2002) по вышеназванной методике.

Для выявления межпопуляционной дифференциации популяций сосны обыкновенной на территории Якутии и смежных с ней регионов были рассчитаны генетические дистанции Неи (D_{N78}) (Nei, 1978) между 19 выборками этих регионов. Для 12 популяций Якутии максимальные генетические дистанции D_{N78} (0.017 – 0.022) соответствуют популяционно-хорологической категории «Географические группы популяций» (Санников, Петрова, 2003).

На основе полученных дистанций была построена двумерная ординация популяций *P. sylvestris* Якутии и смежных физико-географических стран, которая свидетельствует, что популяции Якутии отчетливо отделяются от популяций Средней Сибири, Забайкалья и Приамурья (рисунок).

ВЫВОДЫ

1. Популяции *Pinus sylvestris* региона относятся к эволюционно молодым, возникшим на территории Якутии одновременно в атлантический период голоцена (6000 лет назад). Этим может объясняться незначительная дифференциация популяций Якутии по фенотипическим параметрам.

2. Максимальные генетические дистанции Неи между выборками *Pinus sylvestris* Якутии соответствуют популяционно-хорологической категории «географические группы популяций». В свою очередь, популяции сосны Якутии отчетливо отделяются от выборок из Средней Сибири, Забайкалья и Приамурья.

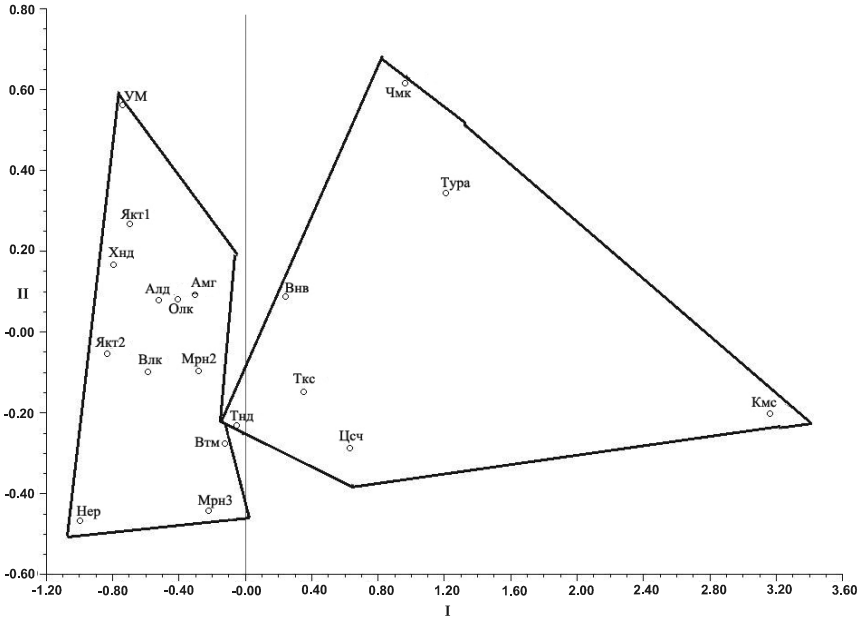


Рисунок. Ординация 19 популяций Pinus sylvestris Якутии и смежных регионов (на основе генетических дистанций Неи). (Выборки: Алд — Алдан, Амг — Амга, Якт — Якутск, Влк — Вилюйск, Втм — Витим, Олк — Олекминск, Мрн — Мирный, Нер — Нерюнгри, Хнд — Хандыга, УМ — Усть-Мая, Тнд — Тында, Цсч — Цасучей*,Ткс — Таксимо*, Внв — Ванавара*, Чмк — Чумикан*, Кмс — Комсомольск-на-Амуре*). *— данные принадлежат лаборатории популяционной биологии древесных растений БС УрО РАН.*

ЛИТЕРАТУРА

Андреев А.А., Климанов В.А. Изменение растительности и климата междуречья рек Унгра и Якокит (Южная Якутия) в голоцене // Ботан. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 334—351.

Андреев А.А., Климанов В.А., Сулержицкий Л.Д. История растительности Центральной Якутии в позднеледниковье и голоцене // Ботан. журн. 2002. Т. 87. № 7. С. 86—98.

Видякин А.И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование, и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) // Экология. 2001. № 3. С. 197—202.

Корочкин Л.И., Серов О.Л., Пудовкин А.И. Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. 275 с.

Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 161 с.

Санников С.Н., Петрова И.В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург, 2003. 248 с.

Томская А.И. Климат позднеледниковья и голоцена Якутии (по палинологическим данным) // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М.: Наука, 1989. С. 109—116.

Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 200 с.

Kremenetski C.V., Liu K., MacDonald G.M. The late Quaternary dynamics of pines in northern Asia // Ecology and biogeography of Pinus. Ed. D.M. Richardson. Cambridge University Press, 1998. P. 95—106.

Lang G. Quartare Vegetationsgeschichte Europas: Methoden und Ergebnisse. — Jena; Stuttgart; New York: G. Fischer, 1994.

Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. Vol. 89. P. 583—590.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *TULIPA BIEBERSTEINIANA* В РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

Ю.З. Абдулхакова, М.И. Жеребцова

Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург

Ключевые слова: вегетативное размножение, генотипическая изменчивость, изоферментный анализ, экологические условия.

Большинство травянистых растений обладают способностью сочетать семенное и вегетативное размножение. Соотношение этих типов размножения для каждого вида широко варьирует в зависимости от экологических и (или) географических факторов. Существует ряд наблюдений, которые показывают, что улучшение условий среды способствует усилению семенного размножения, а ухудшение — вегетативного, что в свою очередь влияет на генетическую структуру популяций (Любарский, 1967). Так, ухудшение условий освещения усиливает вегетативное размножение.

Нашей целью является оценка генетической изменчивости в популяциях *T. biebersteiniana* Schult. et Schult. fil., произрастающих в разных экологических условиях.

Гипотеза: на открытых участках формируются поликлональные популяции, в условиях затенения — моноклональные.

Для сравнения уровня изменчивости использовали изоферментный анализ. Растения собирали под пологом леса и на открытых участках, расстояние между образцами составило 3—5 м. Экстракты получали по стандартной методике. Электрофорез проводили в 6.4% ПААГ в трис-ЭДТА-боратной системе. Гистохимическое окрашивание производилось по стандартной методике по 10-ти фермен-

тным системам (Семериков, Беляев, 1995). Состояние репродуктивной системы исследовали после окраски завязей флюорохромами под люменесцентным микроскопом.

Для исследования изменчивости на открытых местообитаниях выбраны популяции «Патриаршие Дубы» (Волгоградская область) и «Белая» (Республика Башкортостан); для тенистых местообитаний — популяции «Ахтуба» (Волгоградская область) и «Туманчино» (Республика Башкортостан).

Особи *T. biebersteiniana* под пологом леса растут непрерывно, в то время как на открытых участках плотность растений меньше. Изучение изофореграмм позволило установить наличие большего разнообразия у растений открытых местообитаний (Патриаршие Дубы, Белая), микропопуляции под пологом леса оказались моноклональны.

В условиях лучшей освещенности на открытых участках получает преимущество семенное размножение, которое способствует увеличению генетического разнообразия в популяциях, формируя новые генотипы. В тени преимущество получают один или несколько генотипов, растения размножаются вегетативно. Под пологом леса образуется меньше генеративных побегов, что, однако, не исключает возможность семенного размножения. В связи с этим проведено исследование репродуктивной сферы растений открытых и тенистых местообитаний. У растений открытых мест в большинстве формируются фертильные семяпочки и пыльцевые зерна, пыльцевые зерна прорастают на рыльце и проникают в семяпочки, где идет процесс оплодотворения и формируются семена. При исследовании репродуктивной сферы растений из-под полога леса обнаружено наличие стерильных завязей наряду с фертильными. Пыльцевые зерна обычно фертильны, пыльцевые трубки способны к росту, но прекращают рост, не достигая семяпочек. Вероятно, в данном случае имеет место самонесовместимость внутри клона.

Таким образом, гипотеза подтвердилась. На открытых местах формируются поликлональные популяции, в которых преобладает семенное размножение. В затененных местообитаниях формируются микропопуляции, состоящие из одного клона. Исследования поддержаны грантом РФФИ № 07—04—0768а.

ЛИТЕРАТУРА

Любарский Е.Л. Экология вегетативного размножения высших растений. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1967. 180 с.

Семериков В.Л., Беляев А.Ю. Аллозимный полиморфизм в природных популяциях и культурных сортах клевера лугового (*Trifolium pratense* L.) // Генетика. 1995. Т. 31. № 6. С. 815—819.

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЗАПАСОВ ЛИШАЙНИКОВОГО ПОКРОВА НА ГАРЯХ

С.Ю. Абдульманова

Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург

Ключевые слова: восстановление, лишайники, разновозрастные гари, сосновые леса, фитомасса.

Целью нашего исследования является выявление особенностей формирования запаса надземной фитомассы живого напочвенного покрова в ходе послепожарной восстановительной сукцессии в условиях северотаежных лесов Западной Сибири. Работ по исследованию современных запасов лишайников и их динамики крайне мало, имеются сведения о запасах на пастбищах северного оленя (Магомедова и др., 2006; Морозова и др., 2006; Dunford, 2006; Thomas, 1996) и в коренных сосновых лесах с доминированием лишайников (Coxson, 2001). Данные по восстановлению запасов лишайников после пожаров приводятся в работах М.А. Магомедовой (2006) для тундровых сообществ, В.Т. Ярмишко и М.А. Ярмишко (2005) для сосновых лишайниковых лесов Кольского полуострова.

Для изучения особенностей формирования запасов напочвенного покрова и лишайниковых синузий были поставлены следующие задачи: 1) оценить динамику структуры напочвенного покрова в ходе после-пожарной сукцессии, в том числе покрытия, высоты и относительного возраста лишайникового покрова; 2) проанализировать динамику изменения фитомассы; 3) выявить зависимость запаса напочвенного покрова от пространственной структуры лишайникового покрова.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводилось на территории ЗПП «Сибирские Увалы» (Нижневартовский район, Ханты-Мансийский автономный округ) в сосновых лишайниковых лесах, произрастающих на песчаных субстратах. Анализируемый 100-летний возрастной ряд гарей представлен серийными сообществами, характеризующимися различной сомкнутостью, мощностью и массой лишайникового покрова.

Выполнено 50 общих геоботанических описаний, около 125 описаний лихеносинузий. Сбор материала для оценки фитомассы осуществлялся методом укосов. Было срезано 55 пробных площадок (25*25 см) на разных стадиях сукцессионного ряда.

Измерение длины подециев лишайников, определение размера живой части, возраста и ежегодного прироста кустистых лишайников рода *Cladina* производилось по методике, предложенной В.Н. Андреевым (1954). Для всех возрастных стадий измерялось не менее 100 подециев каждого индикаторного вида.

Для оценки достоверности различий между стадиями сукцессионного ряда использовался метод Манна-Уитни. Определение влияния различных факторов (покрытие, высота, возраст) на формирование запасов лишайникового покрова осуществлялось с применением коэффициента ранговой корреляции Спирмена, а также построением корреляционных матриц (Вуколов, 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основной вклад в восстановление запаса напочвенного покрова на песчаных субстратах вносят лишайники, тогда как влияние других групп растений в значительной степени зависит от микроклиматических условий и степени нарушенности конкретного участка. Вклад массы мхов в структуру фитомассы значителен только на гарях до 20 лет и составляет 27%. На более поздних стадиях происходит резкое вытеснение мхов из напочвенного покрова в результате разрастания лишайников. Фитомасса *Vaccinium vitis-idaea* L. резко возрастает на средне-возрастных гарях (40—60 лет), с увеличением возраста гари изменяется незначительно и не превышает 7% от общей массы напочвенного покрова.

Восстановление лишайникового покрова и его запасов сопровождается постепенной сменой видового состава, изменением покрытия, высоты и годичного прироста.

Проективное покрытие лишайников изначально характеризуется высокими показателями и варьирует от 70 до 90%. Однако на гарях моложе 10 лет доминирующими являются накипные виды лишайников и пионерные виды мхов. Лишайники рода *Cladonia*, формирующие покров на начальных стадиях восстановления (10—30 лет), характеризуются некрупными размерами. Учитывая это, можно объяснить незначительный запас фитомассы напочвенного покрова на гарях до 40 лет. Однако в процессе восстановления происходит постепенное смыкание лишайникового покрова, увеличение размеров подециев, смена доминирующих видов, что приводит к последовательному возрастанию массы лишайников со 124 до 319 г/м^2. Начальные стадии сукцессионного ряда достоверно различаются по показателям покрытия.

В серийных сообществах старше 40 лет доминирующие позиции занимают кустисто-разветвленные лишайники: *Cladonia uncialis*

(L.) F.H.Wigg. и лишайники рода *Cladina*. На гарях же старше 70 лет наблюдается абсолютное доминирование лишайников рода *Cladina*. Формируется сомкнутый лишайниковый покров, покрытие достигает 95 – 100%. Различия этих стадий по показателю покрытия недостоверны.

Также в ходе восстановительной сукцессии наблюдается ожидаемая динамика высоты, возраста и годичного прироста лишайников рода *Cladina* (Sveinbjörnsson, 1990), при этом на молодых и средневозрастных гарях нарастание этих показателей происходит постепенно, а в сообществах старше 50 лет отмечается их резкое увеличение. Различия всех сообществ сукцессионного ряда достоверны по показателям высоты и возраста. *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale & W.L. Culb. достигает показателей, характерных для коренных сообществ, на гарях возрастом 50 – 60 лет, *Cladina rangiferina* (L.) Nyl. и *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo — на гарях старше 70 лет. Кроме того, развитие подециев лишайников рода *Cladina* сопровождается постепенным отмиранием нижних частей таллома. Доля высоты отмершей части подециев увеличивается с 24% на молодых до 72% на средневозрастных гарях. Доля мортмассы лишайников становится значимой лишь на гарях возрастом старше 40 лет.

Существует значимая связь между покрытием и массой лишайников (r_s>0.68; p<0.05). Для оценки влияния других показателей рассчитывались корреляционные матрицы. Запас лишайникового покрова в наибольшей степени зависит от массы и высоты кустисто-разветвленных лишайников r=0.99 и r=0.98 (p<0.05; n=90), в наименьшей — от ежегодного прироста r=0.77 (p<0.05; n=90). Значимое влияние на массу лишайников в сообществах оказывает покрытие кустисто-разветвленных и трубчатых видов, а также возраст кустисто-разветвленных (r=0.87, r=-0.82 и r=0.91 (p<0.05; n=90) соответственно). Кроме того, оценивалось влияние покрытия, высоты, возраста и годичного прироста для ряда характерных и индикаторных видов лишайников. Значимые связи найдены только с характеристиками кустисто-разветвленных видов (*Cladina rangiferina, C. stellaris, Cladonia uncialis*).

Сформировавшийся плотный покров и наличие отмерших частей подециев способствует созданию особого микроклимата: поддержанию температуры и влажности субстрата, что благоприятствует длительному устойчивому развитию лишайникового покрова, а также формированию значительного запаса массы 566 – 1243 г/м^2 на гарях 40 – 70 лет и 2050 г/м^2 в сообществах старше 70 лет. Различия по массе лишайников достоверны для всех стадий.

ВЫВОДЫ

В течение 80 лет послепожарной демутации наблюдается восстановление состава и структуры запасов напочвенного покрова до показателей сообществ, близких к коренным. Этот процесс идет со сменой ряда серийных сообществ, которые различаются по структурно-возрастным аспектам покрова.

Формирование запасов лишайникового покрова начинается на гарях возрастом около 10 лет. Масса лишайников в этих сообществах незначительна, т.к. в покрове развиваются преимущественно накипные и бокальчатые виды. В ходе последующего восстановления происходит увеличение запасов, в результате разрастания трубчатых и кустисто-разветвленных лишайников рода *Cladonia*. Прослеживается закономерное увеличение мощности лишайникового покрова. Максимальных значений (2050 ± 38 г/м^2) запас лишайников достигает в сообществах старше 70 лет с доминированием *Cladina stellaris*.

Выявленная закономерность позволяет смоделировать структуру запасов при разной степени нарушенности покрова. Эти показатели могут быть использованы в качестве индикаторов повторных механических нарушений напочвенного покрова, а также при датировке относительного возраста гарей.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы развития ведущих научных школ (НШ — 1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В.Н. Прирост кормовых лишайников и приемы его регулирования // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1954. Вып. 9. С. 11—74.

Вуколов Э.А. Основы статистического анализа. М., 2004. 464 с.

Магомедова М.А. Восстановление лишайникового покрова на гарях в предтундровых лесах Западной Сибири // Биота Ямала и проблемы региональной экологии. Салехард, 2006. С. 27—38. (Научный вестник; Вып. 1 (38)).

Магомедова М.А., Морозова Л.М., Эктова С.Н. и др. Полуостров Ямал: растительный покров. Тюмень, 2006. 360 с.

Морозова Л.М., Магомедова М.А, Эктова С.Н. Растительные ресурсы // Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург, 2006. С. 473—555.

Ярмишко В.Т., Ярмишко М.А. Воздействие лесных пожаров на растения нижних ярусов северотаежных сосновых лесов // Проблемы экологии растительных сообществ севера. Санкт-Петербург, 2005. С. 284—294.

Coxson D. S. Lichen chronosequences (postfire and postharvest) in lodgepole pine (*Pinus contorta*) forests of northern interior British Columbia // Can. J. Bot. 2001. Vol. 79. № 12 . P. 1449—1464.

Dunford J.S. Lichen abundance in the peatlands of northern Alberta: Implication for boreal caribou // Ecoscience. 2006. Vol. 13. № 4. P. 469—474.

Thomas D.C. Fire—caribou—winter range relationships in northern Canada // Rangifer. 1996. Vol. 16. № 2. P. 57—67.

Sveinbjörnsson B. Reindeer lichen productivity: problems and possibilities // Rangifer, Special issue. 1990. № 3. P. 91—98.

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАЗМЕЩЕНИЯ СТЕПНОГО СУРКА (*MARMOTA BOBAK*, MULLER, 1776) В ПРЕДУРАЛЬЕ

Е.В. Безуглов

Оренбургский государственный педагогический университет

Ключевые слова: пространственное размещение, Marmota bobak.

Степной сурок — крупный представитель отряда грызунов, живущий в глубоких сложных норах. Раньше этот вид обитал во всех степях от Украины до Иртыша, сейчас сохранился лишь островными популяциями на Дону, в Среднем Поволжье и Южном Приуралье (Динец, Ротшильд, 1998).

Большое количество работ посвящено пространственному размещению популяций сурка в разных частях ареала (Дубровский,1962; Бибиков, 1967; Руди, Шевлюк, 1991; Румянцев, 1991; Токарский, 1993; Машкин, 1997). В пределах Южного Урала этот вопрос изучен недостаточно. Это и предопределило актуальность нашего исследования. Целью настоящей работы является анализ пространственного размещения степного сурка в степях Предуралья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работы по сбору материала проводились в весенне-летний период 2008 г. Район исследований располагается на крайнем юго-западе Оренбургской области. В качестве участков исследования использованы следующие стационары: 1) «Таловская степь» — участок государственного степного заповедника «Оренбургский». Для большей части участка характерны комплексные полынно-злаковые солонцеватые степи. Площадь поселения 3.75 га. 2) Окр. п. Первомайского у телевышки — 2 км к северо-западу в долине среднего течения р. Чаган. Представляет собой склон широкой долины р. Чаган, покрытый типчаково-ковыльно-полынной растительностью. Площадь поселения 2.76 га. 3) Площадка «Андреев дол», расположенная в 4 км к северо-западу от п. Первомайский. Представлена в основном пологи-

ми склонами долин временных водотоков, которые покрыты разнотравно-типчаково-ковыльной растительностью с зарослями караганы. Площадь поселения 2.88 га.

Основной фактический материала получен методом картографирования поселений сурка. Проведены измерения диаметра и высоты 19 бутанов, а также длины 73 «дорожек» между сурчинами.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Бутаны байбака, находящиеся на заповедной и антропогенной территориях, различаются по ряду исследуемых характеристик (таблица).

Таблица. Размеры характеристик бутанов степного сурка в окр. п. Первомайского и на территории участка госзаповедника «Оренбургский»

Характеристики	Среднее значение параметров и их ошибка M±m (n)		Критерий Стьюдента, t	Уровень значимости отличий, p
	окр. п. Первомайский	участок «Таловская степь»		
Высота бутанов, м	0.48±0.04 (14)	0.48±0.04 (5)	0.03	$p \geq 0.05$
Диаметр, м	2.48±0.29 (14)	5.34±0.79 (5)	3.45	$p \leq 0.05$
Расстояние между бутанами, м	25.88±3.12 (33)	16.92±2.36 (40)	2.29	$p \leq 0.05$

Расстояния между бутанами на заповедном участке значимо меньше по сравнению с аналогичной величиной в поселениях байбака в окрестностях п. Первомайского. Средние значения диаметра бутанов на заповедном участке превышают таковой показатель на стационарах около п. Первомайского. Высоты бутанов в исследуемых поселениях не различаются. Таким образом, можно предположить, что поселения степного сурка на участке «Таловская степь» («Оренбургский»), возникли раньше, чем поселения в окрестностях п. Первомайский.

На стационарах возле п. Первомайского «дорожки» длиннее, чем на участке заповедника. Это связанно с тем, что в окрестностях поселка ведется умеренный выпас скота.

ЛИТЕРАТУРА

Бибиков Д.И. Горные сурки Средней Азии и Казахстана. М.: Наука, 1967. 198 с.

Дубровский Ю.А. Размеры бутанов степных сурков как показатель возраста их поселений // Исследования географии природных ресурсов животного и растительного мира. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 80—94.

Динец В.Л., Ротшильд С.В. Звери. Энциклопедия природы России. М., 1998. С. 246 – 247.

Машкин В.И. Европейский байбак: экология, сохранение и использование. Киров: Кировская областная типография, 1997. 160 с.

Руди В.Н., Шевлюк Н.Н. Байбак и его адаптации к антропогенным ландшафтам на Южном Урале // Биология сурков Палеарктики. М.: МАКС Пресс, 2000. С. 103 – 115.

Румянцев В.Ю. Картографический анализ размещения степного сурка в Казахстане // Структура популяций сурков. М., 1991. С. 71 – 97.

Токарский В.А. Исторические изменения ареала и численности байбака в Украине // Тез. докл. Междунар. (V) совещ. по суркам стран СНГ. М., 1993. С. 42.

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КУТИКУЛЫ *PYRRHOCRIS APTERUS* L.

Е.А. Болховитина, Е.Н. Хорольская, О.А. Маканина

Белгородский госуниверситет

Ключевые слова: кутикула, меланизированный рисунок, Pyrrhocris apterus.

Изменчивость меланизированного рисунка переднеспинки *Pyrrhocris apterus* (клоп-солдатик), проявляется в различных вариациях, частота встречаемости которых отличается в экосистемах с различным уровнем антропогенного воздействия (АВ) (Батлуцкая, 2003). Сведения об особенностях строения кутикулы переднеспинки полужесткокрылых отсутствуют. *P. apterus* широко используется в качестве биоиндикатора наземных экосистем (Батлуцкая, 2003). Цель исследования: изучить анатомо-морфологические особенности строения кутикулы переднеспинки *P. apterus*. Задачи: 1) адаптировать методику приготовления гистологических препаратов с учетом особенностей строения покрова насекомых; 2) изучить морфологические особенности строения основных слоев кутикулы переднеспинки *P. apterus* в различных экосистемах.

Исследования выполнены на территории Белгородской области на 30 особях *P. apterus*. Популяции *КС-1* (Красногвардейский р-н, урочище «Лиман», слабое АВ); *КС-2* (Красногвардейский р-н, урочище «Лиман», пост охраны, слабое АВ); *КС*-3 (Алексеевский р-н, г. Алексеевка, детский сад № 50, среднее АВ). Для изучения морфологии переднеспинки *P. apterus* изготавливали гистологические препараты по адаптированной методике применительно к насекомым. Изучение и замеры кутикулы проводились с использованием светового микроскопа и винтового окуляр-микрометра.

Кутикула клопа-солдатика состоит из двух основных слоев: эпикутикулы и прокутикулы. Наружный слой — эпикутикула. Она полупрозрачная, тонкая, ее толщина варьирует от 0.75 до 2 мкм. Прослеживалось разделение прокутикулы на экзо- и эндокутикулу. В экзокутикуле видно залегание гранул меланина в наиболее склеротизированных участках. Эндокутикула по толщине больше экзокутикулы, процессы пигментации не выражены, непосредственно прилегает к гиподерме. Толщина экзокутикулы переднеспинки *P. apterus* варьирует от 7.95±0.56 до 23.78±1.76 мкм. Особи из районов, отличных по уровню АВ, характеризуются разной толщиной экзокутикулы (для КС-3 — 16.5±1.46 мкм, для КС-1 — 10.64±0.71 мкм). Средние значения толщины эндокутикулы варьируют от 24.26±1.91 до 25.69±2.17 мкм.

ЛИТЕРАТУРА

Батлуцкая И.В. Изменчивость меланизированного рисунка насекомых в условиях антропогенного воздействия. Белгород, 2003. 168 с.

АНАЛИЗ ВИДОВОГО СХОДСТВА ФИТОЦЕНОЗОВ С УЧАСТИЕМ ЗЛАКА *MELICA TURCZANINOWIANA* OHWI

Е.А. Бондаревич

Забайкальский государственный гуманитарно-педагогический университет, г. Чита

Ключевые слова: влагообеспеченность, кластерный анализ, реликт.

Растительность Восточного Забайкалья сохранила в своем составе виды, которые относятся к реликтовым и входят в состав редких и охраняемых сообществ. Таковым является изучаемый нами злак — *Melica turczaninowiana* Ohwi (1932), относимый к неморальным реликтам (Семёнова, 2006; Малая энциклопедия..., 2009). В Забайкалье проходит северная граница ареала вида, где *M. turczaninowiana* встречается небольшими по площади популяциями. Кроме того, растения региона на всех этапах онтогенеза подвергаются воздействию экстремальных факторов среды, в первую очередь для видов открытых местообитаний это неравномерное по сезонам года увлажнение. Нами поставлена следующая цель: провести исследование особенностей видового состава фитоценозов, в которых найдены популяции *M. turczaninowiana*, в разных условиях обитания на территории Забайкалья. Для этого были поставлены следующие задачи: 1) выявить сходство и от-

личия видового состава сообществ с участием *Melica turczaninowiana* в разных районах Восточного Забайкалья и зависимость их распределения от географической приуроченности; 2) проанализировать данные по соотношению видов растений основных экологических групп по отношению к увлажнению.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили 39 геоботанических описаний сообществ с участием многолетнего злака *M. turczaninowiana* (Цвелев, 1976; Флора Сибири, 1990). Описания проводились по стандартной методике (Воронов, 1973). Для оценки обилия видов применяли шкалу Друде. Анализ данных осуществлялся при помощи программы PAST (ver. 1.52), в которой рассчитывали индекс сходства Сьеренсена-Чекановского (Мэгарран, 1992). Значения индекса в дальнейшем использовали для проведения кластерного анализа методом UPGMA (Пузаченко, 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Кластерный анализ фитоценозов по индексу сходства Сьеренсена-Чекановского показал четкое разделение площадок по географическому принципу. Выделились три группы кластеров по географической приуроченности: сообщества с востока региона (Газимуро-Заводский р-н) с наличием в составе редких реликтовых видов; фитоценозы центральной части региона (Читинский р-н) с высоким содержанием видов горно-таежной флоры; фитоценозы юга региона (Акшинский р-н) с высоким содержанием видов горно-степной флоры и петрофитов. Это подразделение связано, безусловно, с зональными особенностями (тайга, лесостепь и степь) расположения изучаемых сообществ.

Сообщества с одинаковыми эдификаторами более схожи. Чаще всего в древесном ярусе доминировали *Populus tremula*, реже *Larix gmelinii* и *Betula platyphylla*. В каждой группе кластеров можно выделить содоминантов: на востоке региона — *Quercus mongolica, Betula davurica* или травянистые виды, формирующие высокотравье на влажных лугах; в центре — *Pinus sylvestris*, *Alnus sibirica*; на юге — ерниковые и степные кустарники *(Betula fusca, Salix bebbiana*, *Armeniaca sibirica*, *Ulmus pumila)*. Практически во всех сообществах доминантами травянистого яруса являются *Carex korshinkyi* и представители рода *Artemisia*.

Важным фактором оказывается влагообеспеченность. Оценку производили по соотношению ксерофитов и мезофитов в фитоценозах. Установлено, что в сообществах юга и центра региона в видовом

составе преобладают ксерофиты, их доля в общем количестве видов на большей части площадок составляет 35 – 40%, в некоторых сообществах превышая 50%. Доля мезофитов не превышает 10 – 12%. На востоке региона в составе площадок доля ксерофитов уменьшается и не превышает 35%, а доля мезофитов увеличивается до 17 – 25%.

Таким образом, *M. turczaninowiana* занимает в Восточном Забайкалье местообитания, достаточно благоприятные по абиотическим факторам. Предположительно, популяции на востоке региона располагаются вблизи центра видообразования *M. turczaninowiana* (ареал вида манчжуро-даурский) в условиях, наиболее близких к оптимальным для данного вида.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта ЗабГГПУ № 61.

ЛИТЕРАТУРА

Воронов А.Г. Геоботаника. Уч. пособ. изд-е 2-е. М.: Высшая школа, 1973. 384 с.

Малая энциклопедия Забайкалья: Природное наследие / гл. ред. Р.Ф. Гениатулин. Новосибирск: Наука, 2009. 698 с.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.

Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Academia, 2004. С. 64 – 109.

Семенова Г.П. Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана, интродукция. Новосибирск: Наука, 2006. С. 250 – 253.

Флора Сибири: Poaceae (Gramineae) / Сост. Г.А. Пешкова, О.Д. Никифорова, М.Н. Ломоносова и др. В 14 т. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1990. Т. 2. 361 с.

Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.

МИКРОСАТЕЛЛИТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТИХООКЕАНСКОЙ ТРЕСКИ *GADUS MACROCEPHALUS* TILESIUS (GADIDAE)

М.Е. Бурякова*, М.В. Шитова, А.М. Орлов***

** ВНИИ рыбного хозяйства и океанографии, г. Москва*
*** Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, г. Москва*

Ключевые слова: Gadus macrocephalus, микросателлитная изменчивость, ареал

Тихоокеанская треска является одним из важнейших промысловых видов рыб северной части Тихого океана. Несмотря на то, что история изучения этого вида уходит своими корнями в 30-е годы XX столетия, на сегодняшний день нет чётких представлений

о его популяционой структуре на протяжении всего ареала. Литературные данные по морфометрии, сезонной динамике пространственного распределения биомассы и другие свидетельствуют о существовании локальных популяций трески. Четкое представление о популяционной структуре трески в северной части Тихого океана отсутствует. В связи с этим задачей нашего исследования является изучение изменчивости микросателлитных локусов трески из разных частей ее ареала с целью выяснения генетической дифференциации популяций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы тихоокеанской трески для генетических исследований собирали с 2005 по 2008 гг. из уловов донных тралений в северной части Тихого океана. Исследованы 7 выборок из следующих акваторий: западная часть Берингова моря (Наваринский и Корякский районы); Охотское море — Западная Камчатка; тихоокеанская сторона Южных и Северных Курил; Западный Сахалин; Канадские воды. У каждой из отобранных особей измеряли длину и массу тела; определяли пол и стадию зрелости гонад; отбирали отолиты для определения возраста и отолитометрических исследований.

ДНК выделяли по стандартной методике фенольным способом (Маниатис и др., 1984) или с помощью наборов лаборатории ИзоГен из образцов замороженной мышечной ткани или высушенных плавников. Далее проводили ПЦР-амплификацию нужных фрагментов и разгонку полученного ПЦР-продукта в полиакриламидном геле в ТБЕ-буфере, после чего проводили окраску гелей и фотографирование в УФ-свете. В качестве маркеров полиморфизма были выбраны локусы, первоначально секвенированные на атлантической треске *Gadus morhua* и отработанные на ней: Gmo3, Gmo34, Gmo19 (Miller et al., 2000), PGmo 32 (Jakobsdottir et al., 2006). Оценку частот аллелей, гетерозиготность и другие показатели определяли с использованием программного пакета GDA (Lewis, Zaykin, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Максимальный вклад в дифференциацию стад трески внес локус PGmo32. При всего девяти обнаруженных аллелях этого локуса значение u_p составило 19.5%. Минимальный вклад внес локус Gmo34, несмотря на большое количество найденных аллелей, равное 25 ($u_p = 1.2\%$). В двух выборках трески было обнаружено отклонение от равновесия Харди-Вайнберга. В выборке из тихоокеанских вод Канады отклонение показали локусы Gmo19 ($p = 0.02$) и Gmo34 ($p = 0.01$); в выборке с Северных Курил — ло-

кус PGmo32 ($p = 0.01$). Причинами этого могут быть многие факторы, среди которых наиболее вероятными представляются такие как смешанная выборка или действие отбора внутри популяции.

Была построена дендрограмма, на которой обозначились две крупные ветви: первая включает выборки из акваторий Охотского и Берингова морей и тихоокеанских вод Канады, вторая — Сахалино-Курильского региона. Оценка межрегиональной дифференциации этих двух ветвей показала среднее по всем локусам значение $u_{ST} = 7\%$. Дифференциация между этими группами является статистически значимой (нижняя граница бутстрэп-интервала положительная 0.0093). Внутри сахалино-курильской группы найдены значимые отличия: сахалинской выборки от южно-курильской ($u_p = 7\%$; нижняя граница бутстрэп-интервала 0.011) и от северо-курильской ($u_p = 3\%$; нижняя граница бутстрэп-интервала 0.004); а также между выборками Северных и Южных Курильских островов ($u_p = 1.4\%$; нижняя граница бутстрэп-интервала 0.002). Внутри другой крупной ветви достоверных отличий не найдено ($u_p = 0.6\%$; нижняя граница бутстрэп-интервала -0.006).

Из вышесказанного можно сделать следующий вывод: все подгруппы сахалино-курильской ветви значимо отличаются по частотам аллелей исследованных локусов друг от друга, что свидетельствует о генетическом своеобразии каждого изученного района Сахалинской области и об их относительной репродуктивной изоляции. Полученные результаты хорошо согласуются с дифференциацией трески этого региона по морфологическим показателям (Ким Сен Ток, 1998).

Что же касается отсутствия внутрирегиональной дифференциации ветви, состоящей из выборок Берингова и Охотского морей, а также канадских вод, то, возможно, для получения достоверных результатов требуется исследование большего количества локусов. В литературе имеются морфометрические и другие свидетельства подразделённости стад трески в этом районе (Моисеев, 1953; Вершинин, 1987). Вероятно, что при увеличении количества локусов и при повышении их специфичности (использование праймеров тихоокеанской, а не атлантической трески) можно будет получить статистически значимые различия.

ЛИТЕРАТУРА

Вершинин В.Г. О биологии и современном состоянии запасов трески северной части Берингова моря // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. М.: Наука, 1987. С. 207—224.

Миниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. Молекулярное клонирование // М.: Изд-во «Мир», 1984. 480 с.

Моисеев П.А. Треска и камбалы дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. 1953. Т. 40. 287 с.

Ким Сен Ток. Внутривидовая дифференциация тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* Til. (Gadiformes, Gadidae) в водах Сахалина и Курильских островов средствами морфометрического анализа // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 124. С. 747—757.

Jakobsdottir K.B., Jorundsdottir L.D., Skirnisdottir S. et al. Nine new polymorphic microsatellite loci for the amplification of archived otolith DNA of Atlantic cod, *Gadus morhua* L. // Mol. Ecol. Notes. 2006. N. 6. P. 337—339.

Lewis P.O., Zaykin D. Genetic Data Analysis: Coiz-puter Program for the Analysis of Allelic Data, version J. (dl6c) 2001. World Wide Web Publication — http://Aewis.eeb.uconn.edu/lewishoini software.html.

Miller K.M., Le K.D., Beacham T.D. Development of tri- and tetranucleotide repeat microsatellite loci in Atlantic cod (*Gadus morhua*) // Mol. Ecol. Notes. 2000. Vol. 9. N 2. P. 238—239.

МОДУЛЬНЫЙ ПОДХОД К АНАЛИЗУ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОСТРУКТУРЫ ПОБЕГОВ ЭНДЕМИЧНЫХ УРАЛЬСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *THYMUS* И *SAUSSUREA*

Е.В. Быструшкина, А.Г. Быструшкин

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: изменчивость, морфология, систематика, Saussurea, Thymus.

Для представителей родов горькуша (*Saussurea*) и тимьян (*Thymus*) характерно образование в горных районах эндемичных видов и рас. Редкий эндемик высокогорий Урала *Saussurea uralensis* Lipsch. внесен в Красную книгу России. На Южном Урале к виду *S. uralensis* традиционно относят высокогорные популяции на горных массивах Иремель, Зигальга и Нургуш. Статус южноуральских популяций этого вида остается дискуссионным, так как разные авторы выдвигают две основные гипотезы их происхождения. Первая гипотеза состоит в том, что южноуральские популяции являются эндемичным высокогорным экотипом *S. controversa* DC. в ранге подвида или разновидности (Куликов, 2005). Вторая гипотеза предполагает, что южноуральские популяции являются изолированным реликтовым дериватом *S. uralensis* (Горчаковский, 1969; Липшиц, 1979).

На Южном Урале практически симпатрично произрастают пять близкородственных эндемичных горно-степных таксонов тимьянов, относительно которых выдвинуты две основные гипотезы; первая состоит в их самостоятельном видовом статусе (Клоков,

1954); согласно второй, — *Thymus guberlinensis* Iljin и *Th. mugodzharicus* Klok. et Shost. сведены в синонимы, а *Th. punctulosus* Klok. явля-ется продуктом гибридизации наиболее близкородственных *Th. guberlinensis* и *Th. bashkiriensis*, тогда как за *Th. kirgizorum* признается самостоятельный видовой статус (Меницкий, 1978).

Гипотезы происхождения видов проверяли сравнительно-морфологическим анализом с применением концепции модульного строения побегов высших растений. Концепция основана на выделении иерархически соподчиненных категорий модульной организации растений, включающих элементарный модуль (ЭМ) — элементарный метамер (фитомер), состоящий из узла, нижележащего междоузлия и апендикулярных органов (лист, почка, придаточный корень), а также универсальный модуль (УМ) — совокупность элементарных модулей, формирующихся за счет деятельности одной апикальной меристемы (Современные..., 2008).

Материалом исследования послужили побеги *S. uralensis* из популяции, произрастающей в горной тундре на дунитовом плече горы Косьвинский камень (Северный Урал); из популяции произрастающей в горной тундре на склоне горы Большой Иремель (Южный Урал); побеги *S. controversa* из популяции, произрастающей в лесном поясе в долине реки Юрюзань (Южный Урал), а также побеги тимьянов из популяций на хребте Палати, в урочище «Андреевские шиши» и в долине р. Б. Ик (Южный Урал). В каждой популяции проанализировано не менее 20 побегов зрелых генеративных растений. Результаты промеров представлены в табл. 1 и 2.

Только у растений *S. uralensis* с Северного Урала наблюдаются укороченные междоузлия в базальной части побегов, что приводит к формированию полурозеточной жизненной формы. Количество ярусов у растений из высокогорных южноуральских популяций *S. uralensis* редуцировано по сравнению с побегами *S. controversa* как в вегетативной, так и в генеративной зоне побега. Еще более резко выражена редукция ярусов в вегетативной зоне побега *S. uralensis* с Северного Урала. Количество листочков обертки у растений *S. uralensis* с Северного Урала в полтора раза выше, чем у растений *S. controversa* и южноуральских популяций *S. uralensis*, что указывает на рекапитуляцию данного признака.

По строению обертки растения из высокогорных южноуральских популяций *S. uralensis* не отличаются от растений *S. controversa* из лесного пояса, но качественно отличаются от растений *S. uralensis* с Северного Урала.

Следует также отметить, что для растений *S. uralensis* с Северного Урала характерно наличие в генеративной зоне побега круп-

Таблица 1. Морфоструктура побегов S. uralensis и S. controversa на Северном и Южном Урале

Признаки структуры универсального модуля (УМ)	*S. uralensis* (Северный Урал)	*S. uralensis* (Южный Урал)	*S. controversa* (Южный Урал)
Количество ярусов побега	8 - 17	15 - 19	20 - 31
Количество укороченных междоузлий	2 - 8	0	0
Количество пазушных генеративных побегов	0 - 5	0 - 10	12 - 23
Количество соцветий	1 - 7	1 - 10	11 - 38
Количество ЭМ обёртки	41 - 57	28 - 35	29 - 38

Таблица 2. Морфоструктура генеративных побегов эндемичных уральских горно-степных тимьянов

Признак структуры универсального модуля (УМ)	*Th. mugojaricus*	*Th. guberlinensis*	*Th. bashkiriensis*	*Th. kirgizorum*
Количество ярусов	8 - 12	8 - 10	7 - 11	7 - 10
Количество подсоцветных ЭМ	0 - 1	0	0 - 1	1
Количество соцветий	1	1 - 2	1	1 - 5
Количество пар брактей	4 - 6	3 - 7	5 - 6	3 - 6
Ярус наиболее удлиненного междоузлия	5-11	2-6	3-4	2-9
Количество цветков в соцветии	23 - 43	14 - 28	16 - 34	10 - 40

ных брактей, мало чем отличающихся от листьев вегетативной зоны побега.

В целом, анализ морфоструктуры побегов свидетельствует в пользу гипотезы независимого происхождения северо- и южноуральских популяций *S. uralensis*.

Количественные параметры строения генеративных побегов разных видов тимьянов сходны и в значительной мере перекрываются. Основные различия заключаются в редуцированности соцветия и редуцированном строении подсоцветной зоны побега у *Th. guberlinensis* по сравнению с *Th. mugojaricus*. По нашему мнению, это свидетельствует о глубоком отличии хода морфогенеза генеративных побегов этих двух близкородственных видов, приобретенных в ходе микроэволюции в условиях частичной симпатрии.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты №№ 07—04—96102 и 09—04—90784), Программы Президиума РАН «Биоразнообразие» и по заданию Федерального агентства образования РФ по программе НИР Курганского госуниверситета (№ 1.3.09).

ЛИТЕРАТУРА

Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала: Тр. Ин-та экол. раст. жив. УФАН СССР. Вып. 66. Свердловск, 1969. 286 с.

Клоков М.М. Род 1299. Тимьян — *Thymus* L. // Флора СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 21. С. 470—590.

Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург—Миасс: «Геотур», 2005. 537 с.

Липшиц С.Ю. Род *Saussurea* DC. Л.: Наука, 1979. 284 с.

Меницкий Ю.Л. Род 8. Тимьян — *Thymus* L. // Флора европейской части СССР. Т. 3. Л.: Наука, 1978. С. 191—204.

Современные подходы к описанию структуры растения / Под ред. Н.П. Савиных и Ю.А. Боброва. Киров: ООО «Лобань», 2008. 355 с.

О ВОЗМОЖНОЙ СВЯЗИ МЕЖДУ РАЗМЕРАМИ ТЕЛА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПАРАЗИТИРУЮЩИХ НА НИХ ГАМАЗОВЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARI*: GAMASINA*)

Н.П. Винарская*, **, М.В. Винарский***

** ФГУН «Омский научно-исследовательский институт природно-очаговых инфекций» Роспотребнадзора*

*** Филиал ГОУ ВПО «Российский заочный институт текстильной и легкой промышленности»*

**** ГОУ ВПО «Омский государственный педагогический университет»*

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, паразитические гамазовые клещи, размер тела.

Размер тела — одна из важнейших характеристик организмов, определяющая многие параметры их жизненных циклов, образа жизни и трофических отношений (Шмидт-Ниельсен, 1987). В филогенезе различных групп животных прослеживаются тенденции направленного изменения размеров тела, что обусловлено направленностью процесса приспособления к среде обитания. Например, для паразитических организмов характерно уменьшение размеров по сравнению со свободноживущими родственными формами, что, очевидно, связано с переходом к паразитическому образу

жизни (Poulin, 2005). Для многих непаразитических таксонов напротив отмечается тенденция к увеличению размеров тела в ходе эволюционной истории (эта закономерность известна как «правило Копа», см: Hone, Benton, 2005), однако есть обратные примеры, когда и у непаразитических таксонов наблюдается «миниатюризация» размеров тела (Hanken, Wake, 1993).

Известно, что паразитические организмы используют тело хозяина как среду обитания I-го порядка, через которую происходит регуляция взаимоотношений со средой обитания II-го порядка (местообитанием хозяина) (Догель, 1947). Это заставляет предполагать возможность существования корреляции между размерами тела паразитов и их хозяев. Можно выдвинуть рабочую гипотезу, предполагающую, что чем крупнее хозяин, тем больше будут размеры паразитирующих на нем организмов благодаря доступности большего количества пищи и мест для укрытий.

Эволюционные стратегии изменения размеров тела у паразитов изучены преимущественно на гельминтах (Poulin, 1997, 2005). Членистоногие эктопаразиты в этом отношении практически не исследованы. В нашем сообщении исследуется вопрос о возможной взаимосвязи между размерами тела мелких млекопитающих и паразитирующих на них гамазовых клещей (Acari, Gamasina).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для расчетов использовалась база данных (БД) по гамазовым клещам, обитающим на мелких млекопитающих на территории Омской области, которая включает материалы, собранные в период с 1963 по 2004 гг. В БД включена информация о 68 300 экз. гамазовых клещей, собранных с 9 698 экз. мелких млекопитающих (грызунов и насекомоядных) 24 видов и из 2 015 гнезд.

В анализ были включены данные только по тем видам клещей, приуроченность которых к определенному виду хозяина являлась достоверной по индексу приуроченности Ю.А. Песенко (1982). Нахождения клещей на несвойственных им видах хозяев считались случайными.

Всего было отобрано 17 видов клещей родов *Laelaps* C.L. Koch, 1836; *Hirstionyssus* Fonseca, 1948 и *Haemogamasus* Berlese, 1889 и 20 видов млекопитающих, образовавших 77 пар «паразит-хозяин».

Показателями размера тела клещей избрана длина спинного щита в микрометрах (по собственным и литературным данным), размера тела хозяина — его средняя масса (Silva, Downing, 1995).

Корреляционный анализ зависимости проводился с использованием непараметрического коэффициента Спирмена.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Корреляционный анализ выявил отсутствие значимой связи между размерами тела мелких млекопитающих и паразитирующих на них гамазовых клещей (рисунок), что свидетельствует об отсутствии в данной группе паразитов единой тенденции в изменении размеров тела. Аналогичная ситуация известна в классе дигенетических сосальщиков (Digenea), различные семейства которого демонстрируют разнонаправленные тенденции в изменении размеров тела (Poulin, 2005). Кроме того, у Digenea, как и у паразитических гамазовых клещей, отсутствует корреляция между их размерами тела и размерами тела хозяев (Poulin, 1997).

Можно выделить две группы клещей: с относительно крупными (>0.9 мкм) и относительно мелкими (<0.7 мкм) размерами спинного щита. Клещи средних размеров с длиной спинного щита в диапазоне 0.7 – 0.9 мкм отсутствуют.

Вероятно, эти размерные группы сформировались при реализации двух различных эволюционных стратегий, которые могут быть выгодны для видов с различными типами жизненных схем.

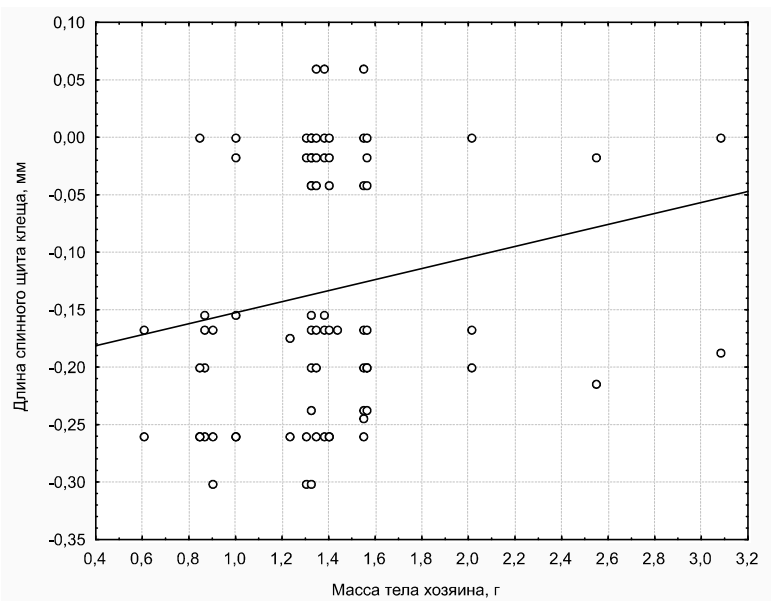


Рисунок. Связь между размерами тела мелких млекопитающих-хозяев и паразитирующих на них гамазовых клещей. Каждая точка соответствует одной паре «паразит-хозяин». Масштаб логарифмический.

Первая стратегия направлена на уменьшение размеров тела клещей. Это помогает им прочнее удерживаться на теле хозяина (глубже зарываться в шерсть, находиться ближе к коже и т.п.), что также затрудняет механическое устранение клеща хозяином. Можно предположить, что такой тип стратегии выгоден облигатным исключительным гематофагам (клещам рода *Hirstionyssus*), мелкие размеры которых обеспечивают им тесный контакт с кожей хозяина и возможность частого кровососания.

Вторая стратегия направлена на увеличение размера тела клещей. Она может быть выгодна облигатным неисключительным (клещи родов *Laelaps* и *Haemogamasus*) и факультативным (род *Haemogamasus*) гематофагам, которые периодически выступают в качестве хищников, поедая других членистоногих, связанных с телом или убежищем хозяина. Увеличение размеров тела этих клещей будет способствовать повышению их конкурентоспособности как членов паразитоценоза.

Известно, что для различных таксономических групп гельминтов не удается выявить единственный эволюционный тренд изменения размеров тела (Poulin, 2005), что объясняется различием жизненных циклов и особенностей паразитирования отдельных таксонов. Вероятно, такая же ситуация характерна и для паразитических членистоногих. Поэтому полученные нами сведения должны быть дополнены аналогичным анализом на материале иксодовых клещей и блох, паразитирующих на мелких млекопитающих.

Авторы признательны профессору Б.Р. Краснову (Prof. B.R. Krasnov, Ben-Hurion University, Israel) за предоставленные данные о средних размерах тела мелких млекопитающих и за обсуждение ряда методологических аспектов работы.

ЛИТЕРАТУРА

Догель В.А. Курс общей паразитологии. Л.: Госучпедиздат РСФСР, 1947. 372 с.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.

Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.

Hanken J., Wake D.B. Miniaturization of body size: organismal consequences and evolutionary significance // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1993. Vol. 24. P. 501—519.

Hone D.W.E., Benton M. The evolution of large size: how does Cope's rule works? // Trends in Ecology and Evolution. 2005. Vol. 20. P. 4—6.

Poulin R. Egg production in adult trematodes: adaptation or constraint? // Parasitology. 1997. Vol. 114. P. 195—204.

Poulin R. Evolutionary trends in body size of parasitic flatworms // Biol. J. Linn. Soc. 2005. Vol. 85. P. 181—189.

Silva M., Downing J.A. CRC handbook of mammalian body masses. Boca Raton (FLA): CRC Press, 1995. 359 p.

КАК ПРОТИВОРЕЧИЯ МЕЖДУ ТАКСОНОМИСТАМИ ВЛИЯЮТ НА РЕЗУЛЬТАТЫ МАКРОЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ? (НА МАТЕРИАЛЕ ПРЕСНОВОДНЫХ GASTROPODA ЗАПАДНОЙ СИБИРИ)

М.В. Винарский

ГОУ ВПО «Омский государственный педагогический университет»

Ключевые слова: брюхоногие моллюски, видовое разнообразие, Западная Сибирь, пресные водоемы, таксономия.

Исследователи-экологи, нуждающиеся в точном определении видовой принадлежности изучаемых организмов, нередко высказывают недовольство деятельностью практикующих таксономистов. Систематиков упрекают в том, что они постоянно изменяют ставшие привычными видовые и родовые названия, объединяют (или дробят) виды, затрудняя работу «пользователей» систематики, не успевающих отслеживать вносимые изменения (Bouchet, 2006; Мина и др., 2006). Ярким примером может быть недавнее изменение родового названия лесных полевок *Clethrionomys* Tilesius, 1850 на *Myodes* Pallas, 1811 (Павлинов, 2006).

Однако работ, посвященных реальной оценке «вреда» от деятельности систематиков, немного. Мною предпринята попытка определить, как противоречия между таксономическими школами влияют на результаты исследований в области макроэкологии, в частности, на изучение пространственных градиентов видового разнообразия. Модельной группой избраны пресноводные брюхоногие моллюски (Gastropoda) Западной Сибири, для которых предложено как минимум два взаимно противоречивых варианта системы, резко различающихся по числу выделяемых видов (Meier-Brook, 1993; Винарский, Андреева, 2007).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Использованы данные о географическом распространении отдельных видов пресноводных Gastropoda Западной Сибири. Для каждого вида определялась северная и южная крайние точки обита-

ния в регионе. Таксономическая принадлежность моллюсков определялась дважды: в соответствии с отечественной (Старобогатов и др., 2004) и европейской (Glöer, 2002) системами. Отечественная система характеризуется значительно более узким подходом к объему вида и, следовательно, значительно большим числом выделяемых видов в сравнении с европейской системой (Винарский, Андреева, 2007). В результате было получено два списка видов. Эндемичные сибирские виды, отсутствующие в европейской системе, включались в оба списка. Виды легочных моллюсков (Pulmonata), анатомическое строение которых до сих пор неизвестно, в анализе не использованы, так как их видовая самостоятельность окончательно не доказана.

Подсчитывалось, сколько видов пресноводных Gastropoda обитает в пределах 23 широтных интервалов выделенных с шагом равным 1° широты на территории Западной Сибири (от 50° до 73° с.ш.). Определялась зависимость числа видов гастропод в интервалах от широты местности.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовые списки брюхоногих моллюсков водоемов Западной Сибири значительно различаются в зависимости от избранной таксономической системы. Так, используя определитель Я.И. Старобогатова с соавторами (2004), в регионе можно обнаружить 133 вида, тогда как в соответствии с европейской системой видовое разнообразие в 2.3 раза ниже (58 видов). При этом для южной части региона (к югу от 60° с.ш.) расхождение по числу видов максимально, а в северной части видовые списки практически идентичны. Это объясняется тем, что малакофауна севера Западной Сибири состоит в основном из эндемичных видов, не встречающихся в Европе, статус которых не различается в отечественной и европейской системах.

Форма кривой, отражающей зависимость видового разнообразия от широты местности (рис. 1), не зависит от избранной системы. Для обоих видовых списков максимальное разнообразие Gastropoda наблюдается в лесостепной зоне, между 54° и 56° с.ш. Однако при использовании европейской системы пик разнообразия выражен гораздо менее резко, чем при применении системы отечественной, а сокращение видового богатства в северном направлении оказывается значительно более плавным.

Совпадение формы графиков прослеживается и при введении дополнительного параметра — изменения доли легочных моллюсков (Pulmonata) в составе фауны (рис. 2).

Таким образом, выбор в пользу одной из существующих таксономических систем оказывает определенное влияние на оценки

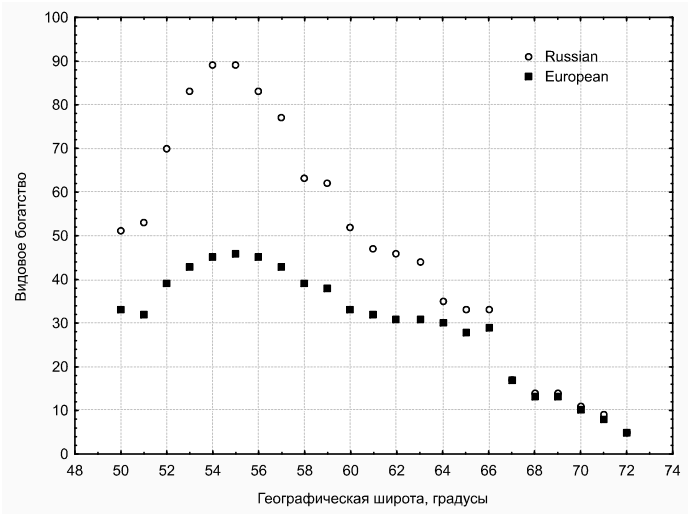


Рис. 1. Зависимость видового разнообразия Gastropoda в широтных интервалах. Здесь и на рис. 2: Russian — число видов по Я.И. Старобогатову с соавторами (2004); European — число видов в соответствии с европейской системой (Glöer, 2002).

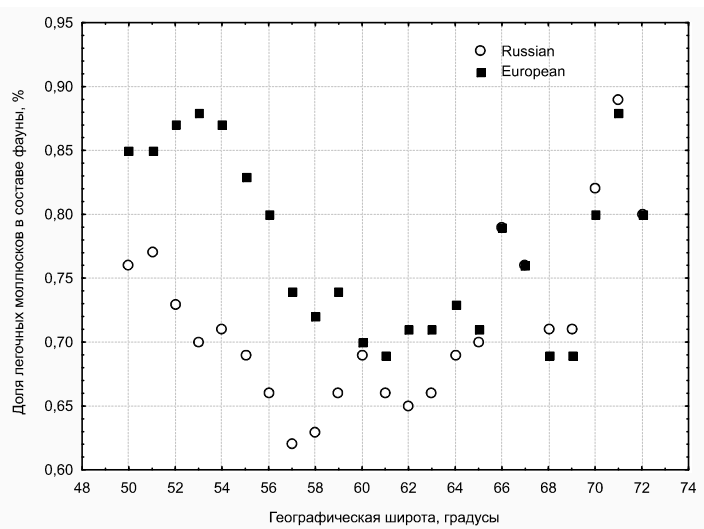


Рис. 2. Изменение доли Pulmonata в составе фауны брюхоногих моллюсков.

видового богатства и результаты изучения пространственных градиентов таксономического разнообразия. Однако это влияние, в основном, затрагивает количественные параметры (общее число

видов, темп сокращения видового разнообразия в северном направлении), качественные же характеристики зависимостей остаются практически неизменными. Это позволяет утверждать, что при наличии некоторого «вреда» от деятельности систематиков, он не оказывает решающего воздействия на результаты макроэкологических исследований. Параллельное использование двух альтернативных таксономических систем позволяет более реалистично описывать пространственные закономерности изменения видового разнообразия.

Автор признателен д-ру биол. наук Е.Л. Воробейчику (ИЭРиЖ УрО РАН) за обсуждение результатов данной работы и ценные советы.

ЛИТЕРАТУРА

Винарский М.В., Андреева С.И. К вопросу о виде у пресноводных моллюсков: история и современность // Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных: памяти Я.И. Старобогатова. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2007. С. 130—147.

Мина М.В., Решетников Ю.С., Дгебуадзе Ю.Ю. Таксономические новшества и проблемы пользователей // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46. № 4. С. 553—557.

Павлинов И.Я. *Myodes* Pallas, 1811 — действительное название для рода лесных полевок (Cricetidae) // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 5. С. 667—669.

Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски. Полихеты. Немертины. СПб.: Наука, 2004. С. 9—492.

Bouchet Ph. Valid until synonymized, or invalid until proven valid? A response to Davis (2004) on species check-lists // Malacologia. 2006. Vol. 48. № 1—2. P. 311—319.

Glöer P. Die Suβwassergastropoden Nord- und Mitteleuropas: Bestimmungschlussel, Lebenweise, Verbreitung. Hackenheim: Conchbooks, 2002. 327 s.

Meier-Brook C. Artaufassungen in Bereich der limnischen Mollusken und ihr Wandel im 20 Jahrhundert // Archiv für Molluskenkunde. 1993. Bd. 122. S. 133—147.

АНАТОМИЯ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ И РАЗВИТИЕ МИКОРИЗЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ОРХИДНЫХ ХМАО

Д.Ф. Гайсина

Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург

Ключевые слова: микориза, пелотоны, симбиоз, стеблекорневые тубероиды.

Микоризный симбиоз является одним из наиболее распространенных типов симбиотических взаимоотношений и свойственен около 90% высших растений. Особенно важное значение он имеет для представителей семейства орхидных, большинство которых

находится в тесных симбиотических взаимоотношениях с грибами на протяжении всего жизненного цикла (Селиванов, 1981).

Целью нашей работы было изучение структуры и степени развития микоризы у дикорастущих видов орхидных: *Cypripedium guttatum* Sw., *Platanthera bifolia* (L.) J L.C.Rich., *Dactylorhiza hebridensis* (Wilmott) Aver., *D. incarnata* (L.) Soo, *D. traunsteineri* (Saut) Soo, *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Corallorrhiza trifida* Chatel., *Listera ovata* (L.) R. Br., а также выявление влияния анатомического строения и видовой принадлежности на интенсивность развития микоризы.

Сбор материала осуществлен в июле-августе 2008 г. в окрестностях г. Югорска и на территории заповедника «Малая Сосьва» Советского района ХМАО. Для анатомического анализа с пяти особей каждого вида изготавливалось по 50 поперечных срезов подземных органов толщиной 40—50 мкм. С помощью компьютерной программы SIAMS Meso Plant проводили замеры следующих показателей: толщина мезодермы, диаметр центрального цилиндра, число слоев клеток мезодермы, интенсивность микоризы. Интенсивность развития микоризы рассчитывали как среднее значение огрибненности мезодермы (в процентах) для 50 поперечных срезов.

Было установлено, что у всех видов в корнях, а у *Gymnadenia conopsea, Corallorrhiza trifida, Dactylorhiza traunsteineri* и в корневищах, обнаружена эумицетная толипофаговая эндомикориза с характерными структурами — пелотонами (клубками гиф) и их переваренными остатками. По степени развития микоризы все виды можно отнести к: слабомикотрофным — интенсивность развития микоризы — до 30% (*Cypripedium guttatum, Listera ovata*); среднемикотрофным — от 31 до 50% (*Gymnadenia conopsea, Platanthera bifolia, Dactylorhiza incarnata*); высокомикотрофным — от 51% и выше (*Dactylorhiza hebridensis, D. traunsteineri, Corallorhiza trifida*).

У средне- и высокомикотрофных видов корневые окончания в среднем более толстые (1841 мкм), чем у слабомикотрофных видов (1192 мкм) и для них характерно более мощное развитие мезодермы — 712 мкм против 455 мкм у слабомикотрофных видов. По количеству слоев клеток мезодермы между видами нет существенных различий, для большинства характерно 4—5 слоев, исключение составляет *Corallorhiza trifida* — 8 слоев.

ЛИТЕРАТУРА

Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.

РАЗДЕЛЕНИЕ СЕМЕЙСТВ ULIDIIDAE И OTITIDAE (DIPTERA) НА ОСНОВАНИИ МОРФОЛОГИИ ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ

Т.В. Галинская

Московский госуниверситет им. М.В. Ломоносова

Ключевые слова: генитальные структуры, Diptera, Ulidiidae, Otitidae.

Семейства Ulidiidae Macquart, 1835 и Otitidae Westwood, 1840 относятся к тефритоидному комплексу двукрылых (Diptera: Tephritoidea). Некоторые авторы объединяют эти два семейства в одно под названием Otitidae (Steyskal, 1989) или Ulidiidae (Kameneva, Korneyev, 1994). Большинство европейских авторов, следуя Хеннигу (Hennig, 1939, 1940), рассматривают эти группы в качестве самостоятельных семейств (Штакельберг, 1933; Рихтер, 1970 а,б; Zaitzev, 1984; Greve, 1998).

Гениталии самцов двукрылых отличаются большой сложностью и разнообразием и широко используются в систематике мух. С целью обсуждения систематического положения Ulidiidae нами детально изучена морфология гениталий самцов Ulidiidae и Otitidae.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Был изучен 21 вид Ulidiidae из 5 родов и 19 видов Otitidae из 8 родов.

Otitidae: *Otites centralis* (Fabricius, 1805); *Otites formosa* (Panzer, [1798]); *Otites lamed* (Schrank, 1781); *Tetanops sintensini* Becker, 1909; *Melieria acuticornis* (Loew, 1854); *Melieria cana* (Loew, 1858); *Melieria crassispennis* (Fabricius, 1794); *Melieria omissa* (Meigen, 1826); *Melieria picta* (Meigen, 1826); *Ceroxys cinifera* (Loew, 1846); *Ceroxys hortulana* (Rossi, 1790); *Ceroxys urticae* (Linnaeus, 1758); *Herina frondescentiae* (Linnaeus, 1758); *Herina lugubris* (Meigen, 1826); *Herina palustris* (Meigen, 1826); *Seioptera vibrans* (Linnaeus, 1758); *Myennis octopunctata* (Coquebert, 1798); *Myennis sibirica* Portschinsky, 1892; *Pseudotephritis corticalis* (Loew, 1873).

Ulidiidae: *Homalocephala albitarsis* Zetterstedt, 1838; *Homalocephala apicalis* (Wahlberg, 1839); *Physiphora demandata* (Fabricius, 1798); *Ulidia kandybinae* Zaitzev, 1982; *Euxesta pechumani* Curran, 1938; *Timia erythrocephala* Pallas, 1824; *Timia hirtipes* Hendel, 1908; *Timia klugi* Hendel, 1908; *Timia komarowii* Mik, 1889; *Timia nigripes* Mik, 1889; *Timia protuberans* Becker, 1906; *Timia pubescens* V.Zaitzev, 1982; *Timia turgida* Becker, 1906; *Timia (Empyelocera) camillae* Mik, 1889; *Timia*

(Empyelocera) jakowlewi Hendel, 1908; *Timia (Empyelocera) melanorrhina* Loew, 1866; *Timia (Empyelocera) nasuta* Mik, 1889; *Timia (Empyelocera) nigrimana* Loew, 1866; *Timia (Empyelocera) orientalis* Zaitsev, 1982; *Timia (Empyelocera) xanthaspis* Loew, 1868; *Timia (Empyelocera) xanthostoma* Becker, 1907.

Всего изучены гениталии 102 экземпляров.

Для подготовки препаратов применяли общепринятую методику. У исследуемых мух отделяли конец брюшка и обрабатывали 10%-й КОН в течение 1.5—3 часов в зависимости от степени склеротизации. После выдерживания в КОН с помощью препаровальных игл вычленяли гениталии (перифаллическую часть вместе с фаллической) и переносили в глицерин. Препараты рисовали при помощи окуляра с масштабной сеткой, изображение переносили на миллиметровую бумагу. После этого рисунки были отсканированы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Гениталии самцов Ulidiidae и Otitidae образованы IX-XI сегментами брюшка. Гипандрий (IX стернит) расположен с морфологически вентральной стороны, а эпандрий (IX тергит) — с дорсальной (рисунок). Гипандрий сильно редуцирован, практически не различается у разных видов и представлен небольшим склеритом, к которому причленяется эдеагус. Эпандрий образован крупным склеритом, который несет парные сурстили, а также связан с парными церками, производными XI тергита. X стернит соединяет внутренний край сурстилей и гипандрий. Эдеагус длинный, спиралевидный.

Представители Ulidiidae характеризуются голым (без шипиков) эдеагусом, несущим концевое образование (рис. б, в). В роде *Homalocephala*, Zetterstedt, 1838 (Ulidiidae) (рис. а) отсутствует концевое образование. У представителей Otitidae, напротив, эдеагус несет шипики или щетинки и простой на вершине, без концевого образования (рис. д, е, ж, з).

Род *Euxesta* относят к семейству Ulidiidae. Однако по строению гениталий *E. pechumani* показывает большое своеобразие (эдеагус в средней части несет шипики и является простым на вершине, без концевого образования) (рис. г). По этим признакам вид сближается с представителями Otitidae. Поэтому было бы правильнее отнести род *Euxesta* к семейству Otitidae.

Таким образом, особенности строения эдеагусов самцов Ulidiidae и Otitidae свидетельствуют о самостоятельности этих семейств. По строению гениталий *E. pechumani* отличается от других представителей семейства Ulidiidae и сближается с видами семейства Otitidae.

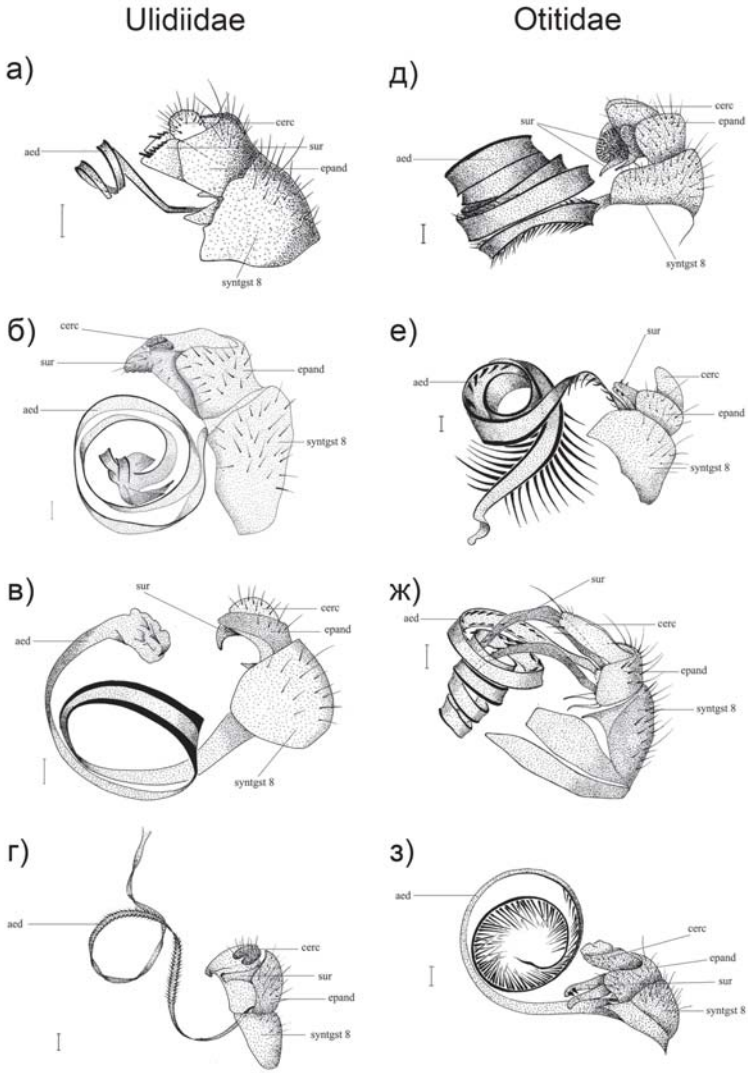


Рисунок. Особенности строения гениталий самцов семейств Ulidiidae и Otitidae. а) Homalocephala albitarsis; б) Timia klugi; в) Physiphora demandata; г) Euxesta pechumani; g) Otites lamed; е) Melieria omissa; ж) Herina palustris; з) Ceroxys hortulana. aed — эдеагус; cerc — церки; epand — эпандрий; sur — сурстили; syntgst 8 — восьмой синтергостернит. Масштаб — 0.1 мм.

Автор выражает искреннюю признательность коллегам, предоставившим диптерологический материал и оказавшим помощь

при подготовке настоящей работы А.И. Шаталкину, А.Л. Озерову (Москва, Зоологический музей МГУ) и B. Merz (Muséum d'Histoire naturelle Genève).

ЛИТЕРАТУРА

Рихтер В.А. Семейство Otitidae //Определитель насекомых европейской части СССР: Т. 5, Ч. 2: Двукрылые, блохи / Под ред. Г.Я. Бей-Биенко. Л.: Наука, 1970а. С. 123—130.

Рихтер В.А. Семейство Ulidiidae //Определитель насекомых европейской части СССР: Т. 5, Ч.2: Двукрылые, блохи / Под ред. Г.Я. Бей-Биенко. Л.: Наука, 1970б. С. 130—132.

Штакельберг А.А. Определитель мух Европейской части СССР. Л.: Изд-во АН СССР. 1933. С. 742.

Greve L. Family Otitidae // Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera. Higher Brachycera. Budapest: Sci. Herald, 1998. P. 185—192.

Hennig W. Ulidiidae // Die Fliegen der Palaearktischen Region / E. Lindner ed. Stuttgart: Schweizerbart, 1939. Vol. 45. P. 1—34.

Hennig W. Otitidae // Die Fliegen der Palaearktischen Region / E. Lindner ed. Stuttgart: Schweizerbart, 1940. Vol. 46/47. P. 1—78.

Kameneva E.P., Korneyev V.A. Holarctic genus Pseudoseioptera Stackelberg (Diptera: Ulidiidae (=Otitidae)). Part 1. Phylogenetic relationships and taxonomic position // J. Ukr. Entomol. Soc. 1994. Vol. 1. P. 65—72.

Steyskal G.C. 63. Otitidae // Manual of Nearctic Diptera. Ottawa: Res. Branch, Agric. Canada, 1989. Vol. 2. P. 799—808.

Zaitzev V.F. Family Ulidiidae // Cat. Palaearct. Dipt./ Soós A. & Papp L. (Eds.), Budapest: Akadémiai Kiadó, Elsevier, Amsterdam. Vol. 9. 1984. P. 59—64.

ОЦЕНКА ИНТЕНСИВНОСТИ ПОГЛОЩЕНИЯ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ БЕЛЫХ БЕРЕЗ ВДОЛЬ ВЫСОТНОГО ГРАДИЕНТА Г. ИРЕМЕЛЬ

В.Д. Горбунова

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: горные почвы, коэффициент поглощения, элементы питания.

Исследование растительного мира высокогорий открывает большие возможности для изучения адаптации растений к экстремальным факторам среды (Новицкая, 1971). В частности, коэффициент поглощения, характеризующий интенсивность поглощения элементов питания растениями, позволяет выяснять причины

повышенного или пониженного содержания химических элементов в растениях и получать информацию о количестве усваиваемых растениями форм элементов в почвах (Митрофанов, 1982).

Цель: оценить интенсивность поглощения элементов питания берез *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh вдоль высотного градиента г. Иремель (Южный Урал). Задачи: 1) изучить изменчивость содержания основных макроэлементов в листьях; 2) определить содержание элементов в каждом горном поясе; 3) определить коэффициенты поглощения элементов минерального питания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в июле 2007 г., листья отбирали с 15 деревьев каждого из двух видов во всех горных поясах г. Б. Иремель. Листья *B. pubescens* отбирались за пределами горного массива (контроль), на нижней и верхней границах горнолесного пояса, в подгольцовом и тундровом поясах, а листья *B. pendula* — в контроле и на нижней и на верхней границах горнолесного пояса. Листья отбирались с нижней трети кроны с южной экспозиции. В растительном материале определяли содержание общего азота, магния, кальция. Содержание общего азота определяли методом мокрого озоления в серной кислоте с последующим определением с реактивом Несслера. Содержание магния и кальция определялось на атомно-абсорбционнм спектрофотометре. Образцы почв на каждом исследуемом горном поясе и в контроле отбирали в количестве пяти точечных проб на один почвенный горизонт (ГОСТ 17.4.3.01 – 83). Использовались следующие методы: определение pH солевой вытяжки методом ЦИНАО (ГОСТ 26383 – 85), определение pH водной вытяжки по ГОСТ 26423 – 85, определение подвижных соединений кальция, магния по методу Кирсанова в модификации ЦИОНАО (ГОСТ 26207 – 91).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Коэффициенты поглощения элементов минерального питания двух видов берез определяли как отношение средневзвешенного содержания элемента в растении к таковому в корнеобитаемом слое почвы.

Интенсивность поглощения элементов *B. pendula* и *B. pubescens* значительно варьирует в горных поясах. Наименьшие коэффициенты поглощения для всех макроэлементов обнаружены в контроле. Коэффициенты поглощения азота повышаются от контроля к верхней границе горнолесного пояса у двух видов берез и снижаются к тундре за счет повышения содержания этого элемента в почве,

несмотря на значимое повышение содержания азота в листьях *B. pubescens* (рис. 1).

Обнаружена положительная связь между содержанием азота в листьях и содержанием легкогидролизуемого азота в почве ($r=0.46$; $p<0.05$), что согласуется с литературными данными (Соколовский, 1982).

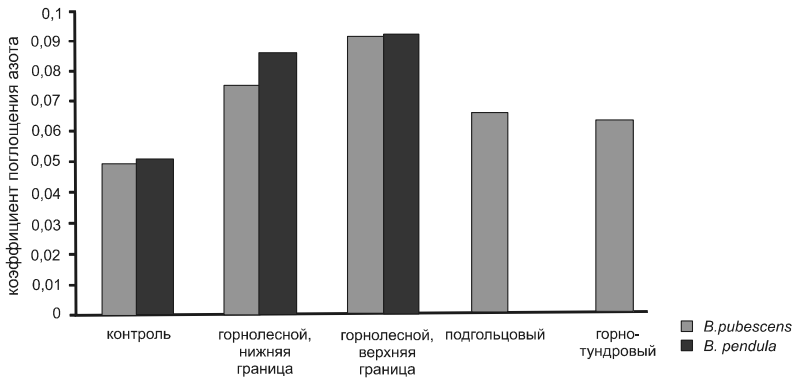


Рис. 1. Коэффициенты поглощения азота вдоль высотного градиента г. Иремель.

Обнаружено сходство в интенсивности поглощения кальция и магния вдоль высотного градиента — увеличение коэффициента поглощения данных элементов от контроля к тундровому поясу (рис. 2 и 3). Содержание подвижных форм кальция в почве уменьшается вдоль высотного градиента к горно-тундровому поясу, что не оказывает влияния на содержание данного элемента в листьях обоих видов, так как значимых отличий между поясами по содержанию кальция в листьях не обнаружено.

Вероятно, существует механизм избирательного поглощения кальция двумя видами берез, который позволяет накапливать элементы в определенных пределах, и экстремальные условия высокогорья не препятствую поглощению кальция корнями берез. Сходная картина наблюдается с накоплением магния, коэффициент поглощения данного элемента увеличивается с высотой произрастания. Обнаружено снижение содержания магния в листьях на верхних поясах (подгольцовым и тундровым) по сравнению с нижними (контролем, нижней и верхней границей горно-лесного пояса) ($p<0.05$). Содержание магния в почве снижается более чем в 10 раз от контроля к горно-тундровому поясу.

У *B. pendula.* и *B. pubescens* существуют пределы накопления зольных элементов, которые не зависят от содержания подвижных форм

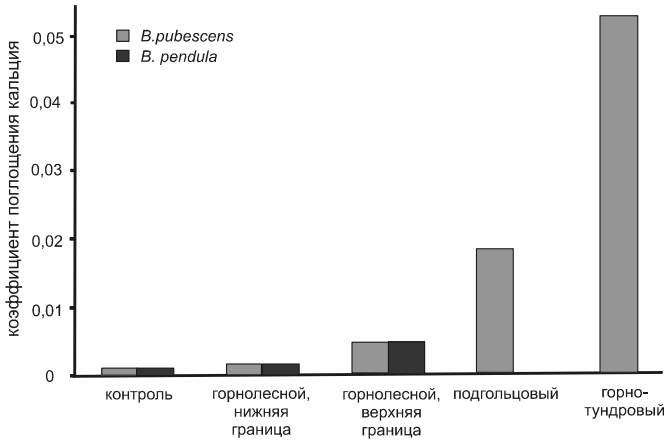


Рис. 2. Коэффициенты поглощения кальция вдоль высотного градиента г. Иремель.

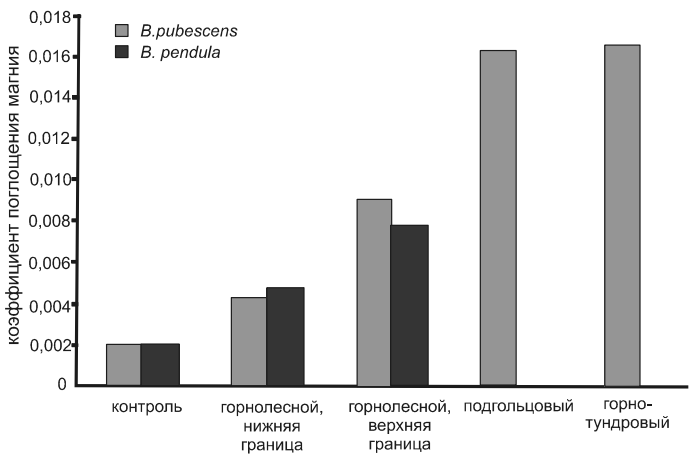


Рис. 3. Коэффициенты поглощения магния вдоль высотного градиента г. Иремель.

данных элементов в почве. Известно, что негативное действие низких положительных температур в корнеобитаемом слое связано прежде всего с резким снижением доступного количества элементов питания в почве, процесса их поглощения и использования растениями (Прокушкин, 1982). Полученные данные показывают, что на холодных высокогорных почвах основным лимитирующим фактором является не пониженная температура в зоне корней, а недостаток подвижных соединений кальция и магния в почве.

Таким образом, наименьшие коэффициенты поглощения для изученных макроэлементов обнаружены за пределами горного массива (на контрольном участке). Обнаружено увеличение коэффициента поглощения магния и кальция от контрольного участка к горно-тундровому поясу. Для азота характерен максимальный коэффициент поглощения в верхней границе горно-лесного пояса.

ЛИТЕРАТУРА

Митрофанов Д.П. Интенсивность поглощения элементов питания лесообразующими породами Сибири // Проблемы физиологии и биохимии древесных растений, 1982. С. 46.

Новицкая Ю.Е. Особенности физиолого-биохимических процессов в хвое и побегах ели в условиях Севера. Л., 1971. 116 с.

Прокушкин С.Г. Минеральное питание и эколого-физиологические механизмы приспособления сосны к холодным почвам // Проблемы физиологии и биохимии древесных растений, 1982. С. 52.

Соколовский И.В., Забелло К.Л. Содержание элементов питания в дерново-подзолистных почвах и хвое сосновых насаждений // Проблемы физиологии и биохимии древесных растений. 1982. С. 61.

ДИНАМИКА МОРФОПРОСТРАНСТВА И МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ТАКСОЦЕНОВ ГРЫЗУНОВ В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА

Ю.В. Городилова, И.А. Васильева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: ВУРС, морфологическое разнообразие, морфопространство, таксономическое разнообразие, таксоцен.

Проблема соотношения таксономического и морфологического проявлений биологического разнообразия в последние годы стала актуальной в экологических исследованиях (Павлинов, 2008; Moyne, Neige, 2007). Исходно она возникла в палеонтологии в рамках концепции морфопространства (McGhee, 1991, 1999; Foote, 1993, 1997; Cimpaglio et al., 2001; Neige, 2003; Gerber et al., 2008). Морфопространство (morphospace) как термин ввел Дж. Макги (McGhee, 1991, 1999). Он понимал под этим многомерное фенетическое гиперпространство, заданное набором морфологических признаков, в котором каждый организм представлен отдельной точкой.

Сравнительно недавно палеонтологами (Moyne, Neige, 2007) было убедительно показано, что в период глобальных биоценотических

кризисов происходит резкое снижение таксономического разнообразия сообществ (*taxonomic diversity* — TD), так как идет вымирание таксонов, но при этом у оставшихся таксонов за счет формообразования возрастает морфологическое разнообразие (*morphological disparity* — MD). В неонтологической экологии таких работ крайне мало (Реализация ..., 2003; Шварц, 2004; Neige, 2003), хотя очевидна важность и актуальность их проведения. Нам представляется перспективным приложение концепции морфопространства для изучения *таксоценов* — групп таксономически близких видов локального сообщества, выполняющих сходную экологическую функцию по использованию биоресурсов.

Вопрос о том, возрастает ли морфологическое разнообразие (*disparity*) сообществ (или их фрагментов — таксоценов) при неблагоприятных экологических условиях, которые сопровождаются снижением таксономического разнообразия (*diversity*), до сих пор остается нерешенным.

При оценке морфологического разнообразия имеются все основания опираться на развитый С.С. Шварцем и его коллегами метод морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968). С.С. Шварц рассматривал размеры тела и его органов как основные морфофизиологические индикаторы, и считал, что размеры животного в значительной степени определяют многие его физиологические и экологические свойства.

В качестве рабочей гипотезы мы предположили, что морфоразнообразие таксоцена по экстернальным (т.е. габитуальным) признакам в неблагоприятной среде должно возрастать, как при действии природно-климатических, так и техногенных факторов. Поэтому целью работы было изучение динамики морфопространства и морфологического разнообразия таксоценов грызунов на примере фоновой и радиационно-загрязненной территорий в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа) в разные по природно-климатическим условиям годы.

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1. Оценить влияние пола на характеристики морфологического разнообразия видов, входящих в состав изучаемого таксоцена.

2. Проследить динамику морфопространства и морфологического разнообразия таксоцена грызунов во времени при разных уровнях общей численности населения и при разных фазах численности.

3. Сравнить уровни морфологического разнообразия на фоновой (контрольной) и радиационно-загрязненной (импактной) территориях в зоне влияния ВУРСа.

4. Изучить зависимость морфологического разнообразия таксоцена от его видового состава и оценить степень сопряженности между уровнями морфологического и таксоценотического разнообразия.

5. Оценить возможность применения показателей морфоразнообразия в эколого-индикационных целях при выявлении дестабилизации сообществ (таксоценов) грызунов в техногенной (радиационной) среде.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в Каслинском районе Челябинской области. Импактный участок — старая лежневая дорога в головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа с исходной плотностью радиоактивного загрязнения 750 – 1000 Ки/км^2 (Ильенко, Крапивко, 1993; Тарасов, 2000), контроль — побережье оз. Кожакуль в окрестностях п. Метлино за пределами ВУРСа, где фоновый уровень загрязнения составил 0.2 Ки/км^2 (Григоркина и др., 2006). Расстояние между участками — 10 – 12 км.

Всего изучено 1 194 экземпляра 6 видов грызунов двух семейств (*Sylvaemus uralensis* Pall., *Apodemus agrarius* Pall., *Clethrionomys rutilus* Pall., *Microtus agrestis* L., *Microtus oeconomus* Pall., *Microtus arvalis* Pall.), отловленных за 6 лет в период с 2003 по 2008 гг. на фоновой (контрольной) и радиационно-загрязненной (импактной) территориях. Элементарная выборка представлена зверьками определенного вида, пола, года и локалитета (импакт, контроль). Всего таких выборок с учетом пола — 98, а без учета — 53.

Возраст грызунов определяли по скульптурированности черепа (Ларина, Лапшов, 1974), развитию корней зубов и степени стертости зубной коронки (Тупикова и др., 1970; Колчева, 1992). Использована относительно однородная в возрастном отношении группа сеголеток (ювенильные и перезимовавшие особи были исключены). Для описания морфопространства и морфоразнообразия таксоценов использовали 5 экстернальных признаков общего габитуса зверьков всех видов: длина тела, хвоста, ступни, масса тела и упитанность животных (кубический корень из массы тела (г) отнесенный к длине тела (мм)). Все промеры логарифмировали и стандартизовали на общее среднее значение по каждому признаку.

В настоящее время предложены дистантные и дисперсионные методы измерения морфоразнообразия, а также оценки объема и структуры морфопространства (Павлинов, 2008; Павлинов и др., 2008; Лисовский, Павлинов, 2008; Foote, 1997; Zelditch et al., 2004; Navarro, 2006).

В данной работе использовали показатель MD, характеризующий уровень морфологического разнообразия, предложенный М. Футом (Foote, 1993, 1997), который вычисляется как средний квадрат евклидовых дистанций соответствующей группы выборок от общего центроида. Многомерная ординация морфопространства таксоцена и отдельных видов проведена методом главных координат (PCO). Для оценки объемов общего и частных морфопространств использовали среднее геометрическое размаха (max — min) значений первых пяти главных координат — PCO (Navarro, 2003). Основные расчеты проведены в программах PAST 1.90 (Hammer et al.,2001) и MS Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительно оценили влияние пола на величину показателя морфологического разнообразия (MD) на фоновой (контрольной) и импактной территориях в разные годы. На контрольном участке показатели морфоразнообразия выборок самцов и самок практически не различались, а на импактном различия были выражены несколько резче и в отдельные годы достигали уровня значимых. Мы объединили данные разных лет наблюдений отдельно по самцам и самкам, как для контроля, так и для импакта, и провели множественное сравнение по четырем выборкам (таблица).

Таблица. Показатель морфологического разнообразия (MD) и его стандартное отклонение (SD) в выборках самцов и самок на контрольном и импактном участках

Сравниваемая группа выборок	Морфоразнообразие ($MD \pm SE$)	Стандартное отклонение ($SD \pm SE$)	Число выборок (N)
Контроль, самцы	0.00923 ± 0.00052	0.00268 ± 0.00037	27
Контроль, самки	0.00861 ± 0.00051	0.00263 ± 0.00036	27
Импакт, самцы	0.00940 ± 0.00077	0.00360 ± 0.00055	23
Импакт, самки	0.00985 ± 0.00047	0.00215 ± 0.00033	21
Самцы, суммарно	0.00931 ± 0.00045	0.00316 ± 0.00032	50
Самки, суммарно	0.00915 ± 0.00010	0.00248 ± 0.00025	48

При однородности дисперсий (тест Левене: $p = 0.200$) не выявлено значимых межгрупповых различий (критерий Уэлша $F = 1.07$; $d.f. = 51$; $p = 0.369$). При попарном сравнении S-методом Шеффе также не выявлено значимых контрастов (S-отношения: 0.21 – 1.51 при стандартной оценке 2.84). По объединенному материалу половые различия также не были выявлены. Поэтому в дальнейшем мы

не разделяли видовые выборки по полу, за исключением ординации видового морфопространства.

Размещение видовых подпространств в обобщенном морфопространстве таксоцена грызунов в разные годы показано на рис. 1. Ординация проведена методом главных координат. На первые три главные координаты приходится 97% общей дисперсии. Вдоль первой оси выражено различие между полевками и мышами. Морфопространство полевок имеет более плотную упаковку, чем у мышей. У полевой мыши разброс ординат выражен в наибольшей степени.

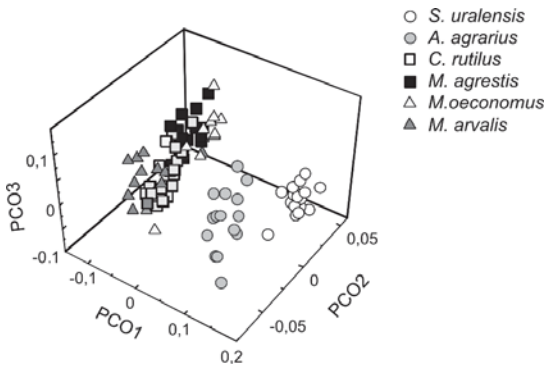


Рис. 1. Размещение видовых подпространств в морфопространстве таксоцена грызунов в 2003—2008 гг. Элементарные группы представлены выборками самцов и самок разных видов из разных локалитетов в разные годы сбора материала.

При сравнении объемов видовых подпространств показано, что у полевой мыши объем морфопространства при этом наибольший (рис. 2). Интересно заметить, что у видов-доминантов (малой лесной мыши и красной полевки) объем морфопространства меньше по сравнению с видами-субдоминантами. Можно предположить, что это косвенно указывает на разную степень приспособленности видов к изученным местообитаниям.

За изученный период на исследуемой территории отмечены естественные колебания численности грызунов. Наблюдается относительно синхронная динамика фаз численности на импактном и контрольном участках, хотя уровень численности импактного таксоцена несколько ниже (Крашанинина, Чибиряк, 2008).

На рис. 3 показана динамика сдвигов морфопространства таксоцена грызунов в целом (объединенные данные по контрольному и импактному участкам) на разных фазах динамики численности в плос-

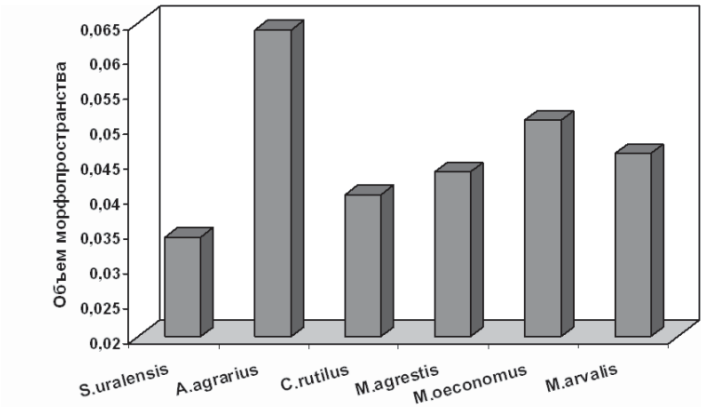


Рис. 2. Объемы частных морфопространств отдельных видов, формирующих таксоцен грызунов в зоне влияния ВУРСа.

кости первых двух канонических переменных. Стрелками соединены центроиды морфопространства таксоцена, последовательно смещающиеся от фазы спада численности через депрессию и подъем к фазе пика. В целом можно отметить подобие упорядоченных (циклических) изменений. Однако мы не склонны переоценивать эти результаты, поскольку число прослеженных нами циклов невелико.

Мы разделили наш материал на годы высокой и низкой численности и оценили различия между контролем и импактом по величине и дисперсии показателя морфоразнообразия (*MD*) (рис. 4). Установлено, что дисперсия показателя морфоразнообразия выше в годы низкой численности (тест Левене: $p = 0.0002$). В то же время критерий Уэлша ($F = 38.68$; $d.f. = 1182$; $p << 0.0001$) и перестановочный (permutation) *t*-тест (N =10000 реплик: $p << 0.0001$) подтвердили значимые различия между этими выборками по показателю MD. То есть, при низкой численности (в условно неблагоприятные годы) уровень морфоразнообразия достоверно растет, а при высокой — снижается. Важно заметить, что морфоразнообразие на импактной территории в целом достоверно выше на разных фазах динамики численности.

Обобщенное сравнение морфологического разнообразия в таксоценах грызунов выявило достоверно более высокий уровень показателя морфоразнообразия и его дисперсии на импактной территории (тест Левене однородности дисперсий: $p = 0.0006$, критерий Уэлша $F = 9.456$; $d.f. = 2656$; $p = 0.0021$, перестановочный t-тест при 10 000 реплик: $p = 0.0025$). Поэтому можно пред-

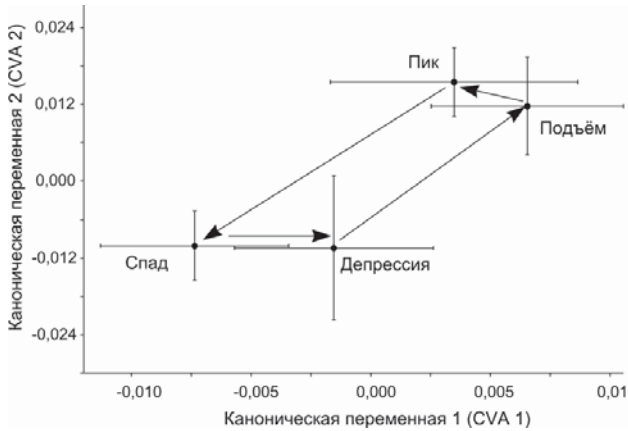


Рис. 3. Сдвиги центроидов морфопространства таксоцена грызунов на разных фазах динамики численности.

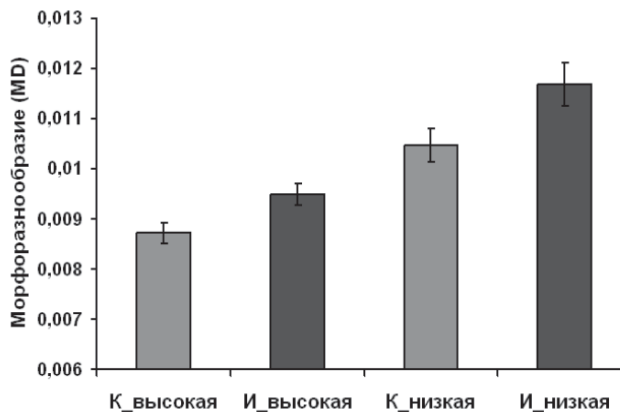


Рис. 4. Различия по величине MD в таксоценотических выборках в годы с низкой (2004, 2007) и высокой (2003, 2005, 2006, 2008) численностью.

полагать, что хроническое радиационное воздействие приводит к повышению общего морфоразнообразия данного таксоцена независимо от уровня численности, и может косвенно указывать на неблагоприятный характер условий обитания грызунов на радиационной территории.

Перед нами стояла задача оценить корреляцию показателя морфоразнообразия и индекса таксоценотического разнообразия (по Шеннону). Результаты сравнения показаны на рис. 5. Выявлена

значимая отрицательная корреляция между этими показателями, коэффициент корреляции Пирсона равен r = -0.70, t-критерий, Z-статистика и перестановочный t-тест указывают на значимость этой связи. При высоком таксоценотическом разнообразии показатель морфологического разнообразия снижается, и, наоборот, при низком таксоценотическом морфологическое разнообразие возрастает.

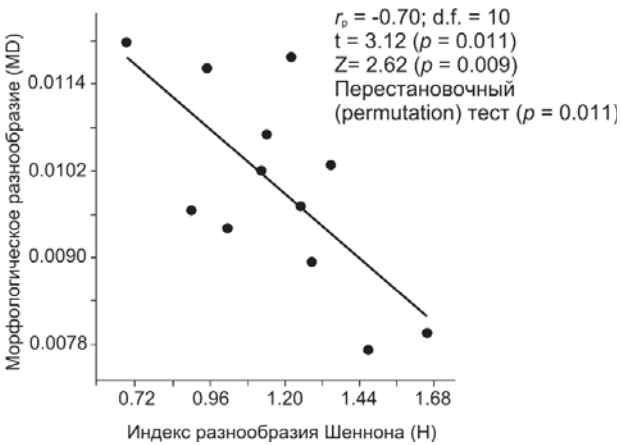


Рис. 5. Связь показателя морфоразнообразия (MD) с величиной индекса таксоценотического разнообразия Шеннона (H) по выборкам разных лет из контрольного и импактного участков в зоне влияния ВУРСа.

Таким образом, выявлена дискордантность, т.е. разнонаправленность изменения значений этих показателей (снижение таксоценотического и рост морфологического разнообразия). Такое соотношение изменений указывает на неблагоприятную обстановку для развития животных и косвенно на «морфогенетический стресс» таксоценов.

Таким образом, результаты, полученные при изучении таксоценов рецентных грызунов, не противоречат предложенной нами гипотезе о возрастании морфологического разнообразия на фоне снижения таксономического разнообразия в неблагоприятных условиях среды. Наши данные также согласуются с обнаруженными палеоэкологами феноменами проявления дискордантности изменений этих показателей у различных таксонов во время наступления глобальных и региональных биоценотических кризисов в геологической истории Земли. Очевидно, в этом проявляется систем-

ное сходство разномасштабных процессов, резко отличающихся своими характерными временами.

ВЫВОДЫ

1. Выявлен феномен межгодовой динамики морфопространства (МП) таксоцена грызунов по экстернальным признакам, характеризующим габитус зверьков, и ее связь с изменением общей численности населения.

2. Множественное сравнение показателя морфологического разнообразия объединенных таксоценотических выборок самцов и самок фонового (контрольного) и импактного участков не выявило статистически значимых различий, обусловленных половой принадлежностью зверьков, а сами ординаты выборок самцов и самок в морфопространстве распределены относительно равномерно, что позволяет проводить дальнейшее сравнение видов и таксоценов без учета половых различий.

3. Обнаружены статистически значимые различия по величине морфологического разнообразия в таксоценотических выборках в годы с высокой и низкой численностью. При низкой численности (в условно неблагоприятные годы) показатель морфоразнообразия и его дисперсия достоверно выше, чем при высокой.

4. На импактном участке в зоне ВУРСа показатель морфоразнообразия достоверно выше, чем на фоновой (контрольной) территории, что проявляется на разных фазах динамики численности, а также в целом по объединенным данным.

5. Выявлена значимая отрицательная корреляция между уровнями морфологического и таксоценотического разнообразия. Показано, что дискордантность годовых изменений этих показателей, когда снижается таксоценотическое и растет морфологическое разнообразие, наблюдается в неблагоприятные годы с низкой численностью и косвенно указывает на проявление «морфогенетического стресса» в целом для видовых компонентов таксоцена.

Авторы признательны д-ру биол. наук А.Г. Васильеву за совместное обсуждение результатов работы и помощь в освоении статистических методов анализа. Выражаем искреннюю благодарность канд. биол. наук М.В. Чибиряку за неоценимую помощь в проведении полевых работ и сборе материала. Работа выполнена при финансовой поддержке программы развития ведущих научных школ (НШ — 1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279), РФФИ (проект 07—04—96096) и программы Президиума УрО РАН по поддержке сотрудничества ученых УрО, СО и ДВО РАН.

ЛИТЕРАТУРА

Григоркина Е.Б., Оленев Г.В., Пашнина И.А. и др. Репродуктивная стратегия мышевидных грызунов в радиоактивно загрязненном биоценозе [Электронный ресурс] // Известия Челябинского научного центра УрО РАН. 2006. Вып. 4 (34). С. 101—105. Режим доступа: http://csc.ac.ru/ej/file/3711/.

Ильенко А.И., Крапивко Т.П. Экологические последствия радиоактивного загрязнения для популяций мелких млекопитающих — стронциефоров // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука, 1993. С. 171—180.

Колчева Н.Е. Динамика экологической структуры популяций лесной мыши на Южном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1992. 24 с.

Крашанинина Ю.В., Чибиряк М.В. Структура населения мелких млекопитающих Восточно-Уральского радиоактивного следа // Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее. Мат. конф. молодых ученых. Екатеринбург. «Гощицкий», 2008. С. 106—118.

Ларина Н.И., Лапшов В.А. К методике выделения возрастных групп у некорнезубых полевок // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1974. Вып. 2 (4). С. 92—97.

Лисовский А.А., Павлинов И.Я. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 2. Скалярные и векторные характеристики форм групповой изменчивости // Журн. общей биологии. 2008. Т. 69. № 6. С. 428—433.

Павлинов И.Я. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики // Зоологические исследования / Под ред. Павлинова И.Я., Калякина М.В. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2008. С. 343—388.

Павлинов И.Я., Нанова О.Г., Спасская Н.Н. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 1. Соотношение разных форм групповой изменчивости // Журн. общей биологии. 2008. Т. 69. № 5. С. 344—354.

Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих / Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К. и др. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2003. 232 с.

Тарасов О.В. Радиоэкология наземных позвоночных головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Озерск, 2000. 16 с.

Тупикова Н.В., Сидорова Г.А., Коновалова Э.А. Определитель возраста лесных полевок // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. М.: Изд-во МГУ, 1970. Вып. 45 (60). С. 160—167.

Шварц Е.А. Сохранение биоразнообазия: сообщества и экосистемы. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2004. 112 с.

Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: Изд-во УФАН СССР, 1968. 387 с.

Ciampaglio Ch.N., Kemp M., McShea D.W. Detecting changes in morphospace occupation patterns in the fossil record: characterization and analysis of measures of disparity // Paleobiology. 2001. Vol. 27(4). P. 695—715.

Foote M. Discordance and concordance between morphological and taxonomic diversity // Paleobiology. 1993. Vol. 19. № 2. P. 185—204.

Foote M. The evolution of morphological diversity // Annual Review of Ecology and Systematics. 1997. Vol. 28. P. 129—152.

Gerber S., Eble G.J., Neige P. Allometric space and allometric disparity: a developmental perspectives in the macroevolutionary analysis of morphological disparity // Evolution. 2008. Vol. 62. № 6. P. 1450—1457.

Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis [Электронный ресурс] // Palaeontologia electronica. 2001. Vol. 4(1). 9 p. Режим доступа: http://folk.uio.no/ohammer/past/.

McGhee G. R. Theoretical morphology: the concept and its applications // Analytical paleobiology. Short Course in Paleontology / In Gilinsky N.L., Signor P. W. (eds.). Knoxville (Tenn.): Paleontological Society, 1991. Vol. 4. P. 87—102.

McGhee G. R. Theoretical morphology: the concept and its applications (Perspectives in Paleobiology and Earth History Series). N. Y.: Columbia University Press, 1999. 316 p.

Moyne S., Neige P. The space-time relationship of taxonomic diversity and morphological disparity in the Middle Jurassic ammonite radiation // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2007. Vol. 248. P. 82—95.

Navarro N. MDA: a MATLAB-based program for morphospace-disparity analysis // Computers and Geosciences. 2003. Vol. 29. № 5. P. 655—664.

Neige P. Spatial patterns of disparity and diversity of the recent cuttlefishes (Cephalopoda) across the Old World // Journal of Biogeography. 2003. Vol. 30. № 8. P. 1125—1137.

Zelditch M., Swiderski D., Sheets D., Fink W. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Oxford: Elsevier Acad. Press., 2004. 444 p.

КАКОВО ПРОИСХОЖЕНИЕ ТРИПЛОИДНОГО ТЮЛЬПАНА (TULIPA RIPARIA)?

М.И. Жеребцова, А.О. Копеев

Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, Екатеринбург

Ключевые слова: генетическая изменчивость, гибридизация, полиплоидия хромосомы, Tulipa.

В 2001 г. *Tulipa riparia* Knjasev, Kulikov et Philippov выделен по ряду признаков из высокополимофного вида *T. biebersteiniana* Schult. et Schult. fil (Князев и др., 2001). При кариологических исследованиях особей из природных популяций *T. riparia* выявлена 100%-ная

триплоидность, $2n = 3x = 36$. Полиплоидизация может происходить путем автополиплоидии — увеличения числа геномов внутри одного вида, или аллополиплоидии — комбинации нескольких геномов двух и более видов. Аллополиплоидия происходит при межвидовой гибридизации и является одним из важнейших способов видообразования.

Если *T. riparia* является аллополиплоидом, его предполагаемыми родителями могут быть близкие виды тюльпанов из секции Eriostemones, произрастающих на Южном Урале: *T. biebersteiniana* Schult. et Schult. fil, *T. riparia*, *T. scythica* Klok. et Zoz и *T. patens* Agardh ex Schult. et Schult.

Целью наших исследований является установление природы триплоидности *T. riparia* и, следовательно, природы самого вида. Для установления происхождения *T. riparia* использовали кариологический и изоферментный анализ. Для дифференциального окрашивания хромосом последовательно использовались ГЦ-специфичный флуорохром Chromomycin A3 и АТ-специфичный флуорохром DAPI (Schweizer, 1986).

Электрофорез проводили в 6.4% ПААГ в трис-ЭДТА-боратной системе. Гистохимическое окрашивание производилось по стандартной методике по 10-ти ферментным системам (Семериков, Беляев, 1995).

Во всех популяциях *T. riparia* наблюдается 100%-ная триплоидность. При морфологическом анализе хромосомного набора наблюдали следующее: кариотип можно разбить на три набора по 12 хромосом в каждом. 24 из 36 хромосом образуют пары, остальные 12 хромосом не составляют пар и резко отличаются от них по морфологии.

Для идентификации этой группы использовали методику дифференциального окрашивания. Для *T. riparia*, как и для рода *Tulipa* в целом, характерен низкий (около 5%) уровень исчерченности хромосом. Выявлены мелкие интеркалярные бэнды на длинных плечах хромосом, точечные теломерные на коротких плечах у хромосом. Исходя из отличий хромосом по морфологии можно предположить, что *T. riparia* не является автополиплоидом, а имеет гибридогеное происхождение.

Анализ кариотипов показал значительное сходство всех четырех видов по морфологии хромосом. Исчерченность хромосом у всех исследованных видов незначительна, тем не менее, она индивидуальна для каждого вида. Характер исчерченности хромосом *T. riparia* свидетельствует о том, что в его формировании принимали участие геномы *T. patens* и *T. biebersteiniana*.

Изучение электрофореграмм изоферментного анализа так же выявило наличие у *T. riparia* уникальных аллелей.

В ходе исследований установлена природа происхождения полиплоидии у *T. riparia*. С помощью методов кариологического и изоферментного анализа определили его гибридное происхождение. Предполагаемые родители — *T. biebersteiniana* и *T. patens*. Для уточнения родительских видов необходимы дальнейшие исследования с использованием методов in situ гибридизации и (или) молекулярных методов.

Исследования поддержаны РФФИ (проект № 07—04—0768а).

ЛИТЕРАТУРА

Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Тюльпаны родства *Tulipa biebersteiniana* на Южном Урале // Ботан. журн. 2001. Т. 86. №3. С. 109—119.

Семериков В.Л., Беляев А.Ю. Аллозимный полиморфизм в природных популяциях и культурных сортах клевера лугового (*Trifolium pratense* L.) // Генетика. 1995. Т. 31. № 6. С. 815—819.

Schweizer D. Reverse fluorescent chromosome banding with chromomycin and DAPI // Chromosome. 1986. Vol. 58. P. 307—324.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ПО ПИТАНИЮ АЗИАТСКОГО БАРСУКА (*MELES LEUCURUS* HODGSON, 1847) В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «ПРИПЫШМИНСКИЕ БОРЫ»

О.С. Загайнова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: азиатский барсук, питание, Средний Урал, Meles leucurus.

Исследование трофических связей всеядных хищных млекопитающих представляет особый интерес в силу занимаемого этими животными положения в природных сообществах; в полной мере это относится к барсуку (*Meles* Boddaert, 1838). Он является типичным полифагом, использующим широкий спектр кормовых объектов. Тем не менее, соотношение животных и растительных кормов в питании барсука не одинаково, также показана сезонная и межгодовая динамика состава его рациона (Goszczynski et al., 2000). Питание азиатского барсука (*Meles leucurus* Hodgson, 1847) на Среднем Урале исследовано недостаточно. Наши предыдущие исследования касались структуры рациона вида в северной лесостепи Среднего Урала (Марков и др., 2005). В 2004 г. мы впервые собрали материал по питанию барсука в южной тайге Среднего Урала (национальный парк «Припышминские боры»).

Целью работы было описание структуры рациона барсука в национальном парке «Припышминские боры». В частности, мы охарактеризовали спектр кормов барсука и попытались установить значение основных объектов питания в рационе вида в районе исследования, сравнили данные по питанию барсука в национальном парке «Припышминские боры» и в Каменском районе Свердловской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили в южной тайге Среднего Урала на территории и в окрестностях национального парка «Припышминские боры» (Талицкий район Свердловской обл.). По сравнению с ранее исследованными участками (подзона северной лесостепи Среднего Урала, Каменский район, окрестности д. Старикова) эта территория характеризуется меньшей представленностью открытых местообитаний и водоемов.

Как правило, сбор экскрементов проводят следующим образом: вначале вычищают «уборные» (отхожие места барсука), спустя 1 – 2 дня после этого собирают «свежие» экскременты. Пробы берут в течение нескольких недель. В «Припышминских борах» мы собрали 20 образцов экскрементов барсука экспресс-методом: «уборные» предварительно не вычищали, пробы брали в течение двух дней (18 и 19 июля 2004 г.). Образцы промывали водой через колонку почвенных сит, далее пробы высушивали на солнце. В лабораторных условиях материал разбирали на фракции по группам кормов. Значимость кормовых объектов оценивали по встречаемости непереваренных остатков в экскрементах (доля проб с данным видом корма от общего числа проб). Минимальное число съеденных особей подсчитывали по костным остаткам для позвоночных и по хитиновым остаткам для насекомых. Для оценки разнообразия рациона подсчитывали количество групп корма в пробе.

Для сравнения использовали материал из Каменского района, собранный по стандартной методике. Он включал 51 пробу, собранную с 30 июня по 9 июля 2004 г., а также средние показатели встречаемости кормов в Каменском районе в течение шести лет (175 проб, 1999 – 2000, 2003 – 2005 гг.).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По непереваренным остаткам в экскрементах барсука из «Припышминских боров» было выделено 8 групп кормов (табл. 1). Количество групп кормов в пробе варьирует от 2 до 8, их среднее число

на одну пробу — 6. Исходя из этого мы полагаем, что в районе исследования за один период кормления барсук потребляет различные кормовые объекты и его рацион достаточно разнообразен.

Проанализировав данные по встречаемости кормовых остатков, и учитывая минимальное число особей в пробах (табл. 2), можно предположить, что для барсука в «Припышминских борах» наиболее значимыми кормами являются амфибии, млекопитающие и имаго насекомых, остальные кормовые объекты играют меньшую роль.

Таблица 1. Встречаемость кормов в экскрементах барсука в «Припышминских борах»

Кормовые объекты	**Доля встреч (%)**
1. Ягоды:	**75**
земляника (*Fragaria vesca*)	70
черника (*Vaccinium myrttillus*)	15
2. Имаго насекомых:	**98**
жесткокрылые (Coleoptera), около 130 видов	98
перепончатокрылые (Hymenoptera)	45
3. Личинки насекомых (Coleoptera)	**80**
4. Моллюски: *кустарниковая улитка* (*Fruticicola fruticum*)	**50**
5. Амфибии: лягушки (*Rana* sp.)	**85**
6. Рептилии: ящерицы (*Lacerta* sp.)	**40**
7. Птицы	**30**
воробьеобразные (Passeriformes)	25
яйца птиц	15
8. Млекопитающие	**95**
серые полевки (*Microtus* sp.):	95
взрослые	90
ювенильные	70
водяная полевка (*Arvicola terrestris*)	10
ондатра (*Ondatra zibethica*)	5
мышиные (Muridae)	25
бурозубки (*Sorex* sp.)	20

Таблица 2. Количество особей кормовых объектов (экз.)

Показатели	Кормовые объекты			
	амфибии	рептилии	млекопитающие	насекомые
Минимальное количество особей в пробе	1-40	1-8	1-24	6-253
Среднее количество особей в пробе (ошибка среднего)	7 (2.2)	1 (0.4)	6 (1.2)	54 (15.4)
Общее количество особей в выборке	137	19	121	1078

Чтобы установить особенности питания барсука в «Припышминских борах», мы сравнили результаты из «Припышминских боров» и Каменского района за 2004 г. и получили близкие показатели по встречаемости большинства кормовых остатков в пробах (рисунок). Отличия были выявлены для моллюсков и рептилий, первые встречались в «Припышминских борах» чаще, а вторые — реже по сравнению с Каменским районом.

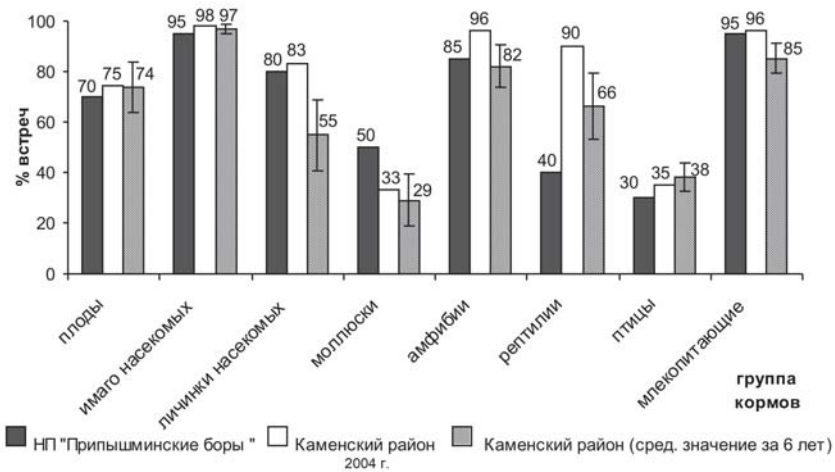


Рисунок. Встречаемость кормовых остатков в пробах (вертикальные линии — ошибка среднего).

Для того, чтобы выяснить, являются ли рационы барсука в разных районах действительно одинаковыми или сходство обусловлено тем, что материал собирался в один и тот же год, мы сравнили встречаемость кормовых остатков в пробах из «Припышминских боров» и Каменского района за 2004 г. со средним значением аналогичного показателя для Каменского района за 6 лет.

Исходя из результатов сравнительного анализа, можно высказать следующие предположения. Во-первых, встречаемость моллюсков и рептилий в рационе барсука в «Припышминских борах» отличается от их встречаемости в Каменском районе из-за разной доступности этих жертв в этих районах. Во-вторых, более высокая встречаемость личинок насекомых и млекопитающих в «Припышминских борах», скорее всего, связана с их большей доступностью в конкретный сезон (2004 г.), поскольку в Каменском районе в 2004 г. также возрастает встречаемость данных жертв по сравнению со

средним значением за шесть лет. В-третьих, близкие значения встречаемости растительных кормов (плоды), имаго насекомых, амфибий и птиц свидетельствуют о сходной доступности этих кормов и сходных кормовых предпочтениях барсука в районах исследований.

ВЫВОДЫ

1. Основными видами корма барсука в «Припышминских борах» являются имаго насекомых, млекопитающие (главным образом, серые полевки) и амфибии. Значимую роль в питании играют личинки насекомых и ягоды. К второстепенным кормам следует отнести рептилий, птиц и их яйца, моллюсков. 2. Рацион барсука в «Припышминсих борах» и в Каменском районе сходен. 3. Сбор материала экспресс-методом позволяет выявить особенности потребления кормовых объектов в районе исследования, в частности, сделать предположение о влиянии местообитания на состав рациона.

Автор выражает благодарность научному руководителю канд. биол. наук Н.И. Маркову за помощь в сборе материала и интерпретации данных, полученных в ходе исследований, а также благодарит канд. биол. наук Е.В. Зиновьева за определение остатков насекомых, М.Е. Гребенникова за определение остатков моллюсков.

ЛИТЕРАТУРА

Марков Н.И., Загайнова О.С., Зиновьев Е.В. Биоценотические связи барсука в лесостепной зоне Среднего Урала // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России. М., 2005. С. 214—217.

Goszczynski J., Jedrzejewska B., Jedrzejewski W. Diet composition of badgers (*Meles meles*) in a pristine forest and rural habitats of Poland compared to other European populations // J. Zool. Lond. 2000. Vol. 250. P. 495—505.

МОЛЛЮСКИ В ПИТАНИИ АЗИАТСКОГО БАРСУКА (*MELES LEUCURUS* HODGSON, 1847) НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ И В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

О.С. Загайнова, М.Е. Гребенников

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: азиатский барсук, моллюски, питание, Meles leucurus, Mollusca.

Межвидовые отношения в биоценозах реализуются через сложные формы взаимодействия популяций разных видов, в основе которых лежат трофические связи. В большинстве работ, по-

священных изучению питания всеядных животных, приводятся сведения об общем составе рациона и значимости кормовых объектов. В то же время оценка роли конкретной таксономической группы жертв в питании хищника представляет большой интерес.

Азиатский барсук (*Meles leucurus* Hodgson, 1847) — типичный полифаг. На протяжении ряда лет мы проводим изучение его питания на Среднем Урале и в Западной Сибири. В районах исследований в экскрементах барсука были обнаружены раковины моллюсков. Наличие моллюсков в питании хищника отмечено и другими авторами (Млекопитающие..., 1982; Pigozzi, 1991), но чаще всего констатируется только факт их присутствия, тогда как сведения об их видовом составе не приводятся.

Цель работы — установить роль моллюсков в питании азиатского барсука на Среднем Урале и в Западной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала (экскременты барсука) проводили: 1) в 1999—2005 гг. в северной лесостепи Среднего Урала (Каменский район, окрестности д. Старикова), 82 пробы, 599 экз. моллюсков; 2) в 2004 г. в южной тайге Среднего Урала (Талицкий район, национальный парк «Припышминские боры»), 13 проб, 56 экз. моллюсков; 3) в 2004—2008 гг. в средней тайге Западной Сибири (Ханты-Мансийский АО, природный парк «Самаровский Чугас», острова Большой и Малый Чухтинские), 35 проб, 53 экз. моллюсков. Основной объем материала собран Н.И. Марковым, О.С. Загайновой, Е.В. Бердышевой, несколько проб — Е.В. Зиновьевым, А.В. Нестерковым.

Пробы экскрементов промывали водой через колонку почвенных сит и просушивали на солнце. Камеральная обработка заключалась в разборе непереваренных остатков по группам кормов. По сохранившимся раковинам моллюсков определяли их таксономическую принадлежность и подсчитывали количество экземпляров. Общий объем материала 722 экземпляра моллюсков, 323 единицы хранения (коллекция хранится в фондах Зоологического музея ИЭРиЖ УрО РАН).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По нашим данным встречаемость раковин моллюсков в экскрементах барсука колеблется в разные годы на Среднем Урале от 20 до 95%, при объединении всех выборок — 58.4%, а в Западной Сибири — от 8.2 до 27.1%, в целом — 16.4% (рисунок).

В экскрементах барсука обнаружены наземные и пресноводные виды моллюсков, их соотношение для трех районов исследования приведены в таблице.

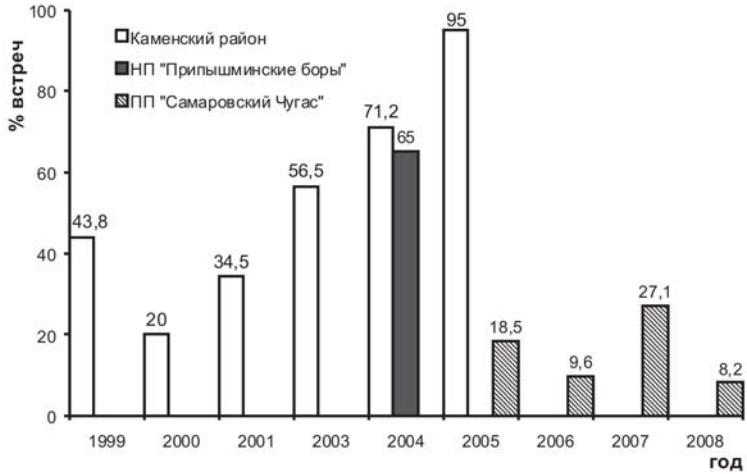


Рисунок. Встречаемость раковин моллюсков в экскрементах барсука (доля проб с данным видом остатков от общего числа проб).

Таблица. Соотношение моллюсков в экскрементах барсука (доля вида от общего числа видов в выборке, %)

Вид		Семейство	Район		
			Каменский район	НП "Припышминские боры"	ПП "Самаровский Чугас"
НАЗЕМНЫЕ	*Carychium* sp.	Ellobiidae	0.3		
	Succinea putris	Succineidae		1.8	3.8
	Cochlicopa lubricella	Cochlicopidae	32.2	3.6	
	Cochlicopa sp.		3.1	7.1	
	Zoogenetes harpa	Valloniidae			21.2
	Vallonia costata		16.3		
	Vertigo sp.	Vertiginidae	4.8	3.6	1.9
	Columella edentula		0.2	8.9	
	Punctum pygmaeum	Punctidae	0.7		
	Discus ruderatus	Discidae	5.0	10.7	5.8
	Perpolita hammonis	Zonitidae	15.5	41.1	23.1
	Zonitoides nitidus	Gastrodontidae	5.0		7.7
	Euconulus fulva	Euconilidae	6.1	3.6	1.9
	Fruticicola fruticum	Hygromiidae	4.5	3.6	
	Euomphalia strigella		0.2		
ПРЕСНОВОДНЫЕ	*Cincinna sibirica*	Valvatidae	0.2		
	Lymnaea sp.	Lymnaeidae	2.5		7.7
	Anisus sp.	Planorbidae	0.5		23.1
	Aplexa sp.	Physidae	1.3	5.4	
	Anodonta sp.	Unionidae			1.9
	Sphaerium sp.	Sphaeriidae	0.8	10.6	1.9
		Euglesidae	0.8		

Мы считаем, что обнаруженных в экскрементах барсука моллюсков можно разделить на две группы: 1) собственно кормовые объекты — их характеризуют крупные размеры взрослых особей (от 1 до 10 см) и, как правило, разрушенные раковины разной степени сохранности; 2) случайно поглощенные моллюски — мелкие размеры (до 1 см) и, в большинстве случаев, хорошая сохранность раковин.

Скорее всего, в районах исследований к кормовым объектам барсука относятся из наземных моллюсков — *Euomphalia strigella* и *Fruticicola fruticum* (сем. Hydromiidae), кроме того, *Succinea putris* (сем. Succineidae), а из пресноводных моллюсков — *Anodonta* sp. (сем. Unionidae). Поедание барсуком крупных наземных моллюсков на Дальнем Востоке отмечал А. Миддендорфф (Middendorff, 1851). По данным других исследователей (Roper, Lüps, 1995), в рацион барсука входят голые слизни. Среди наших крупных видов этой группы, которыми, возможно, питается барсук, можно отметить представителей рода *Arion*, но у них практически отсутствуют скелетные образования, поэтому эти слизни не идентифицируются в экскрементах.

Мы предполагаем, что барсук при поиске корма и при его поглощении может захватывать определенное количество субстрата (почва, подстилка, растения и т.п.), а вместе с ним и большинство мелких видов моллюсков. Часть раковин из экскрементов была плотно забита землей с остатками корней растений, что может свидетельствовать о попадании в желудочно-кишечный тракт барсука раковин, которые остаются в почве после гибели моллюсков.

Таким образом, результаты исследования несут информацию, во-первых, о роли моллюсков в питании барсука, во-вторых, о видовом разнообразии моллюсков данных территорий. Поэтому полученные данные (характеризующие «малакоценозы экскрементов») можно рассматривать и как характеристику малакофауны районов исследования.

Выборки моллюсков со Среднего Урала (Каменский район и НП «Припышминские боры») имеют более сходный таксономический состав между собой по сравнению с выборкой из Западной Сибири (ПП «Самаровский Чугас»). В Западной Сибири не обнаружены виды семейств Hygromiidae и Cochlicopidae. С другой стороны, только здесь обнаружен циркумбореальный вид *Zoogenetes harpa*. По данным малакологической коллекции Зоологического музея ИЭРиЖ УрО РАН, этот вид может иметь высокую числен-

ность в различных биотопах в подзоне северной тайги Урала и Западной Сибири. Кроме того, западно-сибирская выборка характеризуется большей численностью пресноводных таксонов, что, скорее всего, связано с большим количеством приводных биотопов на кормовых участках барсука.

В роде *Vertigo* (Vertiginidae) из материала, собранного в Каменском районе, до вида определены два экземпляра *V. antivertigo* и *V. substriata.* Из всех экземпляров, относимых к семейству прудовиков (Lymnaeidae), до вида определены по одному экземпляру *Lymnaea fontinalis* (о. Большой Чухтинский, ПП «Самаровский Чугас») и *L. zebrella* (Каменский район); из рода *Aplexa* (сем. Physidae) до вида уверенно определен один экземпляр как *A. ataxiaca* (Каменский район); из семейства Planorbidae обнаружены в Каменском районе *Anisus spirorbis* и на о. Большой Чухтинский — несколько экземпляров *A. contortus* и *A. vortex*. Авторы благодарят М.В. Винарского (ОмГПУ) за определение видов моллюсков семейств Lymnaeidae, Physidae, Planorbidae и Valvatidae.

ВЫВОДЫ

1. В экскрементах азиатского барсука обнаружен 21 вид моллюсков и еще 4 таксона, определенных до уровня рода и семейства. Наземные моллюски представлены 15 таксонами (14 определены до вида) из 11 семейств (Gastropoda, Pulmonata); пресноводные — 9 таксонами (7 видов) из 7 семейств (Gastropoda и Bivalvia). 2. Большинство моллюсков являются, скорее всего, случайно поглощенными, а не кормовыми объектами. К кормовым объектам, вероятно, можно отнести три вида наземных улиток (*F. fruticum, E. strigella, S. putris)* и пресноводную двустворку *Anodonta* sp. 3. Выборки моллюсков из экскрементов барсука со Среднего Урала и Западной Сибири отличаются по видовому составу и соотношению таксонов.

ЛИТЕРАТУРА

Млекопитающие Казахстана. Т. 3. Ч. 2. Хищные (куньи, кошки) / под ред. Ю.Г. Афанасьева, А.А. Слудского, Ю.А. Бекенова. Алма-Ата: Наука, 1982. 263 с.

Middendorff A. Reise in den äussersten Norden und Osten Sibiriens. Band. 2. Theil 1. Mollusken. St.-Petersburg, 1851. P. 163—464.

Pigozzi G. The diet of the European badger in a Mediterranean coastal area // Acta Theriologica. 1991. Vol. 36. № 3—4. P. 293—306.

Roper T.J., Lüps P. Diet of badgers (*Meles meles*) in central Switzerland: an analysis of stomach contents // Zeitschrift für Säugetierkunde. 1995. Vol. 60. P. 9—19.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СПЕЦИФИКА РЕПРОДУКТИВНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА В ЛЕСОПАРКОВОМ ПОЯСЕ Г. ЕКАТЕРИНБУРГА

Д.В. Змеева

Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург

Ключевые слова: асимметрия кладок, гидрохимические показатели нерестовых водоемов, плодовитость, сибирский углозуб.

Сибирский углозуб, представитель древних хвостатых амфибий, имеет самый широкий ареал среди всех земноводных, что является свидетельством его экологической пластичности (Берман, 2002).

Изучение величины плодовитости является весьма актуальным вопросом, так как потомство земноводных в высокой степени зависит от абиотических факторов и биотического потенциала, следовательно, важное значение имеет число яиц в кладке, компенсирующее высокую смертность личинок и эмбрионов на ранних стадиях развития. Плодовитость сибирского углозуба в различных частях ареала значительно варьирует: в окрестностях г. Якутска среднее количество икринок в кладке составляет 112 шт. (Ларионов,1976), на Сахалине — 39—265 (Шурыгина, 1969; Басарукин, Боркин, 1984), в Пермской области —143±7 (Болотников и др., 1977). Магаданская область: нижнее течение р. Колымы: 32—136, верхнее течение р. Колымы: 41—112 (Ищенко и др., 1995а). Кладка состоит из двух шнуров в той или иной мере асимметричных (Басарукин, Боркин, 1984), причем не выявлено географической изменчивости по этому показателю (Ищенко и др., 1995б).

Цель работы — изучение популяционной специфики репродуктивных показателей сибирского углозуба в лесопарковом поясе г. Екатеринбурга. В соответствии с поставленной целью необходимо было решить следующие задачи: 1) установить наличие градиента антропогенной трансформации лесопарков в зависимости от гидрохимических показателей нерестовых водоемов; 2) исследовать показатели, характеризующие состояние репродуктивной системы самок сибирского углозуба, и проанализировать зависимость между состоянием местообитаний и изучаемыми репродуктивными особенностями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование выполнено на популяциях *Salamandrella keyserlingii,* населяющих следующие лесопарки: Оброшинский, Шарташский, Ка-

линовский, Юго-Западный, Шувакишский, Парк лесоводов России, а также популяциях, обитающих в местообитаниях зоны малоэтажной застройки (III зона): ост. Контрольная и район ул. Самолетной. Контрольный участок располагается на 23-м км Режевского тракта. Сбор материала осуществлялся вручную и визуально оценивался на предмет количества икринок в обоих мешках кладки и примерного количества кладок в водоеме. Материал собирался с 1977 г. и составил 3 730 шнуров. Все расчеты выполнены в программах Statistica 6.0. и Exel (Microsoft Office 7).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительный анализ плодовитости в 1997 и 2008 гг. показал, что ее средние значения обладают определенной популяционной и годичной спецификой (таблица).

Таблица. Среднее число икринок в шнуре S. keyserlingii

Местообитание	*N* (1997 г.)	*n*	*N* (2008 г.)	*n*
Самолетная	73.8±3.7	44	Популяция исчезла	
Контрольная	54.2±3.4	52	62.1±6.3	14
Оброшино	60.3±8.6	8	Популяция исчезла	
Шувакиш	62.3±4.8	26	68.8±3.7	42
Парк лесоводов	85.1±7.7	10	88.2±5.3	20
Шарташский лесопарк	82.7±2.9	69	72.3±2.1	124
Калиновский лесопарк	78.5±2.1	136	73.7±2.7	75
Юго-Западный лесопарк	72.2±2.3	111	77.8±3.1	57
Режевской тракт	67.6±4.9	24	72.7±9.7	6

Примечание: 1997 г.— $F(6, 331) = 2.45$, $p = 0.02$; 2008 г. — $F(8, 471) = 7.54$, $p = 0.000001$.

Максимальные значения асимметрии кладок отмечены в наиболее трансформированных местообитаниях. Распределение абсолютных значений плодовитости по частотным классам отличается от нормального только в случаях экстремальных воздействий (пожар, сильное загрязнение и т.п.). Специфика распределения среднегодовых значений позволяет обнаружить внутрипопуляционные тренды по данному показателю при условии проведения многолетних учетов (рис. 1).

Регрессионный анализ выявил связь между количеством отложенных шнуров и числом яиц в популяциях, подвергающихся существенному антропогенному воздействию (рис. 2).

Для одной из популяций IV зоны (Шарташский лесопарк), где идет активное снижение численности животных, зависимость прямая ($r=0.53$, $p<0.02$) (рис. 2а). Таким образом, с падением численности популяции уменьшается и их плодовитость. В популяци-

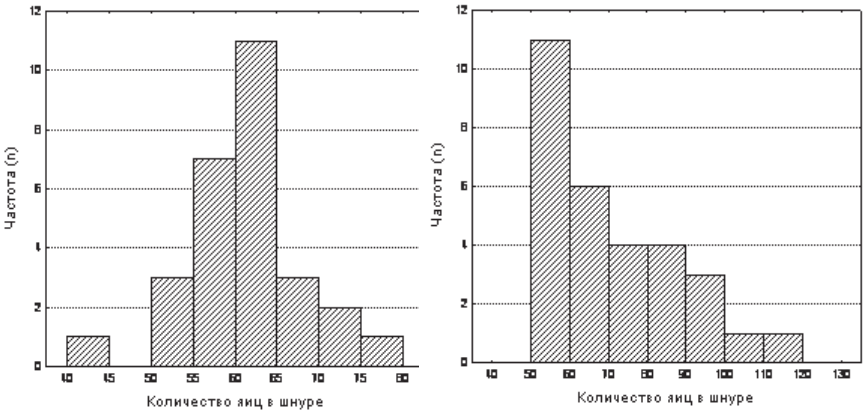


Рис. 1. Распределение среднегодовых значений числа яиц в шнуре в загородной (слева) и шарташской (справа) популяциях.

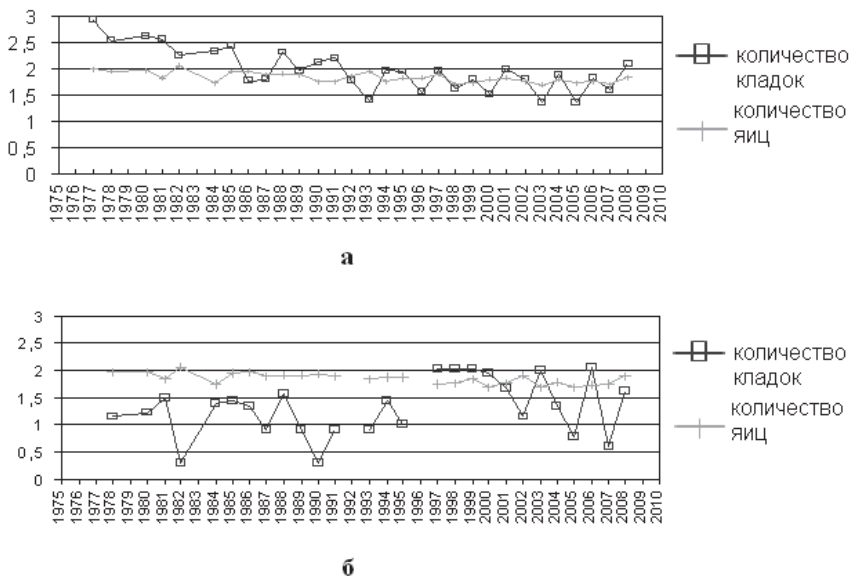


Рис. 2. Десятичный логарифм количества кладок и яиц (популяции: а — Шарташская, б — Самолетная, Контрольная).

ях III зоны — с сильно деградированными сосняками (Самолетная, Контрольная) — отмечается обратная связь между этими зна-

чениями (R= -0.47, p<0.01) (рис. 2б), т.е. при крайне низкой численности животных показатели плодовитости высоки.

Таким образом, динамика численности и плодовитости углозубов, степень асимметрии кладок и частотное распределение среднегодовых значений количества яиц в шнуре позволяют судить о состоянии производителей и наличии определенных популяционных трендов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявлена связь между состоянием нерестовых водоемов, репродуктивными показателями и количеством размножающихся самок *S. keyserlingii.* В сильно деградированных местообитаниях с низким числом самок высок уровень плодовитости, что, вероятно, объясняется отсутствием притока молодых особей. Обратная ситуация наблюдается в лесопарках с более низким уровнем трансформации — наряду со снижением числа особей, составляющих репродуктивное ядро популяции, идет снижение плодовитости и растет асимметрия кладок. Это свидетельствует о выраженной тенденции к росту доли молодых особей и физиологических изменениях в организме производителей при резком падении численности, что выражается в резорбции части яиц и дисбалансе их числа.

ЛИТЕРАТУРА

Басарукин А.М., Боркин Л.Я. Распространение, экология и морфологическая изменчивость сибирского углозуба *Hynobius keyserlingii* на острове Сахалин // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Л.: ЗИН АН СССР, 1984. С. 12—54.

Берман Д.И. Идеальный приспособленец, или адаптивная стратегия сибирского углозуба // Природа. № 10. 2002. С. 59—68.

Болотников А.М., Шураков А.И., Хазиева С.М. О видовом составе, границах распространения и плодовитости амфибий Пермской области // Вопросы герпетологии: Реф. докл. IV Всесоюз. герпетол. конф. Л.: Наука, 1977. С. 39—40.

Ищенко В.Г., Година Л.Б., Басарукин А.М. и др. Размножение // Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870). Экология, поведение, охрана. М., 1995а. С. 86—102.

Ищенко В.Г., Леденцов А.В., Година Л.Б., Кузьмин С.Л. Развитие и рост // Сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870). Экология, поведение, охрана. М., 1995б. С. 103—124.

Ларионов П.Д. Размножение сибирского углозуба в окрестностях Якутска // Зоол. журн. 1976. Т. 55. Вып. 8. С. 1259—1261.

Шурыгина К.И. К биологии сибирского углозуба о. Сахалина // Вопр. биол. 1969. Вып. 2. Тула. С. 154—162.

МЕЖВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МЫШЕЙ РОДОВ *APODEMUS*, *MUS* И *SYLVAEMUS* УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА ПО ЛИНЕЙНЫМ ПАРАМЕТРАМ КРАНИАЛЬНОГО СКЕЛЕТА

С.В. Зыков

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: межвидовая дифференциация, морфология краниального скелета, сем. Muridae, Уральский регион.

Семейство Muridae насчитывает более 100 родов, заселяющих различные климатические зоны. В лесной и лесо-степной зонах Уральского региона представлены шесть видов сем. Muridae. Из обитающих на нашей территории мышей наиболее распространены домовые мыши, которые с поселениями человека заходят далеко на север. Несинантропные виды в большей степени сосредоточены в южных районах (Громов, Ербаева, 1995).

Широкое распространение, важная роль в природе и хозяйственной деятельности человека делают представителей сем. Muridae перспективным модельным объектом для различного рода исследований. Большой интерес представляют вопросы экологии, видообразования, эволюции и таксономии этого семейства (Загороднюк, 1996; Межжерин, 1997; Колчева, 2002; Лашкова и др., 2006). Немаловажной частью таких исследований является видовая диагностика, которая часто затрудняется сложной подвидовой структурой представителей данной группы и значительным проявлением различных форм внутривидовой изменчивости.

В настоящее время сильно возрос интерес к изучению данной группы в связи с развитием филогенетических подходов в систематике (Spiridonova et al., 2004; Steppan et al., 2005). Наряду с широко распространенными в настоящее время молекулярно-генетическими методами, большое количество работ посвящено изучению морфологических признаков и, в частности, морфологии краниального скелета. Признаки строения черепа и зубной системы являются одними из основных при решении вопросов эволюции и диагностики грызунов, поскольку их использование позволяет анализировать современный и ископаемый материал.

Исследования особенностей морфологии краниального скелета важны не только для выделения диагностичных признаков, по которым можно проводить видовое определение современных и

ископаемых животных. Большой интерес также представляют морфо-функциональные особенности строения черепа и зубной системы как одного из показателей адаптации видов к условиям обитания (Воронцов, 1982; Павлинов, 2000).

Цель: оценить степень межвидовой дифференциации мышей родов *Apodemus*, *Mus* и *Sylvaemus* Уральского региона по краниальным характеристикам и выявить морфо-функциональные особенности краниального скелета изучаемых таксонов.

Задачи: 1) по комплексу линейных параметров краниального скелета оценить степень дифференциации мышей родов *Apodemus*, *Mus* и *Sylvaemus* Уральского региона. 2) проанализировать связь морфологических особенностей краниального скелета с функциональной нагрузкой у изучаемых представителей сем. Muridae.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использовались оцифрованные изображения краниального скелета (верхняя и нижняя проекции собственно черепа и лингвальная поверхность нижней челюсти) трех видов мышей из популяций Уральского региона (таблица).

Таблица. Места отловов и количественный состав выборок

Вид	Количество особей	Место сбора материала
Mus musculus Linnaeus, 1758 (домовая мышь)	151	Свердловская и Тюменская области
Sylvaemus uralensis Pallas, 1811 (малая лесная мышь)	147	Оренбургская, Челябинская и Свердловская области
Apodemus agrarius Pallas, 1771 (полевая мышь)	48	Свердловская область

Примечание: материалы отловов автора, сборы Н.Е. Колчевой, Ю.А. Давыдовой и сотрудников группы популяционной цитогенетики.

Анализ линейных параметров краниального скелета изучаемых представителей сем. Muridae проводился по 20 линейным промерам (рис. 1). Измерения производились в трех повторностях с помощью программы TPSdig (Adams et al., 2004). Для статистической обработки результатов использовался пакет прикладных программ STATISTICA 6.0.

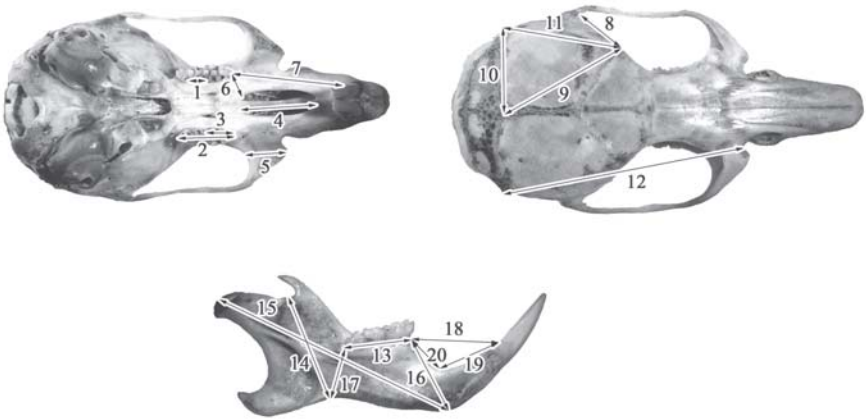


Рис. 1. Схема краниальных и одонтологических промеров.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для оценки степени межвидовой дифференциации по комплексу линейных параметров черепа и зубной системы использовался метод пошагового дискриминантного анализа с включением.

Для оценки степени дискриминации изучаемых видов при использовании различного набора линейных параметров краниального скелета анализ линейных параметров проводился по трем группам признаков. Отдельно в анализ были включены промеры собственно черепа, промеры нижней челюсти и весь комплекс краниальных промеров.

Учитывая высокий уровень возрастной изменчивости, первоначально степень морфологических различий оценивалась внутри двух возрастных классов (сеголетки и зимовавшие). При сравнении одновозрастных групп изучаемых видов было установлено, что возрастные отличия не влияют на степень межвидовой дискриминации; в связи с этим в дальнейший анализ включались особи обеих возрастных групп.

Наибольшая точность дискриминации видов наблюдается при включении в анализ всего комплекса линейных параметров черепа и нижней челюсти, а также только промеров собственно черепа (рис. 2). Использование для дискриминации изучаемых видов всего комплекса краниальных промеров позволяет провести диагностику всех изучаемых видов с точностью 100%. Такой же уровень диагностики наблюдается при включении в анализ только параметров собственно черепа.

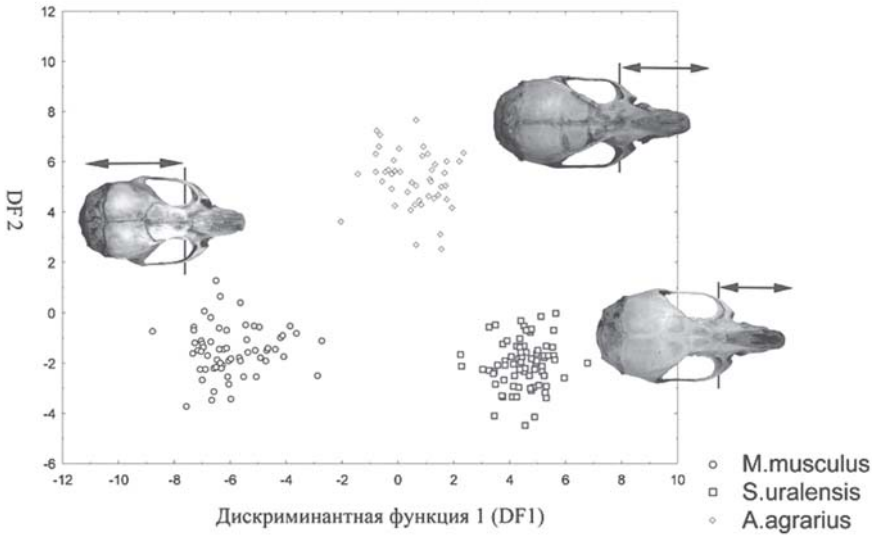


Рис. 2. Распределение изучаемых видов в координатах первой и второй дискриминантных функций (DF) по комплексу промеров собственно черепа.

При использовании в анализе только промеров нижней челюсти происходит уменьшение точности дискриминации. В этом случае точность дискриминации снижается до 94% для малой лесной мыши и 89% для полевой мыши. Высокий уровень дискриминации наблюдается только на уровне р. *Mus* и группы *Apodemus* — *Sylvaemus* (рис. 3).

Наиболее четко во всех вариантах проведения анализа идет отделение домовой мыши от группы *Apodemus* — *Sylvaemus.* Морфологические отличия *M. musculus* характеризуются относительно укороченный лицевым и более выраженный мозговым отделом черепа. Резцовые отверстия домовой мыши более вытянуты и заходят за передний край первого верхнего моляра (M^1). Наблюдается увеличение относительной высоты челюсти (челюсть более массивная), уменьшение общей длины зубного ряда и увеличение длины M^1 относительно других моляров. Такие признаки как увеличенные резцовые отверстия, заходящие за край альвеолы переднего верхнего моляра, и относительное увеличение M^1 по отношению к другим молярам верхнего зубного ряда описаны как видоспецефичные для домовой мыши (Виноградов, Громов, 1952; Громов, Ербаева, 1995; Загороднюк, 1996).

По сравнению с домовой мышью для полевой мыши (*A. agrarius*) и малой лесной мыши (*S. uralensis*) характерен более вытянутый

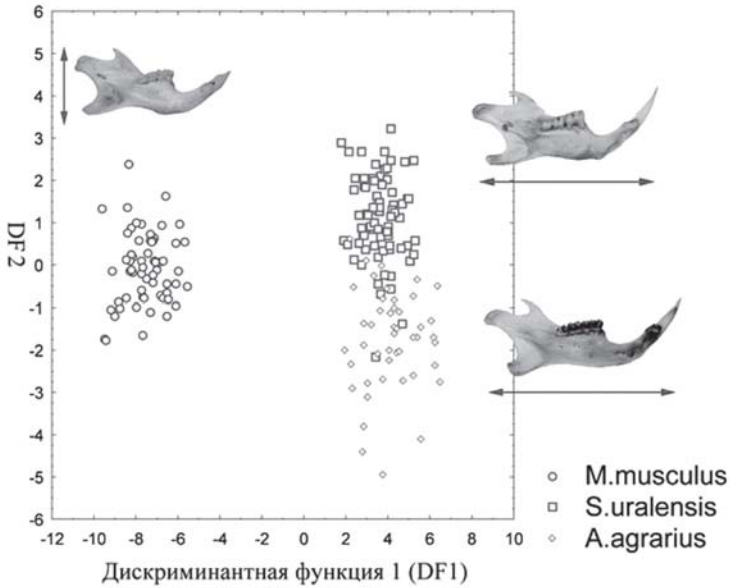


Рис. 3. Распределение изучаемых видов в координатах первой и второй дискриминантных функций (DF) по комплексу промеров нижней челюсти.

череп, с относительно увеличенным лицевым отделом (верхней и нижней диастемами); зубной ряд длиннее чем у домовой мыши; M^1 не увеличен.

Внутри группы *Apodemus — Sylvaemus*, различия в морфологии краниального скелета в большей степени обусловлены абсолютными размерами. Полевая мышь характеризуется более крупным размером черепа. Размеры моляров и относительная длина зубного ряда больше у малой лесной мыши.

У представителей сем. Muridae при переработке пищи происходит чередование грызуще-давящих и перетирающих (продольных и поперечных) жевательных движений (Воронцов, Лабас, 1968), однако доля их в процессе жевания может меняться в зависимости от преобладания в рационе определенного вида кормов. О преобладании какого-либо типа жевательных движений можно судить по развитию элементов зубной системы или различных типов жевательной мускулатуры. Особенности развития некоторых структур черепа (преимущественно нижней челюсти) и степень развития зубной системы непосредственно связаны с особенностями питания животных (Лебедкина, 1949; Воронцов, 1967; Окулова, 2000; Renaud et al., 2007). При различных типах жевательных движений

меняется угол наклона сочленовного отростка нижней челюсти и положение сочленовной головки (Воронцов, 1982). У наиболее зеленоядных и наименее семеноядных видов рода *Apodemus* размеры верхней и нижней диастемы по отношению к длине черепа и нижней челюсти относительно меньше (Окулова, Антонец, 2002).

Можно предположить, что увеличение относительной длины M^1 и редукция M^3 у домовой мыши (рис. 4) связаны с преобладанием продольных перетирающих жевательных движений, что часто наблюдается у зеленоядных форм (Воронцов, 1982). В группе *Apodemus — Sylvaemus,* напротив, преобладают поперечные жевательные движения, что подтверждается наличием дополнительных боковых угорков. В пользу предположения о более выраженной семеноядности мышей группы *Apodemus — Sylvaemus* свидетельствует более вытянутая форма черепа, а также увеличение размеров диастемы верхней и нижней челюсти.

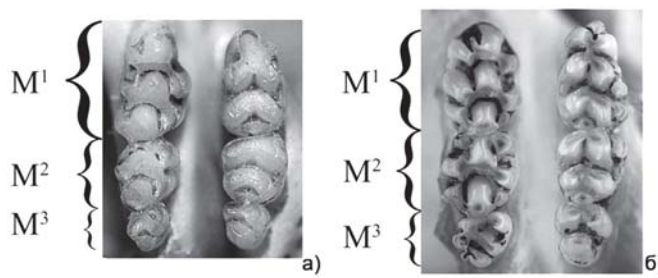


Рис. 4. Особенности строения верхнего и нижнего зубных рядов мышей: а) домовая мышь (M. musculus); б) малая лесная мышь (S. uralensis).

Различия в пропорциях челюсти и различная развитость области отростков нижней челюсти, скорее всего, связаны с преобладанием различных групп жевательных мышц, либо смещением мест их крепления. Следует, однако, отметить, что в некоторых исследованиях влияние пищевой специализации на форму челюсти не подтвердилось (Павлинов, 2000).

ВЫВОДЫ

1. Дискриминация трех видов мышей возможна при использовании полного спектра промеров черепа и нижней челюсти или отдельно по параметрам черепа. При использовании промеров только нижней челюсти степень дифференциации снижается, хорошо отделяется р. *Mus* от группы *Apodemus — Sylvaemus*. Также

высокий уровень дискриминации наблюдается по качественным признакам, ранее отмеченным в литературе.

2. Морфологические отличия изучаемых видов проявляются в абсолютных размерах и пропорциях черепных признаков, а также в различной выраженности элементов зубной системы. Наиболее четко, как по всему комплексу краниальных и одонтологических признаков, так и по морфологическим признакам отдельных структур краниального скелета, отделяется от двух других видов домовая мышь. Морфология черепа родов *Apodemus и Sylvaemus* более схожа; при отсутствии возможности применения всего комплекса краниальных промеров для дифференциации данных родов необходимо учитывать внутривидовую изменчивость животных.

3. Различия в строении нижнечелюстного аппарата и зубной системы р. *Mus* и группы *Apodemus — Sylvaemus* связаны с адаптациями данных видов к различным видам кормов. Это проявляется в строении структур зубов и нижней челюсти, которые могут характеризовать различные типы жевательных движений.

Автор выражает искреннюю благодарность канд. биол. наук Н.Е. Колчевой, канд. биол. наук Ю.А. Давыдовой и сотрудникам группы популяционной цитогенетики ИЭРиЖ УрО РАН за предоставленный материал, канд. биол. наук А.В. Бородину, канд. биол. наук Е.А. Марковой за всестороннюю поддержку при выполнении данной работы. Работа выполнена в рамках программы «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем (подпрограмма 2 «Эволюция гео-биологических систем»)» и при финансовой поддержке РФФИ (грант № 07—04—96124) и программы развития ведущих научных школ (НШ— 1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

ЛИТЕРАТУРА

Виноградов Б.С., Громов И.М. Грызуны фауны СССР. Л., 1952. 256 с.

Воронцов Н.Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1967. 232 с.

Воронцов Н.Н., Лабас Ю.А. К сравнительной биомеханике челюстного аппарата некоторых мышеобразных (Muroidea) грызунов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73. Вып. 5. С. 5—17.

Воронцов Н.Н. Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Ч. 1. Морфология и экология. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1982. 452 с.

Громов И.М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб., 1995. 522 с.

Загороднюк И.В. Таксономическая ревизия и диагностика грызунов рода *Mus* из Восточной Европы // Вестн. зоологии. 1996. Т. 6. № 1. С. 28—46.

Колчева Н.Е. О видовой принадлежности лесной мыши Южного Урала // Экологические проблемы горных территорий. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2002. С. 166—170.

Лашкова Е.И., Дзеверин И.И., Межжерин С.В. Изменчивость нижней челюсти у лесных мышей, *Sylvemus* (Muridae, Rodentia), фауны Украины // Вестн. зоологии. 2006. Т. 40. № 4. С. 359—366.

Лебедкина Н.С. Морфофункциональный анализ черепа зайцев и полевок: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1949. 19 с.

Межжерин С.В. Систематическая ревизия мышей рода *Apodemus* Kaup, 1829 (Rodentia, Muridae) // Вестн. зоологии. 1997. № 4. С. 29—41.

Окулова Н.М. Морфометрическая дифференциация популяций желтогорлой мыши в связи с анализом трофических адаптаций // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. М., 2000. С. 121—125.

Окулова Н.М., Антонец Н.В. Сравнительная характеристика экологии мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Днепровско-Орельского заповедника // Поволжский экологический журнал. 2002. № 2. С. 108—128.

Павлинов И. Я. Геометрическая морфометрия черепа мышевидных грызунов (Mammalia, Rodentia): связь формы черепа с пищевой специализацией // Журн. общей биологии. 2000. Т. 61. № 6. С. 583—600.

Adams D.C., Rolf F.J., Slice D.E. Geometric morphometrics: ten years of progress following the «revolution» // Ital. J. Zool. 2004. Vol. 71. P. 5—16.

Renaud S., Chevret P., Michaux, J.R. Morphological vs. molecular evolution: ecology and phylogeny, both shape the mandible of rodents // Zoologica Scripta. 2007. Vol. 36. P. 525—535.

Spiridonova L. N., Chelomina G. N., Moriwaki K. et al. Genetic and taxonomic diversity of the house mouse *Mus musculus* from the asian part of the Former Soviet Union // Russian Journal of Genetics. 2004. Vol. 40. N. 10. P. 1134—1143.

Steppan S., Adkins R., Spinks P., Hale C. Multigene phylogeny of the Old World mice, Murinae, reveals distinct geographic lineages and the declining utility of mitochondrial genes compared to nuclear genes // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2005. Vol. 37. P. 370—388.

АВТОСТЕРИЛИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ *GLADIOLUS TENUIS* НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

О.В. Зюзина

Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург

Ключевые слова: гладиолус тонкий, клональное размножение, полиплоидия, стерильность, Южный Урал.

Gladiolus tenuis Bieb. *(G. imbricatus* L., *G. rossicus* Pers., *G. galiciensis* Bess., *G. neglectus* Schult.*)* обитает на сухих лугах и в кустарниковых зарослях Средиземноморья, Восточной и Средней Европы; от Крыма

и Кавказа до юга Ленинградской обл. Стебель прямой, 30—50 см высотой. Цветков от 3 до 14 в одностороннем густом, но коротком соцветии. Околоцветник темно-пурпурный, довольно крупный. Листьев 2—3, они линейные, 15—30 см длиной. Число хромосом: $2n=60$. Размножение семенное и вегетативное — дочерними луковицами.

Известно, что в некоторых популяциях вегетативно размножающихся видов происходят процессы, приводящие к стерилизации. Эти процессы усиливаются на границе ареалов клональных видов. Постоянная стерильность на генетическом уровне может быть вызвана изменениями в плоидности или другой разбалансировкой хромосомных чисел, приводящим к нарушениям мейоза. Генетическая стерильность может быть результатом мутаций ядерного или цитоплазматического геномов, что приводит к нарушению семенного размножения. Кроме генетических, существуют экологические причины стерильности: отсутствие опылителей во время цветения, невозможность вызревания семян.

Генетическое разнообразие в популяциях *G. tenuis* на Южном Урале и в Волгоградской области оценивали, используя изоферментный анализ. Электрофорез проводили в 6.4% ПААГ в трис-ЭДТА-боратной системе. Гистохимическое окрашивание производили по стандартной методике. Для анализа использовали 12 локусов по 7 ферментным системам. Фертильность пыльцы определяли ацетокарминовым методом. В каждой популяции исследовали 20 растений. Для каждого растения подсчитывали 200 пыльцевых зерен. Характер взаимодействия пыльца-пестик оценивали с помощью люминесцентной микроскопии (Leica DM 5000 B). В качестве флуорохрома использован водный раствор анилинового синего.

Полученные результаты позволяют сделать следующие выводы: популяции *G. tenuis* в Волгоградской области являются поликлональными, а на Южном Урале — моноклональными.

В уральских популяциях пыльцевые трубки не прорастают на рыльцах, мало фертильных пыльцевых зерен (62%), тогда как в волгоградских популяциях пыльцевые трубки прорастают в направлении к семяпочкам, значительная часть пыльцы фертильна (90%). Вероятные причины стерильности *G. tenuis* на Южном Урале: полиплоидия и самонесовместимость.

В дальнейшем мы планируем исследовать большее количество популяций *G. tenuis* на Южном Урале, провести в условиях ботанического сада и в природных популяциях принудительное опыление, что позволит подтвердить или опровергнуть предположение о наличии самонесовместимости особей.

ИСКОПАЕМЫЕ ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ НАВЕС СВЕТЛЫЙ НА РЕКЕ СЕРГЕ (СРЕДНИЙ УРАЛ)

Е.П. Изварин

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: ископаемые фауны, мелкие млекопитающие, плейстоценовая и голоценовая история.

Долина реки Серги сравнительно узкая (0.5—0.8 км) и глубоко врезана. Река, меандрируя, поочередно размывает то правый, то левый берег. В результате этого по обрывистым берегам сформировались значительные скальные обнажения, доходящие местами до 20—30 м в высоту. Скалообразующей породой здесь являются серые и светло-серые девонские известняки (Прокаев, 1963). В долине происходит активное карстование и, как следствие, образование в скалистых берегах реки пещер, гротов, ниш, навесов, которые служат местом накопления зоогенных отложений. Наиболее древняя для данной территории фауна мелких млекопитающих описана из отложений пещеры Аракаево 8 — Аракаевская фауна. Время ее существования относится к первой половине позднеледниковья — 15 739±590; ИЭМЭЖ-230 (Смирнов, 1993). Голоценовая история мелких млекопитающих прослежена по материалам из пещеры Дыроватый камень, скальных навесов Бажуково III и Старик и из грота Филин. Тем не менее для данной территории и для всей южной части западного склона Среднего Урала в голоценовой истории фауны имеются «белые пятна». В данной работе приведено описание нового материала из отложений навеса Светлый.

Цель работы: охарактеризовать фауны мелких млекопитающих из отложений навеса Светлый и определить их место в общей схеме поздневалдайских и голоценовых фаун долины р. Серги.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе представлен материал из трех слоев отложений навеса Светлый: слои 2 (светло-серая супесь), 4 (темно-коричневый суглинок) и 5 (светло-коричневая глина). В слоях 3 (темно-коричневая супесь) и 4 были обнаружены артефакты, возраст которых лежит в диапазоне от верхнего палеолита/мезолита до энеолита. Подробное описание этого местонахождения, археологических находок и вертикального профиля раскопа приведено ранее (Волков и др., 2007). Описание фауны мелких млекопитающих проводили только по сохранившимся щечным зубам. Фауна из слоя 2 изучена на мате-

риале из одного условного горизонта с глубины 0.4—0.5 м (874 зуба). В слое 4 обнаружено около 2645 зубов, а в слое 5—538 (таблица).

При анализе остеологического материала пользовались методиками, приведенными в предыдущей работе (Изварин, 2008). Необходимо отметить, что узкочерепная полевка *(Microtus gregalis* Pallas, 1779*)* рассмотрена отдельно, поскольку на данный момент ее относят к полизональным видам. Мышовка *(Sicista* Gray, 1827*)* также не была включена ни в одну из экологических групп из-за трудностей с видовым определением ископаемых остатков этого вида.

Таблица. Соотношение долей видов (%) в фауне мелких млекопитающих из отложений навеса Светлый

Виды	Слой 2	Слой 4	Слой 5
Ochotona cf. *pusilla*	1	0.7	2
Sciurus vulgaris	0	0.3	0
Citellus major	0.5	0	0.7
Sicista sp.	1	9	0
Apodemus agrarius	0.5	0	0
Apodemus cf. *uralensis*	2	0.3	0
Cricetulus migratorius	1	0.5	5
Cricetus cricetus	0	2	0
Clethrionomys rufocanus	3	1	0
Cl. ex gr. *rutilus-glareolus*	10	8	1
Lagurus lagurus	17	3	17
Eolagurus luteus	2	0.3	1
Dicrostonyx sp.	25	3	23
Lemmus/Myopus (?)	1	0.3	1
Arvicola terrestris	3	6	0.7
Microtus gregalis (M/1)	20	36	31
M. oeconomus (M/1)	10	21	15
M. agrestis (M2/)	3	9	0.7
Суммарное максимальное количество одноименных зубов (100%)	220	582	148
Суммарное количество зубов в слое, шт.	874	2645	538

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Слой 5 представляет собой вязкую светло-коричневую глину, лежащую непосредственно на скальном ложе. Его мощность 0.8 м. В этом слое обнаружено 582 зуба 13 видов мелких млекопитающих. Наибольшое количество остатков принадлежит четырем видам: узкочерепной полевке (31%), копытному леммингу (23), степной пеструшке (17) и экономке (15) (рис. 1). Ископаемая фауна долины реки Серги с подобной структурой животного населения описана Н.Г. Смирновым (1993) как аракаевская фауна по материалам из пещер Аракаево 8 и Дыроватый камень. Время ее су-

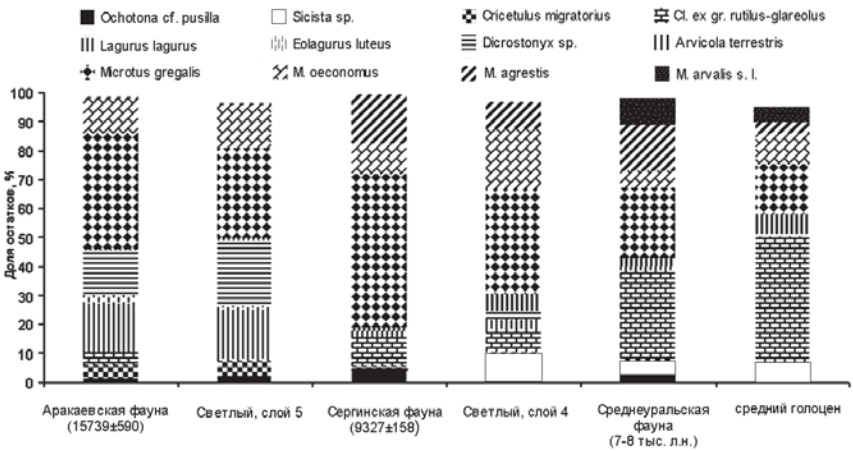


Рис. 1. Типы ископаемых фаун долины реки Серга: представлены очень многочисленные, многочисленные и обычные виды. Названия фаун даны по Н.Г. Смирнову (1993).

ществования на данной территории относится к позднеледниковью. В фаунах подобного типа среди зональных групп доминируют перигляциальные виды (узкочерепная полевка и копытный лемминг) и степные. Доля лесных видов незначительна (рис. 2).

Слой 4 — темно-коричневый суглинок мощностью до 0.4 м. Общее количество найденных щечных зубов, принадлежащих 15 видам мелких млекопитающих, составило 2 645 единиц.

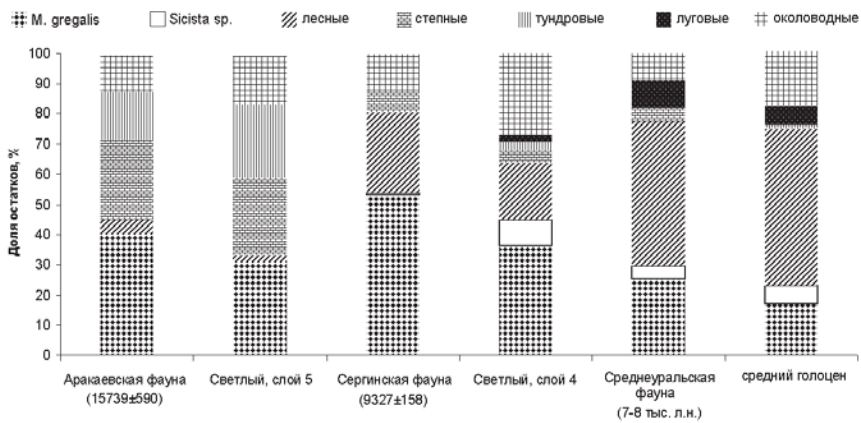


Рис. 2. Типологизация ископаемых фаун мелких млекопитающих долины реки Серга по структуре зональных групп.

Предварительные результаты анализа по этому слою опубликованы ранее (Изварин, 2006; Izvarin, 2008). Новый материал подтвердил выделение этой фауны в самостоятельный этап раннеголоценовой истории населения мелких млекопитающих долины реки Серги — грегалисно-экономусный. По своему составу и структуре животного населения, а также по структуре зональных групп эта фауна занимает промежуточное положение между Сергинской (возраст по C^{14} — 9 327±158 лет; ИЭМЭЖ-1072, ИЭРИЖ-185) и Среднеуральской (7—8 тыс. л. н.) фаунами. Таким образом, вероятное время существования исследуемой фауны — 8—9 тыс. л. н.

Слой 2 — светло-серая супесь мощностью до 0.5 м. Фауна из слоя 2 изучена на материале из одного условного горизонта с глубины 0.4—0.5 м. Всего обнаружено 874 щечных зуба 16 видов мелких млекопитающих. Высокие доли тундровых и степных видов (25 и 21.5% соответственно) отличают фауну этого слоя от экономусно-грегалисной из слоя 4 и сближают ее с поздневалдайской фауной из слоя 5 (см. таблицу). Однако в отличие от поздневалдайских фаун здесь высока доля лесных видов (16%). Археологические находки из нижележащих отложений (слои 3 и 4) датированы интервалом от верхнего палеолита/мезолита до энеолита. Следовательно, накопление слоя 2, вероятнее всего, произошло во второй половине голоцена. Известно, что доли остатков копытного лемминга, степной пеструшки и серого хомячка уже в раннеголоценовых фаунах не превышают 5% (см. рис. 1). Таким образом, высокие доли степных и тундровых видов в фауне слоя 2 связаны, скорее всего, с перемешиванием в процессе осадконакопления исходного голоценового материала с более древним, возможно, позднеплейстоценовым. На возрастную неоднородность материала в этом слое также указывает совместное залегание костей лося, с одной стороны, и северного оленя и песца, с другой.

ВЫВОДЫ

Фауна из слоя 5 (навес Светлый, р.Серга, Средний Урал), представляет собой вариант Аракаевской фауны позднего плейстоцена. Вероятное время накопления этого слоя — 14—15 тыс. л. н.

Фауна из слоя 4 — самостоятельный этап раннеголоценовой истории населения мелких млекопитающих долины реки Серга. По двум видам-доминантам этой фауне присвоено название грегалисно-экономусная. Время ее существования — конец раннего голоцена (8—9 тыс. л. н.).

Фауна из слоя 2 является результатом перемешивания голоценового костного материала с более древним, возможно позднеплейстоценовым.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 08—04—00663), программы «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем» и программы развития ведущих научных школ (НШ—1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

ЛИТЕРАТУРА

Волков Р.Б., Улитко А.И., Изварин Е.П. Новый памятник Каменного века в долине реки Серга (Средний Урал) // XVII уральское археологическое совещание. Екатеринбург-Сургут, 2007. С. 72—74.

Изварин Е.П. Новые материалы по фауне мелких млекопитающих позднего плейстоцена и раннего голоцена на западном склоне Среднего Урала // Экология в меняющемся мире. Мат. конф. молод. ученых. Екатеринбург: «Академкнига», 2006. С. 82—83.

Изварин Е.П. Позднеплейстоценовая и голоценовая история фауны мелких млекопитающих долины реки Чусовая (Средний Урал) // Биосфера Земли: прошлое, настоящее, будущее. Мат. конф. молод. ученых. Екатеринбург: «Гощицкий», 2008. С. 84—89.

Прокаев В.И. Физико-географическая характеристика юго-западной части Среднего Урала и некоторые вопросы охраны природы этой территории. Свердловск, 1963. 185 с.

Смирнов Н.Г. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург, 1993. 64 с.

Izvarin E. P. Rodent fauna from Early Holocene deposits of rock shelter Svetliy in a valley of Serga River (the Middle Ural) // 11th International Conference Rodens et Spatium on Rodent Biology: Abstracts List of Participants. Myshkin, 2008. P. 140—141.

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРНЫХ УСЛОВИЙ В ПЕРИОД РАЗВИТИЯ ГУСЕНИЦ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА (*LYMANTRYA DISPAR* L.) НА ЭНДОГЕННУЮ АКТИВНОСТЬ ПЕРЕКИСНОГО ОКИСЛЕНИЯ ЛИПИДОВ МЕМБРАН ДОЧЕРНЕГО ПОКОЛЕНИЯ

Г.И. Клобуков, Е.М. Андреева, Н.В. Шаталин, Т.М. Стрельская

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: непарный шелкопряд, перекисное окисление липидов, холодовой стресс.

Во время вспышки массового размножения непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) в зауральской популяции (с 2005 г. по настоящее время), трижды в период питания гусениц устанавливались длительные периоды аномально низких температур (2006—2008 гг.). В 2006 г.

длительное похолодание привело к массовой гибели гусениц в естественных условиях, в результате чего резко снизилась плотность кладок (с 10—15 на дерево до 0.5—3). Однако после похолодания в период питания гусениц в 2008 г. плотность кладок резко возросла (с 1—3 до 5—15). В связи с этими различиями в реакции популяции на экстремальные температурные условия в разные годы целью исследования было выявление связи показателей развития гусениц с изменением состава корма при выращивании их в лабораторных условиях.

Яйцекладки ежегодно (2005—2008 гг.) собирали в березовых насаждениях Каменск-Уральского района Свердловской области вблизи п. Покровское. Гусениц выращивали в групповом режиме на стандартной искусственной питательной среде (ИПС) и ее вариантах — без аскорбиновой кислоты (АК) и с добавлением ионов железа (150 мг $FeSO_4 \times 7H_2O$ на 500 г среды). Отмечали соотношение возрастов и смертность на 15-й день развития и общую продолжительность фазы гусеницы. Содержание каротиноидов в гусеницах определяли по стандартной методике на спектрофотометре СФ-46. Мониторинг динамики лета самцов непарного шелкопряда проводили с помощью феромонных ловушек.

В 2006 г. в период 2—8 июля произошло резкое похолодание. В связи с этим отмечалась массовая гибель гусениц, не успевших окуклиться. Кладки, в основном, смогли отложить только самки, вышедшие до начала повторного похолодания во второй декаде июля.

В 2007 г. две последние декады мая были очень теплыми, но в первой декаде июня резко похолодало. В 2007 г. наблюдалось два одинаковых пика лета бабочек с разрывом в неделю, когда лёт полностью отсутствовал. Это свидетельствует о высоком уровне выживания потомства тех особей, которые смогли пережить холода и летели во второй половине августа 2006 г.

Гусеницы, выращенные из кладок 2005 г. в лабораторных условиях на стандартной ИПС, показали высокие уровень жизнеспособности, скорость развития и массу куколок (Андреева и др., 2008).

В лабораторных условиях впервые за много лет мы не смогли вырастить гусениц в групповом режиме из кладок 2006 г. На стандартной ИПС отмечалась массовая смертность в первом возрасте с отказом гусениц питаться на предлагаемой среде. Относительно нормального развития мы смогли добиться, полностью убрав из среды АК.

При выращивании гусениц из кладок 2007 г. отмечался высокий уровень каннибализма (более 50%), что часто проявлялось в съедании кутикулы и гиподермы. В связи с тем, что в кутикуле и гиподерме сосредоточено большое количество эумеланина (ловушка свободных

радикалов), мы предположили, что основной причиной каннибализма являлся недостаток эндогенных активаторов свободно-радикальных процессов. Одним из таких активаторов являются ионы железа. При переводе части гусениц со стандартной ИПС на ИПС с $FeSO_4$ на 16 день развития каннибализм отмечался три дня после перевода и в дальнейшем прекратился. В варианте с обычной ИПС каннибализм наблюдался до окукливания. В общей сложности он составил 80%. Развитие гусениц было крайне замедленным.

При выращивании гусениц в 2007—2008 гг. на питательной среде с добавлением $FeSO_4$ и при пониженном содержании антиоксидантов (без АК) наблюдалась более высокая скорость развития по сравнению с вариантом выращивания на стандартной ИПС (таблица).

Таблица. Соотношение возрастов и смертность (%) гусениц зауральской популяции непарного шелкопряда при групповом содержании на разных вариантах ИПС на 15 день

Доля гусениц, %	2007 г.			2008 г.	
	ИПС	ИПС с $FeSO_4$	ИПС без АК	ИПС	ИПС с $FeSO_4$
I возраста	12	4	0	6	4
II возраста	75	9	6	74	7
III возраста	13	21	90	20	62
IV возраста	0	65	4	0	27
V возраста	0	1	0	0	0
Смертность	7	5	10	11	6

В конце мая 2008 г. после распускания листвы и отрождения гусениц отмечалось резкое похолодание. Оно закончилось 12 июня, но уже 24 июня до 50% гусениц было в пятом возрасте. Осенью 2008 г. плотность популяции резко возросла. При выращивании гусениц из кладок 2008 г. отмечалось активное питание на ИПС с ионами железа, при этом на стандартной ИПС каннибализм проявлялся еще более выраженно (более 90% гусениц было съедено), чем у гусениц из кладок 2007 г.

По литературным данным, холодовой стресс вызывает физиологические и биохимические изменения в организме, в частности, увеличение образования активных форм кислорода, участвующих в процессах перекисного окисления липидов (ПОЛ) мембран. По мнению многих авторов, ПОЛ является ключевым механизмом регуляции функционирования мембран, а изменение активности этих процессов может влиять на устойчивость организма к холодовому стрессу. Для поддержания оптимального уровня активности ПОЛ

организм увеличивает долю эндогенных антиоксидантов (каталазы, дисмутазы, фенольных соединений) (Сорокина и др., 1997). ПОЛ может регулироваться и экзогенными агентами. В роли антиоксидантов могут выступать каротиноиды и аскорбаты. Помимо антиоксидантной активности каротиноиды могут выполнять прооксидантную роль, заключающуюся в способности переводить ионы Fe^{3+} в Fe^{2+} (Polyakov et al., 2001). Ионы металлов (в том числе и Fe^{2+}) могут индуцировать ПОЛ через инициализацию свободно-радикальных процессов. Баланс между этими разнонаправленными процессами также участвует в регуляции ПОЛ. По нашим данным, гусеницы на стандартной ИПС накапливали в теле большее количество каротиноидов, чем гусеницы на ИПС с Fe^{2+}. Возможно, таким образом у гусениц, выращенных на диете с Fe^{+2}, усиливаются свободно-радикальные процессы, повышающие окислительно-восстановительную активность и выравнивающие соотношение про- и антиоксидантов. Избыток каротинов, возможно, запускает цикл частичной реактивации ионов железа. Это подтверждается и тем, что при переводе гусениц из кладок 2008 г. с ИПС с Fe^{2+} на обычную ИПС в любом возрасте общая скорость роста выше, чем при изначальном питании на стандартной ИПС. Каннибализм проявляется только при переводе на обычный корм после выхода гусениц на второй возраст. В этом же варианте наблюдается замедление развития по сравнению с другими (пересадка на стандартную ИПС в 3—5 возрастах).

Мы предполагаем, что последствия холодового стресса насекомые могут компенсировать как с помощью эндогенных, так и экзогенных регуляторов ПОЛ. Однако ориентация на эндогенные регуляторы приводит к повышенной смертности особей (Беньковская, 2009). Возможно, что феномен отказа от питания и неактивное питание на стандартной ИПС гусениц, чье родительское поколение пережило длительное воздействие низких температур, обусловлено более высоким уровнем ориентации этих гусениц на экзогенные регуляторы ПОЛ.

В связи с регулярной повторяемостью весенних холодов на северной границе ареала, одним из направлений адаптации непарного шелкопряда к таким условиям может быть более высокий уровень ориентации на экзогенные активаторы ПОЛ, особенно в младших возрастах. Это предположение хорошо согласуется с имеющимися в литературе данными (Беньковская, 2009) о различиях в реакции на температурные стрессы насекомых южных и северных популяций.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта для молодых ученых и аспирантов Президиума УрО РАН за 2009 г.

ЛИТЕРАТУРА

Андреева Е.М., Пономарев В.И., Шаталин А.В. Морфофизиологические и трофические характеристики гусениц непарного шелкопряда *Lymantrya dispar* L. (Lepidoptera, Lymantriidae) в зависимости от гидротермических условий и плотности популяции // Энтомол. обозр. 2008. Т. 87. № 3. С. 503—513.

Беньковская Г.В. Стресс-реакция как механизм реализации адаптивного потенциала особей и популяций насекомых: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Уфа, 2009. 42 с.

Сорокина И.В., Крысин А.П., Хлебникова Т.Б. и др. Роль фенольных антиоксидантов в повышении устойчивости органических систем к свободно-радикальному окислению. Новосибирск, 1997. 67 с.

Polyakov N.E., Leshina T.V., Konovalova T.A., Kispert L.D. Carotinoides as scavengers of free radicals in a fenton reaction: antioxidants or pro-oxidants? // Free Radical Biology and Medicine. 2001. Vol. 31. № 3. P. 398—404.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДЕМОГРАФИЯ ЧЕЛОВЕКА: ОБЩЕЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ И РОЛЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ

И.П. Колотова

Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург

Ключевые слова: демография, миграции, ресурсы, рождаемость, смертность.

Слово «популяция» дословно означает «население». Таким образом, данный термин пришел в биологию из демографии человека. Это, по-видимому, привело к тому, что слово «популяция», сделавшись биологическим термином (поначалу в генетике), сохранило большую степень неопределенности (Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

Основной целью работы было исследование степени влияния показателей использования ресурсов, а также закономерностей, известных в популяционной экологии (животных), на интегральную характеристику динамики населения людей — его прирост. На современном этапе постановка и решение таких задач представляются актуальными как никогда ранее, так как область экологической демографии охватывает большой спектр научных дисциплин, как естественнонаучного, так и гуманитарного циклов (Кряжимский, Большаков, 2005).

Проанализированы характеристики 15 стран, 10 из которых — относительно «богатые», т.е. имеющие сравнительно высокий

ВНП — страны Балтийского региона (Дания, Швеция, Норвегия, Эстония, Латвия, Литва, Польша, Германия, Россия и Финляндия), а 5 — это страны юга Восточной Европы, с меньшим, в среднем, ВНП (Болгария, Венгрия, Словакия, Словения, Хорватия). Выбор стран в некоторой степени объяснялся доступностью демографических данных.

Решение поставленной задачи требовало поиска и систематизации достоверных демографических данных за недавние годы (2002 – 2007 гг.). Анализ населения проводили способами, принятыми в популяционной демографии (Коли, 1979). Демографические характеристики были разбиты на две группы: 1) динамические (рождаемость, смертность, миграционный поток, т.е. разность между иммиграцией и эмиграцией); 2) интегральные (плотность, абсолютная численность, уровень урбанизации, показатели возрастной структуры населения — доли младшей и старшей возрастных групп). Кроме того, применяемый подход предусматривал включение в анализ функциональных показателей, отражающих использование ресурсов среды, — валовой национальный продукт (ВНП) и расходование энергии.

В качестве основных источников информации использовали: 1) географический ежегодник The Word Factbook 2007 (Central Intelligence Agency); 2) данные организации по демографическому мониторингу при Государственном Департаменте США (Population Reference Bureau); 3) данные ООН для Европы (United Nations Economic Commission for Europe).

Для обработки материала применяли, главным образом, корреляционный анализ (Дрейпер, Смит, 1973). При этом использовали преимущественно ранговые коэффициенты Спирмена (r_S), дающие более надежные оценки при работе с малыми и неравнозначными по диапазону изменчивости выборками (Глотов и др., 1982).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проведенный анализ показал положительную линейную связь смертности в пяти странах Восточной Европы с уровнем урбанизации (чем выше урбанизация, тем выше смертность: $r_S = 0.97$; $p = 0.005$) и более слабую отрицательную связь доли пожилого населения с плотностью населения (чем выше плотность населения, тем ниже доля пожилых людей: $r_S = -0.94$; $p = 0.01$). Из проведенного анализа можно сделать вывод, что в странах Восточной Европы основной фактор динамики численности — смертность, которая, в свою очередь, определяется степенью урбанизации.

В 10 странах Балтийского региона интенсивность миграции была в целом положительной (иммиграция превышала эмиграцию) и зависела от ВНП ($r_S = 0.65$; $p = 0.043$), причем именно эта демографическая характеристика вносила, наряду со смертностью ($r_S = -0.84$; $p = 0.002$), существенный вклад в прирост населения ($r_S = 0.79$; $p = 0.006$), больший, чем рождаемость ($r_S = 0.66$; $p = 0.038$). В этих странах проявилась тенденция к положительной связи миграционного потока со смертностью (уезжают оттуда, где больше смертность). В общем прирост населения относительно «богатых» стран Балтийского региона определялся более миграцией и смертностью, чем естественным воспроизводством населения.

Анализ 15 исследованных стран Европы показал значимую отрицательную линейную связь скорости роста населения со смертностью ($r_S = -0.81$; $p = 0.002$) и миграционным потоком ($r_S = 0.79$; $p = 0.0005$), но не вполне значимую — с рождаемостью ($r_S = 0.49$; $p = 0.06$). В свою очередь, рождаемость за проанализированный период демонстрировала тенденцию ($r_S = 0.49$; $p = 0.063$) к увеличению с ростом ВНП — чем богаче страна, тем больше была рождаемость. Это не согласуется с результатами, полученными в глобальном масштабе и (или) за более длительный период времени, указывающими на отрицательную связь рождаемости с уровнем благосостояния (Медоуз и др., 1994). По-видимому, кратковременная и довольно слабая положительная связь рождаемости с уровнем благосостояния может происходить на фоне долговременной (и устойчивой) тенденции к снижению производства потомства в «богатых» обществах, главным образом, за счет увеличения доли недавних иммигрантов в населении «богатых» стран. Рождаемость слегка снижалась с ростом плотности населения ($r_S = -0.44$; $p = 0.098$). Это согласуется с результатами анализа зависимостей демографических характеристик в Европе от средней плотности населения (Колотова, 2007). Значение ВНП определяло также уровень смертности (отрицательная связь: $r_S = -0.75$; $p = 0.001$) и величину миграционного потока (положительная связь: $r_S = 0.71$; $p = 0.003$). Последний показатель имел тенденцию к связи и с уровнем потребления энергии ($r_S = 0.55$; $p = 0.032$). Уровень миграции (разность иммиграции и эмиграции) оказался достоверно и отрицательно связан с уровнем смертности ($r_S = -0.61$; $p = 0.016$), а положительно — с долей младшей возрастной группы ($r_S = 0.54$; $p = 0.037$). Иными словами, в целом в Европе уезжают больше оттуда, где больше смертность, а приезжают (в основном молодые люди) — туда, где больше уровень благосостояния. В целом величина ВНП (фактор, определяющий большин-

ство демографических характеристик) положительно коррелировала с уровнем расходования энергии ($r_S = 0.70$; $p = 0.004$), отражающим использование резервных фондов биосферы.

Таким образом, определяющие факторы динамики населения в исследованных странах Европы — смертность и миграционный поток, а не естественное воспроизводство. Оба этих показателя определяются «богатством» страны (с ростом ВНП первый снижается, а второй увеличивается). В свою очередь, ВНП связан с интенсивностью использования глобальных ресурсов разными обществами.

ЛИТЕРАТУРА

Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н.Н. Биометрия. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 264 с.

Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ М.: Статистика, 1973. 392 с.

Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.

Колотова И.П. Плотностные зависимости в экологии человека // Экология: от Арктики до Антарктики. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2007. С. 141—145.

Кряжимский Ф.В., Большаков В.Н. Надорганизменые системы в экологии человека // Экология. 2005. № 3. С. 163—170.

Медоуз Д.Х., Медоуз Д.Л., Рандерс Й. За пределами роста. М.: Изд. группа «Прогресс», «Пангея», 1994. 304 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции М.: Наука, 1973. 278 с.

Central Intelligence Agency [Электрон. ресурс] https://www.cia.gov/cia/publications/factbook/

Population Reference Bureau [Электрон. ресурс] http://www.prb.org/ datafind/prjprbdata/wcprbdata7.asp

United Nations Economic Commission for Europe [Электрон. ресурс] http://www.unece.org

ФОРМИРОВАНИЕ АРЕАЛА РОТАНА-ГОЛОВЕШКИ (*PERCCOTTUS GLEHNI* DYBOWSKI, 1877) В ВОДОЕМАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

А.С. Корзун

ФГОУ ВПО «Омский государственный педагогический университет»

Ключевые слова: инвазивный вид, ротан-головешка, Северная Евразия.

Благодаря уникальным биологическим особенностям, ротан-головешка оказался весьма опасным инвазивным видом. С середи-

ны 2000-х гг. на территории Омской области ротан-головешка стал добываться рыбаками-любителями во многих водоемах.

Целью нашей работы является эколого-биологическая оценка ротана-головешки в Омской области. Задачи работы: выявить значение территории Омской области в формирующемся ареале инвазивного вида; определить биологические и морфометрические показатели ротана-головешки в водоемах Омской области.

Сбор и обработка материала проводились в сентябре 2008 г. в соответствии с известными руководствами (Правдин, 1966; Баклашова, 1990). Основным местом получения ихтиологического материала стали старичные водоемы в гидрологической сети р. Омь, правого притока первого порядка р. Иртыш. Всего было исследовано 45 особей ротана-головешки шести возрастных групп (2+...7+), получена информация о наличии вида из 8 географических пунктов Омской области.

Установлено, что инвазия ротана-головешки на территорию Омской области происходила с востока, со стороны Новосибирской области. Путями инвазии стали правые притоки первого порядка р. Иртыша: р. Омь (лесостепная природно-климатическая зона, южная и центральная подзоны) и р. Тара (лесная зона, подзона мелколиственных лесов; лесостепная зона, северная подзона). Из этих рек ротан-головешка стал распространяться вниз по течению р. Иртыша. При этом во время паводка он активно заселял старичные водоемы этих рек, сформировав в гидросистеме р. Оми устойчивые озерные субпопуляции (демы) и став массовым видом.

В условиях Омской области ротан-головешка имеет стабильные и свойственные этому виду морфометрические показатели во всех возрастных группах и показатели репродукции на верхней границе нормы для вида. Наиболее значимыми репродуцентами являются самцы и самки возрастных групп 4+...5+. Индивидуальная плодовитость составила 1000–1050 икринок; степень зрелости гонад в сентябре — III-IV стадии.

В старичных озерах ротан-головешка занимает нишу хищника, которую он делит с немногочисленным окунем обыкновенным. В содержимом 45 пищевых трактов разновозрастных особей ротана-головешки наибольшее значение имели остатки верховки обыкновенной (50%) и карася серебряного (23%).

Таким образом, территория Омской области стала звеном, соединившим образующийся ареал ротана-головешки в единое целое от нативного ареала в Приморье и Приамурье до Балтийского моря. Смыкание современного ареала инвазивного вида произошло в

2000-х гг. на территории Омской области. В условиях Омской области ротан-головешка имеет стабильные и свойственные этому виду морфометрические показатели во всех возрастных группах и показатели репродукции на верхней границе нормы для вида.

ЛИТЕРАТУРА

Баклашова Т.А. Практикум по ихтиологии. М., 1990. С. 34—43.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М., 1960. 245 с.

ЧУЖЕРОДНЫЕ КОРОТКОЦИКЛОВЫЕ РЫБЫ В ВОДОЕМАХ ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ

К.А. Корляков

Челябинский госуниверситет

Ключевые слова: короткоцикловые рыбы, продуктивность, экологические ниши.

Среди инвазивных рыб наиболее активно расселяются, как правило, мелкие короткоцикловые. Это рыбы, быстро достигающие половой зрелости с порционным типом икрометания. В водоемах Южного Зауралья в пределах бассейна р. Тобол было исследовано четыре вида чужеродных рыб разных фаунистических комплексов по Г.В. Никольскому (1953). Верховка (*Leucaspius delineatus*) и уклея (*Alburnus alburnus*) — представители рек и озер понто-каспийско-аральской провинции; ротан-головешка (*Perccottus glehni*) — пришелец с реки Амур; европейская корюшка (*Osmerus eperlanus*) — представитель рек и озер европейского арктического фаунистического комплекса. Целью работы было исследование морфологии, биологических и продукционных характеристик, паразитологии чужеродных короткоцикловых рыб в водоемах Южного Зауралья и некоторых материнских водоемах. Всего изучено 419 экз. корюшки, 212 экз. верховки, 350 — ротана-головешки и 15 — уклеи.

Из изученных рыб активно расселяются пришельцы с более южных широт с быстрыми темпами воспроизводства. Короткоцикловые рыбы имеют высокую численность, биомассу и, соответственно, продуктивность в характерных биотопах, что позволяет им устойчиво существовать в относительно маленьких водоемах.

Вариации признаков наиболее широки в больших по численности популяциях.

Чужеродные рыбы осваивают свободные экологические ниши, что свидетельствует о ведущей роли неконкурентной эволюции в историческом фауногенезе. Так, европейская корюшка освоила в оз. Б. Кисегач глубоководную профундаль (20—30 м) с постоянной низкой температурой (4—10°С), где является массовым зоопланктофагом (Корляков, 2007). Ротан-головешка — хищник и бентофаг, освоивший заросли макрофитов, где он является потребителем всего спектра сообществ зооперифитона и зообентоса. Верховка — зоопланктофаг литорали мелководных участков (1—2 м), которая также активно потребляет организмы плейстона и нейстона (Корляков, 2008).

ЛИТЕРАТУРА

Корляков К.А. Питание корюшки (*Osmerus eperlanus* Linnaeus, 1758) в озере Большой Кисегач // Вестник Чел. гос. Ун-та. Экология. Природопользование. 2007. № 6. С. 129—131.

Корляков К.А. Расселение мелких короткоцикловых рыб в водоемах Челябинской области и их роль в ихтиоценозах // Проблемы экологии и экологического образования Уральского федерального округа. Челябинск: Изд-во Челяб. гос. ун-та, 2008. С. 137—140.

Никольский Г.В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., 1953. С. 58—63.

К ЭКОЛОГИИ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ УРАЛА

А.Н. Красногорова

Омский государственный педагогический университет

Ключевые слова: аномалии замка, двустворчатые моллюски, Урал.

Материалом для данной работы послужили сборы из малакологической коллекции ЗМ ИЭРиЖ УрО РАН. Определено 774 экз. представителей семейства Sphaeriidae из 24 водоемов, расположенных в Челябинской, Курганской и Свердловской областях.

Задачи: 1) выявить видовой состав моллюсков семейства Sphariidae, обитающих в водоемах Урала; 2) выявить особенности распространения отдельных видов; 3) сравнить состояние раковин моллюсков из разных водоемов.

Всего обнаружены 15 видов из 5 родов сем. Sphaeriidae.

Преобладают европейские и европейско-западно-сибирские виды. Европейские: *Sphaerium mamillanum* (Westerlund, 1871),

Sphaerium corneum (Linnaeus, 1758), *Amesoda draparnaldi* (Clessin, 1879), *Rivicoliana bourguignati* (Lallemant et Servain, 1882). Европейско-западно-сибирские: *A. scaldiana* (Normand, 1844), *A. caperata* (Westerlund,1897), *A. transversalis* (Westerlund,1898), *R. rivicola* (Lamarck, 1818). Наиболее распространен *Sp. mamillanum* (частота встречаемости 67%).

У исследуемых моллюсков обнаружены различные отклонения в строении замка по сравнение с типовыми описаниями (Корнюшин, 1996; Старобогатов и др., 2004). Скорее всего, это обусловлено загрязнением водных бассейнов.

Наиболее часто встречаемые изменения — это жемчужные образования, наиболее редко — морщинистость нимфы (табл. 1).

Таблица 1. Встречаемость разных типов отклонений в строении замка двустворчатых моллюсков по видам, %

Вид	Жемчужные образования	Коралловидные выросты и искривления зубов	Морщинистость нимфы
Amesoda scaldiana	90.0	61.1	5.0
A. caperata	100.0	–	–
A. transversalis	50.0	–	–
A. inflata	100.0	100.0	–
Sphaerium westerlundi	60.0	20.0	–
S. levinodis	41.5	17.1	–
S. mamillanum	14.9	4.3	–
S. corneum	68.8	12.5	–
Parasphaerium rectidens	76.5	17.7	–
P. nitidum	50.0	–	–
Rivicoliana rivicola	34.7	22.4	4.3
R. bourguignati	87.0	21.7	8.9
Nucleocyclas radiatum	100.0	–	–

Наибольшее количество отклонений в структурах характерно для моллюсков из водоемов Свердловской области (табл. 2, рисунок).

Таблица 2. Встречаемость разных типов отклонений в строении замка двустворчатых моллюсков по районам исследования, %

Область	Кол-во водоемов	Жемчужные образования	Коралловидные выросты и искривления зубов	Морщинистость нимфы
Свердловская	14	74.2	27.4	3.2
Курганская	5	28.6	18.6	1.4
Челябинская	5	8.6	3.4	–

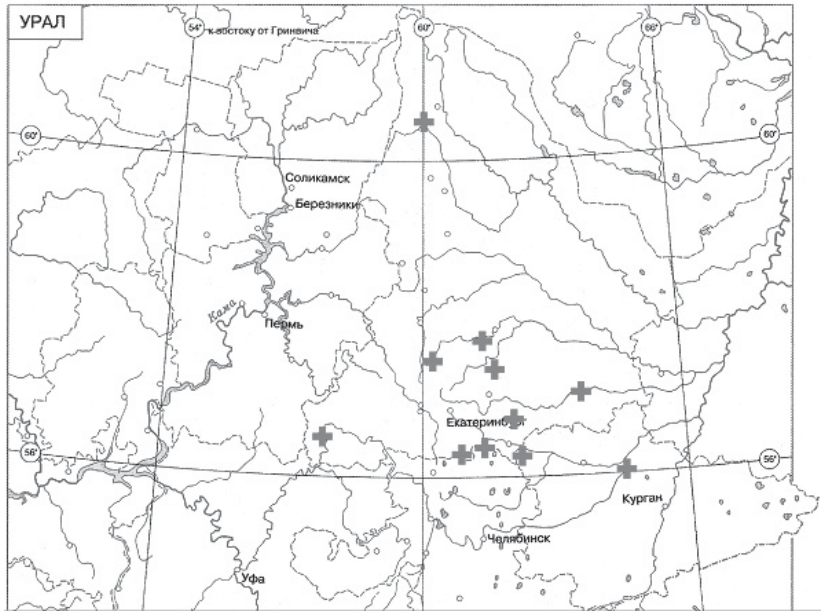


Рисунок. Местонахождения водоемов, в которых встречаются моллюски с отклонениями в строении раковины.

Аналогичные отклонения наблюдаются у двустворчатых моллюсков, обитающих в водоемах Омской области, находящихся в зоне повышенного антропогенного воздействия (Андреева, Красногорова, 2006; Красногорова, 2006).

ЛИТЕРАТУРА

Андреева С.И., Красногорова А.Н. К вопросу об изменчивости сфериид (Mollusca, Bivalvia) из водоемов Омской области // Естественные науки и экология. Ежегодник. Вып. 10: Межвузовский сборник научных трудов. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2006. С. 73—76.

Корнюшин А.В. Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea Палеарктики: Фауна, систематика, филогения. Киев, 1996. 175 с.

Красногорова А.Н. Изменчивость замка раковины моллюсков семейства Sphariidae (Mollusca, Bivalvia) и её потенциальное значение для биоиндикации // Экология в меняющемся мире. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2006. С. 100—103.

Старобогатов Я.И., Богатов В.В., Прозорова Л.А., Саенко Е.М. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб.: Наука, 2004. Т. 6. С. 9—492.

ДИНАМИКА КИСЛОТНОСТИ ПОЧВ В РАЙОНЕ МАГНЕЗИТОВОГО ЗАПЫЛЕНИЯ

Н.А. Кузьмина

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: кислотность почв, магнезитовое запыление.

Аэротехногенные выбросы воздействуют на лесные насаждения как при непосредственном контакте, так и опосредованно через почву. Значительный ущерб лесным природным комплексам наносит металлургическая промышленность и энергетика. Под воздействием аэротехногенных выбросов вблизи промышленных центров изменяются лесорастительные свойства почвы, в том числе их химический состав.

Цель исследования: изучить динамику кислотности почв в условиях магнезитового загрязнения за период с 1985 по 2008 гг.

Район исследований характеризуется загрязненностью магнезитовой пылью (сильнощелочной реакции — pH~10) растительности и почв, источником которой является Саткинский комбинат «Магнезит». В 1978 г. на комбинате были установлены новые электрофильтры, после чего выбросы пыли снизились в 10 раз. Исследования, проведенные ранее в очаге загрязнения (Кулагин,1964; Менщиков, 1985; Сродных, 1992), не позволяют определить динамику содержания загрязняющих веществ в почве и её лесорастительные свойства за длительный период. В 80-е гг. уральской опытной станцией была заложена сеть опытных участков (ОУ) в градиенте загрязнения, в результате наблюдений на которых изучена динамика изменения кислотности почв за 25-летний период.

Почвенные образцы отбирались по слоям в пяти повторностях на четырёх опытных участках в зонах сильного (ОУ № 2), среднего (ОУ № 5) и слабого (ОУ № 3, № 4) загрязнения.

В период с 1983 по 1990 гг. показатель pH несколько уменьшился, в 2005 г. — увеличился, с 2005 по 2008 гг. — снова уменьшился (таблица). С 1978 по 1983 гг. количество годовых аэропромвыбросов (после установки электрофильтров) находилось в объеме 30 тыс. т/г. Полученные результаты согласуются с данными по выбросам магнезитовой пыли, так, с 1985 по 1990 гг. объемы выбросов уменьшились до 26 тыс. т/г. С 1999 по 2001 гг. количество выбросов составляло 18 тыс. т/г, а в 2002 г. — 16 тыс. т/г (Завьялов, Менщиков, 2007). В 2008 г. зоне сильного загрязнения показатель pH по сравнению с условным контролем был выше на 1.5 единицы, в зоне сред-

Таблица. Динамика показателя pH (водный) в градиенте магнезитового загрязнения в верхнем (0—15 см) слое почвы в р-не г. Сатка

№ ОУ/расстояние от источника выбросов, км	pH				
	1983*	1985*	1990	2005	2008
2/1	8.9	9.1	8.2	8.9	8.7
5/3	8.8	8.9	8.0	8.5	8.0
3/5	7.8	7.9	7.3	7.4	7.5
4/10	7.7	8.0	7.0	7.6	7.2

*Примечание: *(Менщиков, 1985 г.)*

него загрязнения — на 0.8 единицы, а в зоне слабого загрязнения — на 0.3 единицы. Результаты многолетних наблюдений указывают на некоторое снижение pH почвы в пределах всего исследуемого района.

ЛИТЕРАТУРА

Завьялов К.Е., Менщиков С.Л. Влияние магнезитового загрязнения на рост и фитомассу опытных культур березы повислой (*Betula pendula* Roth) на Южном Урале // Аграрный вестник Урала. 2007. № 6. С. 82—84.

Кулагин Ю.З. Влияние магнезитовой пыли на древесные растения // Зап. Свердловского отд. Всесоюзного ботанического общества. Свердловск, 1964. Вып. 3. С. 155—161.

Менщиков С.Л. Исследование экологических особенностей роста и обоснование агротехники создания культур хвойных пород в условиях магнезитовых запылений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1985. 20 с.

Сродных Т.Б. Рост лесных культур в условиях магнезитового запыления // Техногенные воздействия на лесные сообщества и проблемы их восстановления и сохранения. Екатеринбург, 1992. С. 87—92.

ГИСТОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ «ГИПЕРТРОФИРОВАННОЙ» СЕЛЕЗЕНКИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ

У.И. Кундрюкова

Уральская государственная сельскохозяйственная академия, г. Екатеринбург

Ключевые слова: рыжая полевка, селезенка, спленомегалия.

У млекопитающих селезенка является полифункциональным органом, участвующим в кроветворении и поддержании иммунного статуса организма. Известна чувствительность селезенки к токсическому и радиационному воздействиям, инфекциям, гельминтозам и

другим факторам, а также крайняя изменчивость массы и размеров органа (Башенина, 1981; Маслова и др., 1994; Родионова-Прочан, Падеров, 2004; и др.). Из-за высокой вариабельности массы селезенка не была включена в число морфофизиологических индикаторов, широко применяемых в экологической практике (Шварц и др., 1968). Например, для взрослых особей рыжей полевки без признаков старческой патологии, населяющих лесную зону европейской части России, масса селезенки в норме составляет 20 — 600 мг (Башенина, 1981). В то же время многими исследователями отмечается феномен «гипертрофии» селезенки мышевидных грызунов, что проявляется в чрезмерном увеличении массы (до 3 г) и длины (до 50—70 мм) органа (Башенина, 1981; Ивантер и др., 1985; Оленев, Пасичник, 2003; и др.). Данный феномен интерпретируется как индикатор наличия повреждающего фактора в популяции. Ранее проведен экологический анализ феномена «гипертрофированной» селезенки у мышевидных грызунов с учетом типа онтогенеза (репродуктивно-возрастного статуса особей), динамики популяций, специфики биотопического распределения (Ивантер и др., 1985; Игнатова, 1998; Оленев, Пасичник, 2003). Однако многие аспекты изменений массы селезенки остаются до сих пор неизученными, в том числе вопросы гистоморфологии, без чего причины увеличения органа не могут быть выявлены. Так, например, отсутствие гистологического анализа «гипертрофированной» селезенки делает это определение условным.

Цель работы — провести гистологический анализ нормальной и увеличенной селезенки мышевидных грызунов (на примере рыжей полевки — *Clethrionomys (Myodes) glareolus*).

Микроморфологию нормальной и увеличенной селезенки исследовали у половозрелых особей рыжей полевки. Животные отловлены в весенне-летний период 2008 г. в лесных биогеоценозах Среднего Урала. Селезенку фиксировали в 10%-м растворе нейтрального формалина или в жидкости Барбагалло, готовили продольные и поперечные срезы органа. Использовали парафиновую заливку с последующим дифференциальным окрашиванием гематоксилином-эозином (Роскин, 1951). Для выявления железосодержащего пигмента в тканях проводили окрашивание препаратов по Перлсу.

Макро- и микроморфология селезенки млекопитающих в норме (рис. А, Б) известна и хорошо описана в литературе (например: Барта, 1976; Гистология, 2002). При макроскопическом обследовании увеличение селезенки у животных и человека определяется как спленомегалия, которая в медицинской практике рассматривается как реакция органа на множество различных повреждающих фак-

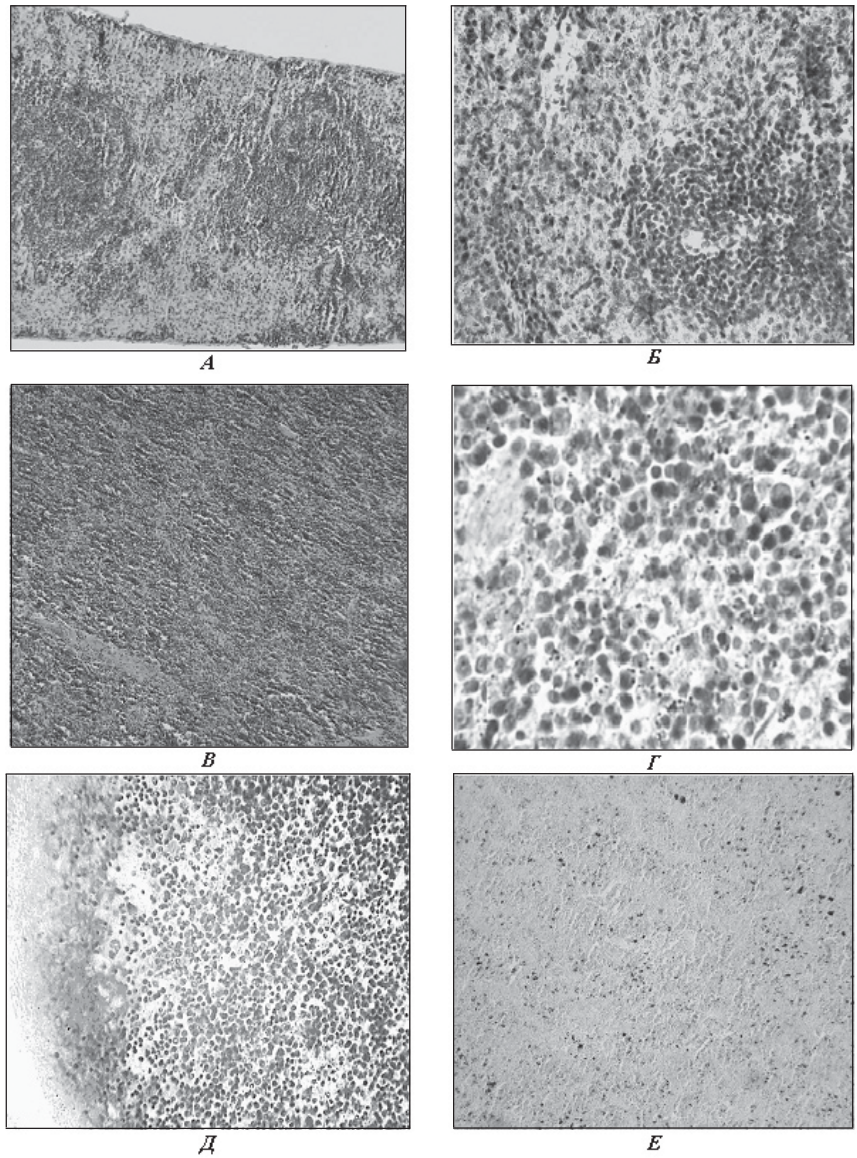


Рисунок. Микроморфология нормальной селезенки и находящейся в состоянии спленомегалии. ***А, Б*** *— нормальное строение (100х, 400х).* ***В*** *— гиперплазия (400х).* ***Г*** *— плазмоклеточная метаплазия красной пульпы (400х).* ***Д*** *— мукоидное набухание и фибриноидное пропитывание капсулы (400х).* ***Е*** *— гемосидероз (400х).*

торов. В основе спленомегалии могут быть различные морфологические изменения. В ходе исследования микроморфологии «гипертрофированной» селезенки половозрелых особей рыжей полевки нами выявлено несколько патологических процессов (рис. В—Е).

1. Увеличение объема лимфоидных фолликулов и увеличение их количества. Очертания лимфофолликулов при этом сохранялись за счет более плотного расположения лимфоцитов в периферической зоне. Гиперплазию лимфоидных клеточных элементов регистрировали и в красной пульпе (рис. В). Среди клеточных элементов в значительном количестве встречались слабо дифференцированные клетки лимфоидного ряда. Капсула селезенки была утолщена, разрыхлена и содержала также недифференцированные клетки.

2. Плазмоклеточная метаплазия в лимфоидной ткани селезенки (рис. Г). При этом в сосудистой стенке, центральных, пульпарных, трабекулярных сосудах и в капсуле органа регистрировали мукоидное набухание, фибриноидное пропитывание (рис. Д) и васкулиты разной степени выраженности.

3. Дезорганизация тканей селезенки, опустошение пульпы, лизис эритроцитов и накопление значительного количества гемосидерина (рис. Е). Эти изменения сопровождались отеком красной пульпы, а в участках дезорганизации — отложением липофусцина, свидетельствующего об инволюции органа.

В большинстве «гипертрофированных» селезенок регистрировали гиперплазию — компенсаторно-приспособительный процесс, происходящий за счет увеличения числа структурных элементов тканей путем их избыточного новообразования. Гиперпластические процессы могут развиться вследствие самых разнообразных причин, стимулирующих размножение клеток: при некоторых инфекциях, при антигенном раздражении, при замещении ткани, утраченной в результате патологического процесса и т.д. Таким образом, при макроскопической диагностике увеличенной селезенки можно говорить только о спленомегалии. Этиология спленомегалии может быть различной природы, для выяснения которой необходим комплекс исследований, включающий гистологический анализ.

Автор благодарит д-ра. вет. наук Дроздову Л.И., канд. биол. наук Давыдову Ю.А, канд. биол. наук Мухачеву С.В., принимавших участие в обсуждении работы.

ЛИТЕРАТУРА

Барта И. Селезенка. Будапешт: АН Венгрии, 1976. 264 с.

Башенина Н.В. Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. 352 с.

Гистология / Под ред. Ю.И. Афанасьева, Н.А. Юриной. М.: Медицина, 2002. 744 с.

Ивантер Э.В., Ивантер Е.В., Туманов И.Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л.: Наука, 1985. 317 с.

Игнатова Н.К. Влияние техногенного пресса на население мелких млекопитающих // Исследование и конструирование ландшафтов Дальнего Востока и Сибири. Вып. 3. Владивосток, 1998. С. 176—185.

Маслова К.И., Материй Л.Д., Ермакова О.В., Таскаев А.И. Атлас патоморфологических изменений у полевок-экономок из очагов локального радиоактивного загрязнения. СПб.: Наука, 1994. 192 с.

Оленев Г.В., Пасичник Н.М. Экологический анализ феномена гипертрофии селезенки с учетом типов онтогенеза цикломорфных грызунов // Экология. 2003. № 3. С. 208—219.

Родионова-Прочан О.А., Падеров Ю.М. Особенности процессов формообразования селезенки мелких грызунов в условиях техногенного воздействия // Морфология. 2004. Т. 126. № 4. С. 105.

Роскин Г.И. Микроскопическая техника. М.: Советская наука, 1951. 447 с.

Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: УФ АН СССР, 1968. 389 с.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ БУРОЗУБКИ *(SOREX ARANEUS)* СРЕДНЕТАЕЖНЫХ, ПОДТАЕЖНЫХ И СЕВЕРОЛЕСОСТЕПНЫХ РАЙОНОВ ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

З.В. Кутаева, О.Н. Жигилева

Тюменский госуниверситет

Ключевые слова: аллозимные локусы, генетическая изменчивость, ISSR-маркер, Sorex araneus.

Sorex araneus является удобным объектом для изучения генотипических адаптаций к разным природно-климатическим условиям. Целью работы было изучить особенности генетической структуры популяций *S. araneus* в разных эколого-географических зонах. В задачи входило: оценить уровень генетической изменчивости по аллозимным и ISSR-маркерам; описать популяционно-генетическую структуру в разных условиях обитания.

Сбор материала производился в 2006—2008 гг. в трех районах Тюменской области: в Кондинском (средняя тайга), Нижнетавдинском (подтайга), Ишимском и Заводоуковском (северная лесо-

степь). Всего проанализировано 136 особей бурозубок *S. araneus*. Генетическую изменчивость изучали при помощи стандартного метода электрофореза белков в полиакриламидном геле и метода полимеразной цепной реакции (ISSR-PCR).

Генетическая изменчивость бурозубок проанализирована по 12 белковым локусам, кодирующим неспецифические эстеразы (Est; 3 локуса), супероксиддисмутазу (Sod; 1), аспартатаминотрансферазу (Aat; 1) и миогены (My; 7). Локусы Est-3, Sod, My-2, My-4 и My-7 — мономорфны. My-1 в подтайге и My-3 в лесостепи — полиморфны, в остальных подзонах они мономорфны. Полиморфными оказались локусы Est-1, Est-2, Aat, My-5 и My-6. Полиморфизм по локусу Est-1 обусловлен тремя аллелями F, F′ и S. Аллель F′ зарегистрирован в подтайге (0.040). По локусу Est-2 полиморфизм обусловлен тремя аллелями F, S и S″. В тайге и лесостепи преобладает аллель S (0.571 и 0.533 соответственно), в подтайге — F (0.786). Аллель S″ зарегистрирован в средней тайге (0.143). По локусу Aat в тайге и лесостепи наиболее распространен аллель B (0.786 и 0.554 соответственно), в подтайге — A (0.615). По локусу My-5 преобладает быстрый аллель с частотой 0.792. Локус My-6 в выборках из подтайги представлен 2 аллелями: быстрым (0.589) и медленным (0.411). По локусу My-1 преобладает быстрый аллель (0.932). По локусу My-3 полиморфизм обусловлен наличием трех аллелей A, B и B″, преобладает медленный аллель B (0.750).

Максимальные показатели изменчивости (доля полиморфных локусов и средняя гетерозиготность) *S. araneus* по аллозимным маркерам зарегистрированы в подтайге (0.50 и 0.12 соответственно), минимальные — в средней тайге (0.22 и 0.02). Низкий уровень полиморфности в средней тайге свидетельствует о более консервативной генетической структуре популяции. В подтайге и лесостепи показатели генетической изменчивости популяции свидетельствуют о высоком адаптивном потенциале. Показатели генетической изменчивости по ISSR-маркерам в среднетаежной популяции (0.89 и 0.45) *S. araneus* выше, чем в подтаежной (0.79 и 0.41). Высокие показатели изменчивости по ISSR-маркерам обусловлены тем, что случайные участки ДНК, исследуемые методом ПЦР, могут не нести большой функциональной нагрузки, поэтому изменчивость по ним скорее нейтральна, в то время как по аллозимным локусам, более функционально нагруженым, изменчивость носит адаптивный характер. Показатели генетического расстояния популяций по ISSR и аллозимным маркерам имеют сходные значения. Наибольшим генетическим сходством обладают популяции *S. araneus* средней тайги и подтайги (20%), наибольшим различием обладают популяции подтайги и северной лесостепи (35%).

ЦЕНОПОПУЛЯЦИОННЫЙ МОНИТОРИНГ ВИДОВ ИЗ СЕМЕЙСТВА ОРХИДНЫЕ НА ТЕРРИТОРИИ ИЛЬМЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЧЕЛЯБИНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

С.А. Лесина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: возрастная структура, Ильменский заповедник, орхидные.

Состояние популяций редких и исчезающих растений, прогноз их выживания, особенно на территории интенсивного хозяйственного использования, привлекает к себе внимание многих исследователей (Вахромеева, Варлыгина, 1996; Быченко, 2003; Горчаковский, Игошева, 2003). Перспектива существования орхидных, большинство которых отличается естественной редкостью и высокой чувствительностью к изменению условий местообитаний, в промышленно развитой Челябинской области представляет особый интерес. В этой связи исключительное значение приобретают особо охраняемые природные территории, где можно получить данные, характеризующие ценопопуляции орхидных при отсутствии на них антропогенных нагрузок. Одной из ключевых для Южного Урала территорий является Ильменский государственный заповедник, находящийся в подзоне предлесостепных сосновых и березовых лесов бореально-лесной зоны (Горчаковский и др., 2005).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В настоящей работе представлены результаты оценки состояния ценопопуляций орхидных на территории Ильменского заповедника в 2000 – 2008 гг. В основу работы положен метод маршрутных учетов (Толмачев, 1974) и пробных площадей (Одум, 1986). Ценопопуляционная часть работы выполнена с использованием классических методов (Работнов, 1969; Уранов, 1975; Ценопопуляция..., 1976; Жукова, 1995). Классификацию ценопопуляций осуществляли по методике Л.А. Животовского (2001), жизненных форм — по И.В. Татаренко (1996), номенклатура растений приведена по С.К. Черепанову (1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Установлено, что на территории Ильменского заповедника произрастает 21 вид орхидных, что составляет 60% от всего количества видов орхидей в Челябинской области. Многие из них включены в региональные Красные книги РСФСР, Челябинской, Курганской

областей, Среднего Урала. Один — *Cypripedium calceolus* занесен в КК МСОП с категорией редкости LR. Все виды орхидных заповедника нами были разделены на четыре группы (табл.1). Можно

Таблица 1. Виды орхидных, произрастающие на территории Ильменского заповедника

Виды	Категории редкости в разных источниках						ЖФ
	Красная книга РСФСР (1998)	Список РФ (2005)	Красная книга Среднего Урала (1996)	Красная книга Курганской области (2002)	Красная книга Челябинской области (2000)	ИГЗ	
Corallorrhiza trifida Chatel.			III	1 E	III	2	Бх К
Cypripedium calceolus L.	III	+	III	3 R	III	4	КК
C. guttatum Sw.			III	1 E	III	4	ДК
C. macranthon Sw.	II	+	III	3 R	II	2	КК
C. ventricosum Sw.		+	III	3 R		3	КК
Dactylorhiza fuchsii (Druce) Soo			III	3 R		1	Т
D. hebridensis (Wilmott) Aver.			III			3	Т
D. incarnata (L.) Soo			III	3 R		2	Т
Epipactis atrorubens (Hoffm. ex Bernh.) Bess.	III	+	IV	3 R	III	3	КК
E. helleborine (L.) Crantz			IV	3 R		3	КК
Epipogium apfhyllum Sw.	I	+	I	1 E		1	Бх К
Goodyera repens (L.) R. Br.				3 R		4	ПК
Gymnadenia conopsea (L.) R. Br.						2	Т
Hammarbya paludosa (L.) O. Kuntze	III	+		2 V	III	1	КК
Liparis loesellii (L.) L.C. Rich.	I	+	III	3 R	I	1	КК
Malaxis monophyllos (L.) Sw.			IV	1 E	III	2	КК
Neottia nidus-avis (L.) L.C. Rich.			III	2 V	III	3	Бх К
Neottianthe cucullata (L.) Schlechter	III	+	III	3 R	III	4	Т
Orchis militaris L.	II	+	III	3 R	II	1	Т
O. ustulata L.	II	+	II	2 V	II	2	Т
Platanthera bifolia (L.) L.C. Rich.			IV	3 R		3	Т
Spiranthes amoena (Bieb.) Spreng.				1 E	I	0	КК
Всего:	9	10	18	20	13	21	

Примечание: ИГЗ — Ильменский государственный заповедник; категории редкости для заповедника: 0 — вид, упоминаемый в литературе (Дорогостайская,

1961), но нами обнаружен не был; 1 — виды находящиеся под угрозой исчезновения, найдено не более одного местообитания, с единичными растениями; 2 — одно-два местообитания, популяция многочисленная; 3 — виды встречающиеся часто, но не образующие скоплений; 4 — часто встречающиеся, многочисленные ценопопуляции; ЖФ — жизненная форма; ДК — длиннокорневищный; КК — короткокорневищный; ПК — ползучекорневищный; БхК — безхлорофильный корневищный травянистый многолетник; Т — тубероидный вегетативный однолетник.

выделить и нулевую группу — виды, которые, вероятно, исчезли с территории Ильменского заповедника.

Орхидные Ильменского заповедника в зависимости от строения их корневой системы можно разделить на две группы: тубероидные и корневищные виды (табл. 1). Эти биоморфы обладают разной стратегией выживания. Тубероидные орхидные (роды: *Dactylorhiza, Gymnadenia, Neottianthe, Orchis, Platanthera*) в основном размножаются семенами, но они также способны к слабому вегетативному размножению, которое в большей степени развито у видов с веретеновидным стеблекорневым тубероидом (*Platanthera bifolia*). Способность к вегетативному размножению у этого вида усиливается при совместном произрастании с *Cypripedium guttatum.* После интенсивного цветения и при неблагоприятных условиях тубероидные виды могут впадать в состояние вторичного покоя и не образовывать наземных побегов несколько лет, что дает возможность редким орхидеям сохраняться в сообществе. Корневищные орхидные делятся на виды с хорошим (роды: *Cypripedium, Goodyera*) и слабым (роды: *Corallorrhiza, Epipactis, Epipogium, Hammarbya, Liparis, Malaxis, Neottia, Spiranthes*) вегетативным размножением.

Наиболее распространенными в Ильменском заповеднике являются виды с хорошим вегетативным (*Cypripedium calceolus, C. guttatum, C. ventricosum)* или семенным размножением *(Platanthera bifolia, Neottianthe cucullata)*, которые, прочно закрепляясь в сообществе, имеют возможность заселять и соседние местообитания. *Dactylorhiza hebridensis*, *Epipactis atrorubens*, *E. helleborine*, *Neottia nidus-avis* встречаются почти во всех лесных сообществах, но скопления образуют редко (см. табл. 1).

Ценопопуляции многочисленных видов орхидных (*Cypripedium guttatum*, *C. calceolus*, *C. ventricosum*, *Epipactis atrorubens*, *E. helleborine*, *Goodyera repens*, *Neottianthe cucullata*, *Platanthera bifolia*) нормальные, неполночленные. В большинстве ценопопуляций сенильные растения отсутствуют, исключение составляют *Cypripedium calceolus* и *C. guttatum*, где сенильные особи составляют 2—3%.

Ценопопуляции *Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *Goodyera repens*, *Neottianthe cucullata*, *Platanthera bifolia* по классификации «дельта-омега» являются молодыми или переходными (Животовский, 2001). Наибольший индекс восстановления характерен для тубероидных видов (*Neottianthe cucullata*, *Platanthera bifolia)*, что говорит о хорошем семенном размножении. Умеренная численность характерна для *Cypripedium ventricosum*, *Epipactis atrorubens*, *E. helleborine*), их возрастной спектр смещен вправо (табл. 2).

Таблица 2. Характеристика ценопопуляций видов орхидных в Ильменском заповеднике

Виды	Соотношение J:im:v: g:s (%)	Х ср. на 100 м^2	Хэ на 1 м^2	Хг на 1 м^2	Iв	Δ	ω	Тип ЦП
Cypripedium calceolus	8:7:28:54:3	120	13	9	0.8	0.36	0.64	П
C. guttatum	1:22:47:28:2	344	38	11	2.5	0.19	0.55	М
C. ventricosum	0:4:14:82:0	42	24	21	0.2	0.44	0.8	З
Epipactis atrorubens	0:22:33:45:0	9	2	0.8	1.2	0.26	0.6	Зр.
E. helleborine	0:10:36:54:0	10	2	1.3	1	0.35	0.64	П
Goodyera repens	17:33:17:53:0	24	4	0.6	1.3	0.3	0.56	М
Neottianthe cucullata	15:62:8:15:0	66	15	0.4	5.7	0.09	0.29	М
Platanthera bifolia	30:34:20:16:0	30	3	0.6	5.25	0.1	0.3	М

Примечание: Х ср — общая средняя плотность; Хэ — средняя экологическая плотность особей или побегов; Хг — плотность генеративной группы; Iв — индекс восстановления (Жукова, 1995); Δ — коэффицент возрастности (Уранов, 1975); ω — индекс эффективности (Животовский, 2001); Тип ЦП — по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001): М — молодая, П — переходная, Зр. —зреющая, З — зрелая.

Часто встречаются *Dactylorhiza fuchsii*, *D. hebridensis*, *D. incarnata*, однако численность их ценопопуляций не превышает 10 растений, а в их возрастных спектрах преобладают генеративные особи. У бесхлорофилльных видов *Epipogium apfhyllum*, *Neottia nidus-avis* почти все стадии онтогенеза проходят в лесной подстилке, поэтому зафиксировать можно только генеративные побеги.

ВЫВОДЫ

Таким образом, ценопопуляционный анализ показал, что виды орхидных Ильменского заповедника можно разделить на четыре группы: 1 — редкие, находящиеся под угрозой исчезновения; 2 — редкие с малочисленными ценопопуляциями; 3 — часто встре-

чающиеся, с малочисленными ценопопуляциями; 4 — распространенные, с многочисленными ценопопуляциями. Ценопопуляции многочисленных видов орхидных характеризуются как молодые или переходные, нормальные, неполночленные. За состоянием популяций орхидных необходим постоянный мониторинг, основывающийся на адаптированных по отношению к ним методах ценопопуляционного анализа.

ЛИТЕРАТУРА

Быченко Т.М. Онтогенические состояния двух редких видов *Cypripedium macranthon* и *Calypso bulbosa* (*Orchidaceae*) в Прибайкалье // Ботан. журн. 2003. Т. 88. № 6. С. 48—58.

Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И. Вопросы устойчивости и охраны популяций орхидных на территории Московской области // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 1996. № 3. С. 30—35.

Горчаковский П.Л., Игошева Н.И. Мониторинг популяции орхидных в уникальном месте их скопления на Среднем Урале // Экология. 2003. № 6. С. 403—409.

Горчаковский П.Л., Золотарева Н.В., Коротеева Е.В., Подгаевская Е.Н. Фиторазнообразие Ильменского заповедника в системе охраны и мониторинга. Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий», 2005. 192 с.

Дорогостайская Е.В. Конспект флоры цветковых растений Ильменского заповедника // Тр. Ильменск. гос. запов. им. В.И. Ленина. Свердловск, 1961. Вып. 8. С. 9—50.

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

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.

Красная книга Курганской области. Курган: Зауралье, 2002. 424 с.

Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области). Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений / Под ред. В.Н. Большакова, П.Л. Горчаковского. Екатеринбург: Изд-во Урал. гос. ун-та, 1996. 279 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с.

Красная книга Челябинской области: животные, растения, грибы / Под. ред. Н.С. Корытина. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2005. 450 с.

Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения ценотических популяций // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. №1. С. 141—149.

Одум Ю. Экология. Т. 2. М.: Мир, 1986. 376 с.

Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 207 с.

Толмачов А.И. Введение в географию растений. Л.: ИЗД-во ЛГУ, 1974. 244 с.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—33.

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

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья-95, 1995. 992 с.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА *CHONDRULA TRIDENS* В ЛЕСОСТЕПНОМ РЕГИОНЕ (НА ПРИМЕРЕ ПЕНЗЕНСКОЙ ОБЛАСТИ)

Е.В. Логунова

Пензенский государственный педагогический университет

Ключевые слова: моллюски, морфологическая изменчивость, Chondrula tridens.

Chondrula tridens относится к реликтам так называемой средиземноморской группы, куда входят виды, свойственные горным областям Евразии. По экологическим требованиям хондрула является ксерофилом. Это очень вариабельный вид. На внутри- и межпопуляционном уровне изменчивость касается не только размеров и формы раковины, но и развития устьевой арматуры. При анализе элементарных признаков раковинных структур устанавливаются определенные «правильности» в их распределении по ареалу вида; тенденции или тренды в зависимости от градиентов факторов среды.

Цель работы — изучить особенности морфологических признаков раковин улитки *Chondrula tridens* в изолированных поселениях лесостепного региона.

Для исследования были взяты 80 экз. хондрулы на участках, расположенных с севера на юг: памятник природы «Урочище Чердак» — меловая степь; склон оврага в Ухтинке; разнотипные биотопы в Островцовской лесостепи заповедника «Приволжская лесостепь»; склон оврага в окрестностях п. Беково (далее «Чердак», «Ухтинка», «Островцы», «Беково»). Для каждой раковинки под бинокуляром МБС-1 измерено 4 основных (высота и ширина раковины, высота и ширина устья) и 9 дополнительных параметров (ширина верхнего, третьего, четвертого и пятого оборотов; высота верхнего, верхних трех, верхних четырех и верхних пяти оборотов; высота завитков). Также было подсчитано количество оборотов и определен индекс зазубленности устья. Выборки сравнивали с помощью критерия Стьюдента. На основе матрицы эвклидовых расстояний между каждой парой данных для 13 признаков проведен кластерный анализ.

Исследования хондрулы трехзубой из разных поселений позволили установить, что средние значения основных морфометрических показателей раковины увеличиваются с севера на юг. Например, такой параметр как длина раковины изменяется следующим образом: 7.8±0.17 (Чердак); 9.17±0.19 (Ухтинка); 10.33±0.29 (Островцы); 10.73±0.22 (Беково). Мелкие размеры раковин в «Урочище Чердак» можно объяснить менее подходящими физико-химическими свойствами почв, а также меньшим, по сравнению с черноземами, разнообразием микроклиматических условий. Судя по размерам раковины можно с уверенностью утверждать, что наиболее благоприятные условия жизнедеятельности для данного вида — в Беково и Островцах. В Островцах улитки в период высоких температур находят укрытие среди кустарников и древесных растений. В Ухтинке, несмотря на то, что ежегодно весной люди жгут сухую траву, исследуемые особи не самые мелкие.

Согласно корреляционному анализу морфометрических параметров раковины, моллюски из различных биотопов разделились на две группы. В первую вошли обитатели Ухтинки, Островцов и Беково, а во вторую — Чердака. Данное распределение позволяет сделать вывод о том, что условия обитания на юге области благоприятнее для данного вида.

Таким образом, изменчивость раковины изолированных групп улиток степного вида *Ch. tridens* в пределах пензенской лесостепи подчиняется экогеографическим закономерностям — размеры достоверно увеличиваются с севера на юг.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 07—04—00187).

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ АЛКАЛОИДОНОСНОСТИ У РАСТЕНИЙ ФЛОРЫ ПРЕДУРАЛЬЯ

М.Р. Лугманова

Институт биологии УНЦ РАН, г. Уфа

Ключевые слова: алкалоиды, алкалоидоносные растения, Южный Урал.

Современные представления о роли алкалоидов в жизни растений базируются на данных об их участии в азотном обмене растений, роли в повышении устойчивости растений к патогенным грибам, влиянии на различные реакции и процессы метаболизма,

возможном воздействии на процессы дифференцировки и органогенеза, действии как регулятора роста и т.д. (Kutchan, 2001). Это позволяет сделать предположение, что реализация этих свойств алкалоидов может давать преимущества алкалоидоносным растениям при их адаптации к условиям естественных местообитаний. Цель сообщения — анализ результатов выявления алкалоидоносных видов и эколого-ценотических закономерностей их распределения в растительных сообществах Предуралья.

Наличие алкалоидов в устанавливали путем проведения реакции с кремневольфрамовой кислотой (Федоров и др., 2005).

Для оценки характера распространения выявленных алкалоидоносных видов проведен анализ их встречаемости и обилия в растительных сообществах Предуралья, которые в системе единиц эколого-флористической классификации по методу Браун-Бланке относятся к 133 ассоциациям 47 союзов 27 порядков 17 классов растительности.

Было проанализировано 628 видов сосудистых растений, из которых в 124 видах были обнаружены алкалоиды. Анализ встречаемости алкалоидоносных видов в растительных сообществах показал, что в зависимости от типа сообщества доля алкалоидоносных видов в их составе может составлять от 8.5 до 23.9%. В целом, доля алкалоидоносных видов выше в коренных растительных сообществах, в которых велика структурообразующая роль конкуренции, и ниже — в растительных сообществах, испытывающих влияние природных и антропогенных стрессовых факторов (избыточное увлажнение, засоление почвы, вытаптывание и т.д.).

Алкалоиды не выявлены в древесных лесообразующих видах и в основных доминантах ненарушенных степных растительных сообществ. Следовательно, алкалоидоносные виды в этих сообществах являются ценотическими патиентами, приспосабливающимися к сосуществованию с доминантами. Установлено, что многие из алкалоидоносных видов обладают интенсивным ростом в начале периода вегетации, обеспечивающим их развитие до начала вегетации доминантов растительных сообществ.

ЛИТЕРАТУРА

Федоров Н.И., Михайленко О.И., Мулдашев А.А., Лугманова М.Р. Результаты выявления алкалоидоносных видов во флоре Южного Урала // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М., 2005. С. 203–210.

Kutchan T.M. Ecological arsenal and developmental dispatcher. The paradigm of secondary metabolism // Plant Physiology. 2001. Vol. 125. P. 58–60.

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ ПРИРОДНОГО ПАРКА КОНДИНСКИЕ ОЗЕРА

М.Ю. Лупинос

Тюменский госуниверситет

Ключевые слова: антропогенная нагрузка, видовое разнообразие, птицы, структура населения.

Одним из приоритетных направлений современной экологии является разработка научной базы сохранения и рационального использования биоразнообразия как основы устойчивости биосферы. В связи с этим особую значимость приобретают комплексные исследования в различных природных зонах на всем пространстве ареалов видов животных. Орнитологическое обследование природного парка Кондинские озера (ППКО) проводилось в весенне-летние сезоны 2004—2006 гг. с использованием метода маршрутного учета птиц Ю.С. Равкина. Характеристика обилия видов птиц приводится в соответствии с бальной оценкой численности А.Г. Кузякина. Для измерения видового разнообразия орнитокомплексов ППКО использовались информационно-статистические показатели (индекс видового разнообразия Шеннона, индекс выравненности Пиелу, индекс видового разнообразия Симпсона и устойчивость системы). Модельные участки для проведения учетов были выбраны по принципу типологического сходства населения птиц на территории парка с учетом степени антропогенной нагрузки (5 сосняков-беломошников и 2 сосняка-рямника).

В результате учетных и экскурсионных работ было выявлено обитание 69 видов птиц, относящихся к 25 отрядам и 25 семействам. Результаты анализа населения птиц сосняков-беломошников показали следующее: 1) наибольшим разнообразием характеризуется сообщество птиц контрольного участка (сосняка-беломошника в окрестностях базы научно-производственного стационара парка); 2) индексы видового разнообразия отражают изменения структуры орнитокомплексов под действием рекреации и трансформации растительности. Различная чувствительность видов птиц к антропогенной нагрузке в сосняках-беломошниках позволяет выявить виды-индикаторы из групп дуплогнездников (большой пестрый дятел—*Dendrocopos major*, Linnaeus, 1758; обыкновенная горихвостка—*Phoenicurus phoenicurus*, Linnaeus, 1758); наземногнездящихся (лесной конек—*Anthus trivialis*, Linnaeus, 1758; белая тря-

согузка — *Motacilla alba,* Linnaeus, 1758*)* и древесно-гнездящихся видов (ворон — *Corvus corax,* Linnaeus, 1758; садовая славка — *Sylvia borin,* Boddaert, 1783).

Результаты анализа орнитокомплексов сосняков рямовых показали, что локальная трансформация модельных участков в результате использования экологически безопасной технологии добычи и транспортировки нефти привела к появлению стаций антропогенного происхождения (дорог, строительных сооружений, свободных от растительности участков воды), что способствовало увеличению численности гидрофильных видов птиц (серая утка — *Anas strepera,* Linnaeus, 1758*;* средний кроншнеп — *Numenius phaeopus*, Linnaeus, 1758*)* и птиц открытых и полуоткрытых пространств.

НЕЛИНЕЙНЫЕ ФЕНОМЕНЫ В ЗВУКАХ ЭКСТРЕННОГО ПРОБУЖДЕНИЯ ОТ ЗИМНЕГО СНА У РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA: VESPERTILIONIDAE)

М.А. Манюкин

Пензенский государственный педагогический университет

Ключевые слова: биоакустика, нелинейные феномены, рукокрылые.

Одним из основных вопросов биоакустики является расшифровка информационного значения отдельных структурных элементов и целостного рисунка звука. Существует ряд структурных признаков, встречающихся достаточно широко у представителей самых разных систематических групп млекопитающих от насекомоядных до человека. В данном случае речь идет о таких акустических явлениях как субгармоники, детерминированный хаос, бифонации и частотные скачки, которые придают звукам специфическое звучание (хрипота, гнусавость, визгливость, скрипучесть или дисфония). Эти структурные особенности звуков носят общее название — нелинейные феномены (НФ), поскольку для описания их физической основы используются понятия нелинейной динамики (Володин, 2005).

Детерминированный хаос возникает в результате апериодических, нерегулярных вибраций голосовых связок. На спектрограмме детерминированный хаос выглядит как относительно равномерное зачернение всего спектра с остаточной гармонической

энергией в области основной частоты. Когда вибраторные режимы голосовых связок значительно различаются, сцепление между ними может приводить к синхронизации колебаний, но на различных частотах для каждой из связок. Поэтому, к примеру, одна связка будет проходить два периода колебаний за то время, за которое вторая пройдет всего один. На спектрограмме в этом случае будет наблюдаться появление промежуточных частотных полос в 1/2, 1/3 или 1/4 шага между гармониками, называемых субгармониками.

Бифонация — это присутствие в спектре звука двух независимых частот. На спектрограммах видно, что верхняя частота не кратна нижней и имеет независимый ход модуляции, то есть эти частоты не являются гармониками друг друга. Частотные скачки представляют собой резкие изменения основной частоты, часто происходящие всего за один цикл колебаний (Володин, 2005).

Цель данной работы — исследование нелинейных феноменов в звуковых сигналах рукокрылых, издаваемых в момент экстренного пробуждения от зимнего сна, на примере четырех видов: ночницы Наттерера *Myotis nattererii* (Kuhl, 1817), ночницы усатой *M. mystacinus* (Kuhl, 1817), кожанка северного *Eptesicus nilssonii* (Keyserling, Blasius, 1839), ушана бурого *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758). В задачи работы входил поиск нелинейных феноменов в звуках, оценка встречаемости нелинейных феноменов и их вклада в обще время фонации, определение видовых и половых различий звуков по характеру нелинейных феноменов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работы проводились в зимние периоды 2005—2008 гг. в искусственных подземельях, расположенных в окрестностях с. Ширяево Ставропольского р-на Самарской обл. (Жигулевский заповедник). Звуковые сигналы зверьков записаны в момент пробуждения, которое провоцировалось путем легкого прикосновения к их телу. Для записи сигналов использовали портативный аналоговый магнитофон SONY K14-Q2M. Спектрографический анализ с частотой дискредизации 18 кГц выполнен с использованием программы Adobe Audition 1.5. Всего проанализировано 672 сигнала. Для каждого сигнала измерялась общая продолжительность, время звучания в режимах детерминированного хаоса, субгармоник и бифонации. Фиксировалось наличие частотных скачков. Рассчитывался средний вклад нелинейных феноменов в общее время фонации. Анализ данных выполнен в программе Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных звуках были обнаружены следующие нелинейные феномены: детерминированный хаос, субгармоники, бифонация и частотные скачки.

Во всех исследованных звуках присутствует детерминированный хаос, остальные нелинейные феномены встречаются нерегулярно (табл. 1). Бифонации наиболее характерны для бурого ушана. В сигналах других видов бифонации встречаются только у самок.

Таблица 1. Встречаемость (%) нелинейных феноменов в звуках экстренного пробуждения от зимнего сна четырех видов рукокрылых

Нелинейные феномены	*Виды*							
	Myotis nattereri		*M. mystacinus*		*Eptesicus nilssonii*		*Plecotus auritus*	
	самки (*n*=86)	самцы (*n*=22)	самки (*n*=138)	самцы (*n*=93)	самки (*n*=45)	самцы (*n*=105)	самки (*n*=104)	самцы (*n*=87)
Встречаемость, %								
Детерминированный хаос	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
Субгармоники	19.8	4.5	33.0	9.4	-	1.9	-	-
Частотные скачки	29.1	45.5	22.0	15.3	6.7	5.7	2.9	-
Бифонация	10.5	-	4.4	-	22.2	-	51.0	74.4
Средний вклад нелинейных феноменов в общее время фонации, %	56.8		51.4		91.2		97.4	

Средний вклад нелинейных феноменов в общее время фонации рассчитывался как отношение суммарной продолжительности нелинейных феноменов к общему времени фонации, выраженное в процентах. Его значение составляет более 50% у ночниц и более 90% у северного кожанка и бурого ушана.

Межвидовое и межполовое сравнение с использованием дисперсионного анализа показало наличие значимого влияния факторов «вид», и взаимодействия факторов «вид» и «пол» на продолжительность детерминированного хаоса и субгармоник (табл. 2). На продолжительность бифонации оказывает значимое влияние только фактор «вид».

Таблица 2. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по продолжительности нелинейных феноменов

Нелинейные феномены	Источник изменчивости	Значение критерия Фишера (F)	Степени свободы		Значимость различий *(p)*
			Эффекта	Ошибки	
Детерминированный хаос	Вид	354.8	3	664	<0.001
	Вид*пол	8.2	3	664	<0.001
Субгармоники	Вид	17.6	3	664	<0.001
	Вид*пол	12.9	3	664	<0.001
Бифонации	Вид	83.4	3	664	<0.001
	Вид*пол	0.4	3	664	0.744

ВЫВОДЫ

1. В исследованных звуках были обнаружены следующие нелинейные феномены: детерминированный хаос, субгармоники, бифонация и частотные скачки.

2. Во всех исследованных звуках присутствует детерминированный хаос, остальные нелинейные феномены встречаются нерегулярно.

3. Средний вклад нелинейных феноменов в общее время фонации составляет от 51 до 97%. Его минимальные значения отмечены у ночниц, максимальные — у северного кожанка и бурого ушана.

4. Обнаружены статистически значимые видовые и половые различия по абсолютной продолжительности детерминированного хаоса и субгармоник.

ЛИТЕРАТУРА

Володин И.А. Структурные особенности, встречаемость и функциональное значение нелинейных феноменов в звуках наземных млекопитающих // Журн. общей биологии. 2005. Т. 66. № 2. С. 140–156.

НЕКОТОРЫЕ СТОРОНЫ ЭКОЛОГИИ СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА *(SALAMANDRELLA KEYSERLINGII)* В УСЛОВИЯХ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

А.В. Матковский

Сургутский госуниверситет

Ключевые слова: Западная Сибирь, популяционные показатели, сибирский углозуб, северная тайга.

Сибирский углозуб среди современных амфибий имеет один из самых обширных ареалов, в связи с чем на отдельных территориях экология этого вида исследована слабо. В Западной Сибири

основная часть герпетологических исследований выполнена в Томской и Новосибирской областях (Куранова, 1998). Для северотаежной подзоны лесной зоны Западной Сибири указывались лишь сведения о численности, биотопическом размещении и, частично, о возрастной структуре популяций углозуба (Равкин, 1976).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили с мая по сентябрь 2008 г. на территории Сорумского заказника (Белоярский район, Ханты-Мансийский автономный округ — Югра). Животных отлавливали в металлические конусы с использованием направляющих канавок (Динесман, Калецкая, 1952) и заборчиков из полиэтиленовой пленки (Охотина, Костенко, 1974). Обследовано 14 биотопов. Всего отработанно 5 448 конусо-сут., отловлено 50 особей сибирского углозуба. Для оценки обилия применяли балльную шкалу А.П. Кузякина (1962). Относительную биотопическую приуроченность (F_{ij}) и степень перекрывания пространственной ниши (индекс Мориситы — $I_{\lambda}^{'}$) рассчитывали в соответствии с рекомендациями Ю.А. Песенко (1982). Возраст устанавливали методом скелетохронологии по количеству линий склеивания в поперечных срезах бедренных костей, приготовленных на санном микротоме (Смирина, 1989). Фенологические наблюдения, учет икры проводили по В.И. Гаранину и И.М. Панченко (1987). Плодовитость подсчитывали вручную. Все линейные характеристики измеряли электронным штангенциркулем с точностью 0.01 мм. Питание изучали, анализируя содержимое желудка (Щербак, 1989).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В целом на изученной территории сибирский углозуб редок (0.9 ос./100 конусо-сут.). Углозуб найден лишь в трех биотопах; его доля составляет 11.3% от численности всех земноводных заказника.

Углозуб зарегистрирован исключительно в биотопах, расположенных в окрестностях нерестовых водоемов. Наиболее обилен углозуб в елово-кедровом закустаренном приречном лесу (11.5 ос./100 конусо-сут.; относительная численность половозрелых животных — 2.1; молодых — 1.9; сеголеток — 7.5 ос./100 конусо-сут.). Значения показателя относительной биотопической приуроченности (F_{ij}) в данном биотопе составляет 0.92 и является максимальным. Обычен углозуб в кедрово-елово-лиственничном кустарничково-зеленомошном приозерном лесу (1.3 ос./100 конусо-сут.; численность молодых и взрослых одинакова (0.5 ос./100 конусо-сут.), сеголеток — 0.3 ос./100 конусо-сут.; F_{ij}=0.57). Редок *S. keyserlingii* в

кедрово-еловом кустарничково-зеленомошном лесу (0.3 ос./100 конусо-сут., сеголетки и взрослые не зарегистрированы; F_{ij} = -0.04, то есть вид «безразличен» к данному биотопу). Таким образом, сибирский углозуб встречался лишь в облесенных, хорошо увлажненных околоводных биотопах.

Перекрывание пространственной ниши сибирского углозуба и остромордой лягушки (*Rana arvalis*) среди всех возрастных групп наблюдается в елово-кедровом закустаренном приречном лесу (I_λ=0.99); у взрослых особей I_λ = 0.60; у молодых — 0.99; у сеголеток — 0.40. Тем не менее, существующее расхождение во временном измерении позволяет предполагать, что конкуренции между видами не возникает.

В первой половине лета популяция представлена, преимущественно, взрослыми особями. Во второй половине лета и осенью в уловах преобладали сеголетки (59%), доля молодых — 16%. Среди взрослых особей соотношение полов незначительно сдвинуто в сторону самок; у молодых — сходно с теоретическим (1:1).

На ключевом участке углозуб размножался лишь в одном водоеме, в котором зарегистрировано два нерестилища. Первая пара откладывала икру во второй декаде мая, другие пары — в конце третьей декады. Икра откладывалась при температуре воды +16.8°С, воздуха — +20°С, pH воды 5.8. Средняя плодовитость составила 225±19 икринок (186 — 264 икринок). У самок, отлавливаемых в летний период, масса икры в яйцеводах составила 0.26±0.05 г (0.13–0.54 г); количество икринок колеблется от 171 до 296 шт. (среднее — 226±17, n = 7). На юго-востоке Западной Сибири средняя индивидуальная плодовитость колеблется от 163 до 190 икринок (Куранова, 1998). Поэтому можно полагать, что для северотаежных популяций характерно увеличение плодовитости.

Эмбриогенез длился 28–32 суток. Выклев головастиков происходил во второй декаде июня при температуре воды +17.6°С, pH воды 5.5. Окончание метаморфоза происходило во второй декаде августа, массовый выход приходился на третью декаду. Таким образом, личиночное развитие длилось минимум 44 суток. Размеры метаморфизировавших сеголеток — 28.8±0.9 мм (23.9–33.9 мм), масса тела — 0.80±0.08 г (0.39–1.17 г).

В рационе углозуба преобладают малоподвижные беспозвоночные животные (часто с гладкими покровами тела). У особей всех возрастов преобладают моллюски (21.7%) и герпетобионтные пауки (17.8%). Часто встречаются ногохвостки (1.3%), дождевые черви (9.4%), личинки чешуекрылых (9.5%) и жужелиц (7.5%).

У сеголеток в рационе доминируют герпетобионты (59.5%), реже встречаются геобионты (7.1%). В спектре питания молодых особей доля герпетобионтов (29.8%) ниже, а хортобионтов — выше (36.8%). Для половозрелых особей характерно большое значение герпетобионтов (40.8) как пищевых объектов.

ЛИТЕРАТУРА

Гаранин В.И., Панченко И.М. Методы изучения амфибий в заповедниках // Амфибии и рептилии заповедных территорий. Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1987. С. 8—25.

Динесман Л.Г., Калецкая М.Л. Методы количественного учета амфибий и рептилий // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 329—341.

Кузякин А.П. Зоогеография СССР // Ученые записки МОПИ им. Н.К. Крупской. Т. 109. М., 1962. С. 3—182.

Куранова В.Н. Фауна и экология земноводных и пресмыкающихся Юго-Востока Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: ТГУ, 1998. 23 с.

Охотина М.В., Костенко В.А. Полиэтиленовая пленка — перспективный материал для подготовки ловчих заборчиков // Фауна и экология позвоночных животных Дальнего Востока СССР. Владивосток, 1974. С. 193—196.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.

Равкин Ю.С. Численность и распределение земноводных в лесной зоне Западной и Средней Сибири // Экология. 1976. № 5. С. 53 — 61.

Смирина Э. М. Методика определения возраста амфибий и рептилий по слоям в кости // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев: АН УССР, 1989. С. 144—153.

Щербак Н.Н. Питание // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев: АН УССР, 1989. С. 128—132.

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ЛИШАЙНИКА *LOBARIA PULMONARIA* НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ

В.С. Микрюков

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: лишайники, микросателлиты, пространственная структура, Lobaria pulmonaria.

Для разработки стратегии сохранения редких и исчезающих видов необходимо понимание факторов, определяющих их распространение в разных пространственных масштабах, от ценопопуляции до ареала вида в целом. При этом необходимо оценивать

как внешние факторы, так и внутренние, к которым относится способность видов к расселению и к освоению новых местообитаний. Объектом исследования является эпифитный лишайник *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., занесенный в Красную книгу России и многих европейских стран, и являющийся индикатором ненарушенных старовозрастных лесов.

Целью данного исследования является анализ пространственного распределения лишайника *Lobaria pulmonaria* на Северном Урале.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал (n = 120 талломов) собран на склонах трех гор (г. Первый Бугор, г. Второй Бугор и г. Колпак; рис. 1) в окрестностях п. Кытлым Свердловской области (59° 28' N, 59° 14' E; Mikhailova et al., 2005). На склоне г. Первый Бугор на участке пихто-елового леса была выбрана пробная площадь размером 400 × 300 м, на которой картировали все осины (*Populus tremula* L., в районе исследования данный вид является основным форофитом для *L. pulmonaria*), достигшие 30 см в диаметре на высоте 1.3 м, и отмечалось наличие на них лишайника (n = 341 дерево, 21 из которых с *L. pulmonaria*).

Молекулярный анализ проводился в лаборатории Федерального института исследования леса, ландшафта и снега (WSL, Бирменсдорф, Швейцария) в 2008 г. Перед выделением ДНК таллом

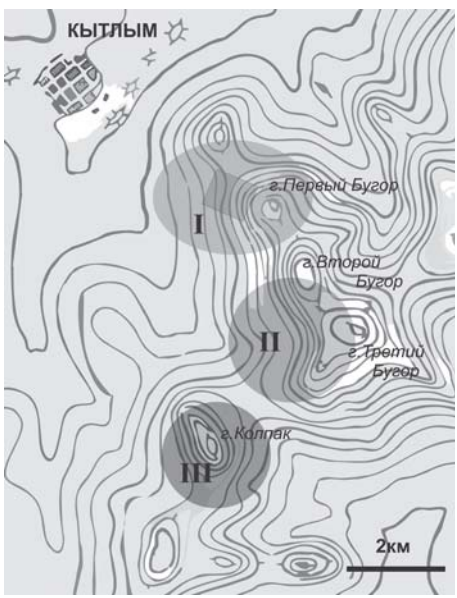


Рис. 1. Карта района исследования.
Римскими цифрами обозначены склоны, на которых производился сбор материала. Также показана пробная площадь, на которой были закартированы деревья.

лишайника очищался от посторонних элементов (фрагментов коры, хвои, мхов, других лишайников, паразитических грибов и др.), некротических пятен и разрушенных участков таллома. Для выделения только гаплоидной ДНК гриба, использовались фрагменты только вегетативных частей таллома лишайника (без апотециев). Экстракция из апикальной меристемы таллома (массой образца ≈ 0.050 г) осуществлялась с помощью набора DNeasy (Qiagen). Общая ДНК выделена из 120 талломов лишайника, которые были генотипированы по восьми микросателлитным локусам (6 динуклеотидных, 1 пента- и 1 с длиной повтора девять пар оснований) в соответствии с протоколом по J.C. Walser с соавт. (2003). Электрофорез продуктов ПЦР осуществлялся с помощью автоматического секвенатора ABI-3730 (Applied Biosystems), размер аллелей сравнивался с внутренним стандартом LIZ-500 (Applied Biosystems) с использованием ПО GeneMapper v.3.7 (Applied Biosystems).

С помощью программы GenAlEx v.6.2 (Peakall et al., 2006) было определено общее количество мультилокусных генотипов (генет и рамет). Генетическая дифференциация (между *L. pulmonaria* с разных склонов и форофитов) оценивалась с помощью процедуры иерархического разбиения генетической дисперсии (AMOVA, F_{ST}). Для выявления зависимости между коэффициентами генетической дифференциации популяций и логарифмированным географическим расстоянием между ними был выполнен простой тест Мантеля с 100 000 пермутаций, ПО PASSaGe v.2.0.8.20 (Rosenberg, 2008). Также были рассчитаны коэффициенты пространственной автокорреляции (r) генетического сходства индивидуумов в зависимости от географического расстояния между ними (Smouse et al., 1999).

Оценка количества наиболее различимых групп генотипов осуществлялась с помощью двух различных алгоритмов Байесовкой кластеризации: в соответствии с Evanno (Evanno et al., 2005) в программе STRUCTURE v.2.2.3 (Pritchard et al., 2002; для каждого значения K (от 1 до 18) было проведено по 25 независимых симуляционных исследований с количеством итераций = 400 000, следующих за «периодом разогрева» в 150 000 итераций), а также с учетом пространственного распространения генотипов в программе TESS v.2.1 (Chen et al., 2007; 25 симуляций, 50 000 итераций с периодом разогрева 10 000 итераций). Постобработка для K с наибольшим значением коэффициента правдоподобия производилась в CLUMPP v.1.1.1 (Jakobsson et al., 2007).

Для проверки гипотезы о наличии пространственной взаимосвязи между кластерами, сформированными различными группами генотипов (выявленными с помощью STRUCTURE- и TESS-анализов), рассчитывалась статистика пространственной ассоциации χ_{SADIE} (Winder et al., 2001) с проверкой статистической значимости с помощью рандамизационного теста.

С целью оценки пространственной структуры на пробной площади (модели распределения деревьев, колонизированных *L. pulmonaria*, а также деревьев, являющихся потенциальными форофитами лишайника) были использованы два различных подхода: расчет индекса Мориситы (Morisita, 1959) и SADIE-методика (Spatial Analysis by Distance IndicEs; Perry, 1995). Последний подход отличается от более традиционных методик тем, что в отличие от них он учитывает пространственную информацию (координаты) для каждого образца. Итоговая статистика (индекс агрегации I_p) основывается на отношении усилий, требуемых для достижения равномерного распределения образцов (рассчитываются как «расстояния до регулярности», Perry, 1995), с вычислением статистической поддержки с помощью пермутационного подхода.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По 8 исследованным локусам был обнаружен 71 аллель, 32 из которых относятся к наиболее полиморфному локусу (*LPu09*) (табл. 1). Из 120 проанализированных образцов найдено 88 (73%) различных мультилокусных генотипов (генеты).

Оценка степени дифференциации популяций выявила малые (но статистически значимые) величины индекса F_{ST} между талломами с разных склонов (табл. 2), однако гипотеза о генетической дифференциации между талломами, произрастающими на разных видах форофитов, не подтвердилась (табл. 3).

В соответствии с результатами, полученными при анализе генетической структуры популяций *L. pulmonaria*, было показано, что имеющимся данным лучше подходит модель с параметром K (количеством наиболее различимых групп генотипов) равным двум.

Теоретически существует три типа пространственного взаимодействия кластеров, представляющих собой различные группы генотипов (выявленные с помощью STRUCTURE- и TESS-анализов): положительная ассоциация, отрицательная ассоциация или случайное распространение данных кластеров (Perry, 1998). Для выявления такой связи был рассчитан коэффициент локальной

Таблица 1. Описание микросателлитных локусов

Локус	Длина мотива повтора, пн.	Количество аллелей
LPu03	2	3
LPu09	9	32
LPu15	2	8
LPu23	2	1
LPu24	2	2
LPu25	2	16
LPu28	2	5
MS4	5	4

Таблица 2. Значения индексов фиксации (F_{ST}, по всем локусам) для образцов с разных склонов

	I	**II**	**III**
I	**97**		
II	0.018*	**13**	
III	0.028*	0.053*	**10**

Примечание: Здесь и в табл. 3: звездочками отмечены статистически значимые величины ($p < 0.05$), диагональ — количество образцов.

Таблица 3. Значения индексов фиксации (F_{ST}, по всем локусам) для образцов с разных форофитов

	Betula	*Populus*	*Salix*	*Sorbus*
Betula	11			
Populus	0.011	77		
Salix	0.004	0.004	25	
Sorbus	0.054*	0.060*	0.052*	7

пространственной ассоциации χ_{SADIE}, значение которого составило 0.55 ($p < 0.001$), что свидетельствует о наличии положительной связи между выявленными кластерами. Такая связь означает, что генетически разнородные особи лишайника совместно произрастают или совместно отсутствуют в пространстве.

Сходные результаты получены при оценке коэффициента пространственной автокорреляции (r, рис. 2), который является мерой генетического сходства между парами индивидуумов (по всем локусам), географическое расстояние между которыми попадает в определенный класс расстояний (Smouse et al., 1999). Все значения r попали в область принятия нулевой гипотезы, свидетельствующей о случайном распределении генотипов в популяции. Более того, было показано отсутствие зависимости между генетическими и географическими расстояниями (результат теста Мантеля: $r_m = -0.082$, $p = 0.123$).

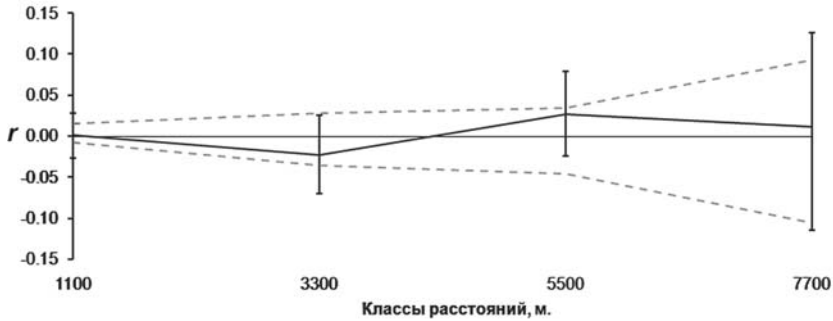


Рис. 2. Пространственная автокорреляция (лаг = 2.2 км). Коэффициент автокорреляции r (сплошная линия), 95 %-ный доверительный интервал для r (пунктир); для каждого класса расстояний показаны значения доверительных погрешностей.

В результате анализа пространственной структуры (оба критерия дают одинаковые результаты) было показано, что древостою свойственно контагиозное распределение, в то время как для *L. pulmonaria* характерно равномерное распределение в древостое (табл. 4). Между плотностью древостоя и плотностью заселенных форофитов была обнаружена несущественная связь (коэффициент ранговой корреляции Кендалла $\tau = 0.22$, $p < 0.01$), что указывает на слабую способность *L. pulmonaria* к заселению потенциальных форофитов. Действительно, даже на участках с достаточно плотным древостоем количество колонизированных деревьев было таким же, как и на более открытых участках леса. Примечательно, что данный факт противоречит теоретическим предпосылкам. Согласно им, попав на участок с густым древостоем, *L. pulmonaria* должна была бы сформировать плотную колонию, так как у данного вида лишайника достаточно активно вегетативное размножение с помощью соредий, которые разносятся в воздухе, и расстояние их переноса не превышает 50 м (Walser et al., 2001).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пространственное распространение *L. pulmonaria* не соответствует пространственному распространению форофитов. Это

Таблица 4. Значения показателей степени пространственной агрегированности для древостоя и деревьев-форофитов L. pulmonaria

	Древостой	*Lobaria*
Индекс Мориситы	1.782	0.914
Индекс агрегации (I_p)	2.006	0.854
Тип распределения	контагиозное	равномерное

позволяет сделать заключение о том, что *L. pulmonaria* обладает низкой способностью к колонизации новых субстратов. Продемонстрировано отсутствие генетической дифференциации талломов, произрастающих на разных видах форофитов, а также отсутствие ярко выраженной пространственно-генетической структурированности групп талломов.

Автор глубоко признателен канд. биол. наук И.Н. Михайловой, канд. биол. наук М.Р. Трубиной, д-ру биол. наук Е.Л. Воробейчику, О.В. Дуле (ИЭРиЖ УрО РАН) и профессору К. Шейдеггеру (Федеральный институт исследования леса, ландшафта и снега, Швейцария, WSL) за всестороннюю помощь и обсуждение результатов, а также И. Видмеру, К. Корнехо и Ф. Дальгранде за поддержку и активное содействие в лабораторной работе. Проект выполнен при финансовой поддержке Швейцарского Национального Научного Фонда и программы поддержки ведущих научных школ (НШ-1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

ЛИТЕРАТУРА

Chen C., Durand E., Forbes F., Francois O. Bayesian clustering algorithms ascertaining spatial population structure: a new computer program and a comparison study // Mol. Ecol. Notes. 2007. Vol. 7. № 5. P. 747—756.

Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // Mol. Ecol. 2005. Vol. 14. P. 2611—2620.

Jakobsson M., Rosenberg N.A. CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure // Bioinformatics. 2007. Vol. 23. № 14. P. 1801—1806.

Mikhailova I.N., Trubina M.R., Vorobeichik E.L., Scheidegger C. Influence of environmental factors on the local-scale ditribution of cyanobacterial lichens: case study in the North Urals, Russia // Folia Cryptogamica Estonica, Fasc. 2005. Vol. 41. P. 45—54.

Morisita M. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns // Memoires of the Faculty of Science, Kyushu University, Series E. Biology. 1959. Vol. 2. P. 215—235.

Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Mol. Ecol. Notes. 2006. Vol. 6. № 1. P. 288—295.

Perry J.N. Spatial analysis by distance indexes // Journal of Animal Ecology. 1995. Vol. 64. № 3. P. 303—314.

Perry J.N. Measures of spatial pattern for counts // Ecology. 1998. Vol. 79. № 3. P. 1008—1017.

Pritchard J., Falush D., Stephens M. Inference of population structure in recently admixed populations // American Journal of Human Genetics. 2002. Vol. 71. № 4. P. 177—177.

Rosenberg M.S. PASSaGE 2: Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis // Center for Evolutionary Functional Genomics & School of Life Sciences, Arizona State University. 2008.

Smouse P.E., Peakall R. Spatial autocorrelation analysis of individual multiallele and multilocus genetic structure // Heredity. 1999. Vol. 82. P. 561—573.

Walser J.C., Zoller S., Buchler U., Scheidegger C. Species-specific detection of *Lobaria pulmonaria* (lichenized ascomycete) diaspores in litter samples trapped in snow cover // Molecular Ecology. 2001. Vol. 10. № 9. P. 2129—2138.

Walser J.C., Sperisen C., Soliva M., Scheidegger C. Fungus-specific microsatellite primers of lichens: application for the assessment of genetic variation on different spatial scales in *Lobaria pulmonaria* // Fungal Genetics and Biology. 2003. Vol. 40. № 1. P. 72—82.

Winder L., Alexander C.J., Holland J.M. et al. Modelling the dynamic spatio-temporal response of predators to transient prey patches in the field // Ecology Letters. 2001. Vol. 4. № 6. P. 568—576.

ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ ИХТИОЦЕНОЗА КАРАСЕВОГО ВОДОЕМА НА ПРИМЕРЕ ОЗЕРА МАЛОЕ БУТЫРИНО (КУРГАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

А.Г. Минеев, С.В. Ялковский

Уральский филиал ФГУП «Госрыбцентр», г. Екатеринбург

Ключевые слова: ихтиоценоз, карась, малое озеро.

Карасевые водоемы — небольшие мелководные, непроточные озера, единственными обитателями которых, как правило, являются серебряный *(Carassius auratus* Linn. 1758*)* и золотой *(Carassius carassius* Linn. 1758*)* караси. В Уральском регионе данный тип озер очень распространен, особенно в лесостепной зоне. В Курганской области по данным ФГУ «Нижнеобьрыбвод» 80% рыбопромыслового фонда водоемов представлено карасевыми озерами, многие из которых, кроме добычи карася, используются для товарного выращивания сиговых видов рыб. Изучение этих водоемов имеет большое практическое значение для рыбоводства.

Цель работы: проследить динамику видовой структуры ихтиоценоза карасевого водоема на примере оз. Малое Бутырино.

В работе использованы данные ежегодных мониторинговых исследований Уральского филиала ФГУП «Госрыбцентр» на оз. Малое

Бутырино, а также данные об объемах промысловых уловов Курганского филиала ФГУ «Нижнеобьрыбвод» в период 1988—2008 гг.

Озеро М. Бутырино — типичный карасевый водоем лесостепной зоны Восточного Зауралья. Его площадь составляет 5.1 км^2 (510 га), с преобладающими глубинами 2—3 м, максимальная глубина 3.8 м. Озеро замкнутое, непроточное, находится в зоне недостаточного увлажнения. Питание водоема осуществляется только за счет атмосферных осадков и местного поверхностного стока. Аборигенная ихтиофауна озера представлена серебряным, золотым карасями и озерным гольяном (*Phoxinus percnurus* Pal. 1814). Периодически производились посадки пеляди (*Coregonus peled* Gm. 1789) и карпа (*Cyprinus carpio* Linn. 1759).

В 2004 г. впервые за 20-ти летний период в проводимых нами контрольных уловах были отмечены единичные экземпляры речного окуня (*Perca fluviatilis* Linn. 1758), случайно занесенного в озеро в конце 90-х гг. XX в. С 2005 г. доля окуня в контрольных уловах возрастает с 6 до 60% (2007 г.) и происходит увеличение размерно-возрастного ряда с одной возрастной группы (2+) до восьми (максимальная — 7+). Это свидетельствует о росте численности данного вида в водоеме за счет успешного естественного воспроизводства. Таким образом, на оз. М. Бутырино наблюдается процесс изменения структуры ихтиоценоза и смена типа водоема с карасевого на окуневый. Это подтверждают и данные ФГУ «Нижнеобьрыбвод». До 2007 г. основу промысловых уловов на озере составляли сиговые и карась; начиная с 2006 г. в выловах появляется окунь, а в 2007 и 2008 гг. он составляет его основу. Доля карася в уловах снизилась, а выращивание пеляди при высокой численности окуня, который выедает ее личинку и молодь, стало нерентабельным. Согласно промысловой статистике, вспышки численности окуня в последние несколько лет отмечены и на других карасевых озерах Курганской области (Перейма, Яровое, Шадрино, Лебяжье и др.).

Основной причиной смены ихтиоценоза является повышение уровня воды, наблюдаемое в последнее десятилетие, что улучшает кислородный режим водоема и обеспечивает выживание в подледный период требовательных к содержанию кислорода оксифильных видов рыб, таких как окунь. Наиболее вероятным вариантом дальнейшего развития ихтиоценоза мы считаем гибель окуня от зимнего замора, так как наблюдается общая тенденция прохождения пика большой воды и снижения уровня воды в водоемах Курганской области. В ближайшие годы возможен возврат к структуре ихтиоценоза, характерной для карасевого водоема.

ВЛИЯНИЕ СОДЕРЖАНИЯ В ВИВАРИИ НА ПРОПОРЦИИ ЧЕРЕПА ГРЫЗУНОВ (НА ПРИМЕРЕ ПОЛЕВОК РОДА *MICROTUS*)

Т.А. Миронова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва

Ключевые слова: виварий, виды-двойники, краниометрия.

Диагностика форм *Microtus arvalis* s.l. с помощью отдельных морфологических признаков, традиционно используемых в систематике, затруднена. Данные многомерного анализа позволяют диагностировать *Microtus arvalis* Pallas (MA) и *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev (MR) по морфометрическим признакам с точностью 78—84% (Мейер, Дитятев, 1989; Малыгин и др., 1996). Н.М. Окулова и М.И. Баскевич (2006) добились 100%-го разделения трёх форм *M. arvalis* s.l. при дискриминантном анализе черепных признаков, однако дальнейшая работа (по устному сообщению Н.М. Окуловой) показала, что и в этом случае точность определения вне обучающей выборки не превышает 80%, что сохраняет актуальной задачу поиска признаков, позволяющих различать формы.

В опытах было показано, что MR потребляют больше зерна и меньше сена, чем MA. В виварии они более чувствительны к недостатку влажных кормов, по сравнению с MA (Малыгин, 1983). Разница в питании приводит к различным нагрузкам на череп, но в виварии им приходиться питаться одним кормом. Это в конечном итоге отражается на пропорциях черепа грызунов.

Цель работы: изучение влияния содержания в виварии на пропорции черепа у группы видов-двойников обыкновенных полевок *Microtus arvalis* s.l.: *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 [MR] и *Microtus arvalis* Pallas, 1778 [MA] формы «obscurus», MAo).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованные зверьки добыты в Центральном Черноземье в 2003 — 2008 гг. Изучено 77 особей *Microtus arvalis* s.l., видовая принадлежность которых была установлена М.И. Баскевич (ИПЭЭ РАН) кариологическим методом. Сравнительно-морфологический анализ проводили по 35 краниометрическим признакам (табл. 1).

Все полевки были разделены на две группы. В первую группу вошли особи, отловленные в природе и жившие в виварии менее одного месяца. Во вторую группу — особи, содержавшиеся в вива-

Таблица 1. Краниометрические промеры видов-двойников

№	Обозначение	Признак
1	Cbl	кондило-базальная длина черепа
2	Br	длина мозговой части
3	Fac	длина лицевой части
4	Zyg	скуловая ширина
5	Iob	межглазничное расстояние
6	Hmax	высота верхней челюсти перед M^1
7	Lna	длина носовых костей
8	Bna	ширина носовых костей
9	D1	длина верхней диастемы
10	Lm^{1-3}	длина верхнего зубного ряда
11	Lm^1	длина первого верхнего коренного зуба
12	Bm^1	ширина первого верхнего коренного зуба
13	Lbull	длина слухового барабана
14	Bbull	ширина слухового барабана
15	Lfi	длина резцового отверстия
16	Bfi	ширина резцового отверстия
17	Bcra	ширина черепа в области слуховых барабанов
18	Hcra	высота черепа в области слуховых барабанов
19	M^{1-1}	расстояние между первыми верхними коренными зубами
20	Lpal	длина твёрдого нёба
21	Pal	длина нёбной кости
22	Lipar	длина межтеменной кости
23	Lm^3	длина третьего верхнего коренного зуба
24	Bm^3	ширина третьего верхнего коренного зуба
25	Fr	расстояние между наружными краями лобных костей
26	Post	расстояние между заглазничными выступами
27	Cond	расстояние между затылочными мыщелками
28	Lmd	длина нижней челюсти
29	D2	длина нижней диастемы
30	Hmd1	высота нижней челюсти перед M_1
31	Hmd2	максимальная высота нижней челюсти
32	Lm_{1-3}	длина нижнего зубного ряда
33	Li	длина верхнего резца
34	Bi	ширина режущей части верхнего резца
35	Ti	толщина верхнего резца у основания, вид сбоку

рии более полутора месяцев, а также родившиеся в виварии. Половозрастной состав групп был сравнительно однородным.

Статистическая анализ проводили в программе Statistica, достоверность различий определяли с помощью критерия Стьюдента на уровне значимости $p<0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Нами выявлены (табл. 2) значимые и направленные изменения размеров и пропорций черепа у двух видов, возникшие в результате содержания их в виварии. Эти изменения чаще отмечаются у MR (изменения в 15 признаках из 21), чем у MAo (в 7 признаках из 21),

Таблица 2. Краниометрические промеры и индексы видов-двойников, содержавшихся и не содержавшихся в виварии

Промеры	MR			MAo		
	П* (*n* = 18)	В** (*n* = 28)	*p*	П (*n* = 21)	В (*n* = 10)	*p*
Bna	3.040±0.083	3.385±0.086	0.001	2.666±0.050	2.820±0.141	0.215
Lfi	4.158±0.072	4.390±0.057	0.015	4.148±0.087	4.380±0.165	0.182
M^{1-1}	1.877±0.075	1.986±0.055	0.240	1.681±0.018	1.769±0.044	0.037
Lipar	7.520±0.127	7.209±0.099	0.045	6.858±0.088	6.969±0.216	0.575
Post	9.206±0.095	8.523±0.125	0.000	8.902±0.101	8.744±0.103	0.342
D2	3.476±0.123	3.754±0.085	0.061	3.218±0.052	3.503±0.126	0.019
Lm^{1-3}/Cbl	0.235±0.004	0.222±0.004	0.041	0.238±0.003	0.234±0.003	0.465
Lbull/Cbl	0.295±0.007	0.275±0.006	0.043	0.306±0.005	0.304±0.006	0.747
Lpal/Cbl	0.246±0.004	0.226±0.005	0.016	0.245±0.003	0.242±0.005	0.663
Bfi/Lfi	0.311±0.008	0.310±0.007	0.937	0.262±0.007	0.235±0.008	0.021
Bfi/M^{1-1}	0.699±0.024	0.696±0.023	0.932	0.643±0.012	0.578±0.012	0.002
Bcra/Hcra	1.236±0.013	1.253±0.013	0.385	1.209±0.012	1.271±0.018	0.010
Lipar/Bcra	0.682±0.012	0.624±0.013	0.003	0.673±0.013	0.650±0.018	0.336
Fr/Post	0.523±0.014	0.637±0.016	0.007	0.563±0.008	0.573±0.016	0.536
Cond/Bcra	0.308±0.005	0.293±0.004	0.039	0.315±0.004	0.305±0.006	0.145
Post/Cond	2.711±0.046	2.523±0.056	0.021	2.775±0.049	2.751±0.095	0.805
D2/Lm_{1-3}	0.595±0.014	0.652±0.013	0.006	0.583±0.006	0.631±0.013	0.001
Hmd2/Lmd	0.301±0.014	0.314±0.022	0.639	0.508±0.003	0.493±0.006	0.035
Iob/Post	0.416±0.015	0.477±0.017	0.019	0.388±0.008	0.395±0.009	0.620
Iob/Lipar	0.505±0.013	0.562±0.015	0.013	0.504±0.010	0.501±0.014	0.859
Lipar/Cbl	0.316±0.007	0.282±0.007	0.004	0.307±0.008	0.302±0.011	0.722

*Примечание: *— в природе; ** — виварное содержание.*

что можно объяснить небольшим объёмом данных по виварию для MAo. 18 признаков из 21 меняются в одном направлении. В большинстве случаев у разных видов изменения касаются разных признаков.

В связи с различиями в размерах черепа у разных видов (Окулова, Баскевич, 2006; 2007) наиболее показательным является сравнение индексов. Индекс D2/Lm_{1-3} достоверно увеличивается у обоих видов, что говорит о сходном влиянии виварной пищи на пропорции признака, связанного с питанием.

У MR в виварии растут изменения, связанные с увеличением семеноядности, если судить по уменьшению признака Lm^{1-3}/Cbl (Окулова, Баскевич, 2007). Возрастают также показатели пропорций крыши черепа (Fr/Post, Iob/Post), уменьшаются слуховые барабаны (Lbull/Cbl), длина твёрдого нёба (Lpal/Cbl), пропорции костей задней части черепа и большого затылочного отверстия (Lipar/Bcra, Cond/Bcra, Post/Cond). Таким образом, MR заметно реагирует на виварное содержание изменением пропорций зубных признаков (в сторону увеличения семеноядности), сокращением длины слуховых барабанов (что может быть связано со снижением функции слуха, не столь важной в виварии и изменением пропорций крыши черепа и его отверстий.

У МАо в виварии происходит уплощение черепа (растет Bcra/Hcra), а также уменьшается относительная ширина резцовых отверстий (Bfi/Lfi и Bfi/M^{1-1}).

В разных направлениях, согласно нашим данным, у разных видов меняются индексы: Iob/Lipar и Lipar, а также признаки ширины резцовых отверстий.

В природе значимые различия между изучаемыми формами (табл. 3) получены для 23 из 26 абсолютных значений признаков (88.5%), в виварии — для 15 (57.7%), а также для 70% (от 20) и 90% индексов соответственно.

Таким образом, в виварии по сравнению с природой, доля значимо различающихся признаков между двумя формами падает в случае абсолютных размеров (они становятся более сходными), а по индексам (пропорциям) черепа межвидовые различия у вивар-

Таблица 3. Краниометрические промеры разных видов при обитании в природе и виварном содержании

Промеры	Из природы			Виварное содержание		
	МАо (n = 21)	MR (n = 18)	p	МАо (n = 10)	MR (n = 28)	p
Cbl	22.55±0.417	24.11±0.758	0.070	23.02±0.776	25.84±0.610	0.017
Br	9.62±0.228	10.72±0.478	0.036	9.99±0.391	11.27±0.316	0.034
Fac	12.93±0.216	13.57±0.373	0.132	13.04±0.420	14.54±0.319	0.015
Zyg	12.64±0.226	13.61±0.405	0.035	13.25±0.591	14.59±0.331	0.047
Iob	3.44±0.042	3.82±0.144	0.011	3.45±0.072	4.03±0.116	0.007
Hmax	6.51±0.114	6.92±0.248	0.117	6.74±0.179	7.38±0.174	0.049
Bna	2.66±0.051	3.04±0.083	0.000	2.82±0.141	3.38±0.086	0.002
Lm^{1-3}	5.35±0.076	5.638±0.099	0.030	5.38±0.145	5.68±0.089	0.098
Bm^{1}	1.07±0.009	1.15±0.034	0.026	1.10±0.025	1.19±0.030	0.080
Bbull	4.08±0.070	4.55±0.139	0.003	4.17±0.170	4.65±0.137	0.067
Bfi	1.08±0.016	1.30±0.047	0.000	1.02±0.025	1.36±0.036	0.000
Bcra	10.22±0.107	11.11±0.263	0.002	10.71±0.321	11.62±0.215	0.031
Hcra	8.47±0.085	9.03±0.159	0.003	8.50±0.227	9.30±0.165	0.020
M^{1-1}	1.68±0.018	1.88±0.075	0.010	1.77±0.044	1.99±0.055	0.029
Lpall	5.49±0.077	5.88±0.129	0.013	5.55±0.150	5.76±0.094	0.263
Pall	2.37±0.042	2.56±0.061	0.015	2.28±0.084	2.63±0.065	0.008
Lipar	6.86±0.088	7.54±0.127	0.000	6.97±0.216	7.21±0.099	0.262
Lm^{3}	1.78±0.037	1.92±0.040	0.023	1.80±0.065	1.91±0.037	0.120
Bm^{3}	0.79±0.012	0.89±0.031	0.004	0.81±0.033	0.91±0.022	0.027
Fr	5.00±0.063	5.25±0.092	0.025	5.00±0.114	5.40±0.084	0.014
Post	8.90±0.101	9.21±0.095	0.036	8.74±0.103	8.52±0.125	0.319
Cond	3.22±0.038	3.41±0.050	0.004	3.23±0.107	3.40±0.045	0.098
D2	3.22±0.052	3.48±0.123	0.049	3.502±0.126	3.75±0.085	0.127
Lm_{1-3}	5.52±0.066	5.82±0.084	0.007	5.54±0.133	5.77±0.078	0.151
Bi	0.98±0.022	1.08±0.032	0.017	0.95±0.047	1.19±0.042	0.005
Ti	1.22±0.026	1.37±0.054	0.009	1.35±0.112	1.48±0.044	0.147
Bna/Lna	0.44±0.008	0.48±0.015	0.048	0.43±0.011	0.52±0.014	0.002
Lna/Lfi	1.45±0.017	1.54±0.038	0.020	1.49±0.036	1.49±0.027	0.972

Продолжение табл.3

Промеры	Из природы			Виварное содержание		
	MAo (n = 21)	MR (n = 18)	p	MAo (n = 10)	MR (n = 28)	p
Bbull/Lbull	0.59±0.009	0.65±0.013	0.002	0.60±0.015	0.66±0.015	0.031
Lbull/Cbl	0.31±0.005	0.29±0.007	0.133	0.30±0.006	0.27±0.006	0.013
Bfi/Lfi	0.26±0.007	0.31±0.008	0.000	0.23±0.008	0.31±0.007	0.000
Bfi/M^{1-1}	0.64±0.012	0.70±0.024	0.037	0.58±0.012	0.70±0.023	0.006
Lfi/Cbl	0.18±0.002	0.17±0.004	0.051	0.19±0.003	0.17±0.003	0.006
Lfi/Fac	0.32±0.004	0.31±0.007	0.148	0.34±0.006	0.30±0.006	0.008
Lmd/Cbl	0.61±0.006	0.59±0.008	0.044	0.62±0.007	0.58±0.010	0.034
Lm^1/Lm^3	1.14±0.021	1.08±0.013	0.048	1.15±0.024	1.08±0.015	0.021
Lm^1/Lm^{1-3}	0.38±0.004	0.37±0.003	0.068	0.38±0.005	0.36±0.003	0.003
Pal/Lpal	0.43±0.005	0.44±0.005	0.218	0.41±0.008	0.46±0.007	0.005
Fr/Post	0.56±0.008	0.57±0.014	0.519	0.57±0.016	0.64±0.016	0.027
Iob/Post	0.39±0.008	0.42±0.015	0.124	0.39±0.009	0.48±0.017	0.010
Iob/Bfi	3.21±0.074	2.96±0.081	0.029	3.39±0.066	2.97±0.066	0.001
Iob/Lipar	0.50±0.010	0.50±0.013	0.960	0.50±0.014	0.56±0.015	0.037
Lipar/Post	0.77±0.012	0.82±0.016	0.012	0.80±0.028	0.85±0.015	0.085

ных зверьков больше, чем в природе. Из табл. 3 видно также, что у MR во всех условиях содержания по сравнению с MAo череп крупнее по 12 абсолютным признакам и по 4 индексам. По 5 индексам MR оказалась мельче, чем MAo. Это отличается от данных других авторов (Окулова, Баскевич, 2006, 2007) и связано, скорее всего, с тем, что эти авторы изучали зверьков с обоими типами содержания. Особенности видов, характеризующиеся индексами, согласуются с предыдущими авторами в 8 случаях.

ВЫВОДЫ

1. Необходимо учитывать фактор виварного содержания при исследовании изменчивости, а также при попытках выявления значимо различных краниометрических признаков у близких форм MA и других грызунов.

2. Подтверждается положение о значительной роли экологических факторов (в данном случае — виварного содержания) в краниометрической изменчивости.

ЛИТЕРАТУРА

Малыгин В.М. Систематика обыкновенных полевок. М.: Наука, 1983. 208 с.

Малыгин В.М., Пантелейчук Сантуш Луиш Т.М. Морфологические критерии определения голотипов таксонов видов обыкновенных полевок (*Microtus*, Rodentia, Mammalia) // ДАН. 1996. Т. 348. № 2. С. 282—286.

Мейер М.Н., Дитятев А.Э. Применение линейного дискриминантного анализа в диагностике видов-двойников обыкновенной полевки (Rodentia, *Microtus*) // Зоол. журн. 1989. Т. 68. № 7. С. 119—129.

Обыкновенная полевка: виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779, *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 / Отв. ред. Соколов В.Е., Башенина Н.В. М.: Наука, 1994. 432 с.

Окулова Н.М., Баскевич М.И. Краниометрическая диагностика трёх близких форм обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* sensu lato //ДАН. 2006. Т. 412. № 3. С 427—730.

Окулова Н.М., Баскевич М.И. Сравнительный анализ краниометрических признаков трёх форм *Microtus arvalis* s.l. из Центрального Черноземья // Зоол. исслед. регионов России и сопредельных территорий. Нижний Новгород, 2007. С. 196—199.

СТРУКТУРИРУЕМЫЕ ПРИЗНАКИ И ИХ ОБРАБОТКА МЕТОДОМ СЖАТЫХ ОТОБРАЖЕНИЙ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ПОЛИМОРФИЗМА *AGROPYRON CRISTATUM*

А.А. Монтиле, С.И. Неуймин

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: паспортизация растений, структурируемые признаки, радикальный показатель, частотный спектр.

Целью проводимых исследований является: 1) отработка методики «паспортизации» растений, отображающей принадлежность экземпляров коллекции к различным генотипам, на примере житняка гребенчатого *Agropyron cristatum* (L.) Beauv; 2) создание и проверка на реальных данных соответствующего программного обеспечения.

Одной из важных проблем при выявлении и конкретизации связей между постоянными факторами (в первую очередь наследственностью) и развитием растения как системы, включающей в качестве основного компонента структурно-функциональную организацию (Магомедмирзаев, 1999), является определение набора фенотипических признаков, специфицирующих изучаемые объекты (экземпляры растений) с учетом различий их генотипов. Оцениваются, как правило, количественные и качественные параметры фенотипа. При параметрическом описании собственно структурный аспект (конструкция, совокупность связей между выделяемыми элементами) чаще всего не отображается и, вследствие этого, не влияет на результаты обработки данных.

Основой адаптации, как гомеостатической, так и связанной с переходом в новое устойчивое состояние, является принцип комплексной изменчивости всей совокупности параметров и структу-

ры растительной системы. Различная наследственность проявляется в специфике протекания биологических процессов на разных уровнях организма. Принимая во внимание эти два соображения, можно утверждать, что в зависимости от генетической принадлежности растений даже одинаковые значения отдельных признаков функционально могут характеризовать разные пути приспособления к определенным условиям среды. Дифференциация может проявляться по другим признакам, структурно связанным с рассматриваемыми равными, или в изменении связей. Выявление обусловленности такого рода затрудняется, если учитывать сходство и различие значений отдельных параметров одного уровня описания. Необходимо также отметить, что при обработке стандартными методами любые признаки рассматриваются унифицировано — как принадлежащие одному модельному уровню. Разрабатываемая методика пытается преодолеть указанный недостаток.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Изучали признаки генеративной сферы особей разных генетических форм житняка гребенчатого *A. cristatum*. В вычислительных экспериментах использовались результаты измерений 18 растений шести вегетативно размноженных генетических форм. Каждое растение измерялось в определенном году (2004, 2005, 2006 гг.).

При построении описательного комплекса растения или фенотипа, как его подсистемы, необходимо учитывать иерархическую структуру их организации. Предлагаемый подход состоит в том, чтобы наряду с «финальными» признаками, описывающими систему или фенотип в целом, рассматривать комбинации признаков-«элементов», которые в совокупности формируют данные финальные признаки. Финальные признаки рассматриваются как структурируемые, состав которых задан элементарными признаками, а структура определяет формальный вид связи между значениями последних. Связь может быть как предметно определенной, например длина колоса равна сумме длин сегментов, так и абстрактной, например средняя длина цветковой чешуи равна сумме длин цветковой чешуи на всех колосках, деленной на их количество. Таким образом, становится возможным учет двух и более уровней структурно-функциональной организации описываемой растительной системы (фенотипа). При оценке полиморфизма фиксируются более тонкие индивидуальные различия, а именно: учитывается формирование одинаковых структурируемых признаков различными по величинам элементами.

Проиллюстрируем вышеизложенное применительно к объекту исследования. При построении структурно-функциональной системы генеративной сферы *A. cristatum* структурируемый признак «длина колосовой оси» формируется из значений (является суммой) элементарных признаков — «длин сегментов центральной оси колоса». У колосьев, имеющих одинаковой длины, может иметь место различие в длинах сегментов, дающих в сумме одинаковые значения. Разные длины сегментов могут быть обусловлены различиями в наследственности и их желательно учитывать наравне с длиной колоса. При возможности учета неравного «вклада» сегментов вычислительный прием обработки результатов измерений можно обобщить на колосья различной длины, используя, например, нормирование длин.

Для обработки структурируемых признаков, в частности для решения задачи паспортизации, предлагается методика, состоящая из двух связанных компонентов. Первый компонент заключается в приведении исследуемых признаков к «радикальному показателю системы сжатых отображений» (Неуймин, Мамаев, 2006; Неуймин и др., 2007) и представляет собой специального вида последовательную свертку, учитывающую при вычислении итогового значения показателя взаимосвязь между элементарными признаками, которые формируют соответствующие структурируемые признаки. Использование ассиметричного относительно порядка столбцов преобразования обеспечивает учет «влияния» на величины рассчитываемых показателей последовательности, в которой обрабатываются признаки. Второй компонент методики является надстройкой над первым и при анализе различных генетических форм растений позволяет получать специфичный для каждого отдельного генотипа спектр частот встречаемости характерных значений радикального показателя, который может быть использован для паспортизации экземпляра растения.

Помимо этого, рассчитываются показатели внутрипопуляционного разнообразия по формулам Л.А. Животовского (1991), в которых место полиморфного признака занимает радикальный показатель; таким образом, анализируется полиморфизм внутри различных генотипов *A. cristatum.* Замена конкретных значений количественных признаков величинами радикальных показателей, учитывающими последовательности значений элементарных признаков, позволяет использовать при оценке внутривидового разнообразия и популяционной изменчивости не только полиморфные признаки,

но и более «тонкие» фенотипические различия, облегчая тем самым идентификацию растений со сходной наследственностью.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Разработана программа, реализующая указанную методику при обработке данных измерений генеративной сферы *A. cristatum*. Результатами работы программы, наряду с рассчитанными значениями «радикального показателя» и показателями внутрипопуляционного разнообразия по Л.А. Животовскому, являются частотные спектры (рисунок), которые могут быть использованы для паспортизации различных генетических форм.

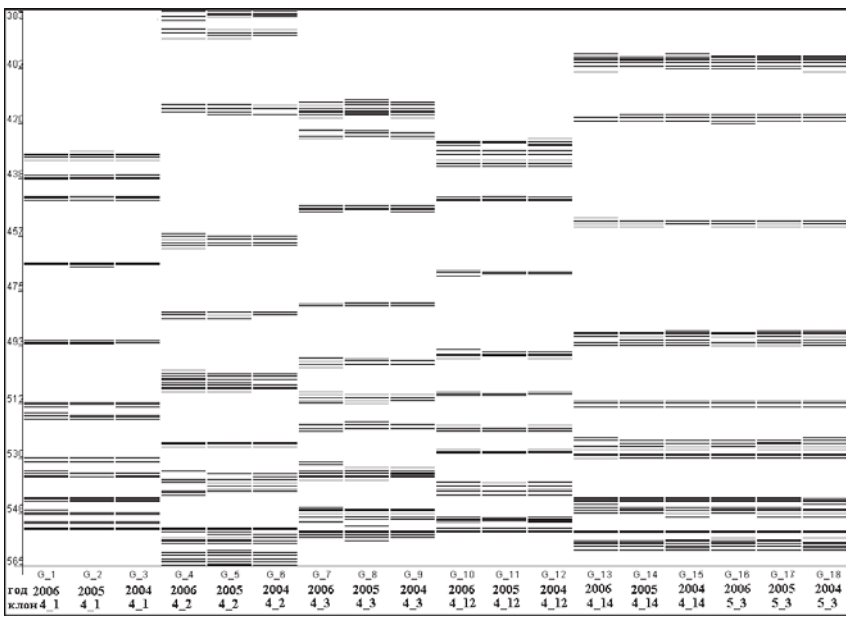


Рисунок. Спектры частот встречаемости отдельных значений «радикального показателя», характеризующие различные генетические формы Agropyron cristatum (по вертикальной оси — значения показателя, толщина линий спектра отображает соответствующую частоту).

На приведенных изображениях частотных спектров видно, что клоны одного генотипа в разные годы обладают схожими спектрами, по крайней мере, по локализации частот, в то время как спектры растений, относящихся к разным генотипам, заметно отличаются

друг от друга. Исключением являются клоны 4_14 и 5_3, спектры которых похожи. По-видимому, они обладают близкими (или не различимыми на уровне зафиксированных признаков) генотипами; в частности, признаки, составляющие радикал (Синская, 2002), у этих растений одинаковы. В данном случае речь идет о радикале отдельного генотипа, а не рода или вида, как в (Синская, 2002), его составляют признаки «интенсивность опушения центральной оси колоса» и «интенсивность опушения колоска».

ЛИТЕРАТУРА

Животовский Л.А. Статистические методы популяционной генетики. Изменчивость качественных признаков // Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. С. 102—121

Магомедмирзаев М.М. Введение в количественную морфогенетику. М: Наука, 1999. 232 с.

Неуймин С.И., Мамаев С.А. Оценка адаптивных свойств *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. в связи с приспособлением к среде обитания // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Йошкар-Ола, 2006. С. 324—325.

Неуймин С.И., Монтиле А.И., Шавнин С.А. Модель сжатия совокупности эпигенетических признаков растений в виде интегрального показателя [Электронный ресурс] // Математическая биология и биоинформатика. 2007. Т. 2. № 1. С. 154—159. Режим доступа: http://www.matbio.org/downloads/Neuymin 2007 (2_154).pdf

Синская Е.Н. Проблема вида, внутривидовой изменчивости и полиморфизма. Рядовая изменчивость // Проблемы популяционной ботаники. Екатеринбург, 2002. С. 26—42.

ПРОДУКТИВНОСТЬ БУКВИЦЫ ЛЕКАРСТВЕННОЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ ПРОИЗРАСТАНИЯ

В.В. Морилов

Уральский госниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург
Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: буквица лекарственная, продуктивность, ценопопуляции, экологические факторы.

Буквица лекарственная (*Betonica officinalis*) используется в народной и официальной медицине ряда стран, а в России рассматривается в качестве перспективного растения. Целью работы было исследование продуктивности *B. officinalis* в зависимости от условий произрастания.

Нами был проведен анализ ценопопуляций *B. officinalis* в Сысертском районе Свердловской области. Одна ценопопуляция располагалась на лугу, другая — в сосново-березовом лесу. Для оценки продуктивности подсчитывалось количество особей, измерялась их масса, а также масса стеблей, листьев и соцветий. С использованием шкал Элленберга и Цыганова оценивались такие экологические факторы как фитоценотическое затенение, фитоценотический индекс влажности почвы и богатства почвы азотом по методике С.В. Федоровой (2008).

Эколого-ценопопуляционный анализ показал, что лимитирующим фактором произрастания для буквицы является уровень фитоценотического затенения. С увеличением затенения наблюдается значительное уменьшение биомассы листьев, количества особей на площадке и биомассы наземной части особей.

При увеличении богатства почвы азотом увеличивается лишь биомасса листьев *B. officinalis*. На изменение влажности реагирует только масса соцветий особи и количество особей на площадке. Масса соцветий с ростом влажности уменьшается, а количество особей — увеличивается.

Продуктивность *B. officinalis* на площадке, равная сумме биомасс надземных частей всех особей, имеющихся на площадке, практически не увеличивается с ростом влажности почвы и богатства почвы азотом. Но, также как и количество особей на площадке, продуктивность уменьшается с увеличением фитоценотического затенения. Этот факт указывает на то, что уровень фитоценотического затенения является лимитирующим фактором произрастания данного вида. Значения коэффициента корреляции между продуктивностью и уровнем затемнения отрицателен и составляет -0.66, $p < 0.05$. Зависимость продуктивности (G) от уровня фитоценотического затенения (CSd) можно выразить через следующее уравнение линейной регрессии:

$$G = 60.32 - 0.96CSd$$

Таким образом, полученные данные позволяют предположить, что лимитирующим фактором продуктивности *B. officinalis*, как и ряда других ценопопуляционных показателей данного вида, является уровень фитоценотического затенения.

ЛИТЕРАТУРА

Федорова С.В. Структура и организация популяций ряда наземно-ползучих растений в разных эколого-фитоценотических условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2008. 23 с.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ВЫСШИХ НОЧНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ НИЖЕГОРОДСКОГО ЗАВОЛЖЬЯ

А.Р. Мосягина

Нижегородский госуниверситет

Ключевые слова: сезонная динамика, фенология, чешуекрылые.

Феномен высокого разнообразия высших ночных чешуекрылых в лесной зоне умеренного пояса можно объяснить тем, что бабочки хорошо приспособлены к существованию в данных условиях. Можно выделить три основных фактора: 1) адаптация к ночному образу жизни (большинство естественных врагов (насекомоядные птицы) спят); 2) фитофагия (то есть отсутствие конкуренции за ресурс питания); 3) мобильность, которая обеспечивает реализацию практически всего потенциально возможного ареала. Специализация же возникает при разделении экологических ниш, что выражается в высокой сезонности, то есть расхождении ниш по времени. Бабочки очень чувствительны к изменению погодных условий (Горностаев, 1984; Чернышев, 1984; Yela, Holyoak, 1997). В связи с этим нами была поставлена цель — выявить закономерности сезонной динамики видового разнообразия бабочек. Для этого необходимо проследить как меняется видовое разнообразие чешуекрылых в течение лета, выявить фаунистические комплексы, проанализировать распределение видов разных фенологических аспектов по декадам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили собственные сборы 2003—2006 гг., проводившиеся на различных участках Нижегородского Заволжья (Мосягина, 2008). Кластерный анализ проводился по методу UPGMA, в качестве индекса различия выборок был взят индекс Чекановского-Съеренсена (Песенко, 1982). Расчеты проводились с использованием статистической среды R пакета Vegan (Oksanen, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На основе проведенного кластерного анализа (рис. 1) списков подекадно выявленных видов было получено 5 кластеров при пороге разделения, равном 0.91, которые соответствуют четырем фенологическим комплексам — раннелетнему (третья декада мая — первая декада июля), позднелетнему, осеннему, весеннему, а также выброс (вторая декада сентября). При этом рубеж между раннелет-

ним и позднелетним комплексом приходится на первую и вторую декады июля, то есть оказывается смещенным к началу лета.

Кластерный анализ списков подекадно выявленных видов пядениц (рис. 2) показал, что при пороге разделения, равном 0.91, получаем 4 кластера — три комплекса (весенний, осенний, летний)

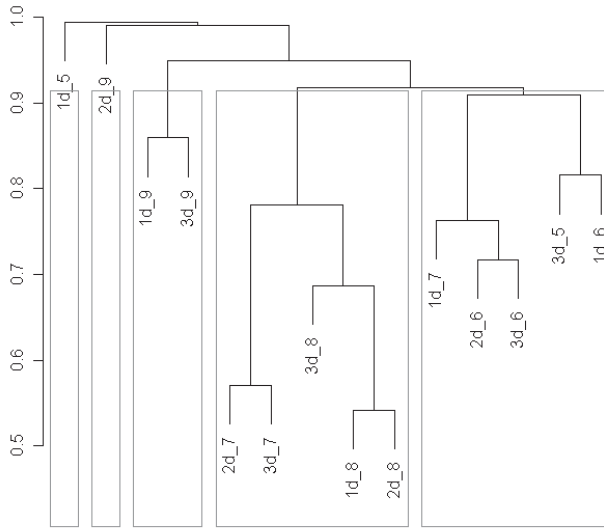


Рис. 1. Кластерная дендрограмма подекадных списков Macrolepidoptera Нижегородского Заволжья (здесь и далее на рисунках: обозначения по оси декад даны в следующем виде: Xd_M, где X — номер декады, M — номер месяца, например, 2d_7 — вторая декада июля).

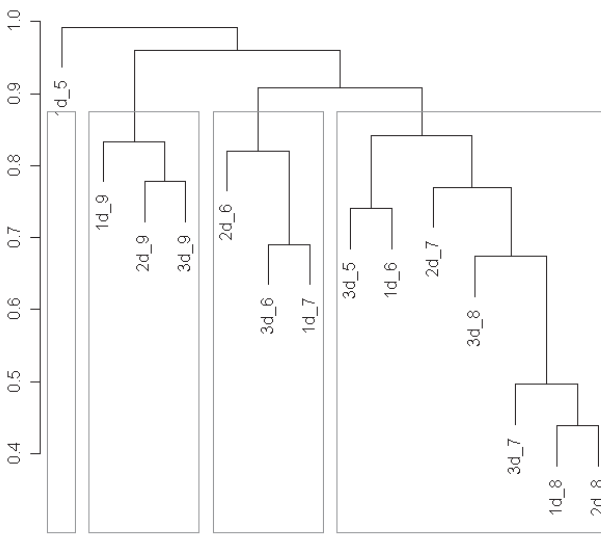


Рис. 2. Кластерная дендрограмма для подекадных списков Geometridae Нижегородского Заволжья.

и выброс (вторая декада сентября). При пороге разделения, равном 0.85, летний комплекс разделяется на два — раннелетний и позднелетний, при этом кластер поздневесенне-раннелетний (третья декада мая — первая декада июня) попадает в позднелетний кластер, возможно за счет поливольтинных видов.

Кластерный анализ списков подекадно выявленных видов совок (рис. 3) показал, что при пороге разделения, равном 0.91, получаем 5 кластеров — весенний (первая декада мая), осенне-весенний (третья декада мая и третья декада сентября), раннелетний (с первой декады июня по вторую декаду июля), позднелетний (с третьей декады июля по первую декаду сентября) и выброс (вторая декада сентября). Выделяется еще один комплекс — осенне-весенний за счет видов осенне-весеннего аспекта, зимующих в стадии имаго (*Scoliopteryx libatrix* (Linnaeus, 1758), *Hypena rostralis* (Linnaeus, 1758), *Lithophane furcifera* (Hufnagel, 1766), *Conistra vaccinii* (Linnaeus, 1761), *Xylena vetusta* (Hübner, 1813)). Выделение этого комплекса именно для совок закономерно, так как бабочки этого семейства и составляют данный фенологический аспект.

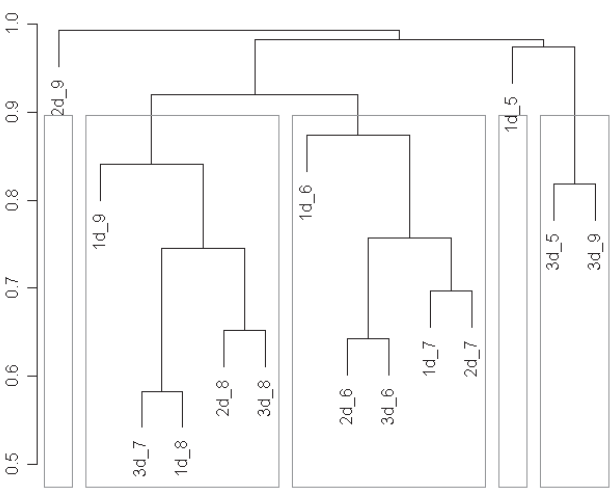


Рис. 3. Кластерная дендрограмма для подекадных списков Noctuidae Нижегородского Заволжья.

Для анализа изменения видового разнообразия в течение лета был подсчитан индекс Шеннона для каждой декады (рис. 4). Величина индекса видового разнообразия Шеннона обычно укладывается в интервал от 1.5 до 3.5 и очень редко превышает 4.5 (Magurran, 2004). Видовое разнообразие, измеренное с помощью

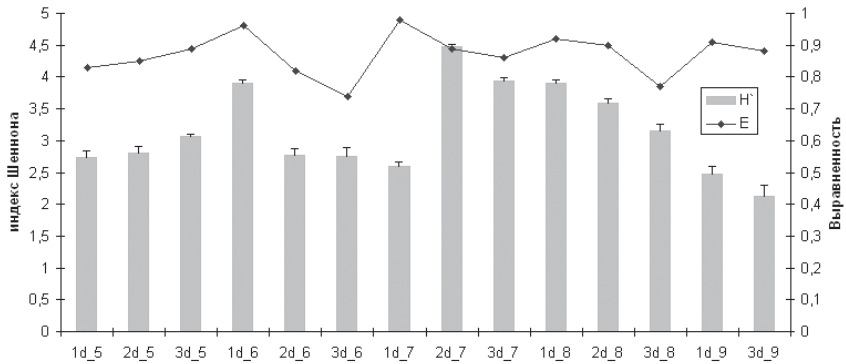


Рис. 4. Изменение индекса Шеннона (H') и выравненности (E) в течение лета.

индекса Шеннона (рис. 4), в течение лета сначала увеличивается, достигает максимума в середине лета, а затем начинает уменьшаться. Для середины лета характерно максимальное значение индекса за счет того, что еще летают бабочки раннелетнего аспекта, уже летают бабочки позднелетнего аспекта, а также основное разнообразие составляют бабочки среднелетнего аспекта (рис. 5, таблица), которые являются весьма чувствительными к температурным условиям, поэтому середина лета для них самое оптимальное время лета. Имеется еще один максимум значения индекса Шеннона — в начале лета (первая декада июня).

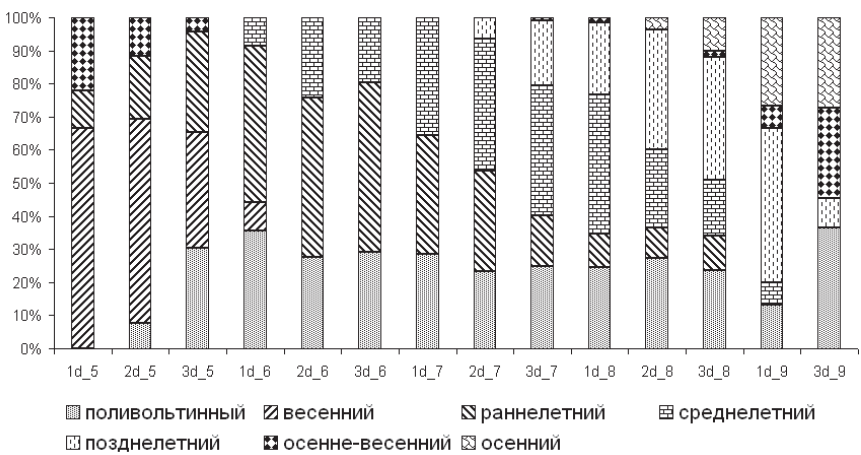


Рис. 5. Распределение видов разных сезонных аспектов по декадам.

Таблица. Распределение макрочешуекрылых Нижегородского Заволжья по сезонным аспектам

Сезонный аспект	Число видов	%
Осенне-весенний	5	1.1
Весенний	34	7.4
Раннелетний	136	29.6
Среднелетний	125	27.2
Позднелетний	55	12.0
Осенний	17	3.7
Поливольтинный	87	19.0
Всего	459	100.0

ВЫВОДЫ

Выявлено 4 фаунистических комплекса — весенний, раннелетний, позднелетний и осенний. Для бабочек семейства совок характерно выделение осенне-весеннего комплекса за счет видов, зимующих в стадии имаго. Высокий уровень видового разнообразия наблюдается в течение всего лета. В течение лета имеется два пика разнообразия — в самом начале и в середине. Анализ распределения видов разных фенологичесих аспектов по декадам свидетельствует, что первый пик разнообразия возникает за счет того, что к бабочкам весеннего аспекта добавляются бабочки раннелетнего аспекта и поливольтинные виды, второй — за счет появления позднелетних видов и пика разнообразия среднелетних.

ЛИТЕРАТУРА

Горностаев Г.Н. Введение в этологию насекомых-фотоксенов // Тр. ВЭО. 1984. Т. 66. С. 101—167.

Мосягина А.Р. Хорологическое разнообразие фауны макрочешуекрылых Нижегородского Заволжья // Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее. Матер. конф. молодых ученых. Екатеринбург: «Гощицкий», 2008. С. 145—154.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 288 с.

Чернышев В.Б. Суточные ритмы активности насекомых. М., 1984. 216 с.

Magurran A.E. Measuring biological diversity. Oxford, 2004. 256 p.

Oksanen J. Multivariate analysis of ecological communites in R: vegan tutorial. [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://cc.oulu.fi/ ~jarioksa/opetus/ metodi/ vegantutor.pdf (18.06.2007).

Yela J.L., Holyoak M. Effects of moonlight and meteorological factors on light and bait trap catches of noctuid moths (Lepidoptera: Noctuidae) // Envir. Entomol. 1997. Vol. 26. P. 1283—1290.

СООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ФОРМАМИ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПЕСЦА (*ALOPEX LAGOPUS*) И ЛИСИЦЫ (*VULPES VULPES*; MAMMALIA: CANIDAE)

О.Г. Нанова

Зоологический музей МГУ, г. Москва

Ключевые слова: морфологическая изменчивость, морфометрия.

Исследованы отношения сонаправленности между векторами внутривидовых форм изменчивости песца *Alopex lagopus* и лисицы *Vulpes vulpes*. Показано, что половой диморфизм у исследованных видов является следствием возрастной изменчивости. Географическая изменчивость лисицы на материковой части палеарктического ареала во многом связана с простыми ростовыми закономерностями, однако не может быть объяснена исключительно ими. Географическую изменчивость песца на российской части ареала нельзя объяснить простыми ростовыми закономерностями. Здесь имеют место более сложные преобразования онтогенеза, обусловленные длительной изоляцией командорских подвидов песца. Продемонстрирована необходимость учитывать смещенность угловых оценок в такого рода исследованиях. Предложен тест для проверки достоверности отличия получаемых углов между векторами изменчивости от нуля.

Важной причиной разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих является рост (Мина, Клевезаль, 1976; Павлинов, 2008). Возрастная изменчивость размерных признаков может приниматься как базовая форма изменчивости (Павлинов, 2008). Возрастную изменчивость можно принимать как причину или предпосылку, например, половой и географической форм изменчивости. Если это предположение верно, то между возрастными изменениями с одной стороны и половыми и географическими изменениями с другой должна существовать статистическая зависимость (Павлинов, 2008; Нанова, Павлинов, 2009).

В качестве оценки связи между формами изменчивости можно использовать угол между основными трендами (векторами) исследуемых форм изменчивости (Блэкит, 1968; Лисовский, Павлинов, 2008; Klingenberg, 1996; Drake, Klingenberg, 2008). Предполагается, что чем меньше угол между трендами возрастной изменчивости и трендами половой, географической изменчивости, тем

сильнее эти формы изменчивости связаны отношениями преемственности (Павлинов, 2008).

Определенная методическая проблема, связанная с использованием угловых мер, заключается в том, что их прямые оценки неизбежно являются смещенными: так, даже если истинные вектора полностью сонаправлены, угол между их оценками, вычисленными на выборках конечного объема, всегда будет больше нуля.

Задачей данной работы было оценить степень сонаправленности между основными трендами возрастной изменчивости и основными трендами половой и географической изменчивости у песца и лисицы, учитывая смещенность используемых угловых мер.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Мы исследовали следующие выборки:

— *песец* (390 экз., 5 географических выборок): Чукотка (78 экз.), п-в Диксона (80), Архангельская обл. (76), о. Беринга (80), о. Медный (76);

— *лисица* (609 экз., 8 географических выборок): Европейская часть России (80), Средний Урал (80), Южный Урал (67), Северный Казахстан (71), Восточный Казахстан (80), Южная Туркмения (71), Приморье (80), Чукотка (80).

Обработанный материал хранится в Зоологическом музее МГУ (г. Москва), Зоологическом институте РАН (г. Санкт-Петербург), Институте экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург), Зоологическом институте НАН Казахстана (г. Алма-Аты).

С каждого черепа снимали электронным штангенциркулем (Sylvac) 32 промера (рисунок).

Исследовали возрастную (фактор ВОЗРАСТ), половую (ПОЛ) географическую (ГЕОГРАФИЯ) формы изменчивости. Пол и место сбора животных принимали по этикеточным данным. Возраст определяли по форме черепа, степени облитерации швов и стертости зубов (Цалкин, 1944; Долгов, Россолимо, 1966; Загребельный, 2000), на основании этих показателей выделяли две возрастные группы: молодые (0+, животные возраста 7—8 месяцев) и взрослые (>1+, животные старше одного года). Половозрастные группы представлены в каждой выборке в равном объеме (около 20 в каждой половозрастной группе).

Все расчеты проведены на логарифмированных (ln) признаках (Reyment, 1991; Klingenberg, 1996). При описании методики под исходными данными подразумеваются именно логарифмированные данные.

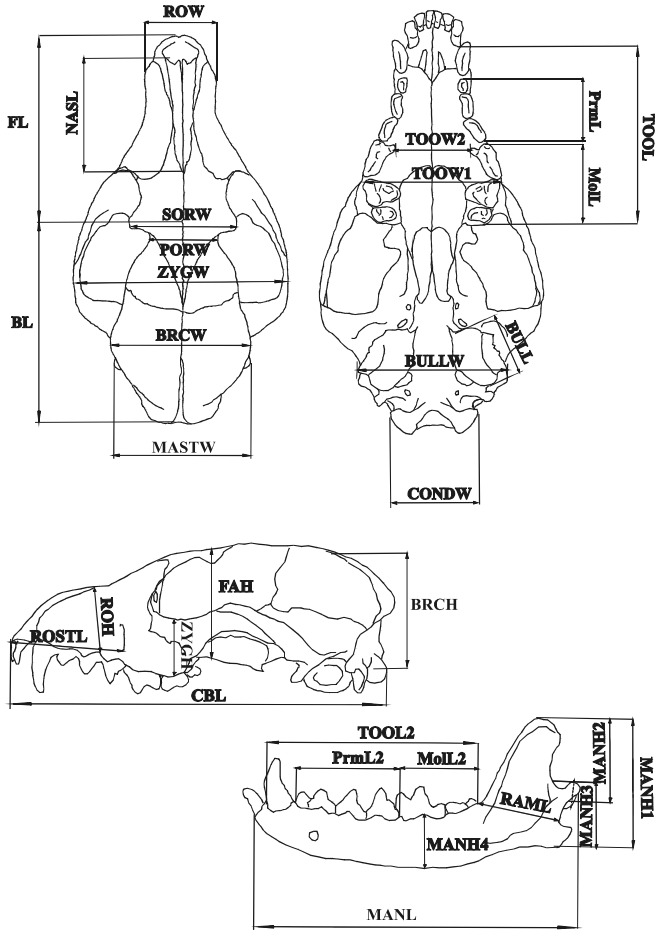


Рисунок. Промеры черепа.

Для оценки связи между разными формами изменчивости мы рассчитывали угол между первыми собственными векторами ковариационных матриц эффектов соответствующих факторов (MANOVA III). Углы были рассчитаны между возрастными и половыми векторами изменчивости, между возрастными и географическими векторами изменчивости для каждого из двух видов.

Для ответа на вопрос, отличается ли угол между векторами от нуля, использовали следующую процедуру. Исходные данные преобразовывали таким способом, что на них априори выполнялось

условие (нулевая гипотеза) равенства нулю угла между векторами по интересующим факторам (например, по факторам ВОЗРАСТ и ПОЛ) (Efron, Tibshirani, 1993; Klingenberg, 1996). С этой целью создавали объединенный вектор для двух интересующих факторов. Это возможно сделать, вводя новый фактор, для которого каждой группе (в рассматриваемом случае — половозрастной) соответствует своя градация. После этого исходные данные представляли в виде суммы средних всех выделенных групп и регрессионных остатков, используя для этого дисперсионный анализ (MANOVA III). Полученные средние групп проецировали с помощью стандартной процедуры (см., например, NTSYS-pc 2.1, Rohlf, 2000) на объединенный для двух факторов вектор, в результате чего средние оказывались на одной прямой, что приводило угол между векторами по выбранным двум факторам к нулю. Регрессионные остатки суммировали с соответствующими спроецированными средними значениями. В итоге мы получили данные, где средние всех групп по интересующим двум факторам (в рассматриваемом случае — половозрастных) лежат на одной прямой, а отклонения от этих средних для каждого экземпляра соответствуют отклонениям этих же экземпляров для исходных данных. Для трансформированных данных проводили бутстрэп, в каждом случае генерировали по 5 000 реплик, и получали интервал значений угла между интересующими факторами при условии выполнения нулевой гипотезы о равенстве исходного угла нулю (Klingenberg, 1996). В случае попадания значения исходного угла в 95%-ный доверительный интервал, принималась гипотеза о полной сонаправленности векторов, в противном случае данная гипотеза отвергалась.

Мы проверили достоверность отличия от нуля углов между возрастными и половыми векторами изменчивости, между возрастными и географическими векторами у песца и лисицы. При этом вектора по факторам ВОЗРАСТ и ПОЛ вычисляли с учетом фактора ГЕОГРАФИЯ.

Для проверки гипотезы об отличии углов друг от друга использовали бутстрэп исходных данных (Efron, Tibshirani, 1993). Для каждого сравнения генерировали по 100 бутстрэп-реплик данных и на них рассчитывали углы между интересующими векторами. При перекрывании 95%-ных доверительных интервалов для углов принималась гипотеза о равенстве сравниваемых оценок, в противном случае гипотеза отвергалась.

Все вычисления выполнены в программе Statistica 6.0 и в пакете программ R 2.7.0. (2008). Скрипты для R написаны при участии

В.С. Лебедева. Методика анализа данных разработана совместно с В.С. Лебедевым.

РЕЗУЛЬТАТЫ

По полученным результатам углы между возрастным и половым трендом изменчивости у песца и лисицы малы. У песца угол между возрастным и половым трендами изменчивости (10.31 град) не отличаются достоверно от нуля (таблица).

У лисицы угол между возрастным и половым трендами изменчивости (22.35 град) достоверно отличается от нуля. У лисицы угол между возрастным и половым трендами изменчивости немного, но достоверно больше, чем соответствующий угол у песца.

Угол между возрастным и географическим трендами изменчивости (17.76 град) у лисицы мал, но достоверно отличается от нуля. У песца угол между возрастным и географическим трендом изменчивости (49.85 град) достоверно больше, чем у лисицы и достоверно отличается от нуля.

Таблица. Значения углов между возрастными (ВОЗРАСТ) и половыми (ПОЛ), возрастными и географическими (ГЕОГРАФИЯ) трендами изменчивости, 95%-ные доверительные интервалы для исходных углов (100 бутстрэп—реплик) и 95%-ные доверительны интервалы соответствующих нулевых углов (5 000 бутстрэп-реплик)

формы изменчивости	вид	угол (град)	доверительный интервал для исходного угла		доверительный интервал для нулевого угла	
			95%-	95%+	95%-	95%+
ВОЗРАСТ-ПОЛ	песец	10.31	9.18	16.70	5.53	11.52
ВОЗРАСТ-ПОЛ	лисица	22.35	19.19	29.14	4.01	8.23
ВОЗРАСТ-ГЕОГРАФИЯ	песец	49.85	45.13	55.42	4.58	12.61
ВОЗРАСТ-ГЕОГРАФИЯ	лисица	17.76	15.37	22.50	4.58	10.89

Из наших результатов видно, что угловые меры, даже рассчитанные на выборках большого объема, являются сильно смещенными оценками. Так, например, на выборке конечного объема можно получить угол, превышающий 10 град, для полностью совпадающих векторов изменчивости. Таким образом, показана необходимость проверки достоверности отличия угловых мер от нуля при обсуждении совпадения направлений векторов изменчивости.

По полученным результатам половой диморфизм песца и лисицы можно объяснить простыми ростовыми закономерностями,

например, рассматривать его как следствие различий в скоростях и/или продолжительности роста между самцами и самками. При этом половой диморфизм песца полностью объясняется этим фактором — вектора возрастной и половой изменчивости у песца полностью совпадают. Речь идет о том, что отличия самцов и самок у этих видов по-видимому являются следствием гиперморфоза самцов, а относительный рост частей черепа одинаков у самцов и самок (Загребельный, 2000; Prestrud, Nilssen, 1992; Frafjord, 1994).

Половой диморфизм лисицы нельзя объяснить исключительно этими простыми ростовыми закономерностями, по-видимому, имеют место и некоторые различия в относительном росте разных частей черепа у самцов и самок — несмотря на то что угол между векторами возрастной и половой изменчивости у лисицы мал, он достоверно отличается от нуля, то есть направления этих векторов не совпадают.

Вектора возрастной и географической изменчивости не совпадают ни у песца, ни у лисицы. То есть, географическая изменчивость ни у одного из этих двух видов не может быть объяснена исключительно простыми ростовыми закономерностями.

Тем не менее, географическая изменчивость лисицы в гораздо большей степени объясняется простыми ростовыми закономерностями, чем географическая изменчивость песца. Географическая изменчивость лисицы по большей части объясняется возрастной изменчивостью, то есть является преимущественно следствием разной степени гиперморфоза особей одних популяций по сравнению с особями других популяций.

Географическая изменчивость песца на российской части ареала обусловлена различием между материковыми и островными тихоокеанскими выборками, тогда как на материке изменчивость песца выражена слабо (Огнев, 1935; Гептнер, Наумов, 1967; Загребельный, Пузаченко, 2006; Нанова, Павлинов, 2009). Различия между материковым и островным песцом не могут объясняться простым гиперморфозом, хотя известно, что рост командорских песцов затянут относительно материковых песцов и командорские песцы крупнее материковых (Огнев, 1935; Загребельный, Пузаченко, 2006). Причины морфологических различий между материковыми песцами сложнее. Эти причины могут быть объяснены тем, что материковые и островные песцы имеют различные аллометрические паттерны, то есть относительный рост частей черепа у командорских и материковых песцов различен. Это предположение вполне закономерно, если принять во внимание, что командорские популяции

песца изолированы несколько десятков тысяч лет (Джикия и др., 2007). Видимо долгая изоляция командорских песцов в необычных для песца условиях (Goltsman et al., 2005) обусловила формирование и канализацию отличного от материковых песцов онтогенеза.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Угловые меры, даже рассчитанные на выборках большого объема, являются сильно смещенными оценками. Этот факт необходимо принимать во внимание в исследованиях, связанных с оценкой совпадения направлений векторов изменчивости.

Половой диморфизм песца и лисицы в значительной степени объясняется гиперморфозом самцов этих видов относительно самок. У лисицы в большей степени по сравнению с песцом выражены различия между самцами и самками, объясняемые иными нежели простые ростовые закономерности, причинами.

Географическая изменчивость лисицы является преимущественно размерной и может считаться следствием различий в скорости либо продолжительности роста животных в разных популяциях.

Географическая изменчивость песца на российской части ареала не может быть сведена к простым ростовым закономерностям. Мы предполагаем, что эти различия являются следствием различий относительного роста признаков черепа песцов на материке и на островах.

Автор выражает благодарность научному руководителю д-ру биол. наук И.Я. Павлинову и В.С. Лебедеву за помощь при создании необходимых для расчетов скриптов и при анализе данных. Автор также признателен Г.Ф. Барышникову, д-ру биол. наук, профессору А.Г. Васильеву, канд. биол. наук Н.Н. Корытину за предоставленную возможность обработки краниологических коллекций. Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (грант 09—04—00283-а).

ЛИТЕРАТУРА

Блэкит Р.Э. Морфометрический анализ // Математическая и теоретическая биология. М.: Мир., 1968. С. 248—273.

Гептнер В.Г., Наумов Н.П. Песец *Alopex lagopus* Linnaeus, 1758. Млекопитающие СССР. М., 1967. Т. 2. Ч. 1. 1003 с.

Джикия Е.Л., Колесников А.А., Чудакова Д.А. и др. Генетический полиморфизм командорских популяций песцов (*Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931, *Alopex lagopus beringensis* Merriam, 1902) // Генетика. 2007. Т. 43. № 9. С. 1239—1245.

Долгов В.А., Россолимо О.Л. Возрастные изменения некоторых особенностей строения черепа и бакулум хищных млекопитающих и методика определения возраста на примере песца (*Alopex lagopus* L.) // Зоол. журн. 1966. Т. 45. № 7. С. 27—43.

Загребельный С.В. Командорские подвиды песца (*Alopex lagopus beringensis* Merriam, 1902 и *Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931): особенности островных популяций: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2000. 24 с.

Загребельный С.В., Пузаченко А.Ю. Изменчивость черепа песцов беринговского *Alopex lagopus beringensis*, медновского *A.l. semenovi* и материкового *A. l. lagopus* подвидов (Carnivora, Canidae) // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 8. С. 1007—1023.

Лисовский А.А., Павлинов И.Я. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 2. Скалярные и векторные характеристики форм групповой изменчивости // Журн. общей биологии. 2008. Т. 69. № 6. С. 508—514.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных (анализ на уровне организма). М., 1976. 291 с.

Нанова О.Г., Павлинов И.Я. Структура морфологического разнообразия трех видов хищных млекопитающих (MAMMALIA: CARNIVORA) // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 7. С. 1—9.

Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. 1935. Т. 2. 809.

Павлинов И.Я. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 49. Москва, 2008. С. 343—389.

Цалкин В.И. Географическая изменчивость в строении черепа песцов Евразии // Зоол. журн. 1944. Т. 23. № 4. С. 156—169.

Drake A. G., Klingenberg C.P. The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St Bernard dogs // Proc. R. Soc. B. 2008. Vol. 275. P. 71—76.

Efron B., Tibshirani R.J. An introduction to the bootstrap. Chapman, Hall., 1993. 456 p.

Frafjord K. Growth rates and energy demands in captive juvenile arctic foxes *Alopex lagopus* in Svalbard // Polar Biology. 1994. Vol.14. P. 355—358.

Goltsman M.E., Kruchenkova E.P., Sergeev S., Volodin I. and Macdonald D. W. «Island syndrom» in a population of Arctic fox (*Alopex lagopus*) from Mednyi Island // J. Zoology. London. 2005. Vol. 267. P. 1—14.

Klingenberg C.P. Multivariate allometry // Advances in Morphometrics. New York. 1996. P. 23—49.

Prestrud P., Nilssen K. Growth, size and sexual dimorphism in arctic foxes (*Alopex lagopus*) in Svalbard // Arctic foxes in Svalbard: Population ecology and rabies. Oslo. 1992. P. 100—121.

Reyment R.A. Multidimensional palaeobiology. Oxford. 1991. 377 p.

Rohlf F.J. NTSYS-pc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system, version 2.1. 2000. Exeter Software (program).

СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АМИНОКИСЛОТНОГО СОСТАВА ТКАНЕЙ МЕДИЦИНСКИХ ПИЯВОК *HIRUDO MEDICINALIS* L. ИЗ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Е.С. Нохрина

Областная детская клиническая больница №1, г. Екатеринбург

Ключевые слова: аминокислоты, медицинская пиявка, сезонные различия.

Цель данного исследования: провести сравнительный анализ состояния аминокислотного фонда медицинских пиявок из природных популяций в весенний и летний периоды.

В исследовании использовали половозрелых особей медицинской пиявки (подвид аптечная *Hirudo medicinalis officinalis* L.), отловленных в реке Челбасс (Краснодарский край) в мае и августе 2007 г.

Содержание свободных аминокислот (мкмоль/л) в кожно-мышечной ткани пиявок определяли методом ионообменной хроматографии с помощью автоматического анализатора аминокислот. На основании полученных аминограмм рассчитывали показатели суммарных концентраций: всех свободных аминокислот; незаменимых и заменимых аминокислот и их соотношение; свободных аминокислот с разветвленной углеводородной цепью (АКРУЦ) и свободных ароматических аминокислот (АРАК); индекс Фишера (ИФ) — отношение сумм концентраций свободных АКРУЦ/АРАК. Различия между сравниваемыми выборками считали достоверными при $p \leq 0.05$.

Аминокислотный пул исследованных пиявок, независимо от времени их отлова, качественно постоянен и включает 22 аминокислоты (АК). При этом отмечены количественные сдвиги всего аминокислотного пула и некоторых отдельно взятых АК (таблица).

Суммарные концентрации свободных АК в тканях пиявок из весенних популяций (6 020.57±59.38 мкмоль/л) значимо, более чем в два раза, превышает величину АК пула летних пиявок (2 692.44 ±60.75 мкмоль/л). Этот факт свидетельствует о катаболических процессах, происходящих в период зимней спячки пиявок и на выходе из нее. Величина антитоксического индекса Фишера (норма 3.0±0.5) в тканях весенних пиявок свидетельствует о некотором дисбалансе АК и незначительном эндотоксикозе.

В условиях повышенного уровня азотистого обмена в весенний период ключевую роль в поддержании гомеостаза в организме медицинских пиявок играет глутаминовая кислота, содержание которой

Таблица. Содержание незаменимых и заменимых аминокислот в тканях медицинских пиявок, %

	Аминокислоты	Сезон	
		весна	лето
Незаменимые	Треонин	2.17 ± 0.10	3.05 ± 0.07
	Валин	2.76 ± 0.02	0.88 ± 0.04
	Метионин	0.89 ± 0.03	0.32 ± 0.01
	Изолейцин	1.02 ± 0.02	0.65 ± 0.05
	Лейцин	3.50 ± 0.05	4.05 ± 0.30
	Фенилаланин	1.24 ± 0.05	0.81 ± 0.05
	Лизин	2.11 ± 0.06	1.67 ± 0.06
	Гистидин	0.11 ± 0.01	0.06 ± 0.002
	Аргинин	0.10 ± 0.002	0.30 ± 0.01
Заменимые	Аспарагиновая к-та	19.34 ± 0.05	29.12 ± 0.3
	Серин	3.70 ± 0.09	5.16 ± 0.23
	Глутаминовая к-та	38.21 ± 0.27	24.93 ± 0.24
	Пролин	1.70 ± 0.03	0.30 ± 0.01
	Глицин	7.10 ± 0.13	5.11 ± 0.10
	Аланин	12.73 ± 0.18	20.56 ± 0.23
	Цистеин	0.47 ± 0.04	0.15 ± 0.01
	Тирозин	0.69 ± 0.01	0.75 ± 0.03
НАК/ЗАК		0.17	0.14
Вндекс Фишера		3.78	3.57

достигает 38% от общего количества свободных АК. Глутаминовая кислота занимает центральное место в процессах переаминирования в организме, участвует в углеводном обмене и является одним из источников гликогена — основного запасного углевода у животных.

МЕХАНИЗМЫ ТРАНФОРМАЦИИ ЛЕТНЕГО РАЦИОНА ПИТАНИЯ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*) В РЕКРЕАЦИОННЫХ ЛЕСАХ ПОДМОСКОВЬЯ

Е.Р. Нуриманова*, И.А. Жигарев˙, В.В. Алпатов¨

˙Московский педагогический госуниверситет
¨Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии им. К.И. Скрябина

Ключевые слова: динамика рациона, питание грызунов, рекреационные леса, рыжая полевка (Clethrionomys glareolus).

Рекреационный пресс — это экзогенный фактор изменения природных систем, особенно мощно проявляющийся вокруг крупных городов. Практическая значимость анализа информации по рекреационно трансформированным биоценозам заключается в

оценке пределов их устойчивости, прогнозировании потенциальной реакции в будущем, а также возможности защиты и реконструкции. Рекреационная дигрессия связана с формированием тропиночной сети, уплотнением и разрушением почвы, подстилки, изменением видового состава и структуры фитоценоза (Казанская, Каламкарова, 1971; Таран, 1985; Жигарев, 1993), флористической конвергенцией изначально различных растительных сообществ (Жигарев, 1993; 2006). Также изменяется соотношение фитоценотипов (Разумовский, 1999; Жигарев, 1993): доля ценофильных (или лесных) растений уменьшается, а доля ценофобных (или сорных) — увеличивается.

Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) — один из самых многочисленных видов млекопитающих в лесах Европы. В зависимости от биотопа и сезона отмечена значительная вариабельность спектра питания полевок. В рационе преобладают зеленые части высших растений и семена; второстепенные корма — ягоды, грибы, мхи и лишайники, кора, мелкие животные и т.д. Имея смешанный рацион, рыжая полевка все же считается преимущественно зелено-семеноядным видом (Наумов, 1948; Ивантер, 1975; Hansson, 1985). Обладая широкой пластичностью, эти зверьки хорошо адаптируются к условиям рекреационных лесов.

Какие механизмы лежат в основе трофических адаптаций полевок? С одной стороны, количество и качество корма влияет на особенности питания зверьков (Наумов, 1948; Европейская..., 1981; Ecology..., 1983; Hansson, 1985). С другой стороны, при вытаптывании состав и структура фитоценоза существенно изменяются (Казанская, Каламкарова, 1971; Полякова, Малышева, 1978; Жигарев, 1993). Можно ли в таком случае предположить, что вслед за изменением условий трансформируется рацион питания полевок или он константен? Чтобы ответить на этот вопрос, мы провели наше исследование. Цель работы — выявить механизмы влияния рекреационного фактора на летнее питание рыжей полевки. В задачи входило изучение параметров среды, трофических предпочтений и летне-сезонных изменений диеты зверьков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на юге Подмосковья (в Приокско-Террасном государственном заповеднике и его окрестностях) в 1986—1995 гг. и на северо-востоке Подмосковья (в Ногинском районе, окрестности г. Черноголовка) в 2000—2008 гг. Учеты мелких млекопитающих выполнены на 39 давилочных и живоловочных

площадках (1 и 4 га), а также ловушко-линиях (Жигарев, 2006). Они расположены в хвойных и лиственных лесах 9 типов (ельники, сосняки, березняки, дубо-липняки, осинники, ольшаники с различными доминантами травяно-кустарничкового яруса) — ненарушенных, средне- и сильнонарушенных, соответствующих 0, 2—3 и 4 стадиям рекреационной дигрессии по 5-балльной шкале (Казанская, Каламкарова, 1971; Полякова, Малышева, 1978). Выполнены стандартные геоботанические описания площадок: проанализированы различные параметры биотопов (проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, сомкнутость древесного яруса и подлеска, видовой состав, захламленность, площадь троп, освещенность, толщина подстилки и т.д.). Кормовую базу оценивали на северо-востоке Подмосковья путем модельных укосов, на трансектах и путем разбора подстилки (Кузнецов и др., 1985; Шварц, 2004).

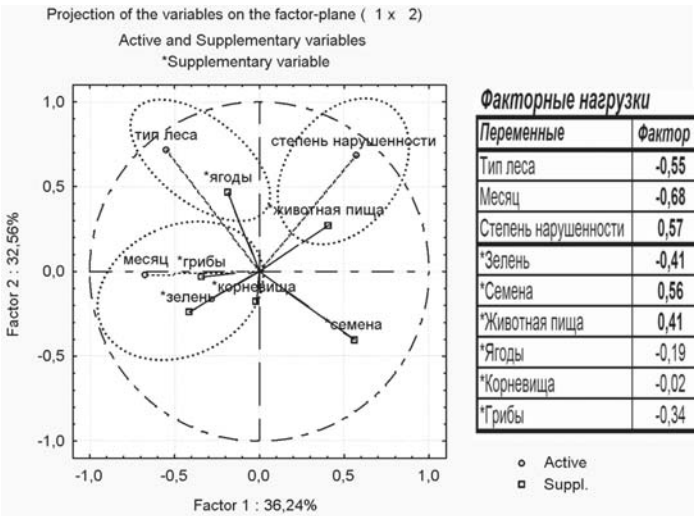
Проведены вскрытия и проанализировано содержимое желудков 405 рыжих полевок по стандартной методике (Hansson, 1970; Ивантер,1975; Holechek et al., 1982; Miller, Miller, 1995). Основные типы пищи были разделены на группы: зеленые части растений, семена, ягоды, грибы, корневища, животные и неидентифицированные корма. Создана коллекция цифровых микрофотографий. С целью облегчения идентификации содержимого желудков, создана эталонная кутикулярная коллекция из основных 15 видов кормов путем мацерации растительных тканей азотной кислотой по методике Стюарта (Stewart, 1967).

Для оценки потенциального состава рациона проведены эксперименты в клетках в условиях вивария. Продолжительность — 12 часов, участвовало 116 рыжих полевок. Проведено 2 633 предъявления различных видов пищи по 1—10 одновременно в различных сочетаниях (по 7 и более повторностей). Предъявлено 126 видов кормов, доступных в естественных условиях на территории индивидуальных участков полевок (лишайники, папоротники, семена, ягоды, вегетативная масса высших растений, плодовые тела базидиальных грибов, моллюски, черви, насекомые, мелкие позвоночные). Массу съеденного корма определяли стандартным методом по разности между массой предложенного корма и несъеденного остатка (Кулюкина, 1978; Абатуров, 1980).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Какие факторы больше влияют на динамику трофического спектра рыжей полевки — летне-сезонные изменения условий, тип леса или рекреационные нарушения? Это показывает график

факторных координат переменных (рис. 1). Принимая во внимание факторные нагрузки, можно сказать, что с летней динамикой изменений в биогеоценозе в наибольшей степени связано потребление зверьками зеленых частей растений, семян, грибов и корневищ, с типом леса — ягод и семян, со степенью нарушенности — животной пищи. Затем разберем подробно эти переменные.



Факторные нагрузки

Переменные	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Тип леса	**-0,55**	**0,72**	-0,42
Месяц	**-0,68**	-0,02	**0,73**
Степень нарушенности	**0,57**	**0,68**	0,46
*Зелень	**-0,41**	-0,24	-0,08
*Семена	**0,56**	**-0,40**	**0,62**
*Животная пища	**0,41**	0,27	0,37
*Ягоды	-0,19	**0,46**	**-0,46**
*Корневища	-0,02	-0,18	**0,43**
*Грибы	-0,34	-0,03	-0,07

Рис. 1. Трофический спектр по результатам анализа желудков (средние многолетние данные). График факторных координат переменных.

Рекреационная дигрессия в хвойных и лиственных лесах связана с изменением параметров фитоценоза. Происходит трансформация как защитных, так и кормовых условий местообитания грызунов, связанная с изменением числа видов ($F(4, 14) = 33.67$, $p << 0.0001$) и проективного покрытия ($F(4, 16) = 4.71$, $p < 0.01$) растений травяно-кустарничкового яруса (рис. 2).

Наблюдается два разнонаправленных процесса: вселение ценофобных и выпадение ценофильных растений. На средних стадиях дигрессии, как в бореальных, так и в неморальных лесах, долевое соотношение фитоценотипов становится примерно одинаковым. Также отмечено усыхание древесного яруса, осветление леса, бурное развитие подлеска, что согласуется с данными других авторов (Таран, 1985; Жигарев, 1993). Эти изменения модифицируют параметры кормовой базы грызунов.

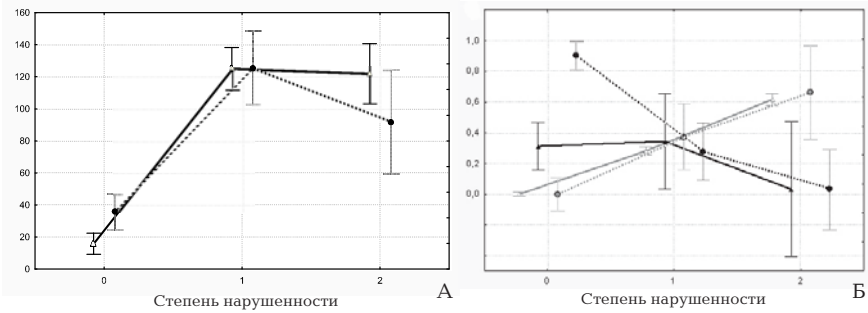


Рис. 2. Рекреационная дигрессия в хвойных и лиственных лесах Подмосковья. А — число видов растений травяно-кустарничкового яруса (по оси ординат число видов; сплошная линия — хвойные, пунктирная — лиственные леса). Б — проективное покрытие ценофильных и ценофобных растений в градиенте рекреационного пресса. По оси ординат проективное покрытие (в долях). Черным обозначены ценофильные, серым — ценофобные растения; сплошной линией — в хвойных, пунктирной — в лиственных лесах. По оси абсцисс: 0 — ненарушенные, 1 — средненарушенные, 2 — сильнонарушенные леса. Вертикальные линии — 95%-ный доверительный интервал.

Рыжие полевки находят пищу в различных ярусах лесного биогеоценоза, в основном в подстилке и травянистом покрове. Очевидно, что оценка объема кормовых ресурсов при таких условиях носит весьма приблизительный характер. При умеренном рекреационном прессе отмечено увеличение массы и изменение закономерности сезонной динамики кормовых ресурсов (рис. 3). Различия возрастают от начала к концу летнего периода. Это относится как к общей массе кормов ($p<<0.001$); возрастание минимально в июне (в 1.2 раза) и максимально в сентябре (в 9 раз)), так и к массе предпочитаемых зверьками кормов.

Следствием этого является относительное постоянство доступности качественного корма, что, видимо, способствует привыканию полевок не слишком разборчиво выедать пищу, то есть «размыванию» трофических предпочтений. Критерием «предпочитаемости» для полевок конкретного вида корма послужила его выеденная масса и очередность потребления в условиях эксперимента. Следует отметить, что излюбленные корма рыжей полевки — это, в основном, грибы и ценофобные растения (одуванчик лекарственный, мятлик однолетний, подорожник большой, клевер ползучий и др.). Доля этих кормов в общей массе всей доступной пищи невелика (на суммарной территории индивидуальных участков полевок в среднем 1.3—6.8 и 0—3.7% в рекреационных и конт-

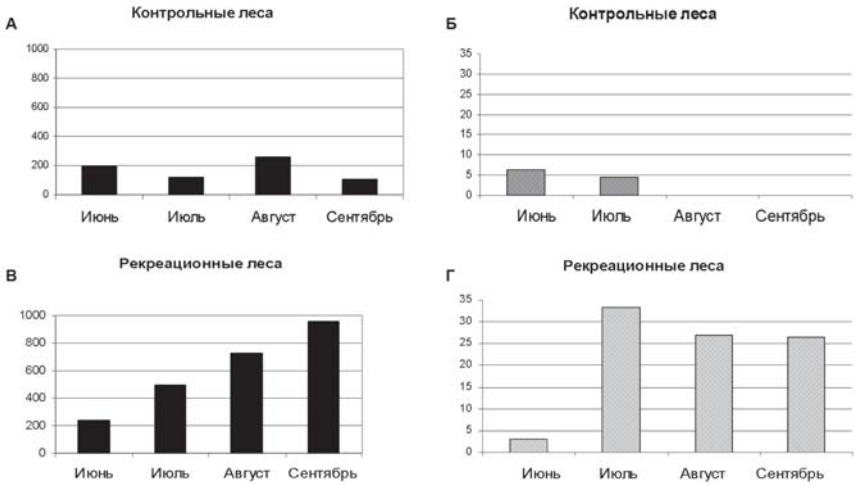


Рис. 3. Летняя динамика сырой массы растений травяно-кустарничкового яруса и грибов в елово-сосновых лесах на северо-востоке Подмосковья, 2006–2008 гг. (средние многолетние данные). А, В — общая масса. Б, Г — масса излюбленных рыжими полевками кормов. По оси ординат — масса кормов (г/м²).

рольных лесах соответственно). Однако при предложении в избытке они составляют в среднем соответственно 45.7 и 32.0% от общей массы съеденных полевками кормов, что свидетельствует об избирательном потреблении. В литературе имеются сходные данные по предпочтениям животных-фитофагов. Так, Б.Д. Абатуров с сотрудниками (2005) отмечали, что сайгаки избирательно выедают многие сорные растения на сбитых пастбищах. Тем не менее, в естественных условиях полевки обычно вынуждены поедать менее предпочитаемые, но более доступные и массовые виды кормов (Кузнецов, Михайлин, 1985), особенно в ненарушенных лесах в конце летнего периода.

К непредпочитаемым рыжей полевкой кормам в основном относятся ценофильные, лесные растения, преобладающие на контрольных участках: звездчатка жестколистная, зеленчук желтый, копытень европейский, осока волосистая, папоротники (голокучник Линнея, щитовник мужской и др.), мхи *Pleurozium shreberi, Hylocomium splendens, Mnium* sp., *Dicranum* sp. и т.д.

В условиях экспериментов при различном «качестве» кормов масса выедаемой полевками пищи изменялась в 3.7 – 10.6 раз ($p<0.04$) (таблица). При доступности единственного вида непредпочитаемого корма отмечено минимальное потребление. При доступности

Таблица. Средняя суммарная масса потребленных кормов (г) в течение одного клеточного эксперимента (12 часов) в зависимости от наличия определенных видов пищи. Везде различия средних достоверны (p<0.04), кроме пар, не отмеченных звездочкой (*)

Варианты экспериментов	Вариант					
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	Критерий Фишера
	только 1 вид непредпочитаемого корма	5-10 видов кормов, излюбленных нет	5-10 видов кормов, в том числе 1 излюбленный	5-10 видов кормов, в том числе 2 излюбленных	5-10 видов кормов, в том числе 3 излюбленных	
Полевки из контрольных лесов	2.8*	10.3*	18.3*	23.3	20.3	$F_{(4, 201)} = 41.47$ (N=206)
Полевки из рекреационных лесов	2.7*	9.6*	19.6*	24.0*	28.7*	$F_{(4, 136)} = 48.4$ (N=141)

5—10 видов (в том числе трех видов излюбленных кормов) — максимальное. Таким образом, чем больше видов кормов доступно зверькам, и чем больше среди них предпочитаемых, тем выше выедание. В литературе имеется аналогичная информация. С одной стороны, норма суточного потребления смешанного корма в естественных условиях составляет 5—7 г (Европейская..., 1981). С другой стороны, у рыжих полевок, добытых в Вологодской и Архангельской области, по индексу и весу содержимого желудков определено суточное потребление, почти вдвое меньшее, чем в неволе при избытке пищи (Кузнецов, Михайлин, 1985).

Что лежит в основе высокой трофической избирательности фитофагов? По всей вероятности, неодинаковая питательная ценность и содержание протеинов в кормах. Съеденная пища всегда значительно превосходит по этому показателю общую доступную кормовую массу; выигрыш в потреблении питательных веществ за счет избирательности составляет 1.5—2-кратную величину и более (Абатуров, Магомедов, 1988). Лесные растения травяно-кустарничкового яруса, как правило, имеют значительно меньшую питательную ценность, чем вытесняющие их при рекреационной нагрузке луговые и сорные виды (Корма..., 2005).

Константна ли трофическая избирательность рыжей полевки в градиенте рекреационного фактора? У зверьков, отловленных в контрольных елово-сосновых лесах, критерий Фишера

($F_{(1, 822)} = 4.88$; $p<0.03$) показал, значимое предпочтение ценофобных (сорных) ценофильным (лесным) растениям. У зверьков из рекреационных лесов подобного предпочтения не обнаружено. Следовательно, в ненарушенных лесах полевки избирательно выедают сорные виды растений, занимающие малую долю из доступного объема кормовой базы, и, возможно, могут даже сдерживать вселение этих видов в биоценоз. Таким образом, под воздействием рекреационного фактора трофическая избирательность зверьков снижается, происходит «размывание» кормовых предпочтений.

Динамика трофического спектра по результатам анализа желудков (рис. 4) показывает следующую картину. Летне-сезонные изменения рациона довольно велики в ненарушенных биотопах как хвойных, так и лиственных лесов. Однако под влиянием рекреационного пресса амплитуда динамики уменьшается; особенно сильные изменения выявлены в хвойных лесах. Дисперсионный анализ (ANOVA) подтвердил, что летне-сезонные различия рацио-

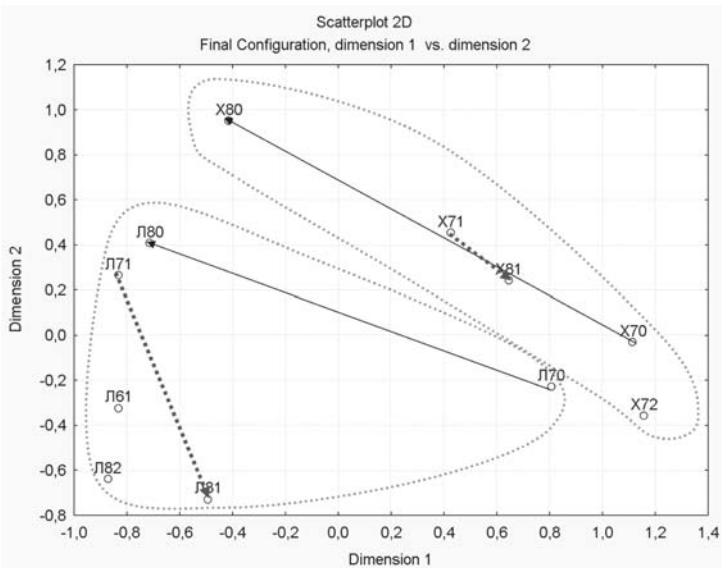


Рис. 4. Трофический спектр по результатам анализа желудков (средние многолетние данные). Условные обозначения: Х — хвойные леса, Л — лиственные леса. Первая цифра — месяц, вторая — стадия нарушенности (0 — ненарушенные, 1 — средненарушенные, 2 — сильнонарушенные леса). Сплошные стрелки обозначают амплитуду динамики рациона рыжей полевки в контрольных лесах, пунктирные — в рекреационно нарушенных.

на (июль-август) значимы только для зверьков с контрольных территорий ($F=12.22$; $p<<0.001$); для полевок из нарушенных лесов достоверных отличий обнаружить не удалось. Об этом же свидетельствует меньшее значение индекса сходства (Животовский, 1979) рационов (для июля и августа): 0.752 и 0.965 в контроле и на средних стадиях дигрессии соответственно. То же можно сказать и о результатах трофических экспериментов: летне-сезонные различия достоверны только для зверьков из контроля ($F_{(1, 491)}=8.53$, $p<0.004$). Следовательно, под воздействием рекреационного пресса амплитуда летнесезонной динамики рациона рыжей полевки сглаживается, становится менее выраженной.

ВЫВОДЫ

Под влиянием умеренной рекреационной нагрузки значительно возрастает общий объем кормовых ресурсов рыжей полевки (в 1.2–9.1 раза). При наличии избытка излюбленного корма отмечено увеличение общей массы выедаемой пищи (в 3.7–10.6 раз). В ненарушенных лесах рыжие полевки демонстрируют четкую избирательность в выедании. Они предпочитают сорные (ценофобные) виды растений, которые здесь занимают малую долю из доступных кормов. Реакция рыжей полевки на рекреационное лесопользование выражается в «размывании» трофических предпочтений и уменьшении амплитуды летней динамики рациона.

ЛИТЕРАТУРА

Абатуров Б.Д. Об определении интенсивности потребления пищи и освоения кормовых ресурсов растительноядными млекопитающими // Зоол. журн. 1980. Т. 59. № 2. С. 1726–1732.

Абатуров Б.Д., Ларионов К.О., Колесников М.П., Никонова О.А. Состояние и обеспеченность сайгаков (*Saiga tatarica*) кормом на пастбищах с растительностью разных типов // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 3. С. 377–390.

Абатуров Б.Д., Магомедов М.-Р.Д. Питательная ценность и динамика кормовых ресурсов как фактор состояния популяций растительноядных млекопитающих // Зоол. журн. 1988. Т. 67. № 2. С. 223–234.

Европейская рыжая полевка. Под ред. Башениной Н.В. М.: Наука, 1981. 351 с.

Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общей биологии. 1979. Т. 40. № 4. С. 587–602.

Жигарев И.А. Закономерности рекреационных нарушений фитоценозов // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113. № 5. С. 564–575.

Жигарев И.А. Организация и устойчивость рекреационных сообществ (на примере мелких млекопитающих). Дис. ... докт. биол. наук. М., 2006. 455 с.

Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.

Казанская Н.С., Каламкарова О.А. Изменения некоторых типов лесов лесопаркового пояса г. Москвы под влиянием рекреационного использования // Сборник работ МЛТИ. М., 1971. Вып. 34. С. 107—116.

Корма: заготовка, хранение и подготовка к скармливанию. Уч. пособие / Фаритов Т.А. Уфа: Изд-во БашГАУ, 2005. 300 с.

Кузнецов Г.В., Лозинов Г.Л., Михайлин А.П. Изъятие рыжей полевкой листовой поверхности травянистых растений широколиственного леса // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. С. 157—165.

Кузнецов Г.В., Михайлин А.П. Особенности питания и динамики численности рыжей полевки в условиях широколиственного леса // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. С. 126—156.

Кулюкина Н.М. Сравнительное потребление кормов мышами и полевками // 2-й съезд Всесоюзного териологического общества: Тезисы докладов. М.: Наука, 1978. С. 149—150.

Наумов Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1948. 203 с.

Полякова Г.А., Малышева Т.В. Деградация сосняков под влиянием рекреации // Растительность и животное население Москвы и Подмосковья. М.: Изд-во МГУ, 1978. С. 49—51.

Разумовский С.М. Избранные труды: Сборник научных статей. М.: КМК Scientific Press, 1999. 560 с.

Таран И.В. Рекреационные леса Западной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. Отд-е, 1985. 230 с.

Шварц Е.А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М.: КМК, 2004. 112 с.

Ecology of the bank vole (editor Petrusewics K.) // Acta theriologica. 1983. Vol. 28. № 1. 242 p.

Hansson L. Methods of morphological diet microanalysis in rodents // Oikos. 1970. Vol. 21. P. 255—266.

Hansson L. Clethrionomys food: generic, specific and regional differences // Ann. Zool. Fennici. 1985. Vol. 22. P. 315—318.

Holechek J.L., Vavra M., Pieper R.D. Botanical composition determination of range herbivore diets: a review // J. of Range Management. 1982. Vol. 35. № 3. P. 309—315.

Miller C.J., Miller T.K. Population dynamics and diet of rodents on Rangitoto Island, New Zealand, including the effect of a 1080 poison operation // New Zealand J. Ecology. 1995. Vol. 19. № 1. P. 19—27.

Stewart D.R.M. Analysis of plant epidermis in faeces: a technique for studying the food preferences of grazing herbivores // J. Applied Ecology. 1967. Vol. 4. № 1. P. 83—111.

ИЗУЧЕНИЕ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ ЛИНЕК И УЛЬТРАСТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПОКРОВОВ ЭМБРИОНА И КУТИКУЛ СВОБОДНОЖИВУЩИХ СТАДИЙ У САРАНЧИ *LOCUSTA MIGRATORIA* L. И ТАРАКАНА *NAUPHOETA CINEREA* OLIV. ВОЗМОЖНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗОВ НАСЕКОМЫХ СТАДИИ ПРОНИМФЫ

Е.Ю. Орлова

Московский госуниверситет им. М.В. Ломоносова

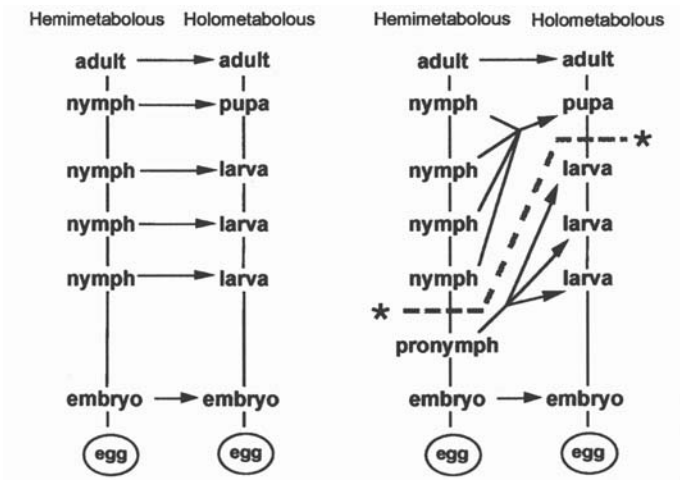
Ключевые слова: кутикула, онтогенез насекомых, пронимфа, развитие, эмбрионизация.

С давних времен ученые стремятся выяснить происхождение неполного и полного метаморфоза насекомых, а также соответствие стадий развития насекомых Hemimetabola и Holometabola. В соответствии с гипотезой Берлезе-Ежикова (Berlese, 1913; Ежиков, 1929) стадия личинки у Holometabola сформировалась в результате дезэмбрионизации. В развитии насекомых большое значение имели эмбрионизация и дезэмбрионизация.

Изучение явления эмбрионизации, то есть ухода постэмбриональных стадий под защиту яйцевых оболочек, у членистоногих в значительной мере облегчено наличием у них эмбриональных линек. Смена кутикулярного покрова зародышем свидетельствует о прохождении им последовательных онтогенетических стадий, которые у предков вели свободное существование. По вопросу соответствия стадий развития при неполном и полном метаморфозе насекомых наибольшее распространение получили две основные модели. В соответствии с моделью Хинтона, все нимфальные стадии Hemimetabola, кроме последней, соответствуют личиночным стадиям Holometabola, а последняя нимфальная стадия соответствует стадии куколки (таблица). Согласно другой модели, сформулированной Труманом и Риддифорд, стадия личинки Holometabola гомологична стадии пронимфы (предличинки) Hemimetabola, которая может иметь разную степень эмбрионизации. Стадия нимфы Hemimetabola гомологична стадии куколки Holometabola (Truman, Riddiford, 1999).

В настоящей работе сделана попытка оценить морфологическое своеобразие и возможное значение для эволюции онтогенезов насекомых стадии пронимфы (предличинки) Hemimetabola, поскольку она играет ключевую роль в формировании двух типов метаморфоза.

Таблица. Соответствие стадий развития насекомых Hemimetabola и Holometabola. Слева — модель Hinton's, справа — модель Truman and Riddiford's (1999)



МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве объектов исследования выбраны два вида: саранча *Locusta migratoria* L., характеризующаяся наличием так называемой червеобразной личинки, и таракан *Nauphoeta cinerea* Oliv., обладающий большей степенью эмбрионизации, поскольку у этого вида оотеку покидают нимфы I возраста.

Исследование разных этапов эмбрионального и постэмбрионального развития проведено с использованием светооптической, а также сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основным объектом исследования была саранча, поскольку у нее из яйца выходит червеобразная личинка (рис. 1). Ее внешнее строение приспособлено для выползания на поверхность почвы, гипогнатическая голова прижата к грудным сегментам, конечности маленькие, плотно прижаты к туловищу. Между головой и переднеспинкой располагается шейный пузырь, барорецептор. Оказавшись на поверхности, червеобразная личинка через несколько минут сбрасывает внешнюю кутикулу и превращается в нимфу I возраста. Голова личинки становится ортогнатической, брюшные

сегменты укорачиваются, грудные удлиняются. Это питающаяся стадия. Кутикула имеет рецепторы, сосредоточенные на антеннах, максиллярных и лабиальных щупиках. Через 3—5 дней происходит настоящая линька с образованием новой кутикулы, и личинка превращается в нимфу II возраста. Таким образом, покидающая яйцо личинка саранчи представлена двумя последовательными формами: непитающейся и короткоживущей червеобразной личинкой и собственно нимфой I возраста, поскольку переход первой формы во вторую осуществляется без образования новой кутикулы и, следовательно, без настоящей линьки.

Возникает вопрос, какими кутикулами покрыта личинка саранчи? Ведь кроме собственной, она в буквальном смысле извлекает из эмбриогенеза еще одну кутикулу. Выяснение этого вопроса имеет принципиальное значение, поскольку этап эмбриогенеза, ограниченный двумя линьками, должен соответствовать определенной стадии постэмбрионального развития насекомых с меньшей степенью эмбрионизации.

Установлено, что у саранчи *L. migratoria* в процессе эмбрионального развития формируются три кутикулы. Две первые кутикулы (кутикула I и кутикула II) являются исключительно эмбриональными (рис. 2), а последняя эмбриональная кутикула (кутикула III) является кутикулой личинки. Таким образом, личинка саранчи, называемая червеобразной, покидает яйцо, будучи окруженной двумя кутикулами — собственной кутикулой и эмбриональной кутикулой II, которая сбрасывается только после выхода личинки на поверхность (рис. 3).

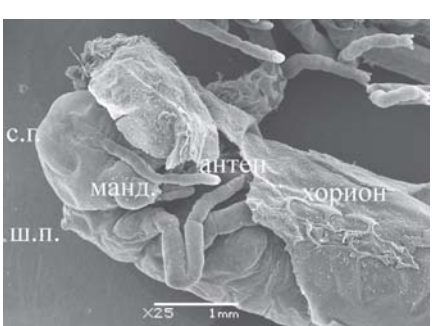


Рис. 1. Внешнее строение червеобразной личинки саранчи Locusta migratoria.

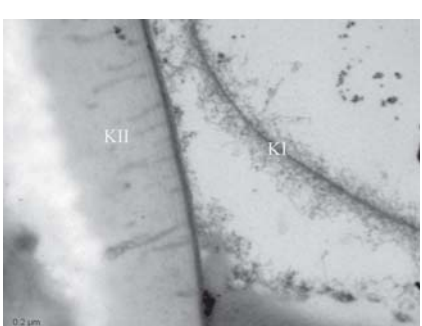


Рис. 2. Первая и вторая эмбриональные кутикулы.

Первая эмбриональная кутикула представлена одним тонким слоем, который можно классифицировать как эпикутикулу. Вторая эмбриональная кутикула, в отличие от первой, состоит из двух отчетливо выраженных слоев, один их которых соответствует эпикутикуле зрелой кутикулы, а второй — прокутикуле. Прокутикула состоит из нескольких слоев, и ее пронизывают поровые каналы. К покровам эмбриона, покрытого второй эмбриональной кутикулой, тесно примыкают пучки мышц. Такая связь мышечных волокон с покровами эмбриона формируется только после образования второй эмбриональной кутикулы. На этот момент следует обратить особое внимание, поскольку именно стадия эмбриона, покрытая второй эмбриональной кутикулой, рассматривается как возможная эмбрионизованная свободноживущая личиночная стадия предковых форм и рассматривается нами как предличинка.

Третья эмбриональная кутикула, то есть кутикула нимфы I возраста, более толстая и состоит из двух слоев — эпикутикулы и прокутикулы (рис. 4). Эпикутикула отличается более высокой электронной плотностью, а прокутикула состоит из приблизительно девяти слоев. В прокутикуле хорошо выражены поровые каналы, в которых имеются электронноплотные стержни, служащие для прикрепления мышц. Другим отличием третьей эмбриональной кутикулы от второй является образование на ней кутикулярных структур сенсорных органов, среди которых имеются как механорецепторные, так и хеморецепторные сенсиллы.

Эмбрион таракана на поздней стадии эмбрионального развития покрыт неплотно прилегающей тонкой и собранной в складки

Рис. 3. Кутикулы червеобразной личинки (эмбриональная кутикула и кутикула нимфы I возраста).

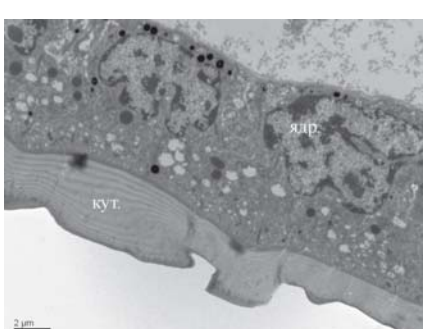


Рис. 4. Кутикула нимфы I возраста.

полупрозрачной кутикулой, которая лишена сенсилл и других образований, под ней находится формирующаяся кутикула нимфы I-го возраста. Последняя состоит из тонкой эпикутикулы и толстой прокутикулы, в которой выделяется экзокутикула и пластинчатая эндокутикула. В прокутикуле видны поровые каналы. Первая эмбриональная кутикула обнаруживается приблизительно в середине эмбрионального развития.

Таким образом, основными отличиями эмбрионизованной стадии предличинки от стадии личинки является отсутствие на кутикуле предличинки сенсорных структур, а также отсутствие непосредственной связи мышц с кутикулой.

ВЫВОДЫ

1. В процессе эмбрионального развития саранчи *L. migratoria* и таракана *Nauphoeta cinerea* формируются три кутикулы. Личинка саранчи выходит из яйца, внешне покрытая второй эмбриональной кутикулой, которая сбрасывается только на поверхности. Сбрасывание этой кутикулы у таракана осуществляется при его выходе из оотеки. 2. Электронно-микроскопическим исследованием эмбриональных кутикул у саранчи выявлено их разное строение. Кутикула I саранчи имеет строение, сходное с эпикутикулой. Кутикула II и кутикула III состоят из двух слоев — эпикутикулы и пронизанной поровыми каналами прокутикулы. 3. Стадия пронимфы (= предличинки), покрытая II эмбриональной кутикулой и соответствующая стадии выхода из яйца насекомых с прямым развитием, у саранчи и таракана эмбрионизована. Непитающаяся и короткоживущая червеобразная личинка и собственно нимфа I возраста саранчи представляют собой две формы одной стадии, поскольку переход первой во вторую осуществляется без линьки. 4. На эмбриональной стадии, соответствующей стадии пронимфы, наблюдается тесная связь мышц с покровами.

ЛИТЕРАТУРА

Ежиков И.И. Метаморфоз насекомых. М.: Издание государственного Тимирязевского н.-и. института, 1929. 52 с.

Berlese A. Intorno ale metamorphosi degli insetti // Redia. 1913. Vol. 9. N 1. P. 121—137.

Truman J.W., Riddiford L.M. The origins of insect metamorphosis // Nature. 1999. Vol. 401. P. 447—452.

ИНДУКЦИЯ ОБРАЗОВАНИЯ ЦИТОХРОМА P4501A1 У КРЫС ПРИ ХОЛОДОВОМ ВОЗДЕЙСТВИИ

М.Л. Перепечаева

НИИ молекулярной биологии и биофизики, г. Новосибирск

Ключевые слова: бенз(а)пирен, холодовое воздействие, цитохром P4501A1, AhR

Действие умеренного холода на клетки млекопитающих помимо активации компенсаторных механизмов вызывает замедление многих процессов (Sonna et al., 2002). В этой связи интересным представляется факт увеличения в печени крыс, подвергнутых действию холода, активности цитохрома P4501A1 (CYP1A1) (Громова и др., 2004), не имеющего прямого отношения к адаптивным реакциям, возникающих в ответ на охлаждение. Целью работы было сравнение механизмов индукции CYP1A1 классическим индуктором-ксенобиотиком бенз(а)пиреном, и холодом.

Работа выполнена на самцах крыс Вистар, содержавшихся при +4°С в течение 5 или 10 суток, либо получавших бенз(а)пирен в дозе 5 мг/кг в течение 4 суток. Активность CYP1A1, количество токоферола определяли флюориметрическим методом; уровень мРНК — мультиплексной ОТ-ПЦР; количество белка CYP1A1 — Вестерн-блот анализом; функциональную активность арилгидрокарбонового рецептора (AhR) — с помощью гель-ретардационного анализа.

Уровень мРНК CYP1A1, количество белка CYP1A1 и функциональная активность AhR были увеличены в группах экспериментальных животных (как подвергнутых действию холода, так и получавших бенз(а)пирен) по сравнению с контрольной. Однако в группе крыс, получавших бенз(а)пирен, эти показатели были значительно выше, чем у крыс, подвергнутых действию холода. Механизм активации CYP1A1 холодом и бенз(а)пиреном одинаков: транскрипционная активация с участием AhR-зависимого пути сигнальной трансдукции.

Логично предположить существование эндогенного посредника активации CYP1A1 холодом. Мы проверили гипотезу, что таким посредником может быть токоферол. Было измерено его количество в микросомах крыс, подвергнутых действию холода, и уровень мРНК токоферол-переносящего белка в печени крыс. Оба показателя при холодовом воздействии возрастали. Выявлена корреляция между активностью CYP1A1 и содержанием токоферола в печени крыс, подвергнутых воздействию холода ($r = 0.63$; $p < 0.05$).

Таким образом, индуцирующее влияние холода на CYP1A1, также как и бенз(б)пирена, реализуется на транскрипционном уровне через AhR-зависимый путь сигнальной трансдукции. Эндогенным посредником в процессе регуляции экспрессии CYP1A1 под действием холода может быть токоферол.

ЛИТЕРАТУРА

Громова О.А., Перепечаева М.Л., Колосова Н.Г., Колпаков А.Р. Влияние длительного холодового воздействия на активность цитохром P450 содержащих монооксигеназ и глутатион-S-трансферазы в микросомах печени крыс. // Бюлл. эксп. биол. и мед. 2004. Т. 137. № 9. С. 268—271.

Sonna L.A., Fujita J., Gaffin S.L., Lilly C.M. Invited review: effects of heat and cold stress on mammalian gene expression // J. Appl. Physiol. 2002. Vol. 92. № 4. P. 1725—1742.

СРАВНЕНИЕ РАЗМЕРОВ КОСТЕЙ ДИСТАЛЬНЫХ ОТДЕЛОВ КОНЕЧНОСТЕЙ ЛОШАДЕЙ (ПОДРОД *EQUUS*) ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ И УРАЛА В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ

Н.А. Пластеева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: изменчивость, Equus, поздний плейстоцен.

Представители подрода настоящих лошадей были широко представлены в фауне Северной Евразии в позднем плейстоцене. Благодаря повсеместному распространению эта группа является удобной для изучения процессов изменчивости морфологических признаков в ответ на изменение окружающей среды. В течение всего позднего плейстоцена происходило неоднократное чередование теплых и холодных периодов.

В работе проведено сравнение процессов, происходивших в популяциях лошадей на территории Восточно-Европейской равнины и Урала в течение второй половины позднего плейстоцена, на примере анализа изменчивости размеров костей конечностей. Целью работы было изучение географической и вековой изменчивости пястной и плюсневой костей лошадей Восточно-Европейской равнины и Урала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили пястные и плюсневые кости лошадей второй половины позднего плейстоцена с Восточно-Европейской

равнины, которых относят к широкопалой лошади (*Equus latipes* V. Gromova, 1949), и лошадей с Урала, которых относят к уральской лошади (*Equus uralensis* Kuzmina, 1975).

В работе были использованы костные остатки из 33 местонахождений, в соответствии с радиоуглеродными данными (Радиоуглеродная..., 1997) относящихся к трем периодам; межстадиала (35—25 тыс. л. н.), периода максимума холода (25—17 тыс. л. н.) и позднеледниковья (17—10.2 тыс. л. н.).

Была промерена 291 кость по 13 признакам на пястной и 12 признаками на плюсневой кости. Промеры выполнены по общепринятой методике (Eisenmann et al., 1988). Анализ выборок проводился с помощью методов непараметрической статистики. Из-за фрагментарности материала размеры выборок были различны. Рассматривались только взрослые особи. Материалы с территорий Северного, Среднего и Южного Урала рассмотрены в совокупности. Выборка костей с Восточно-Европейской равнины включила материалы бассейнов рек Дона, Днепра и верховьев Волги.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В течение второй половины позднего плейстоцена у лошадей с Урала произошло уменьшение размеров пястной кости. Несмотря на небольшое количество материала, относящегося к периоду межстадиала, пястные кости лошадей этого времени гораздо крупнее по сравнению с остальными периодами (рисунок).

При сравнении признаков у лошадей максимума холода и позднеледниковья статистически значимые различия в размерах пясти наблюдались для 8 признаков из 13.

У лошадей Восточно-Европейской равнины межстадиала и максимума холода не наблюдается статистически значимых различий в размерах пястных костей. При переходе к позднеледниковому времени, несмотря на небольшое количество материала, наблюдается уменьшение размеров пястных костей.

Размеры плюсневой кости в течение позднего плейстоцена не менялись.

Географическая изменчивость проявилась в размерах и пястной, и плюсневой костей по большинству признаков. В периоды максимума холода лошади Восточно-Европейской равнины были достоверно крупнее лошадей Урала по всем 13 признакам пястной кости и 6 признакам из 8 для плюсневой кости. На данный момент не представляется возможным сравнить материалы межстадиального времени.

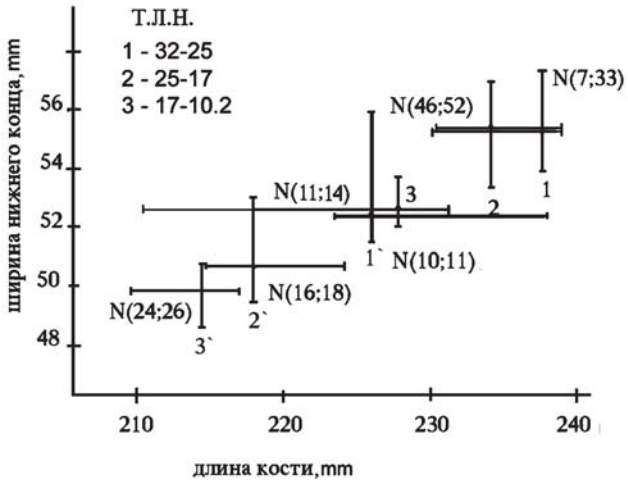


Рисунок. Изменение размеров пястной кости лошадей Восточно-Европейской равнины (1, 2, 3) и Урала (1′, 2′, 3′) в течение 2-й половины позднего плейстоцена (медиана, верхний и нижний квартили).

ВЫВОДЫ

В течение второй половины позднего плейстоцена произошло уменьшение размеров дистальных костей конечностей лошадей, как на территории Восточно-Европейской равнины, так и на Урале. На территории Восточно-Европейской равнины уменьшение размеров пястной кости произошло при переходе от максимума холода к позднеледниковью. Лошадь Восточно-Европейской равнины отличалась более крупными размерами костей конечностей, чем лошадь с территории Урала.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы развития ведущих научных школ (НШ — 1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

ЛИТЕРАТУРА

Радиоуглеродная хронология палеолита Восточной Европы и Северной Азии. Проблемы и перспективы. СПб., 1997. Вып. 52. 143 с.

Eisenmann V., Alberdi M.T., de Giuli G., Staeche U. Studying fossil horses. Vol. 1: Methodology. Collected papers after the «New York International Hipparion Conference, 1981». Leiden; New York; København; Köln, 1988. 71p.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА *SPIRAEA USSURIENSIS* S.L. (ROSACEAE)

Т.А. Полякова

Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН, г. Благовещенск

Ключевые слова: гибридизация, морфологическая изменчивость, Spiraea elegans, S. ussuriensis, ценопопуляции.

Виды рода *Spiraea* L. высоко декоративны и выращиваются во всех интродукционных центрах России. Интродукционно-селекционные работы должны быть основаны на четких таксономических представлениях об объекте. Спирея входит в список родов, которые, по мнению И.Ю. Коропачинского (Коропачинский, Скворцова, 1969), «требуют наиболее пристального внимания систематиков». Статус отдельных таксонов в роде *Spiraea*, в частности *S. ussuriensis* s.l., до сих пор остается спорным.

Кроме *S. ussuriensis* Pojark., во Флоре СССР (Пояркова, 1939) впервые описывается вид *S. elegans* Pojark. Автор указывает, что *S. elegans* отличается прямостоячими при плодах чашелистиками, совершенно иным строением почек, а также формой листьев и их зубцов. По мнению В.В. Якубова (1996), *S. ussuriensis* s.l. на Дальнем Востоке России (ДВР) представлена двумя подвидами: subsp. *ussuriensis* и subsp. *elegans*, различающимися эколого-ценотической приуроченностью. Так, *S. elegans* растет преимущественно на каменных россыпях и скалах, и распространена на юго-востоке Восточной Сибири, на юге ДВР, в Монголии и Китае. *S. ussuriensis* растет под пологом светлохвойных и смешанных лесов и распространена на юге ДВР, в Китае и Северной Корее.

Наличие в природе гибрида *S. ussuriensis* × *S. elegans* отмечают многие исследователи (Пояркова, 1939; Шульгина, 1952; Воробьев, 1968). А.И. Пояркова (1939) в примечании указывает, что выше названный гибрид имеет почки как у *S. elegans*, по форме листьев ближе то к одному виду, то к другому, чашелистики отогнутые (признак *S. ussuriensis*). Наблюдения в природе, изучение гербарных образцов (LE, MW, MHA, NS, TK, VLA, PE) показали, что *S. ussuriensis* неоднородна на протяжении ареала и, вероятно, представляет собой полиморфный комплекс внутривидовых таксонов.

Цель исследования — показать популяционную структуру и уровни изменчивости признаков *S. ussuriensis* s.l. в дальневосточной части ареала.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи: 1) оценить уровни изменчивости морфологических признаков в дальневосточных популяциях *S. ussuriensis* s.l.; 2) определить характер варьирования метрических и качественных признаков; 3) выявить возможные гибриды *S.ussuriensis* × *S.elegans*; 4) охарактеризовать популяционную структуру анализируемых выборок *S. ussuriensis* s.l.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводился в 19 природных популяциях в 2001 — 2007 гг. из дальневосточной и даурской части ареала *S. ussuriensis* s.l. и из мест совместного произрастания *S. ussuriensis* и *S.elegans* (рис. 1). Популяции выбирались таким образом, чтобы было возможным осуществить анализ географической изменчивости. При сборе материала учитывалась способность видов рода *Spiraea* к вегетативному размножению и образованию клональных потомств. Сборы проводили в различных эколого-ценотических условиях.

Изучение форм внутривидовой изменчивости (эндогенная, индивидуальная, межпопуляционная) осуществлялось с учетом методических разработок С.А. Мамаева (1968, 1975). Для оценки индивидуальной зменчивости в каждой популяции из центральной части кустарника с южной стороны закладывали в гербарий веточки с 15 — 30 особей, находящихся в средневозрастном генеративном состоянии.

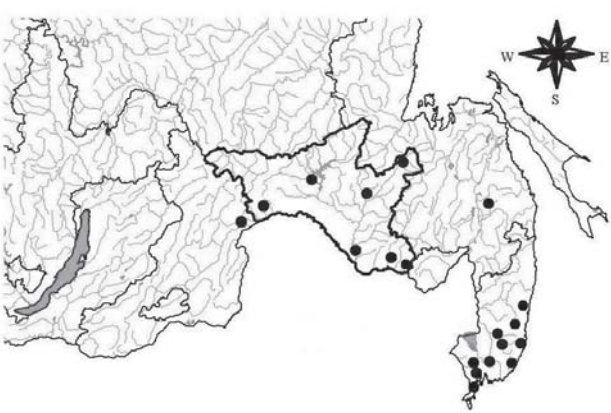


Рис. 1. Точки сборов S. ussuriensis s.l.

Морфометрический анализ проведен на 406 гербарных образцах. Схема промеров представлена на рис. 2. Были тщательно изучены качественные признаки и разработаны следующие их градации: 1) опушение нижней поверхности листа: бородки в углах жилок; бородки в углах жилок и волоски по жилкам; 2) форма листа: ланцетная, овальная, яйцевидная; 3) основание листа: клиновидное, округлое, сердцевидное (усеченное); 4) расположение зубцов листа: от основания или ниже середины; от середины листа; 5) характер края листа: встречаются тройные зубцы; встречаются двойные зубцы; 6) форма почек: треугольная (широкотреугольная), яйцевидная; 7) число наружных почечных чешуй: две, более двух.

Для каждого морфометрического признака определены амплитуда изменчивости, среднее арифметическое значение и его ошибка, коэффициент вариации. При сопоставлении полиморфизма признаков в качестве меры изменчивости использовали эмпирическую шкалу, предложенную С.А. Мамаевым (1975).

Анализ данных выполнен в ПСП Statistica 6.0. (StatSoft, Inc. 1984 — 2001) с учетом методических указаний по биологической статистике (Зайцев, 1991). При проверке статистических гипотез использован 5%-ный уровень значимости. Для анализа комплекса признаков использовали дискриминантный анализ, для классификации популяций использован кластерный анализ, построена дендрограмма методом Варда на основе Евклидова расстояния.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

S. ussuriensis обладает значительной межпопуляционной изменчивостью по всем изучаемым признакам и имеет разнообраз-

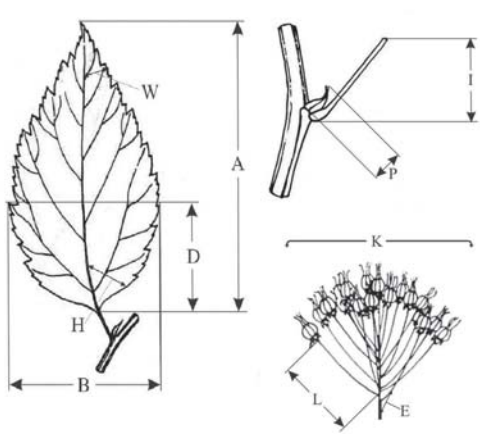


Рис. 2. Схема измерения и принятые сокращения количественных признаков.

Таблица. Средние значения количественных признаков Spiraea ussuriensis s.l.

№	Признак	*Spiraea elegans* s. str.	Предполагаемые гибриды	*S. ussuriensis* s. str.
1	Длина листа, мм (A)	23.1 – 26.9	34.6 – 42.4	24.7 – 40.1
2	Ширина листа, мм (B)	8.2 – 12.1	15.8 – 21.9	15.8 – 29.6
3	Расстояние листа до самой широкой его части, мм (D)	10.0 – 11.3	13.2 – 17.1	8.1 – 17.7
4	Верхний угол листа, градус (W)	30.3 – 33.0	30.1 – 45.5	41.6 – 61.7
5	Нижний угол листа, градус (H)	31.3 – 36.1	37.4 – 54.8	43,7 – 83.2
6	Длина черешка, мм (I)	3.7 – 4.4	3.8 – 6.0	3.9 – 7.1
7	Длина почки, мм (P)	0.5 – 1.2	0.9 – 1.3	1.0 – 2.0
8	Угол отхождения цветоножек, градус (E)	93.6 – 122.6	117.0 – 137.5	82.6 – 141.8
9	Число цветков в соцветии, шт. (K)	6.3 – 8.1	6.2 – 9.6	5.6 – 10.1
10	B/A	0.35 – 0.5	0.4 – 0.53	0.5 – 0.86
11	D/A	0.42 – 0.44	0.35 – 0.44	0.33 – 0.5
12	P/I	0.1 – 0.33	0.2 – 0.27	0.2 – 0.53

ную форму листовой пластинки: от ланцетной с клиновидным основанием до яйцевидной с сердцевидным основанием (рис. 3).

Наиболее крупнолистные формы отмечены в Шкотовской и Ольгинской популяциях; мелколистные — в Сковородинской и Экимчанской популяциях. Более изменчивыми оказались особи из Пермской и Норской популяций, более постоянными признаками характеризуются особи Ольгинской и Шкотовской популяций. Признаки, характеризующие форму листовой пластинки — ширина листа, верхний и нижний углы, листовой коэффициент — являются основными дискриминирующими. Диагностическое значение также имеет длина пазушных почек. Изученные генеративные признаки не информативны в систематическом отношении (таблица). Анализ комплекса признаков позволил классифицировать все изучаемые популяции на три группы: *S. elegans*, *S. ussuriensis* и предполагаемые гибриды (рис. 4). Гибридные популяции занимают промежуточное положение в пространстве канонических осей.

Почти по всем изученным признакам выявлена клинальная изменчивость. Ее проявления сводятся к следующим: а) увеличение средних значений ширины листовой пластинки, листового коэффициента, верхнего и нижнего углов, длины почек и соот-

Рис. 3. Формы листовых пластинок из различных выборок S. ussuriensis.

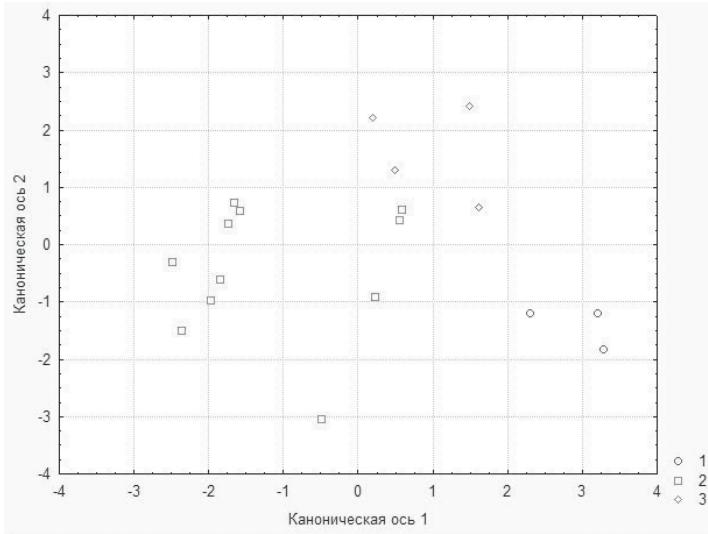


Рис. 4. Положение центройдов исследованных выборок в пространстве двух канонических осей: 1 — Spiraea elegans, 2 — S. ussuriensis, 3 — предполагаемые гибриды.

ношения длины почки к длине черешка с запада на восток и юго-восток; б) увеличение средних значений длины листа, расстояния от основания листа до самой его широкой части, длины черешка с запада на восток и юго-восток (в восточной части ареала закономерность нарушается); в) уменьшение средних значений с за-

пада на восток и юго-восток отмечено для признака D/A; г) не обнаружена клинальная изменчивость для генеративных признаков (угла отклонения цветоножек и числа цветков в соцветиях). Географическая изменчивость одного из признаков схематично показана на рис. 5.

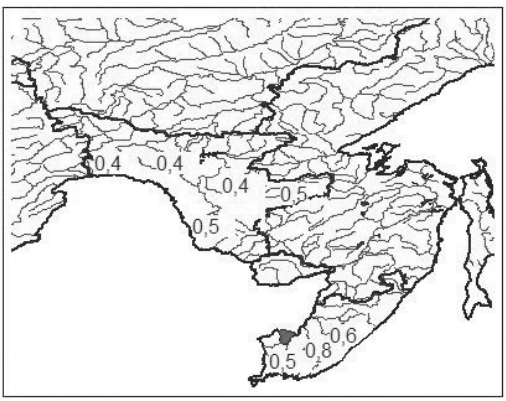


Рис. 5. Географическая изменчивость значения листового коэффициента S. ussuriensis.

Дендрограмма сходства (рис. 6) указывает на неоднородность структуры популяций *S. ussuriensis* s.l. На дендрограмме четко выделяются два кластера. В первый входят преимущественно популяции *S. ussuriensis* s.s. Второй кластер объединяет популяции *S. elegans* s.s. (Амазарская, Экимчанская и Сковородинская популяции) и предполагаемые гибриды из Кундурской, Зейской и Норской популяций. Пограничное положение между крупными кластерами занимают выборки Архаринской и Сергеевской популяций, по совокупности признаков отнесенные к предполагаемым гибридам, и представители *S. ussuriensis* s.s. из Лиственной и Тернейской популяций. Эти выборки имеют перекрывающиеся по значениям признаки и произрастают в сходных экологических условиях.

ВЫВОДЫ

1. В Амурской области обнаружены местонахождения возможных гибридов *S. ussuriensis* × *S. elegans*, что согласуется с литературными данными.

2. Метрические признаки клинально изменяются с запада на восток и юго-восток в дальневосточной части ареала *S. ussuriensis* s.l.

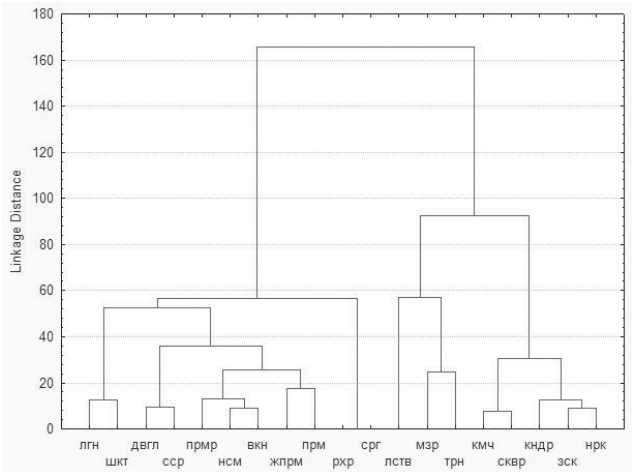


Рис. 6. Дендрограмма сходства анализируемых выборок по количественным признакам.

3. *S. ussuriensis* представляет собой сложную полиморфную систему. Результаты работы подтверждают обоснованность выделения *S. elegans* в качестве подвида.

Работа поддержана Грантом Президиума ДВО РАН (09-III-B-06 — 247).

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д.П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Определитель. Л.: Наука. ЛО, 1968. 278 с.

Зайцев Г.Н. Математический анализ биологических данных. М.: Наука, 1991. 183 с.

Мамаев С.А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. I. Формы изменчивости // Материалы по внутривидовой изменчивости и систематике растений. Свердловск, 1968. С. 3 — 53.

Мамаев С.А. Закономерности внутривидовой изменчивости лиственных древесных пород. Свердловск, 1975. 140 с.

Полякова Т.А. Внутривидовая изменчивость видов рода *Spiraea* L. (Rosaceae) секции *Chamaedryon* Ser. в Сибири и на Дальнем Востоке России // Растения в муссонном климате. Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2007. С. 234 — 238.

Пояркова А.И. Род Спирея — *Spiraea* L. // Флора СССР. М.-Л., 1939. Т. 9. С. 283 — 305.

Шульгина В.В. Спиреи, испытанные в культуре в Ленинграде // Интродукция растений и зеленое строительство. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Сер. VI. Вып. 2. С. 131 — 149.

Якубов В.В. Род Таволга — *Spiraea* L. // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. 1996. Т. 8. С. 130 — 136.

ПОПУЛЯЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ У РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ

С.Б. Ракитин

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: микросателлитная ДНК, мутационный процессс, популяционные циклы, рыжая полевка (Clethrionomys glareolus), хромосомные нарушения.

Известно, что частота генных и хромосомных мутаций у эукариот варьирует в зависимости от многих внутригеномных, физиологических и средовых факторов (Gaffney, Keightley, 2005; Boland, Goel, 2005; Bryja et al., 2007; Geras'kin et al., 2008). Однако мутационный процесс в природных популяциях млекопитающих остается малоизученным (Гилева и др., 2006). В частности, неясно, в какой степени частота мутаций в половых и соматических клетках модифицируется популяционно-демографическими процессами, которые могут сопровождаться существенными изменениями метаболизма и состояния репродуктивной системы особей (Чернявский и др., 2003). В настоящей работе подведены итоги десятилетних наблюдений за динамикой частоты хромосомных мутаций и предварительные результаты, проводимых параллельно в течение трех лет, исследований изменчивости микросателлитной ДНК в циклической популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследована популяция рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* из окрестностей с. Шигаево Шалинского р-на Свердловской обл. (57° 15′ с.ш., 58° 44′ в.д.), где документирован фоновый для Урала уровень антропогенного воздействия. Отлов проводили во второй половине июля 1999 – 2008 гг. живоловками, которые выставляли в линию единоразово не менее 50 шт. Для оценки численности использовали показатель попадаемости на 100 ловушко-суток за первые два дня отлова, так как в ряде случаев улов во второй день был выше, чем в первый. У всех животных определяли репродуктивный статус по состоянию генеративных органов и возраст по стадии формирования корня второго верхнего коренного зуба (Оленев, 1989). Фазы популяционного цикла (депрессия > рост численности > пик численности > депрессия) идентифицировали на основании плотности и структуры населения (соотношения половозрелых и неполовозрелых особей в популяции). Препараты

метафазных хромосом готовили из костного мозга грызунов, окрашивали азур-эозином и анализировали, как правило, по 25—100 клеток для каждого животного (в редких случаях до 250), учитывая структурные аберрации хромосом, анеуплоидию и полиплоидию. У полевок, отловленных в 2005—2007 гг., была проанализирована изменчивость 5 микросателлитных локусов (*MSCg4*, *MSCg9*, *MSCg15*, *MSCg20*, *LIST-3—003*), состоящих из динуклеотидных повторов (Gockel et al., 1997; Barker et al., 2005). ДНК выделяли из мышечной ткани грызунов методом солевой экстракции. Амплификацию микросателлитной ДНК проводили в соответствии с рекомендациями Gockel et al. (1997), размер аллелей определяли в денатурирующем полиакриламидном геле на автоматическом гелевом секвенаторе ALFexpress-II (Amersham Biosciences) при помощи программы Alfwin Fragment Analyser 1.03. Данные обрабатывали с использованием пакетов программ: Arlequin 3.11, Fstat 2.9.3.2, Micro-Checker 2.2.2., Genepop on the Web и GenAlEx 6. Статистический анализ не выявил неравновесия по сцеплению и показал отсутствие нуль-аллелей. Материалом для исследования хромосомной нестабильности послужили 456 полевок, из них 70 были генотипированы по 5 локусам микросателлитной ДНК.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Среднепопуляционные частоты структурных и числовых мутаций для каждого года наблюдений приведены в таблице 1. На первом этапе анализа было проверено, существуют ли половые и возрастные различия по изученным показателям, поскольку в ряде исследований, проведенных на млекопитающих, они были обнаружены (Гилева, 1997). Между самцами и самками не было обнаружено значимых различий ни по уровню структурных нарушений хромосом (для разных лет: $\chi^2(1) = 0.00 - 2.93$), ни по доле клеток с числовыми хромосомными мутациями (для разных лет: $\chi^2(1) = 0.00 - 1.98$), поэтому данные по самцам и самкам для дальнейшего анализа были объединены.

Влияние возраста животных на цитогенетические показатели было проверено только на половозрелых полевках, так как участие в размножении может модифицировать частоту мутаций по сравнению с ее уровнем у неполовозрелых животных. С помощью логлинейного анализа с факторами «год», «возраст» и «частота клеток с хромосомными нарушениями» сравнивались перезимовавшие животные, стопроцентно участвующие в размножении (средний возраст 370 дней) и размножающиеся сеголетки (средний возраст 60 дней) за 1999—2003 и 2005—2008 гг. (в 2004 г. размножающиеся

Таблица 1. Частота хромосомных мутаций в костном мозге у рыжих полевок на разных стадиях популяционного цикла

Год отлова	Фаза цикла	Локальная относительная численность, ос./100 л.-с.	Доля размножающихся сеголеток, %	Число животных	Число клеток	Средняя частота клеток, %	
						с аберрациями хромосом	анеу- и полиплоидных
1999	пик	54.0	2.6	69	2225	0.72	1.21
2000	депрессия	12.6	74.6	60	2025	1.38	0.89
2001	пик	37.2	1.6	81	2275	2.51	1.10
2002	депрессия	6.8	38.7	39	1350	2.59	0.81
2003	рост	17.5	33.3	33	1500	2.87	0.80
2004	пик	69.0	0.0	62	2100	1.05	0.62
2005	депрессия	2.5	83.3	14	1200	1.42	0.25
2006	рост	9.2	24.0	28	1850	1.51	0.43
2007	рост	5.9	16.6	33	1650	2.12	1.03
2008	пик	50.0	5.0	37	1850	0.86	0.59

сеголетки не были пойманы). Частота клеток с хромосомными аберрациями не обнаружила значимой связи с возрастом ($G(1) = 3.18$) в отличие от числовых нарушений ($G(1) = 14.7$). Уровень анеуплоидных и полиплоидных клеток был повышен у перезимовавших животных по сравнению с сеголетками, поэтому далее для хромосомных аберраций данные по перезимовавшим и сеголеткам были объединены, а в случае анеуплоидии и полиплоидии эти группы рассматривались отдельно.

Для дальнейшего анализа статистических связей между цитогенетическими и демографическими показателями была применена обобщенная линейная модель (GLZ, Quinn, Keough, 2003).

В качестве предикторов были использованы «год отлова», «фаза цикла» и «репродуктивный статус». Часто характерными особенностями материала из природных популяций грызунов является несбалансированность и наличие пустых ячеек плана, а также корреляции между некоторыми факторами (например, между возрастом и репродуктивным статусом), что не позволяет оценить эффекты всех предикторов в одной многофакторной модели. Поэтому оптимальность их сочетания в выбранных схемах анализа определялась с помощью информационного критерия Акаике (Akaike, 1983). В первую очередь, была продемонстрирована высокая значимость межгодовых различий по обоим цитогенетическим показателям (для частоты хромосомных аберраций — $G(9) = 60.83$, для доли анеуплоидных и полиплоидных клеток — $G(9) = 19.20$).

На следующем этапе анализа мы исследовали связь интенсивности мутационного процесса на хромосомном уровне с фазой популяционного цикла и участием животных в размножении. В случае частоты клеток с числовыми нарушениями хромосом для всех трех групп, выделенных по возрасту с учетом репродуктивного статуса, не было обнаружено достоверной связи с популяционной цикликой ($G=1.41-3.64$, $df=2$, $p=0.162-0.495$). Для частоты клеток со структурными хромосомными мутациями оказалось значимым влияние фазы популяционного цикла и репродуктивного статуса ($G=11.01$, $df=2$, $p=0.004$ и $G=4.72$, $df=1$, $p=0.030$ соответственно). На всех стадиях популяционного цикла частота клеток с хромосомными аберрациями у половозрелых животных была выше, чем у неразмножающихся сеголеток (рисунок), причем максимум наблюдался на стадии роста численности (для контраста «фаза роста» — «депрессия, пик численности»: $G=6.23$, $df=1$, $p=0.013$). У неполовозрелых сеголеток межфазные различия по частоте аберраций статистически незначимы (для контраста «фаза роста» — «депрессия, пик численности»: $G=3.36$, $df=1$, $p=0.071$).

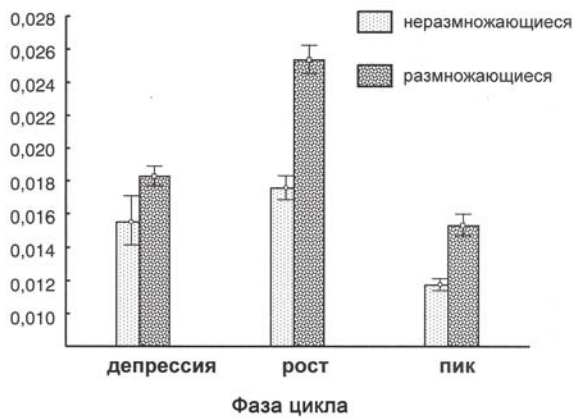


Рисунок. Средняя доля клеток костного мозга с хромосомными аберрациями у рыжих полевок на разных стадиях популяционного цикла (1999—2008 гг.).

Следовательно, основной вклад в изменчивость скорости мутационного процесса на хромосомном уровне в циклической популяции рыжей полевки выше у половозрелых животных (как перезимовавших, так и прибылых). Это может быть объяснено интенсификацией процесса размножения в фазе роста численности и

воздействием половых гормонов, кластогенный эффект которых неоднократно был описан в экспериментальных условиях (Liehr, 2000). Кроме того, половые стероидные гормоны (в частности, тестостерон и прогестерон) действуют как иммуносупрессоры (Лохмиллер, Мошкин, 1999), а угнетение иммунной системы, участвующей в поддержании генетического гомеостаза организма, может приводить к росту геномной нестабильности. В фазе роста плотности населения у грызунов наблюдается значительное увеличение стрессирующих нагрузок и возрастание активности адренокортикальной системы (Чернявский и др., 2003), что приводит к усиленному образованию кортикостероидов, обладающих мутагенной активностью (Скорова и др., 1986).

В фазе роста популяционной численности такие показатели генетического разнообразия как средняя ожидаемая гетерозиготность, среднее число аллелей на локус, аллельное разнообразие (показатель, учитывающий размеры выборок) и индекс Гарза-Вильямсона (отношение числа аллелей к диапазону их размеров) увеличиваются (табл. 2). Вычисленный по всем локусам показатель инбредности F_{IS} оказался статистически значимым лишь в выборке 2005 г. По всей видимости, родственные скрещивания в год депрессии численности более вероятны. Данные о влиянии микросателлитной ДНК на формирование хроматина и экспрессию генов-мутаторов (Li et al., 2002) позволяют ожидать, что изменчивость в микросателлитных локусах в определенной степени может моди-

Таблица 2. Показатели генетического разнообразия и уровень клеток с нарушениями хромосом у рыжей полевки, усредненные по пяти микросателлитным локусам

Показатель		Год отлова (число животных)		
		2005 (13)	2006 (28)	2007 (29)
Фаза популяционного цикла		депрессия	рост	рост
H_E		0.774	0.827	0.799
H_O		0.877	0.807	0.793
F_{IS}		-0.139*	0.024	0.093
Среднее число аллелей на локус		7.6	9.8	8.6
Аллельное разнообразие		3.7	4.1	8.9
Индекс Гарза–Вильямсона		0.361	0.369	0.447
Доля клеток, %	с аберрациями хромосом	1.30	1.51	2.21
	анеу- и полиплоидных	0.28	0.43	1.03

*Примечание. H_E — средняя ожидаемая гетерозиготность, H_O – средняя наблюдаемая гетерозиготность; * — $p < 0.05$.*

фицировать и частоты хромосомных мутаций в соматических клетках грызунов. Из табл. 2 видно, что наблюдаемая гетерозиготность несколько снижается с ростом численности, проявляя тенденцию к отрицательной связи с долей клеток с хромосомными нарушениями, однако, коэффициент корреляции Спирмена достоверно не отличался от нуля ($Rs = -0.06$, $n = 70$, $p = 0.606$).

Таким образом, многолетние наблюдения за популяцией рыжей полевки, обитающей в условиях минимального антропогенного стресса, показали, что у данного вида в фазе популяционного роста наблюдается интенсификация мутационного процесса, которая компенсирует потерю генетического разнообразия, периодически происходящую при прохождении популяции через фазы низкой численности.

Автор искренне признателен за всестороннюю помощь и поддержку сотрудникам группы популяционной цитогенетики ИЭРиЖ УрО РАН и лаборатории молекулярной систематики ЗИН РАН.

ЛИТЕРАТУРА

Гилева Э.А. Эколого-генетический мониторинг с помощью грызунов (уральский опыт). Екатеринбург: Изд-во УрГУ,1997. 105 с.

Гилева Э.А., Ракитин С.Б., Чепраков М.И. Геномная нестабильность у рыжей полевки: популяционно – экологические аспекты // Экология. 2006. № 4. С. 301 – 307.

Лохмиллер Р.Л., Мошкин М.П. Экологические факторы и адаптивная значимость изменчивости иммунитета мелких млекопитающих // Сибирский экологический журнал. 1999. № 1. С. 37 – 58.

Оленев Г.В. Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях // Экология. 1989. № 2. С. 19 – 31.

Скорова С.В., Назарова Г.Г., Герлинская Л.А. Влияние стресса на частоту нарушения хромосом у водяной полёвки // Известия СО РАН. 1986. Вып. 3. С. 91 – 95.

Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н., Мосин А.Ф. Изменчивость некоторых физиолого-биохимических показателей флуктуирующей популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) // Изв. РАН. Сер. биол. 2003. № 4. С. 356 – 364.

Akaike H. Information measures and model selection // Bulletin of the International Statistical Institute / Proceedings of the 44th Session. 1983. Vol. 1. P. 277 – 290.

Barker F.S., Helyar S.J., Kemp S.J. Highly polymorphic microsatellite loci in the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) // Mol. Ecol. Not. 2005. Vol. 5. № 2. P. 311 – 313.

Boland C.R., Goel A. Somatic evolution of cancer cells // Seminars in Cancer Biology. 2005. Vol. 15. № 6. P. 436 – 450.

Bryja J, Charbonnel N., Berthier K. et al. Density-related changes in selection pattern for major histocompatibility complex genes in fluctuating populations of voles // Mol. Ecol. 2007. Vol. 16. № 23. P. 5084 – 5097.

Gaffney D.J., Keightley P.D.The scale of mutational variation in the murid genome // Genome Research. 2005. Vol. 15. № 8. P. 1086—1094.

Geras'kin S.A., Fesenko S.V., Alexakhin R.M. Effects of non-human species irradiation after the Chernobyl NPP accident // Environment International. 2008. Vol. 34. № 6. P. 880—897.

Gockel J., Harr B., Schlötterer C. et al. Isolation and characterization of microsatellite loci from Apodemus flavicollis (Rodentia, Muridae) and Clethrionomys glareolus (Rodentia, Cricetidae) // Mol. Ecol. 1997. Vol. 6. № 6. P. 597—599.

Li Y., Korol A.B., Fahima T. et al. Microsatellites: genomic distribution, putative functions, and mutational mechanisms: a review // Mol. Ecol. 2002. № 11. P. 2453—2465.

Liehr J.G. Is estradiol a genotoxic mutagenic carcinogen? // Endocrine Reviews. 2000. Vol. 21. № 1. P. 40—54.

Quinn G.P., Keough M.J. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2003. 537 pp.

К ВОПРОСУ О ФАКТОРАХ ПОДДЕРЖАНИЯ ХРОМОСОМНОГО ПОЛИМОРФИЗМА У ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ (*MICROTUS ARVALIS*)

С.Б. Ракитин, Л.В. Ракитина, Е.А. Маркова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: мейотический драйв, морфотипическая изменчивость, морфотипическая асимметрия, обыкновенная полевка (M. arvalis), хромосомный полиморфизм.

У *Microtus arvalis* (форма «obscurus») широко распространен гетероморфизм 5-й аутосомы, которая может быть представлена акроцентриком (A) или субтелоцентриком (St), с явным преобладанием субтелоцентрического варианта по всему ареалу. У обыкновенной полевки на Урале имеет место стабильный хромосомный полиморфизм при чрезвычайно низкой частоте акроцентрического варианта гетероморфной хромосомы (в среднем 3.2%) (Гилева и др., 2005). Трудно представить, чтобы полиморфизм такого типа мог существовать длительное время во многих популяциях лишь на основе случайных процессов. Вероятнее всего, он является результатом баланса противоположно направленных сил, в том числе селективно значимых.

Факторы поддержания стабильного хромосомного полиморфизма у обыкновенной полевки были исследованы в условиях лабораторной колонии. Ранее нами было показано, что у гетерозиготных

и гомозиготных по акроцентрику самок наблюдалось значительное понижение репродуктивного успеха вне зависимости от кариотипа самца. Этот эффект определялся в основном размером помета при рождении. При исследовании сегрегации 5-й пары хромосом был обнаружен мейотический драйв в пользу редкого акроцентрического варианта хромосомы №5, который в существенной степени компенсирует пониженную плодовитость носителей акроцентрика и способствует сохранению полиморфизма по этой хромосоме в популяциях *M. arvalis*. Кроме того, у гетерозигот была обнаружена пониженная частота хромосомных мутаций в соматических клетках, по сравнению с гомозиготами обоих типов, что свидетельствует о более совершенном физиологическом гомеостазе у гетерозигот. В то же время не удалось убедительно показать связь исследованных характеристик роста и развития (вес тела у трехдневных детенышей; вес и длина тела, индекс ступни у трехмесячных полевок) с кариотипом полевок (Гилева, Ракитин, 2006). Вероятно, существуют и другие факторы, участвующие в поддержании наблюдаемого хромосомного полиморфизма у *M. arvalis*.

В настоящем исследовании в свете проблемы поддержания хромосомного полиморфизма у обыкновенной полевки нами продолжено изучение фенотипических характеристик полевок с разным вариантом строения полиморфной 5-й пары хромосом. В качестве таких характеристик были использованы одонтологические признаки с выделением морфотипов, различающихся по степени усложнения контура жевательной поверхности и отражающими уровень фенотипического полиморфизма в популяции. Выбор признаков для анализа был обусловлен тем, что у полевок усложнение строения жевательной поверхности щечных зубов, которое носит адаптивный характер (Воронцов, 1967), отражает общую тенденцию в их эволюции, обусловленную повышением эффективности перетирания клетчатковых кормов (Agadjanian, 1996; Chaline, Graf, 1988; и др.).

Цель работы заключалась в сопоставлении уровня хромосомного и фенотипического полиморфизма у обыкновенной полевки в условиях лабораторной колонии у полевок, гомо- и гетерозиготных по аутосоме №5. Для её реализации были поставлены следующие задачи: 1) у полевок с разным вариантом строения полиморфной хромосомы оценить структуру морфотипической изменчивости зубов с учетом особенностей лабораторного разведения; 2) изучить морфотипические характеристики и морфотипическую асимметрию щечных зубов у полевок с разным кариотипом.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основателями лабораторной колонии обыкновенной полевки (форма «obscurus», $2n = 46$, NFA = 68) послужили 4 самца и 10 самок, 7 из которых были пойманы беременными и родили 9 детенышей, в дальнейшем участвовавших в размножении. Животные были отловлены на территории биостанции Уральского госуниверситета (окрестности п. Двуреченск Свердловской обл., 56°37′ с.ш., 61°08′ в.д.). При формировании пар стремились максимально снизить степень инбридинга. Для каждого животного рассчитывали коэффициент инбридинга по формуле, предложенной в 1921 г. С. Райтом (по Хатт, 1969):

$$F_X = \sum (1/2)^{n+n'+1}(1 + F_A),$$

где F_X — коэффициент инбридинга исследуемой особи X; n — ряд в родословной, где встречается общий предок с материнской стороны; n′ — ряд в родословной, где встречается общий предок с отцовской стороны; F_A — коэффициент инбридинга повторяющегося предка (по материнской и отцовской линиям), который сам инбридирован; $\sum$ — знак суммирования, который показывает, что коэффициенты инбридинга, вычисленные по каждому повторяющемуся предку, надо сложить чтобы получить суммарный коэффициент.

В общей сложности в лабораторной колонии было получено более 1 700 животных. Материалом для данного исследования послужили 168 полевок, забитых и кариотипированных в возрасте трех месяцев (от 80 до 100 дней). Выборки полевок с разным кариотипом по возрастному составу не отличались ($H = 0.84$, $df = 2$, $p = 0.658$). Препараты метафазных хромосом готовили из костного мозга по общепринятой методике (Макгрегор, Варли, 1986).

Для анализа морфотипической изменчивости использовали морфотипы, описывающие степень усложнения контура жевательной поверхности первого нижнего (M_1) и третьего верхнего (M^3) коренных зубов. Выделяли 5 морфотипов M_1 (рисунок) (Маркова и др., 2003) и 5 морфотипов M^3 на основе традиционной классификации (Rörig, Börner, 1905) с выделением морфотипов simplex (*s*), typica (*t*), duplicata (*d*) и variabilis (*v*) с разделением варианта typica на два морфотипа в зависимости от наличия или отсутствия четвертого внутреннего входящего угла. Для оценки билатерального проявления морфотипических характеристик зубов выделяли три группы симметрии: 1 — полная, 2 — частичная асимметрия, 3 — полная асимметрия (Малеева, 1982). У всех полевок из лабораторной колонии определяли степень структурированности (зрелости) черепа (Ларина, Лапшов, 1974). Кроме того, была про-

анализирована морфотипическая изменчивость зубов у 20 обыкновенных полевок, отловленных ранее в том же локалитете, из которого были взяты основатели лабораторной колонии. Статистический анализ проводили с использованием пакета программ STATISTICA 5.5 (StatSoft, Inc. 2001). Для оценки степени сходства выборок по частотам морфотипов использовали критерий χ^2. Для оценки степени однородности выборок по исследуемым показателям был использован критерий Краскела-Уоллеса. Для адекватного использования данного критерия морфотипические характристики оценивали по ординальной шкале.

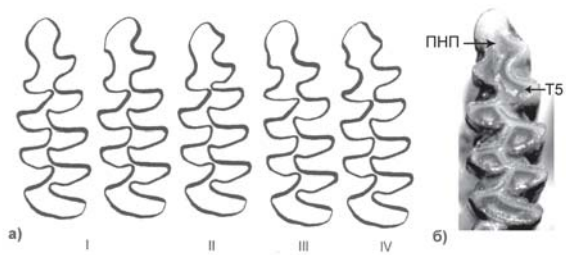


Рисунок. Морфотипы жевательной поверхности M_1 у M. arvalis из уральских популяций (а) и нетипичный морфотип из лабораторной колонии (б).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В структуре морфотипической изменчивости зубов *M. arvalis* из лабораторной колонии были выявлены особенности, которые обычно не характерны для природных популяций этого вида. Частоты морфотипов M_1 и M^3 у обыкновенных полевок из лабораторной колонии и из природной популяции из окрестностей п. Двуреченск, откуда были получены основатели колонии, приведены в табл.1. Различия между выборками по частотам морфотипов, выделяемых по степени сложности M^3, статистически не значимы ($\chi^2=2.49$, $df=3$; $p=0.477$). В то же время, у животных из лабораторной колонии обнаружен нетипичный признак M_1, проявляющийся в неполном разделении элементов жевательной поверхности с образованием на жевательной поверхности шести замкнутых эмалевых полей вместо типичных семи (рисунок, б).

Нетипичное слияние передней непарной петли (ПНП) и T5 у обыкновенной полевки было обнаружено в большинстве случаев у зубов без следов развития дополнительных выходящих углов (на фоне морфотипа I), однако у одной особи данный признак был отмечен на фоне морфотипа III. Различия выборок из природной по-

Таблица 1. Частоты морфотипов M_1 и M^3 у обыкновенных полевок из природной популяции и лабораторной колонии (данные по правым и левым зубам объединены)

Выборка	Количество зубов	Морфотипы M_1						Морфотипы M^3			
		I	*II*	*III*	*IV*	Нетипичный признак в комбинации		*s*	*t*	*d*	*v*
						с *I*	с *III*				
Природная популяция	40	0.92	0.05	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.76	0.21	0.03
Лабораторная колония	336	0.87	0.01	0.03	0.00	0.09	0.003	0.01	0.73	0.26	0.00

пуляции и из лабораторной колонии по частотам пяти морфотипов M_1, включая нетипичный вариант, статистически значимы ($\chi^2 = 11.0$, $df = 4$, $p = 0.027$). Данный признак не характерен для *M. arvalis* sensu stricto из природных популяций (Маркова и др., 2003), хотя неполное разделение Т5 и ПНП с образованием 6 замкнутых эмалевых полей на жевательной поверхности (вместо типичных 7) встречается у восточноевропейской полевки — до 2.7% и полевки Миддендорфа — до 2% (Маркова, Бородин, 2005). Наличие широких слияний между элементами жевательной поверхности можно рассматривать как проявление упрощения контура жевательной поверхности, что косвенно указывает на снижение эффективности перетирающей функции. Нетипичный морфотип был обнаружен у особей каждого из рассматриваемых кариотипов, однако его частота у носителей акроцентрического варианта 5-й пары хромосом оказалась значительно повышена (табл. 2). В данном случае, однако, необходимо удостовериться, что это явление не является результатом более высокой степени инбридинга у носителей редкой хромосомной перестройки в гомозиготном состоянии. Оказалось, что полевки с различным кариотипом не различались по уровню инбридинга. Присутствие нетипичного морфотипа, вполне вероятно, может быть обусловлено эффектом основателя.

В естественных условиях данный морфотип скрыт в генофонде популяции, а в условиях лабораторного разведения потомства, полученного от ограниченного числа предков, данный признак проявился.

Из табл. 2 также видно, что наибольшая доля особей с морфотипической асимметрией наблюдалась среди гомозигот по акро-

Таблица 2. Значения коэффициента инбридинга и фенотипических характеристик у обыкновенных полевок из лабораторной колонии, гомо- и гетерозиготных по аутосоме №5

Показатели	Кариотип			Статистика Краскела-Уоллеса (*df*=2, N=168)	
	StSt	StA	AA	H	p
Число животных	77	61	30		
Среднее значение коэффициента инбридинга, %	6.9±0.45	5.4±0.52	6.9±0.72	2.73	0.255
Средняя зрелость черепа, %	93.6±1.1	92.4±1.3	83.6±1.8	12.94	0.002
Доля особей с морфотипической асимметрией зубов	0.23	0.23	0.40	5.92	0.052
Доля особей с нетипичным морфотипом M_1	0.04	0.13	0.37	24.9	<0.001

центрику (эти различия значимы на уровне 5.2%), причем особи с полной асимметрией были обнаружены только в этой группе животных. Природа морфотипической изменчивости во многом остается не ясной, однако, существует мнение, что она может быть вызвана сбоями в онтогенезе (Поздняков, 2007). Вполне вероятно, что особи, гомозиготные по акроцентрическому варианту 5-й хромосомы, обладают повышенной нестабильностью онтогенеза, в пользу чего свидетельствует и обнаруженная у них наименьшая степень зрелости черепа по сравнению с одновозрастными полевками других кариотипов (см. табл. 2). Кроме того, ранее нами было обнаружено значительное снижение репродуктивного успеха именно у гомозиготных по акроцентрику самок.

Резюмируя вышесказанное можно заключить, что в лабораторной колонии полевок, гомо- и гетерозиготных по аутосоме №5, были обнаружены особи с нетипичным упрощенным морфотипом M_1, который в естественных условиях практически не встречается. При этом доля особей с морфотипической асимметрией и с нетипичным морфотипом оказалась значительно повышена среди носителей акроцентрического варианта 5-й пары хромосом (особенно существенно у акроцентрических гомозигот), которые, скорее всего, обладают повышенной нестабильностью онтогенеза. По всей видимости, всем этим факторам, которые способствуют действию отбора, в первую очередь, против акроцентрических гомозигот, противостоит мейотический драйв,

который в существенной степени компенсирует их и играет важнейшую роль в поддержании стабильного полиморфизма по данной перестройке в популяциях обыкновенной полевки.

Авторы искренне благодарны всем сотрудникам группы популяционной цитогенетики ИЭРиЖ УрО РАН за постоянную помощь и содействие в проведении исследований.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты № 08—04—00638 и 07—04—96124) и программы развития ведущих научных школ (НШ-1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

ЛИТЕРАТУРА

Воронцов Н.Н. Эволюция пищеварительной системы у грызунов (Мышеобразные). Новосибирск: Наука, 1967. 239 с.

Гилева Э.А., Ракитин С.Б. О факторах поддержания хромосомного полиморфизма у обыкновенной полевки *Microtus arvalis* Pallas, 1779: репродуктивные характеристики и мейотический драйв // Генетика. 2006. Т. 42. № 5. С. 620—627.

Гилева Э.А., Ялковская Л.Э., Полявина О.В., Большаков В.Н. Полевки группы *Microtus arvalis* на Урале: геномная нестабильность и хромосомный полиморфизм // Докл. РАН. 2005. Т. 405. № 5. С. 669—701.

Ларина Н.И., Лапшов В.А. К методике выделения возрастных групп у некорнезубых полевок // Физиологическая и популяционная экология животных. Межвузовский научный сборник. Вып. 2 (4). Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1974. С. 92—97.

Малеева А.Г. Симметрия и асимметрия строения жевательной поверхности коренных зубов у полевок на примере степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) // Морфология и систематика млекопитающих. Тр. ЗИН РАН. Т. 115. Ленинград, 1982. С. 23—37.

Макгрегор Г., Варли Дж. Методы работы с хромосомами животных: М.: Мир, 1986. 268 с.

Маркова Е.А., Бородин А.В. Определение видовой принадлежности полевок рода *Microtus* Schrank, 1798 Урала и Западной Сибири по промерам переднего нижнего зуба // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Челябинск: Изд-во «Рифей», 2005. С. 3—10.

Маркова Е.А., Бородин А.В., Гилева Э.А. Одонтологические признаки обыкновенной (*Microtus arvalis* Pallas, 1779) и восточноевропейской (*M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924) полевок Уральского региона и их диагностическое значение // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 9. С. 1086—1094.

Поздняков А.А. Структура морфотипической изменчивости серых полевок (*Microtus*: Rodentia, Arvicolidae) с точки зрения эпигенетической теории эволюции // Успехи современной биологии. 2007.Т. 127. № 4. С. 416—424.

Хатт Ф. Генетика животных. М.: Колос, 1969. 445 с.

Agadjanian A.K. Modes of phytophagy in mammals // Paleontological J. 1996. Vol. 30. № 6. P. 723—729.

Chaline J., Graf J.-D. Philogeny of the Arvicolidae (Rodentia): biochemical and paleontological evidence // J. of Mammalogy. 1988. Vol. 69. № 1. P. 22—33.

Rörig G., Börner C. Studien über das Gebiss mitteleuropäischer recenter Mäuse // Arb. Kais. Biol. Anst. Land und. Forstw. 1905. Bd. 5. S. 37—89.

АСПЕКТЫ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ФИТОРАЗНООБРАЗИЯ НА РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ЗОЛООТВАЛАХ НТГРЭС (ТАЁЖНАЯ ЗОНА)

Е.А. Раков

Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург

Ключевые слова: растительность, зарастание, золоотвалы.

На территориях золоотвалов тепловых электростанций из-за экологически своеобразного субстрата наблюдается элиминирование стенобионтных видов растений и, как следствие, снижение фиторазнообразия.

Цель работы: охарактеризовать видовое разнообразие растений на золоотвалах разного возраста.

Данная работа выполнена на трёх разновозрастных золоотвалах Нижнетуринской ГРЭС (НТГРЭС) с использованием общепринятых методик (Корчагин, 1964). Золоотвал №1 имеет возраст 45 лет, территория его рекультивирована; золоотвал №2 (35 лет) также рекультивирован; золоотвал №3 (15 лет) не рекультивирован. При геоботаническом описании использовались учётные площади 10×10 м^2. Всего было сделано 12 описаний (3 — на отвале №1, 6 — на отвале №2 и 3 — на отвале №3). Для оценки фиторазнообразия использовались индексы Макинтоша, видового богатства Маргалефа, разнообразия Шеннона и Животовского, доминирования Симпсона и Бергера-Паркера, выравненности Пиелу (Зайцев, 1991; Мэгарран, 1992). Индексы вычислялись на основе оценок обилия (по шкале Друде в пересчёте на экспертную оценку) видов и проективного покрытия (в %). Оценка различий производилась при помощи непараметрического критерия Краскела-Уоллеса.

Значения индексов разнообразия отличаются при вычислении их на основе данных обилия и проективного покрытия видов (таблица). С увеличением возраста золоотвалов показатели фиторазообразия повышаются. Достаточный уровень значимости критерия ($p<0.05$) чаще отмечен при сравнении значений индексов фиторазнообразия на основе оценок обилия.

Таблица. Значения индексов разнообразия на золоотвалах НТГРЭС

Индексы	Золоотвал			Критерий Краскела-Уоллеса (df = 2, n = 12)
	№1	№2	№3	
Шеннона	5.75±1.19* 2.08±0.32	4.76±0.24 1.88±0.11	3.84±0.16 1.56±0.05	3.92 2.26
Симпсона	11.74±0.56 0.72±0.03	9.67±1.03 0.40±0.09	4.98±0.84 0.57±0.18	6.06** 3.31
Животовского	16.07±1.07 1.74±0.12	13.12±1.08 1.31±0.12	7.71±0.92 1.42±0.25	7.61** 1.92
Макинтоша	3.42±0.08 0.84±0.01	3.09±0.17 0.58±0.06	2.22±0.19 0.72±0.10	6.06** 5.65
Пиелу	1.25±0.01 1.25±0.01	1.27±0.01 1.27±0.01	1.36±0.01 1.36±0.01	6.57** 6.57**
Бергера-Паркера	0.30±0.08 0.34±0.09	0.17±0.03 0.19±0.03	0.27±0.03 0.39±0.05	5.04 5.97
Маргалефа	2.96±0.24 3.06±0.26	3.10±0.30 3.24±0.34	1.87±0.06 2.02±0.04	6.27** 6.23

*Примечание: * — верхние значения — с учётом обилия видов, нижние — проективного покрытия, ** — уровень значимости критерия $p<0.05$.*

Работа выполнена при финансовой поддержке программы развития ведущих научных школ (НШ-1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

МЕТАМЕРНАЯ И ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРНЫХ ПРИЗНАКОВ ПОБЕГА *SORBUS SIBIRICA* HEDL.

Н.Г. Романова

Кемеровский госуниверситет

Ключевые слова: годичный побег, индивидуальная и метамерная изменчивость, источники изменчивости.

Разнокачественность годичных побегов древесных растений выражается в различиях морфологического и анатомического строения, ростовых характеристик и особенностей формирования. Она отражает влияние внутренних и внешних факторов (Заленский, 1904; Кренке, 1940; Серебряков, 1952; Сабинин, 1963; Куперман, 1968; Кондратьева-Мельвиль, 1980; Ростова, 2000).

Особенности изменчивости роста, формирования и строения очередных метамеров годичных побегов описаны у ряда видов древесных двудольных (Васильев, Гольцова,1979, 1980; Васильев, Пау-

тов, 1981; Кашкарева, 1985; Паутов, 1995; Еремин, Рой, 2000), но влияние условий среды обычно изучалось у модельного метамера.

Цель работы — выявить особенности изменчивости строения метамеров годичных побегов древесных растений на примере *Sorbus sibirica* Hedl. Задачи: 1) изучить характер и степень метамерной изменчивости; 2) оценить степень индивидуальной изменчивости строения различных метамеров; 3) выявить особенности влияния погодных условий на разные метамеры.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования — *Sorbus sibirica* Hedl. — вид местной флоры, широко используемый в озеленении населенных пунктов Кемеровской области.

У одновозрастных молодых генеративных растений изучали дефинитивную структуру вегетативных удлиненных годичных побегов с 7 метамерами. Материал собирали в г. Кемерово в 2002 — 2003 гг. У каждого метамера описывали 56 признаков: 25 признаков строения междоузлия, 13 — пластинки и 18 — черешка листа. Для характеристики междоузлия и черешка определяли их размеры (площадь поперечного сечения), развитие (число слоев и площади) тканей, а также их долю в площади поперечного сечения. При описании строения листовой пластинки учитывали ее толщину, слойность и толщину мезофилла, степень палисадности, плотность жилкования, вытянутость палисадной клетки, число устьиц и клеток в эпидерме на единицу площади, устьичный индекс.

Данные за 2002—2003 гг. объединили и проводили факторный анализ методом главных компонент. Это позволило заменить множество признаков на несколько интегрированных показателей. Для оценки влияния на строение метамеров погодных условий, положения на побеге, а также индивидуальных различий рассчитывали «внутриклассовый коэффициент корреляции» по Фишеру (при $p < 0.001$), или «долю влияния» фактора на признак.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Факторный анализ проводили для четырех групп структурных признаков метамера: признаки строения междоузлия, черешка и пластинки листа с абсолютными значениями (три группы), а также относительные величины (четвертая группа). В табл. 1 представлены результаты факторного анализа: 8 удовлетворительно интерпретированных факторных плеяд, коррелирующие с ними признаки и значения суммарной факторной дисперсии.

Факторный анализ показал, что у *S. sibirica*, как и у других видов древесных растений умеренной зоны, первую главную ком-

Таблица 1. Факторная структура признаков строения метамеров побега Sorbus sibirica

Обозначения и названия факторных плеяд	Признаки, входящие в плеяду	FD, %
F1м – «размеры тканей междоузлия»	площадь междоузлия и отдельных его тканей; число клеток сердцевины по диаметру	44.3
F2м – «развитие камбиальной зоны»	*число слоев и радиус камбиальной зоны;* диаметр сосудов в тангентальном направлении; число слоев пробки	15.9
F1ч – «размеры тканей черешка»	*площади тканей; число сосудов по тангенсу большого пучка и клеток сердцевины*	53.6
F1пл – «толщина пластинки»	толщина пластинки, палисадного и губчатого мезофилла; высота и диаметр верхней палисадной клетки	33.0
F2пл – «слойность губчатого мезофилла»	число слоев губчатого мезофилла; *плотность жилкования*	16.9
F3пл – «размеры клеток эпидермы»	*число клеток верхней и нижней эпидермы на единицу площади*	14.7
F4пл – «число устьиц в нижней эпидерме»	*число устьиц на единицу площади нижней эпидермы*	10.4
F1отн – «содержание тканей в междоузлии»	*доля первичной и вторичной коры, сердцевины, ксилемы и склеренхимы в междоузлии; доля колленхимы в первичной и вторичной коре междоузлия; коэффициенты паренхиматизации и васкуляризации междоузлия; коэффициенты палисадности пластинки и васкуляризации черешка*	54.7

Примечания: FD — суммарная факторная дисперсия; площадь... *— признаки с прямой связью, число... — признаки с обратной связью.*

поненту составляют характеристики размера метамера. Это обусловлено тем, что степень изменчивости и связанности признаков прямо коррелирует со временем их заложения в процессе морфогенеза. Факторы с большим процентом общей дисперсии связаны с последними этапами формирования органа, а факторы с низкой дисперсией — с более ранними (Васильев, Паутов, 1981).

Признаки, характеризующие число слоев или клеток в тканях, показали неоднозначную корреляцию с факторами. Число слоев колленхимы в междоузлии и проводящих пучков в черешке, устьичный индекс изменялись независимо друг от друга и от других признаков.

Изменчивость на побеге признаков строения частей метамера *S. sibirica* носила различный характер. Уменьшались от основания побега к верхушке размеры тканей, число клеток сердцевины по диаметру междоузлия и черешка, а также число сосудов ксилемы в тангентальном направлении в большом пучке (F1м, F1ч). Аналогичным образом варьировали число слоев пробки, признаки развития камбиальной зоны; сосуды ксилемы у первых междоузлий были мельче, чем у последних (F2м). От основания стебля к верхушке возрастало содержание механических, паренхимных и проводящих тканей на площади поперечного сечения междоузлия, а у очередных листьев увеличивалась степень палисадности пластинки и доля проводящих тканей в черешке (F1отн). Комплексы с абсолютными признаками строения пластинки листа (F1—4пл) не имели достоверных

различий у очередных метамеров. В целом последовательные метамеры побега *S. sibirica* отличались по строению осевых органов.

Степень метамерной и индивидуальной изменчивости оценивали с помощью значений стандартного отклонения (SD). Почти у всех значений факторов ярусная изменчивость ниже, чем индивидуальная. Лишь у первых главных компонент междоузлия и черешка наблюдается обратное соотношение (рисунок).

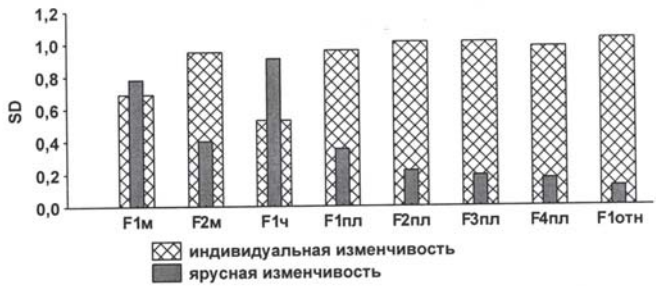


Рисунок. Степень изменчивости комплексов признаков строения метамеров побега Sorbus sibirica. По оси абсцисс — комплексы признаков (обозначения см. в табл.1); по оси ординат – стандартное отклонение.

Полученные нами результаты согласуются с данными Л.И. Сальниковой (1980), изучавшей виды рода *Sorbus.* Это дает нам основание полагать, что внутрипобеговая изменчивость отражает межпобеговую.

В годы исследования в период формирования побегов (май — середина июля) метеоусловия варьировали: в 2003 г. этот период характеризовался как более теплый и засушливый по сравнению с 2002 г. Различия погодных условий оказали влияние на абсолютные значения структурных признаков метамеров, которые располагаются ближе к основанию побега, а значения относительных признаков были различными у всех метамеров. Значения отмеченных факторов в 2002 г. были больше, чем в 2003 г. В жаркую засушливую погоду (2003 г.) у листьев формировалось меньшее число слоев губчатого мезофилла; степень палисадности пластинки и длина жилок на единицу площади листа наоборот, увеличивались; в междоузлиях формировались более многослойные пробка и камбиальная зона, радиус последней также увеличен, а сосуды были мельче; содержание тканей в междоузлии и васкуляризация черешков возрастали.

Мы оценили долю влияния различных источников изменчивости на значения комплексов структурных признаков метамеров побега *S. sibirica* (табл. 2).

Таблица 2. Доля влияния (%) различных источников изменчивости на значения комплексов структурных признаков метамеров побега Sorbus sibirica

Факторная плеяда	Источник изменчивости		
	индивидуальные особенности	положение на побеге	погодные условия
F1м – «размеры тканей междоузлия»	54	9	18
F2м – «развитие камбиальной зоны»	14	-	34
F1ч – «размеры тканей черешка»	72	12	-
F1пл – «толщина пластинки»	-	16	7
F2пл – «слойность губчатого мезофилла»	-	-	53
F3пл – «размеры клеток эпидермы»	-	36	-
F4пл – «число устьиц в нижней эпидерме»	-	-	-
F1отн – «содержание тканей в междоузлии»	1	-	96

Индивидуальные особенности максимально отразились в строении междоузлия и черешка (F1м, F2м, F1ч). Ярус метамера повлиял на вариабельность размерных характеристик всех его частей (первая главная компонента), а также на вариабельность размеров клеток эпидермы пластинки (F3пл). Различия в метеоусловиях повлияли на большинство комплексов структурных признаков. Число устьиц в нижней эпидерме листа не зависело ни от внешних, ни от внутренних факторов.

В целом метамерная изменчивость наиболее отражена в строении эпидермы листа (F3пл), индивидуальная сильнее проявляется в строении черешка (F1ч), а на погодные условия сильнее всех реагировали относительные показатели (F1отн).

Таким образом, характер изменчивости комплексов структурных признаков метамеров вдоль оси побега *S. sibirica* оставался неизменным в годы исследования. При этом проксимальные метамеры отличались от дистальных только по строению осевых органов. Метамерная изменчивость в целом ниже, чем индивидуальная, и отражает ее. Внутрипобеговые и индивидуальные различия, а также колебания погодных условий в разной степени влияют на значения комплексов структурных признаков очередных метамеров побега *S. sibirica.*

ЛИТЕРАТУРА

Васильев Б.Р., Гольцова Н.И. Некоторые закономерности строения годичного вегетативного побега *Liriodendron tulipifera* L. Строение метамера и изменчивость его признаков у закончившего рост побега // Вест. ЛГУ. Сер. биол. 1979. № 3. С. 55—66.

Васильев Б.Р., Гольцова Н.И. Некоторые закономерности строения годичного вегетативного побега *Liriodendron tulipifera* L. II. Изменение строения метамеров в зависимости от их положения на закончившем рост побеге // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1980. № 3. С. 44—50.

Васильев Б.Р., Паутов А. А. О строении годичного побега *Populus alba* L. (Salicaceae) // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1981. № 3. С. 38—43.

Еремин В.М., Рой Ю.Ф. Формирование тканей коры однолетних стеблей древесных двудольных растений // Ботан. журн. 2000. Т. 85. № 8. С. 33—43.

Заленский В.Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений // Изв. Киев. политех. ин-та. 1904. Т. 4. Вып. 1. С. 1—195.

Кашкарева Л.Н. Развитие и строение вегетативного годичного побега у *Acer platanoides* L., *A. tataricum* L., *A. negundo* L.: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1985. 164 с.

Кондратьева-Мельвиль Е.А. Ярусная изменчивость листьев в онтогенезе однолетнего двудольного растения // Ботан. журн. 1980. Т. 65. № 8. С. 1113—1119.

Кренке Н.П. Теория циклического старения и омоложения растений в онтогенезе. М.: Сельхозиздат, 1940. 136 с.

Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. М.: Высш. шк., 1968. 255 с.

Паутов А.А. Рост листьев у видов рода *Populus* (Salicaceae) // Ботан. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 18—27.

Ростова Н.С. Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. 2. Популяции видов рода *Leucanthemum* (Asteraceae) в природе и в условиях культивирования // Ботан. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 46—67.

Сабинин Д.А. Физиология развития растений. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 196 с.

Сальникова Л.И. Сравнительная анатомия генеративных и вегетативных органов некоторых видов рода *Sorbus* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1981. 23 с.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРИМАНОЧНЫХ ГНЕЗД ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ БИОЛОГИИ ГНЕЗДОВАНИЯ ОДИНОЧНЫХ СКЛАДЧАТОКРЫЛЫХ, РОЮЩИХ И ДОРОЖНЫХ ОС (HYMENOPTERA: VESPIDAE, CRABRONIDAE, POMPILIDAE) В ОКРЕСТНОСТЯХ Г. ЕКАТЕРИНБУРГА

П.В. Рудоискатель, А.В. Николаенкова, К.И. Фадеев

Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург

Ключевые слова: Crabronidae, Hymenoptera, Pompilidae, trap-nest, vespidae.

Многие одиночные осы и пчелы используют для гнездования готовые полости (Малышев, 1917; Фабр, 1963). В качестве таких полостей могут выступать различные полые или с мягкой сердцевиной

стебли отмерших растений, ходы стволовых вредителей и т.д. (Малышев, 1911). Общеизвестно значение приманочных гнезд для привлечения жалящих перепончатокрылых к гнездованию. Привлечением ос к гнездованию с целью борьбы с вредителями сельского хозяйства в нашей стране стали заниматься в середине 70-х гг. прошлого века. В СССР некоторых складчатокрылых и роющих ос рассматривали как потенциальных естественных энтомофагов для борьбы с вредителями сельского (Добровольский, 1961) и лесного хозяйств (Благовещенская, 1970, 1990).

Поскольку одиночные осы не летают за провизией далеко от гнезда, использование приманочных гнезд позволяет создать в нужном месте концентрацию естественных врагов вредителей.

Целью настоящего исследования является изучение биологии складчатокрылых, роющих и дорожных ос, заселяющих искусственные гнезда.

Материалом для работы послужили сборы гнезд жалящих перепончатокрылых из искусственных гнездовий и «ульев Фабра», проведенные в 2007 – 2008 гг. Общие принципы изготовления приманочных гнезд были заимствованы из литературы (Малышев, 1931). Для привлечения ос к гнездованию использовались «ульи Фабра», представляющие собой деревянные ящики (200х200х100 – 200 мм) с нависающей крышкой, прикрывающей входные отверстия гнездовий от дождя и прямых солнечных лучей. Приманочные гнездовья размещались на стволах деревьев, столбах, стенах хозяйственных построек, заборах и др. на высоте до 2 м с разной ориентацией по сторонам света и экспозицией. Гнездовья вывешивались с мая по октябрь. В 2007 и 2008 гг. на территории биологической станции УрГУ (окр. дер. Ключи, Сысертский район Свердловской области 65°35′с.ш., 60° 50′ в.д.) было установлено 18 ульев, вмещавших в себя около 10.5 тыс. искусственных гнездовий из различных материалов. Для этих целей применялись отрезки полых стеблей зонтичных (*Angelica* L., *Anthriscus* Pers., *Pastinaca* L. и др.) и трубочки из искусственных материалов: соломинки для напитков (∅5 мм — 1 250 шт.), стеклянные трубки (∅4 мм — 186 шт., ∅6 мм — 262 шт.). Тростинки использовались диаметром от 2 до 15 мм, как со сквозной полостью, так и с «глухим» отверстием, то есть ограниченные с заднего конца естественным узлом.

За двухлетний период наблюдений (2007 – 2008 гг.) на стационаре биологической станции одиночными осами и пчелами было заселено 893 искусственных гнездовья из 10.5 тыс. предложенных.

Количество заселенных гнездовий в 2007 г. составило 205 шт. (2.0%), в 2008 г. — 688 шт. (6.0%).

Заселенность искусственных гнезд жалящими перепончатокрылыми определялась по наличию пробок, их остатков, а также остатков жизнедеятельности личинок. По составляющим компонентам содержимого гнезда выявлялась принадлежность его к осам или пчелам.

В 2007 г. отмечены представители 5 семейств ос и пчел. Основная часть гнезд заселена роющими осами (Crabronidae) (роды: *Passaloecus* Shuckard, 1837, *Rhopalum* Kirby, 1829, *Crossocerus* Lepeletier et Brullé, 1834), в количестве 116 шт. (56.6%), одно гнездо было ложно запечатанным. Осами Vespidae (роды: *Ancistrocerus* Wesmael, 1836 и *Symmorphus* Wesmael, 1836) заселено 54 гнезда (26.4%), 13 трубок были ложно запечатаны. Пчелиные трех семейств Colletidae, Megachilidae, Anthophoridae заселили: 26 гнезд (12.7%), 4 (2.0%) и 1 (0.5%) соответственно. Отмечено 4 (2.0%) случая постройки смешанных гнезд, то есть те случаи, когда закладываются первые ячейки одним видов, а последующие достраиваются другим.

В 2008 г. отмечено гнездование представителей дорожных ос (Pompilidae) — 4 гнезда (0.6%). Основная масса гнезд принадлежит роющим осам (Crabronidae); роды: *Passaloecus* Shuck., *Rhopalum* Kirby, *Trypoxylon* Latreille, 1796 — 334 шт. (55.1%). Осами Vespidae (роды *Ancistrocerus* Wesm. и *Symmorphus* Wesm.) заселено 136 гнезд (20.1%). Пчелы семейств Megachilidae, Colletidae, Anthophoridae соответственно заняли 106 (15.4%), 44 (6.5%), 14 (2.3%) гнезд. Отмечено восемь (1.6%) случаев постройки смешанных гнезд. Принадлежность двух (0.3%) гнезд не определена.

Т.Г. Романькова и А.В. Романьков (1986) для Лазоревского государственного заповедника им. Л.Г. Капланова (Дальний Восток) приводит иное соотношение: Vespidae —70%, Crabronidae —20%, Apoidea —10%.

Спектр диаметров заселенных гнездовий от 2 до 10 мм, длина полостей находится в интервале 70 – 230 мм. Осы и пчелы, как правило, предпочитают заселять трубки длиной от 70 мм, однако, зафиксирован случай гнездования *Ancistrocerus trifasciatus* Müller, 1776 в полости длиной 35 мм.

Для части видов одиночных ос была определена провизия и некоторые паразиты. В настоящей работе приводятся данные, полученные преимущественно в 2008 – 2009 гг.

Для ос рода *Passaloecus* Shuck. в качестве провизии отмечены тли (сем. Callaphididae, Aphididae) (опр. О.В. Уховой). Из гнезд *Passaloecus monilicornis* Dahlbom, 1842 были выведены паразиты

семейств Chrysididae: *Omalus auratus* (Linnaeus, 1761, *O. sareptanus* Mocsary, 1889 и Ichneumonidae: *Lochetica westoni* Bridgman, 1880, *Poemenia hectica* (Gravenhorst, 1829) (Определение Д.Р. Каспаряна). *P. hectica* Grav. впервые отмечен как гнездовой паразит этого рода.

Rhopalum clavipes (Linnaeus, 1758). Провизия состоит из сеноедов (Psocoptera). В каждой ячейке находилось 25—70 экз. Гнездо в длинных стеблях содержит 17—25 ячеек, для данного вида ранее их количество отмечалось до 13 шт. (Казенас, 2001). Также отмечены паразиты *Demopheles corruptor* (Taschenberg, 1865) (Ichneumonidae) (опр. Д.Р. Каспаряна), *Chalcidoidea* (Ginsiella *triarticulata* Erdös, 1951), *Diomorus calcaratus* Ness, 1834 и *D. armatus* (Boheman, 1834) (Torymidae) (опр. Е.В. Целих). Наездники Ginsiella *triarticulata* Erdös (Рудоискатель, Фадеев, 2008) и *Diomorus calcaratus* Ness впервые отмечены как паразиты этого вида.

Для *Trypoxylon figulus* L. в провизии отмечены молодые пауки сем. Araneidae (опр. Т.К. Туневой).

У дорожных ос рода *Dipogon* Fox, 1897 в качестве провизии нами были отмечены представители семейства Thomisidae (*Xysticus andax* (Schrank, 1803) и *Misumena vatia* (Clerck, 1757) (опр. Т.К. Туневой)).

Для видов рода *Symmorphus* Wesm. в качестве провизии отмечены личинки жуков-листоедов (Chrysomelidae) (Рудоискатель, Фадеев, 2008). Для *Symmorphus angustatus* Zetterstedt, 1838 отмечен гнездовой паразит *Chrysis fulgida* Linnaeus, 1761 (Chrysididae), вероятно, тоже впервые.

Ancistrocerus trifasciatus Müller и *A. antilope* (Panzer, 1789) провиантирует свои гнезда гусеницами листоверток и огневок (Tortricidae, Pyralidae).

Авторы выражают свою сердечную признательность Д.Р. Каспаряну (ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург), Т.К. Туневой (ИЭРиЖ УрО РАН, г. Екатеринбург), О.В. Уховой (УрГУ, г. Екатеринбург), Е.В. Целих (СпбГУ, г. Санкт-Петербург) за помощь в определении энтомологического материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы развития ведущих научных школ (НШ — 1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенская Н.Н. Осы — защитники сосновых лесов // Природа. 1970. № 7. С. 104—105.

Благовещенская Н.Н. Осы — энтомофаги Среднего Поволжья // Экология насекомых и их охрана. Межвузовский сб. науч. тр. Ульяновск, 1990. С. 5—29.

Добровольский Б.В. Фенология насекомых вредителей сельского хозяйства. М.: Высшая школа, 1961. 123 с.

Казенас В.Л. Фауна и биология роющих ос (Hymenoptera, Sphecidae) Казахстана и Средней Азии. КазгосИНТИ, 2001. 334 с.

Малышев С.И. Топографическая способность насекомых // Естествознание и География. 1908. № 8. С 1—21.

Малышев С.И. Къ вопросу о классификаціи пчелиныхъ и осиныхъ гнездъ // Русск. энтомол. обозр. 1917. Т. XVII. С. 1—16.

Малышев С.И. Жизнь и инстинкты цератин (Hymenoptera, Apidae) // Тр. Русск. энтомол. общ. 1913. Т. 40. № 8. С. 1—58.

Малышев С.И. Наставления к собиранию и изучению гнезд пчел и некоторых других перепончатокрылых // Наставления для собирания зоологических коллекций. Л.: АН СССР, 1931. Вып. XVII. 81 с.

Романькова Т.Г., Романьков А.В. Использование приманочных гнезд для изучения жалящих перепончатокрылых (Hymenoptera, Aculeata) в Приморском крае // Перепончатокрылые Восточной Сибири и Дальнего Востока. Владивосток, 1986. С. 130—137.

Рудоискатель П.В., Фадеев К.И. Опыт использования искусственных гнездовий для изучения биологии некоторых складчатокрылых и роющих ос (Hymenoptera: Vespidae; Sphecidae) в окрестностях г. Екатеринбурга // Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее. Екатеринбург: «Гощицкий», 2008. С. 253—257.

Фабр Ж.А. Жизнь насекомых. Рассказы энтомолога. М.: УчПедГиз, 1963. 459 с.

ПОЗДНЕГОЛОЦЕНОВАЯ ФАУНА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ВОСТОЧНОГО СКЛОНА СРЕДНЕГО УРАЛА

Т.А. Рупышева

Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург

Ключевые слова: поздний голоцен, мелкие млекопитающие, Средний Урал.

Изучены остатки грызунов и зайцеобразных трех местонахождений, находящихся на р. Реж (Босоногая, Голендухино, Мироновская III).

В отложениях присады Босоногая определено 10 таксонов мелких млекопитающих (666 зубов). Доминируют *Microtus arvalis* (29.9%), *Arvicola terrestris* (24.6%) и *Apodemus* sp. (18%). В категорию обычных видов входит *Cricetus cricetus* (6%), *Rattus norvegicus* (8%), *Lepus* sp. (9%), *Clethrionomys rutilus* (1.3%); в категорию редких — *Microtus agrestis* (0.9%), *Microtus oeconomus* (0.9%) и *Mus musculus* (0.4%).

В гроте Голендухино определено 13 таксонов мелких млекопитающих (2 494 зубов). В слое 1 доминирует *M. arvalis* (50%). В категорию многочисленных видов входит *C. cricetus* (10.2%); в категорию обычных — *A. terrestris* (8.8%), *Lepus* sp. (8.5%), *M. agrestis* (4.2%),

R. norvegicus (7%), *M. oeconomus* (1.4%), *Apodemus* sp. (7.4%); в категорию редких — *Cl. rutilus* (0. 7%) и *Sicista* sp.(0.7%).

В слое 2 доминируют *A. terrestris* (21.1%), *M. arvalis* (17.8%), *M. agrestis* (14.2%) и *Apodemus* sp. (12.9%). В категорию обычных видов входят *Cl. rutilus* (8.6%) *C. cricetus* (5%), *Sicista* sp. (6.9%), *M. oeconomus* (4%), *Lepus* sp. (2.3%), *Sciurus vulgaris* (3.3%); в категорию редких — *Myopus schisticolor* (0.7%), *M. musculus* (0.3%).

Наличие остатков серой крысы и домовой мыши в присаде Босоногая и гроте Голендухино свидетельствует о позднеголоценовом возрасте отложений.

В пещере Мироновская III определено 11 таксонов мелких млекопитающих (854 зубов). Ядро фауны составляют *M. gregalis* (24%), *M. arvalis* (22%), *A. terrestris* (18.3%). В категорию обычных видов входят *M. oeconomus* (8.5%), *M. agrestis* (6.7%), *Cl. rutilus* (6.1%), *C. cricetus* (3%), *Apodemus* sp (3.7%), *Sicisla* sp. (1.8%); в категорию редких — *Cl. glareolus* (0.6%) и *S. vulgaris* (0.6%).

Видовой состав фауны мелких млекопитающих из пещеры сходен с современным, что позволяет датировать отложения поздним голоценом. Единственный вид, не обитающий сейчас в данном регионе, — узкочерепная полевка. По ископаемым материалам с западного склона Среднего Урала известно, что этот вид сохранялся в фауне до позднего голоцена (Смирнов, 1994).

На основании изучения видового состава фауны мелких млекопитающих из трех местонахождений на р. Реж, можно охарактеризовать три этапа формирования позднеголоценовой фауны восточного склона Среднего Урала (рисунок).

I этап (Мироновская III) — ядро фауны составляют луговые (31%), интразональные виды (28%) и узкочерепная полевка (26%). Доля лесных видов составляет 14%.

II этап (Голендухино (слой 2)) — в составе фауны увеличивается доля луговых (39%) и лесных (33%) видов. Доля интразональных составляет 27%. В составе фауны отмечен синантропный вид (мышь домовая). На этой стадии фауна приобретает современный облик.

III этап (Голендухино (слой 1) и присада Босоногая) — при значительной доле луговых видов (> 55%) увеличивается доля синантропных видов, которые представлены двумя видами — домовой мышью и серой крысой. Уменьшается доля интразональных (11—25%) и лесных (14—12%) видов.

В целом видовой состав позднеголоценовой фауны мелких млекопитающих восточного склона Среднего Урала сходен с фауной западного склона (Смирнов, 1994). Особенность фауны восточного

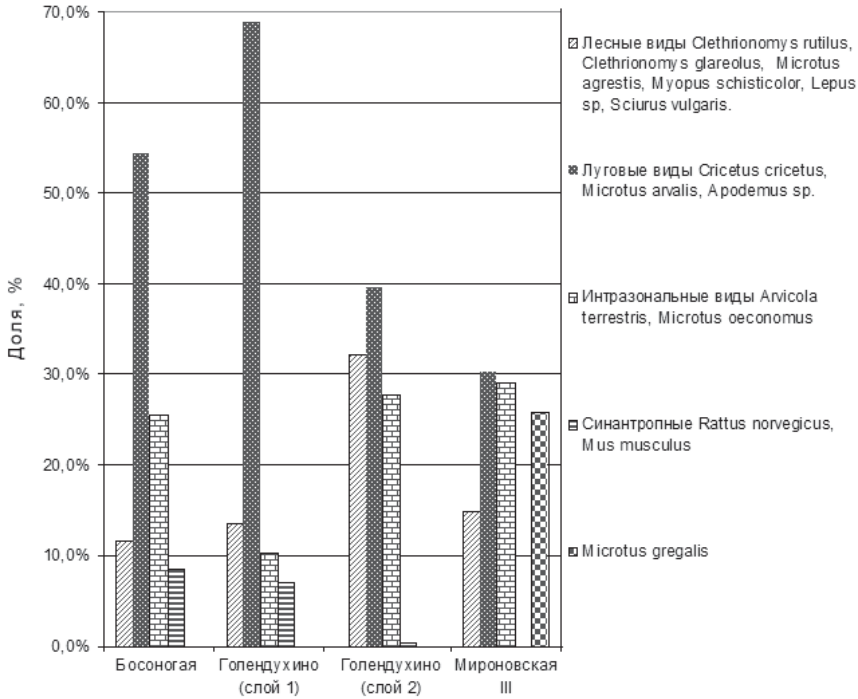


Рисунок. Соотношение видов мелких млекопитающих из местонахождений восточного склона Среднего Урала.

склона является меньшее число лесных видов (6%, на западном склоне — 9%) и низкая доля лесных полевок в фауне (9%, на западном склоне — 15%).

ВЛИЯНИЕ РЕЛЬЕФА НА ХАРАКТЕРИСТИКИ ГУМУСА БУРОЙ ГОРНО-ЛЕСНОЙ ПОЧВЫ

Е.В. Савина

Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург

Ключевые слова: гумус, бурые горно-лесные почвы.

Почва — это зеркало ландшафта, на оценках ее состава и свойств может базироваться восстановление климата прошлого.

Цель работы: оценка влияния рельефа на характеристики гумуса бурой горно-лесной почвы. Для изучения была выбрана почва,

формирующаяся в Нижне-Тагильском районе в природном парке «Река Чусовая», на склоне холма, находящемся на правом берегу р. Усть-Утка в 2 км от деревни Баронская. Почвообразующими породами являются известняки девона. Данный почвенный район (Центрально-Уральский) характеризуется по теплообеспеченности как умеренно-холодный, по влагообеспеченности как переувлажненный (гидротермический коэффициент достигает 1.6). Современный фитоценоз на изучаемой территории представлен ельником черничным. Отбор почвенных образцов осуществлялся на пологом склоне (угол наклона около 3°) южной экспозиции на вершине, в середине и у подножия склона. Высота холма примерно 30—40 м. Образцы отбирались подробно, послойно, каждые 5—10 см в пределах видимых горизонтов.

Почвенные профили изучаемой бурой горно-лесной почвы насыщены окислами железа и имеют бурую окраску, интенсивность которой вниз по склону ослабевает, отсутствует облегчение гранулометрического состава с глубиной. Мощность сформировавшейся почвенной толщи близка по склону и варьирует в незначительных пределах (47—56 см). Почва является высоко гумусированной: мощность гумусового горизонта увеличивается вниз по склону от 6 до 14 см, содержание органического углерода в нем достигает 7.1%. Значение pH водной вытяжки подстилки составляет 5.8, то есть поступающий в почву опад слабокислый. В гумусовом горизонте значения pH водной вытяжки равны 5.4—5.6 и лежат в кислом диапазоне значений. Значение pH солевой вытяжки каждого образца ниже таковых водной вытяжки, что свидетельствует о наличии обменной кислотности в изучаемых почвах.

В составе гуминовых кислот (ГК) преобладают свободные и связанные с подвижными полуторными окислами ГК. В наименьшем количестве представлена фракция ГК, связанная с илистыми частицами. Среди фракций ФК преобладает либо фракция агрессивных ФК, либо фракция, связанная с подвижными ГК. В большинстве образцов содержание ФК, связанных с черными ГК, составляет следовые количества. Отношению углерода ГК к углероду ФК составляет в гумусовом горизонте 1.0—1.6, что соответствует фульватно-гуматному составу гумуса. В нижних горизонтах ФК преобладают над ГК.

Значения коэффициента цветности гуминовых кислот в гумусовом горизонте, отражающем современные биоклиматические условия, лежат в пределах, установленных для бурых горно-лесных почв.

Выявлено влияние рельефа только на морфологическое строение профиля: при продвижении вниз по склону увеличивается мощность подстилки и гумусового горизонта. На характеристики гумуса влияние рельефа не обнаружено, что может быть связано с небольшим перепадом высот мест заложения разрезов и незначительным углом наклона склона. Вероятно, это связано также с тем, что изучалась зрелая, хорошо сформировавшаяся почва и влияние рельефа уже нивелировалось. В дальнейшем планируется проведение анализа почвенных образцов из прикопок, сделанных к каждому разрезу для уточнения полученных результатов.

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ИНБРИДИНГА И РАДИОАКТИВНОГО ОБЛУЧЕНИЯ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ КРЫЛА ДРОЗОФИЛ ЛИНИИ CANTON-S

Д.С. Саидмагомедова*, А.А. Москалев, М.В. Шапошников****

**Уральский госуниверситет им А.М. Горького, г. Екатеринбург*
***Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар*

Ключевые слова: геометрическая морфометрия, дрозофила, инбридинг, радиоактивное облучение, форма крыла.

Проблема различной устойчивости фенотипа инбредных и аутбредных животных к фактору радиационного ионизирующего облучения родителей в настоящее время еще далеко не решена (Ярмоненко, Вайнсон, 2004; Бурлакова и др., 2006). При этом неясно, какова специфика морфогенетической реакции у гомозиготизированных инбредных животных по сравнению с гетерогенными (не инбредными) на хроническое воздействие радиоактивного облучения в малых дозах (Бурлакова и др., 2006).

Геометрическая морфометрия (Павлинов, Микешина, 2002) позволяет исключить размерную компоненту и анализировать только изменчивость формы объекта. Опираясь на методы геометрической морфометрии можно строго разграничить влияние межлинейных (генотипических) и экспериментальных (средовых) факторов радиационного облучения на размеры и форму крыла экспериментальных сублиний дрозофил.

Цель работы состояла в том, чтобы методами геометрической морфометрии оценить влияние инбридинга и хронического облучения родителей в малых дозах на изменчивость размеров и формы крыла у инбредных и аутбредных сублиний дрозофилы *Canton*-S.

Для этого предполагалось решить две задачи: а) выявить вероятные особенности изменения формы крыла у инбредных и аутбредных самок дрозофил линии дикого типа *Canton*-S после облучения родителей; б) соотнести изменчивость размеров и формы крыла у не инбредных и инбредных самок дрозофил.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучили 160 экз. самок дрозофил линии *Canton*-S (Блумингтон), среди которых 36 экз. аутбредных мух стока линии дикого типа (НИ1); 45 экз. этого же стока, родители которых были облучены (НИ1_обл. род.); 39 экз. из сублинии *Canton*-S, содержавшейся в условиях инбредного разведения 14 поколений (И1); 40 экз. той же сублинии, родители которых были облучены (И1_ обл. род.). Экспериментальный материал для работы получен в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН в 2008 г. Облучали инбредную и аутбредную линии, являющихся отводками от контрольных линий. Облучению подвергали родителей анализируемых особей на стадиях: эмбрион — личинка 1—3 — куколка — имаго (2—3 дня). Экспериментальные линии содержали в условиях хронического гамма-облучения при мощности экспозиционной дозы 2.5 мГр/ч. Поглощенная доза за одно поколение (около 14 дней) составляла 60 сГр.

Препараты левых крыльев мух, размещенных на предметных стеклах, фотографировали через бинокулярный микроскоп МБС-10 с помощью цифрового фотоаппарата Nicon-CoolPix-4500. Координаты 16 меток (landmarks) в гомологичных узлах пересечения крыловых жилок (включая 2 масштабирующие метки — «ruler») оцифровали с помощью дигитайзера TpsDig 1.40 (Rohlf, 2004). Индивидуальные размеры крыла характеризовали размером центроида (centroid size) (Hammer et al., 2009). С помощью программы TpsRelw (Rohlf, 2003) провели Прокрустов анализ с использованием генерализованной ортогонализации и применением метода наименьших квадратов (Rohlf, 1999). Матрицу ординат относительных деформаций формы (relative warps — RW) крыла дрозофил использовали для сравнительного анализа контрольных (сублиний НИ1 и И1) и экспериментальных групп (потомки облученных родителей данных сублиний).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В первую очередь представляло интерес оценить изменчивость размеров крыльев по величине вычисленных индивидуальных значений размера центроида (centroid size) у экспериментальных групп дрозофил, которая связана с фактором облучения

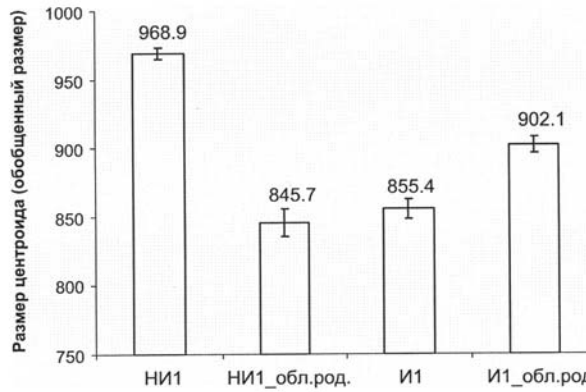


Рис. 1. Изменчивость размера центроида крыла дрозофилы в экспериментальных группах линии Canton-S (Блумингтон).

родителей, а также сравнить размеры крыльев животных инбредных и аут-бредных сублиний (рис. 1).

В контрольной группе аутбредной сублинии (НИ1) крылья имеют наибольшие размеры. У мух инбредной группы (И1) они достоверно меньше. Потомки облученных родителей аутбредной сублинии (НИ1-_обл. род.) отличаются наименьшими размерами крыла, то есть резко отличаются от представителей своей контрольной группы. Однако они сближаются по размерам крыловой пластинки с дрозофилами инбредной контрольной группы (И1). При облучении инбредных животных наблюдается обратная тенденция, а именно: потомки облученных инбредных мух (И1_обл. род.) характеризуются значимым увеличением размеров крыловой пластинки. Межгрупповые сравнения размеров центроида выявили достоверные различия по критерию Уэлша ($F=99.1$; $df=84$; $p<0.0001$) и критерию Краскела — Уоллиса ($H=86.65$; $n=160$; $p<0.0001$). В то же время дисперсия размеров центроида крыла в разных группах достоверно отличается (тест Левене: $p<0.0001$). Наименьшая дисперсия размеров крыла у группы «НИ1», а наибольшая у «НИ1_обл. род.». У обеих инбредных групп дисперсия близка по величине и имеет промежуточное значение по сравнению с аутбредными группами. После процедуры Прокрустова анализа была вычислена матрица относительных деформаций (*RW*), соответствующих при коэффициенте альфа $\alpha=0$ главным компонентам формы. Размещение центроидов всех четырёх сравниваемых выборок в пространстве первых двух компонент формы приведено на рис. 2.

Вдоль первой главной компоненты формы (*PCS*1) проявляется достоверное различие между формой крыла дрозофил инбредных

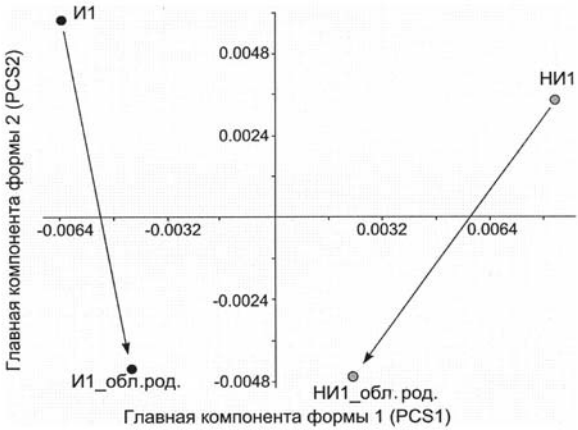


Рис. 2. Размещение центроидов выборок аутбредных (НИ1, НИ1_обл. род.) и инбредных (И1, И1_обл. род.) сублиний дрозофил Canton-S в пространстве главных компонент формы.

(И1 и И1 обл.род.) и аутбредных (НИ1 и НИ1_обл.род.) сублиний. На долю этой компоненты приходится 25.3% дисперсии. Вдоль второй главной компоненты (*PCS*2 — 16.8% дисперсии) проявились различия между контрольными и экспериментальными группами обеих сублиний, обусловленные влиянием фактора «облучение родителей», причем наблюдается тенденция к сближению выборок обеих сублиний, имеющих облученных родителей, в пространстве первых двух главных компонент формы. Вдоль третьей оси (*PCS*3 — 13.5%) наблюдается взаимодействие «генотип сублинии х среда (фактор облучения родителей)», заключающееся в том, что у экспериментальных групп инбредных и аутбредных животных после облучения проявляются также и противоположные тенденции изменения формы крыла.

ВЫВОДЫ

В экспериментальных группах дрозофил линии дикого типа *Canton-S* (Блумингтон) обнаружены разнонаправленные различия по размерам крыла (размерам центроида) у потомков инбредных и аутбредных сублиний при хроническом облучении родителей в малых дозах (60 сГр). У потомков облученных аутбредных мух размеры крыла значимо уменьшаются, а их изменчивость значимо возрастает. Напротив, у инбредных мух размеры крыла значимо увеличиваются при той же дисперсии, что и у родителей.

Выявлены значимые изменения формы крыла у аутбредных и инбредных самок дрозофил после хронического облучения их

родителей в малых дозах. Наибольшие межгрупповые различия обусловлены влиянием инбридинга, в меньшей степени проявились различия, обусловленные облучением родителей. Выявлено также значимое взаимодействие «генотип сублинии х среда (фактор облучения родителей)».

Авторы благодарны д-ру биол. наук, профессору А.Г. Васильеву за неоценимую помощь при обработке материала и интерпретации результатов. Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 07 – 04 – 96096) и программы развития ведущих научных школ (НШ – 1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

ЛИТЕРАТУРА

Бурлакова Е.Б., Ерохин В.Н., Семенов В.А. Влияние малоинтенсивного облучения на возникновение и развитие злокачественных новообразований // Радиационная биология. Радиоэкология. 2006. Т. 46. № 5. С. 527 – 530.

Павлинов И.Я., Микешина И.Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общей биологии. 2002. Т. 63. № 6. С. 473 – 493.

Ярмоненко С.Л., Вайнсон А.А. Радиобиология человека и животных. Изд-во: Высшая школа, 2004. 549 с.

Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST — PAlaeontological STatistics, ver. 1.90. 2009 (http://folk.uio.no/ohammer/past)

Rohlf F.J. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces // Journal of Classification. 1999. Vol. 16. P. 197 – 223.

Rohlf F.J. TpsRelw, relative warps analysis, version 1.36. 2003. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook (program).

Rohlf F.J. TpsDig, version 1.40. 2004. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook (program).

ОКРАСОЧНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ У ГОРОДСКИХ СИЗЫХ ГОЛУБЕЙ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Р.М. Салимов

Центр по мониторингу и реабилитации хищных птиц «Холзан»,
г. Екатеринбург

Ключевые слова: окрасочная морфа, полиморфизм, сизый голубь.

Полиморфизм окраски у птиц — явление известное, хотя оно характерно для относительно небольшого количества видов. Синантропный сизый голубь (*Columba livia*) является удобным объектом для изучения полиморфизма окраски оперения.

В настоящее время изучены основные географические закономерности полиморфизма окраски голубей (Обухова, 2001), показана отчетливая связь окраски с поведенческими стратегиями (Ксенц и др., 1985; Ваничева и др., 1996), факторами урбанизации (Обухова, Креславский, 1984), особенности сезонной динамики окрасочных морф (Салимов, 2008а) и особенности полиморфизма в формирующихся популяциях (Салимов и др., 2008).

Целью данной работы было изучение особенностей окрасочного полиморфизма сизых голубей в Свердловской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

С января 2005 г. по август 2007 г. мы проводили орнитологические наблюдения за сизыми голубями в шести городах Свердловской области. В г. Екатеринбурге и г. Каменске-Уральском учеты проводились шесть раз (по два раза в каждый год). Учеты проводили маршрутным методом на улицах городов в дневное время. Регистрировали всех встреченных голубей, сидящих на земле и на зданиях. В местах скоплений голубей приманивали на корм для регистрации окрасочных морф. Окраску регистрировали визуально, с использованием бинокля для высоко сидящих особей.

Использовали методику выделения окрасочных морф голубей, описанную в работе Л.К. Ваничевой с соавт. (1996); голубей делили на пять морф: сизые, черночеканные, меланисты, красные и пегие. В ходе учетов встречались особи некоторых других окрасок, которых мы причисляли к прочим. В настоящей работе особи красной морфы с чеканным и поясным узором крыла учитывались отдельно, а пегая морфа разделена на четыре морфы. Всего изучено 17 614 особей. Размеры выборок в изученных городах приведены в таблице. Степень фенотипического сходства популяций голубей оценивали при помощи расстояния Кавалли-Сфорца (Животовский, 1991). При сравнении выборок особей уклоняющихся окрасок (красные, меланисты, пегие и прочие) объединяли в одну группу («аберранты»).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При сравнении выборок голубей из разных пунктов Свердловской области обнаружено относительно близкое сходство их между собой. На дендрограмме в одну группу объединились голуби трех наиболее крупных городов: Екатеринбурга, Каменска-Уральского и Нижнего Тагила (рисунок). Голуби г. Екатеринбурга и г. Нижнего Тагила настолько схожи по частотам окрасочных морф, что между ними не обнаружено значимых различий при сравнении по

Таблица. Частоты окрасочных морф сизых голубей в городах Свердловской области

№	Город и время учёта	Частоты окрасочных фенотипов, %										Всего, особей
		Основные морфы		«Аберранты»								
				Красные		Меланисты	Пегие				Прочие	
		Сизые	Чёрно-чеканные	Красно-чеканные	Красные поясные		Чёрночеканно-пегие	Сизо-пегие	Просто пегие	Чёрно-пегие		
1	Екатеринбург, янв., 2005	11.3	75.8	1.6	0.3	1.2	5.2	1.1	3.3	0.1	0.1	1891
2	Екатеринбург, июль, 2005	11.8	74.5	2.1	0.3	2.3	5.2	1.3	2.4	0.0	0.2	2167
3	Екатеринбург, янв., 2006	11.8	74.2	2.2	0.3	1.7	5.7	1.1	2.4	0.4	0.2	1921
4	Екатеринбург, авг., 2006	12.1	75.3	2.3	0.5	2.0	4.9	0.9	1.7	0.0	0.2	2445
5	Екатеринбург, янв., 2007	11.7	74.9	2.0	0.3	1.7	5.6	1.0	2.5	0.1	0.2	2307
6	Екатеринбург, авг., 2007	11.7	74.5	2.4	0.6	1.9	5.4	0.9	2.0	0.3	0.2	3280
7	Полевской, июль, 2007	8.3	66.7	7.6	1.5	0.0	3.8	1.5	5.3	0.0	5.3	132
8	Каменск-Уральский, янв., 2005	22.5	55.4	2.1	0.8	4.6	7.5	3.8	2.1	1.3	0.0	240
9	Каменск-Уральский, июль, 2005	16.2	61.4	3.0	1.0	5.6	7.6	1.5	1.0	1.5	1.0	197
10	Каменск-Уральский, янв., 2006	19.3	59.0	3.1	1.3	3.6	7.1	3.0	3.0	0.5	0.2	607
11	Каменск-Уральский, сент., 2006	18.4	57.6	4.2	1.2	3.8	8.7	1.8	2.6	1.0	0.6	495
12	Каменск-Уральский, янв., 2007	22.4	56.5	2.4	0.6	3.5	6.4	2.9	3.2	1.4	0.7	715
13	Каменск-Уральский, авг., 2007	20.6	57.7	3.7	0.3	5.6	5.6	3.9	1.4	0.8	0.3	355
14	Нижний Тагил, сент., 2005	12.0	71.3	3.2	0.9	1.2	5.3	1.8	3.5	0.3	0.6	342
15	Серов, нояб., 2006	18.4	68.0	4.3	2.4	2.1	4.3	0.3	0.0	0.3	0.0	375
16	Ивдель, нояб., 2006	12.4	73.8	0.0	0.0	0.0	11.7	1.4	0.7	0.0	0.0	145

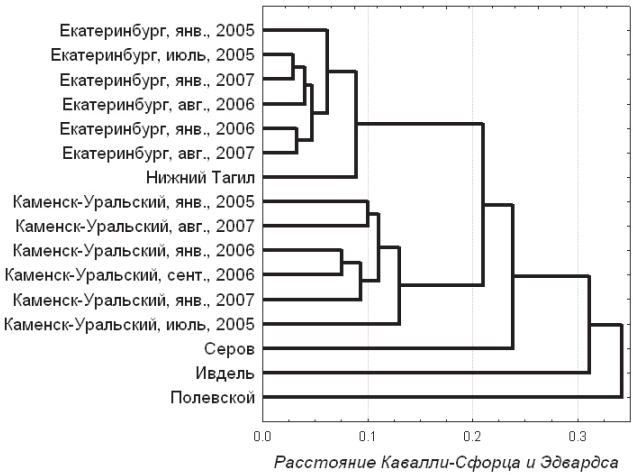


Рисунок. Дендрограмма фенотипического сходства городских сизых голубей Свердловской области.

критерию хи-квадрат во всех случаях. Выборки голубей из г. Каменска-Уральского при сравнении с выборками голубей из других городов области выделяются самой низкой долей черночеканной и наибольшей частотой сизой и меланистической морф (см. таблицу). В г. Полевском наблюдалась самая высокая частота «аберрантов» по окраске и самая низкая частота сизой морфы по сравнению с другими городами области. В г. Полевском отмечена аномально высокая частота красной морфы (9%), а меланисты и черно-пегие не были обнаружены. Голуби из г. Полевского на дендрограмме расположились дальше от выборок голубей из г. Екатеринбурга, чем голуби г. Каменска-Уральского и Нижнего Тагила, несмотря на то, что г. Полевской расположен ближе к г. Екатеринбургу (51 км), чем города Каменск-Уральский (96 км) и Нижний Тагил (124 км). Голуби г. Серова выделяются самой низкой долей пегой морфы. В г. Ивделе «аберранты» представлены только пегими голубями (отсутствовали черно-пегие), а особи меланистической и красной морф не обнаружены.

Закономерность наибольшего сходства в отношении окрасочного полиморфизма популяций птиц из трех самых крупных городов области указывает на то, что одним из факторов, влияющим на соотношение морф у сизых голубей, может являться степень урбанизации населенного пункта. Подтверждением этому служат ра-

нее полученные данные по полиморфизму голубей Курганской области (Салимов, 2008б).

Вероятно, влияние степени урбанизации на соотношение морф у сизого голубя может быть обнаружено только при сравнении популяций из разных населенных пунктов в пределах относительно небольшого региона областного масштаба. Сравнение голубей из населенных пунктов, расположенных на большой территории (несколько областей), скорее всего, будет препятствовать выявлению этого явления влиянием географической изменчивости частот окрасочных морф, поскольку географический фактор влияет на полиморфизм окраски голубей более мощно, чем степень урбанизации населенного пункта (Салимов, 2007).

ЛИТЕРАТУРА

Ваничева Л.К., Мошкин М.П., Ксенц А.С. и др. Экологические особенности популяций сизых голубей (*Columba livia* Gm.) в промышленных центрах Западной Сибири и их использование в целях мониторинга // Сиб. экол. журн. 1996. № 6. С. 585—596.

Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.

Ксенц А.С., Москвитин С.С., Ксенц Г.Н. Различия в стратегии и тактике кормодобывания в синантропных популяциях сизого голубя (*Columba livia* Gm.) // Экология. 1985. № 6. С. 64—65.

Обухова Н.Ю., Креславский А.Г. Изменчивость и наследование окраски у сизых голубей // Зоол. журн. 1984. Т. 63. Вып. 2. С. 233—244.

Обухова Н.Ю. Географическая изменчивость окраски синантропных сизых голубей // Генетика. 2001. Т. 37. № 6. С. 791—802.

Салимов Р. М. Окрасочный полиморфизм синантропных сизых голубей Урала и сопредельных территорий // Экология: от Арктики до Антарктики: материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Академкнига, 2007. С. 283—293.

Салимов Р.М. Полиморфизм окраски синантропных сизых голубей во времени // XXII Любищевские чтения: соврем. пробл. эволюции: Ульяновск, 2008а. Т. 1. С. 147—155.

Салимов Р.М. Полиморфизм окраски у синантропных сизых голубей Курганской области // Региональные проблемы природопользования и охраны окружающей среды. Куртамыш, 2008б. С. 342—346.

Салимов Р.М., Гилев А.В., Гилева О.Б. Особенности полиморфизма окраски сизого голубя в северных городах России // Научный вестник ЯНАО. Салехард, 2007. Вып. №2 (46): Современное состояние и динамика природных сообществ Севера. С. 87—91.

Салимов Р.М., Емцев А.А., Гилев А.В. Особенности полиморфизма окраски птиц при заселении сизым голубем г. Лянтора // Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее. Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий», 2008. С. 261—266.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ГИБРИДОВ КРАСНОЙ И РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ

А.А. Соктин

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва

Ключевые слова: лесные полевки, межвидовая гибридизация, морфология.

Красная (*Myodes (Clethrionomys) rutilus* Pallas, 1779) и рыжая (*M. (Cl.) glareolus* Schreber, 1780) полевки (КП и РП) как виды сформировались примерно в плейстоценовую эпоху (Громов, Поляков, 1977). К настоящему времени морфология этих видов достаточно хорошо описана (Огнев, 1950), но в зоне симпатрии иногда попадаются особи, отнести которых к тому или иному виду представляется затруднительным. Подобные экземпляры могут являться результатом межвидовой гибридизации. Как нами было показано ранее, гибридизация между красной и рыжей полевками возможна при недостатке конспецифичных половых партнеров (Осипова, Соктин, 2008), что возможно при депрессии численности одного из видов.

Цель работы: описать морфологические признаки гибридных особей, по совокупности которых станет возможным отличать их от родительских видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа проведена на научно-экспериментальной базе «Черноголовка» Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Для описания использовали лабораторные популяции красной и рыжей полевок, которые являлись 2—4 поколением от животных, отловленных на юге Западной Сибири, а также их гибридов. Всего было исследовано 194 особи, из которых 54 — гибриды *F*1 (48 — ♀КП×♂РП, 6 — ♀РП×♂КП), 19 — гибриды возвратного скрещивания ♀F1(♀КП×♂РП)×♂РП — (лабораторный аналог природной гибридной линии РП (Родченкова, Абрамсон, 2007), 21 — гибриды возвратного скрещивания ♀F1(♀РП×♂КП)×♂КП и по 50 особей каждого из родительских видов. В работе животных не разделяли по половому признаку, так как по рассматриваемым признакам у лесных полевок не наблюдается полового диморфизма. В качестве определяющих были взяты экстерьерные признаки, которые являются видоспецифичными для родительских видов: окрас спины, длина и цвет хвоста, а также признаки строения желудка. Для оценки окраса использовали трехбалль-

ную систему: 1 — серовато-рыжий окрас; 2 — темно-рыжий окрас (преобладают рыжевато-бурые тона); 3 — ярко-рыжий окрас. Цвет верхней части хвоста также оценивали по трехбалльной системе: 1 — черный; 2 — серый; 3 — рыжий. Для сравнения результатов использовали *U*-критерий.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Окрас. Для РП характерен серовато-рыжий окрас (общий фон спины серо-бурый с коричневато-ржавым оттенком на боках постепенно переходит в серый). Также встречаются особи, у которых в окраске спины преобладают рыжевато-бурые тона. Средний балл окраски для РП — 1.1±0.35. Для всех КП характерен ярко-рыжий окрас (общий фон спины светло-ржаво-коричневый, постепенно переходящий в желтовато-серый тон боков). Для гибридов *F*1(♀КП×♂РП) средний балл окраски составляет 2.9±0.28, что близко к баллу окраски материнского вида. Для *F*1(♀РП×♂КП) — средний балл составляет 2.0, что является промежуточным значением, но встречается среди РП. При возвратном скрещивании самок *F*1(♀РП×♂КП) с самцами КП средний балл окраски потомства составляет 2.8±0.44, что близко к окрасу отцовского вида. При возвратном скрещивании самок *F*1(♀КП×♂РП) с самцами РП в потомстве наблюдается расщепление на две морфы: темную — 1.3±0.5, приближающуюся к РП, и светлую — 2.7±0.48, приближающуюся к КП ($n1=9$, $n2=10$, $p<0.001$).

Хвост. Можно выделить два признака хвоста, которые при определении вида необходимо рассматривать в совокупности — это цвет и длина. Родительские виды достоверно различаются по данным признакам ($n1$, $n2=50$, $p<0.001$). Для РП характерен достаточно длинный хвост ($L=48.3\pm2.48$), верх которого всегда окрашен в черный цвет (1), граница с его светлой нижней частью отчетливо видна. У КП хвост значительно короче ($L=31.8\pm2.03$) и окрашен либо в серый (2), либо в рыжий (3) цвет; средний балл окраски составляет 2.6±0.49, граница с окраской нижней части не всегда четкая. Для гибридов *F*1 как от ♀КП×♂П, так и от ♀РП×♂КП длина хвоста имеет промежуточное значение ($L=40.7\pm3.0$ и $L=40.3\pm3.27$), цвет хвоста напоминает КП (2.6±0.58 и 2.3±0.52 соответственно). При возвратном скрещивании самок *F*1 (♀РП×♂КП) с самцами КП в потомстве, как длина хвоста ($L=33.6\pm2.29$) и его окраска (средний балл составляет 2.3±0.46) напоминают КП. При возвратном скрещивании самок *F*1 (♀КП×♂РП) с самцами РП в потомстве между темной и светлой морфами по длине хвоста нет существенных различий ($L=42.4\pm2.88$ и $L=43.3\pm2.11$) и она несколько приближается к

таковой у РП ($n1 = 19$, $n2 = 50$, $p < 0.001$). По цвету же хвоста они делятся аналогично окраске тела: для темной морфы характерен черный, а для светлой — серый или рыжий.

Желудок. Как было установлено ранее (Орлов, 1968), КП и РП различаются по строению железистого отдела желудка: у РП железистый эпителий состоит из пилорических и донных желез, а у КП сохраняются только донные железы, остальная часть выстлана роговым эпителием. Для двух вариантов гибридов *F*1 характерно промежуточное строение железистого отдела желудка, где часть пилорических желез замещается роговым эпителием, что хорошо заметно при наружном осмотре желудка по положению разделяющей складки. При возвратном скрещивании самок *F*1 (♀РП×♂КП) с самцами КП в желудках потомства наблюдается еще большее замещение роговым эпителием пилорических желез, которые остаются только в верхней части желудка, а в следующем поколении и вовсе исчезают. При возвратном скрещивании самок *F*1 (♀КП×♂РП) с самцами РП в строении желудка потомства не наблюдается значительных изменений по сравнению с *F*1. Возможно, что пилорические железы эволюционно не восстанавливаются, что требует проверки на последующих потомках.

При видовом определении РП и КП, отловленных в природе, исследователи нередко используют только один из диагностических признаков (чаще всего длину хвоста). Однако возможна и поимка гибридных особей, у которых значения диагностических признаков могут перекрываться с таковыми одного из родительских видов. Чтобы избежать ошибок в определении следует оценивать зверьков при отлове по совокупности признаков. Данная работа была проведена на животных из одной географической точки, в других популяциях внешние признаки родительских видов могут изменяться в зависимости от экологических условий, но мы предполагаем, что тенденция к наследованию их гибридами должна сохраняться. Обобщив наши данные, можно привести следующие описания гибридных особей:

*F*1 (♀КП×♂РП) — внешне очень напоминает КП как по окраске спины, так и цвету хвоста, но хвост значительно длиннее; желудок промежуточного строения.

*F*1 (♀РП×♂КП) — по окраске напоминает РП, но несколько ярче, хвост сверху серый, заметно короче, чем у РП; желудок промежуточного строения.

*F*2 (♀(♀РП×♂КП)×♂КП) — очень напоминает КП, хвост незначительно длиннее и темнее окрашен; строение желудка прибли-

жается к КП, но в верхней его части еще присутствуют пилорические железы.

*F*2 (♀(♀КП×♂РП)×♂РП) — среди данных гибридов можно выделить две морфы: темная и светлая. Темная очень напоминает РП, но хвост несколько короче; светлая очень напоминает КП, но хвост значительно длиннее. Желудок имеет промежуточное строение, как в *F*1.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 07—04—00525-а).

ЛИТЕРАТУРА

Громов И.М., Поляков Н.Я. Полевки // Фауна СССР Млекопитающие. Т. 3. Вып. 8. Л., 1977. 504с.

Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. Грызуны. М.-Л., 1950. 706 с.

Орлов В.Н. Становление изолирующих механизмов у полевок рода *Clethrionomys*. // Проблемы эволюции. Т. 1. Новосибирск, 1968. С. 184—194.

Осипова О.В., Соктин А.А. Моделирование процесса древней гибридизации рыжих и красных полевок в эксперименте // ДАН. 2008. Т. 420. № 1. С. 139—141.

Родченкова Е.Н., Абрамсон Н.И. Молекулярные данные в исследовании межвидовых взаимодействий на примере рыжей (*Clethrionomys glareolus*) и красной (*Cl. rutilus*) полевок: древняя гибридизация с интрогрессией или современная гибридная зона? // Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики. М., 2007. С. 228—234.

МОЛЛЮСКИ ОЗЁР ЮГА ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

В.В. Соловьёв, О.А. Алёшина

Тюменский госуниверситет

Ключевые слова: моллюски, Тюменская область.

Сбор моллюсков осуществлялся на водоёмах юга Тюменской области. Работы проводились стандартными методами на 15 озёрах, расположенных в 7 административных районах (Сладковском, Казанском, Бердюжском, Тюменском, Викуловском, Ялуторовском и Нижнетавдинском) разного зонального расположения (подтайга, северная лесостепь, средняя лесостепь) и разной минерализации (0.3—0.9 г/дм^3 — пресные, 1.1—4.0 г/дм^3 — солоноватоводные).

В результате исследований было обнаружено и определено 47 видов, из которых к брюхоногим относятся 37 и к двустворчатым — 10 видов моллюсков. Из класса Gastropoda обнаружены пред-

ставители 7 семейств: Limnaeidae (*Lymnaea auricularia* L., *L. fragilis* L., *L. fontinalis* Studer, *L. ovata* Drap., *L. balthica* L., *L. lagotis Schranck*, *L. palustris* Mull., *L. psilia* Bourg., L. *saridalensis* Mozley, *L. stagnalis* L., *L. terebra* West., *L. tumida* Held); Planorbiidae (*Anisus leucostoma* Millet, *A. albus* Mull., *A. spirorbis* L., *Planorbis planorbis* L., *Anculus fluviatilis* Mull., *Hippeutis fontana*, *Planorbarius corneus* L.); Valvatidae (*Cincinna klinensis* Milasch., *C. contorta* Mull., *C. (S.) confuse* West., *C. (C.) falsifluviatilis* Starobogatov, *C. (C.) piscinalis* Mull., *C. (C.) dilatata* Eichwald, *C. (S.) ssorensis* Dybowski, *C. (A.) depressa* Pfeiffer, *C.(A.) aliena* West.); Bithyniidae — (*Bithynia curta* Garnier in Picard, *B. producta* Moquin-Tandon, *B. tentaculata* L., *Opisthorchophorus trocheli* Paasch, *O. baudonianus* Gass.); Succineidae (*Succinea putris* L., *S. pfeifferri* Rosm.); Viviparidae (*Contectiana listeri* Forber et Hanley) и Physiidae (*Physa adverse* Da Costa). Самыми богатым по видовому составу является семейство *Lymnaidae* — 12 видов. Наиболее часто встречались *Lymnaea auricularia*, *L. fragilis* и *L. stagnalis* (53–67%). Среди Bithyniidae обращает на себя внимание *B. producta.* Этот вид для водоёмов Западной Сибири стали отмечать только недавно. Возможно, этот вид просто не указывали, принимая его за другой.

Двустворчатые представлены тремя семействами: Sphaeridae (*Sphaerium corneum* L, *S. levinodis* West., *S. mamillanum* West., *S. westerlundi* Cles. in West., *Amesoda scaldiana* Norm., *A. asiatica* Martens, *Musculium lacustre* Mull., *Nucleocyclas nucleus* Stud.); Unionidae (*Colleopterum piscinale*) и Euglesidae (n. det.).

Для оценки фаунистического сходства был использован индекс Съеренсена, который варьировал от 0 до 71%. Такой разброс связан с тем, что озёра различались по морфологии, гидрологическому и гидрохимическому режимам. Из общего числа озёр три являются старицами, которые имеют периодическое сообщение с рекой. Они имели видовой состав, отличный от непроточных водоёмов.

В пресных водах встречались практически все виды моллюсков — 45 таксонов. Внутри группы слабосолоноватых озёр всего было обнаружено 11 видов, 9 из которых встречались и в пресных водоёмах. Только в солоноватых водоёмах были обнаружены 2 вида: *Lymnaea saridalensis* (оз. Степное — 1.1 г/дм^3) и *L. terebra* (оз.Пастухово — 1.8 г/дм^3). При анализе материала отмечено, что в пресных водоёмах количество таксонов выше, чем в солоноватых. Такая тенденция отмечена в научной литературе для бентосных и зоопланктонных сообществ. Сравнивая коэффициент фаунистического сходства внутри групп пресных и солоноватых озёр, отме-

чено, что средний показатель в первой группе составил 28%, а во второй — 40%.

Таким образом, видовой состав моллюсков исследованных озёр юга Тюменской области представлен характерными для Западной Сибири видами и типичен для голарктической и палеарктической зон.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ ТЕЛА *TRICHIUS FASCIATUS* (L)

В.А. Сусой

Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург

Ключевые слова: жизненный цикл, обратное правило Бергмана, правило Бергмана, Trichius fasciatus.

Размер тела — это один из наиболее важных количественных признаков организма. В середине IX в. было предложено несколько экологических и эволюционных правил изменчивости размеров тела. Среди них наибольшую известность получило правило Бергмана. Согласно его внутривидовой версии, расы видов имеют тенденцию быть более крупными в более холодных условиях.

Единая трактовка этого явления отсутствует, но большинство исследователей согласны с тем, что оно обусловлено температурой. У других видов, напротив, размер тела с широтой уменьшается. Такого рода зависимость принято называть обратным правилом Бергмана. Этот эффект обусловлен длиной сезона, а не температурой. Оба описанных явления примерно в равной степени представлены среди членистоногих (Ashton, 2002). Виды с более длительным временем развития чаще демонстрируют обратные клинали Бергмана, тогда как виды, имеющие небольшие размеры и быстрое развитие, — прямые клинали Бергмана (Chown, Klok, 2003). Оба типа географической изменчивости размеров, вероятно, не являются взаимоисключающими и могут проявляться совместно, поскольку они опосредованы различными экологическими причинами (температура и длина сезона) (Blanckenhorn, Demont, 2004).

Несмотря на значительный интерес к этой теме в последнее десятилетие, необходимо большее количество данных, чтобы выявить общие закономерности изменчивости размеров у эктотермных животных, если таковые вообще имеются (Johansson, 2003).

Данная работа посвящена изучению географической изменчивости размеров тела *Trichius fasciatus* (L). На примере этого вида мы показываем, что изменчивость размеров тела эктотермных животных, вероятно, может носить более сложный характер, чем это было показано ранее.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Лёт *T. fasciatus* происходит с начала июня до первой половины сентября. В июле — августе самка откладывает яйца в мертвую древесину, где происходит развитие насекомого. Личинка развивается в течении всего лета, зимует и весной превращается в куколку. Возможно, в северных широтах (на севере тайги и в лесотундре) продолжительность генерации затягивается до двух лет (Медведев, 1960). Ареал *T. fasciatus* охватывает большую территорию от Атлантического до Тихого океана и от Заполярья (Кольский полуостров, Северная Норвегия) до субтропиков (Медведев, 1960) (рис. 1).

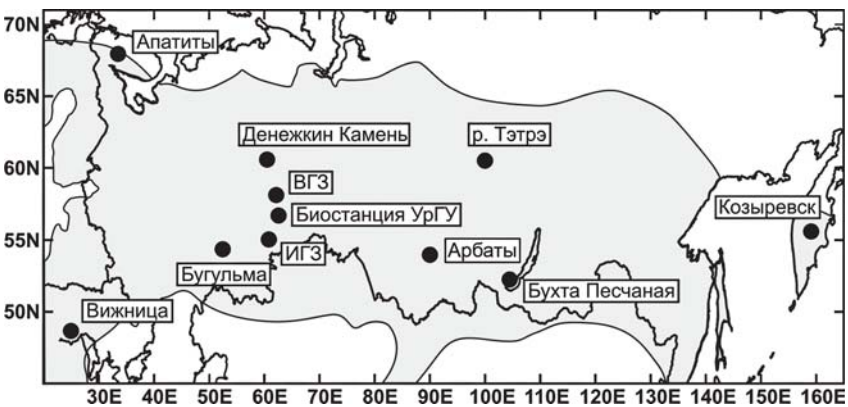


Рис. 1. Расположение географических точек, где были собраны особи T. fasciatus. Серым цветом отмечен ареал вида.

В качестве показателей, характеризующих размер тела, использована длина и ширина надкрылий. Измерено 5 099 особей *T. fasciatus* (3 656 самцов и 1 443 самки), принадлежащих к 19 выборкам из 11 различных географических точек. Поскольку наблюдалась сильная связь между длиной и шириной надкрылий (у самцов $r = 0.98$, $p < 0.001$; у самок $r = 0.99$, $p < 0.001$), использовали анализ главных компонент (*PCA*) для уменьшения количества переменных. Так как для *T. fasciatus* был выявлен половой диморфизм размеров тела, данные анализировались отдельно для каждого пола.

В качестве независимых переменных использованы непосредственно климатические переменные (длина сезона и средняя температура с апреля по сентябрь). Длина сезона вычислялась как количество дней со среднесуточной температурой выше 10°C, после окончания весенних заморозков и до начала осенних. Климатические данные получены из архивов National Climatic Data Center (NCDC) для ближайших метеорологических станций, географические координаты точек — с помощью электронного ресурса GeoNames.

Для оценки связи между климатическими переменными и размером тела осуществлялась подгонка кривой к данным методом взвешенных относительно расстояния наименьших квадратов (*DWLS*).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Размеры самцов и самок *T. fasciatus* увеличиваются от низких широт к средним (то есть изменчивость размеров в этом интервале широт подчиняется правилу Бергмана). От средних широт к высоким размер насекомых уменьшается (обратное правило Бергмана) и в самой северной части ареала (г. Апатиты, 67°33′N, 33°39′E), вновь увеличивается (рис. 2).

Подобный характер изменчивости размеров тела у эктотермных животных, по нашим сведениям, ранее описан не был, и, вероятно, имеет следующее объяснение. В южных частях ареала высокая температура ускоряет развитие восковика, но при этом ограничивает размер взрослых особей. В холодных средах особи *T. fasciatus,* несмотря на медленные темпы роста, могут достигать относительно большого размера тела, продлевая развитие и задерживая воспроизводство. В высоких широтах более короткие сезоны ограничивают время, доступное для питания, роста и развития и, тем самым, ограничивают фенотипический размер тела, который может быть достигнут. В самой северной части ареала жизненный цикл *T. fasciatus* вероятно сдвигается от унивольтинного (одна генерация в год) к семивольтинному (одна генерация в два года). Этот сдвиг приводит к удвоению времени развития, и, следовательно, большему размеру тела. Ранее подобный характер изменчивости размеров был также обнаружен при сдвиге жизненного цикла в высоких широтах у *Enallagma cyathigerum* (Odonata) (Johansson, 2003).

Полученные данные являются эмпирическим подтверждением того, что прямые и обратные клинали Бергмана могут проявляться совместно и оба типа географической изменчивости размеров не являются взаимоисключающими. Более того, изменчивость размеров тела *T. fasciatus* усложняется в результате смещения жизненного цикла в самых северных частях ареала.

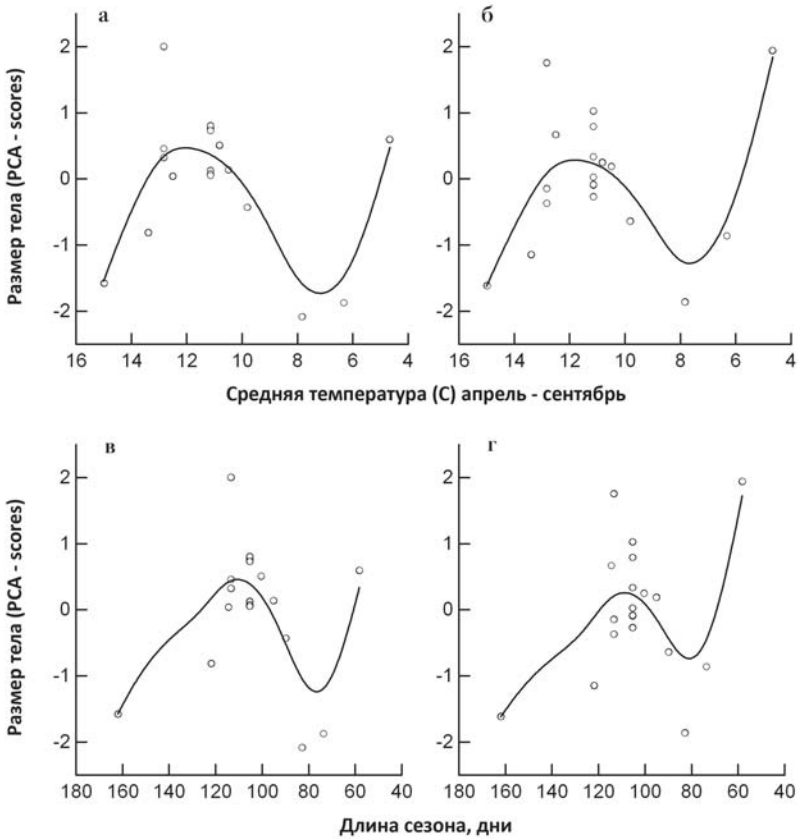


Рис. 2. Связь размера тела самцов (а, в) и самок (б, г) T. fasciatus с климатическими переменными: средней температурой (°С) апреля— сентября (а, б) и длиной сезона (в, г).

ЛИТЕРАТУРА

Медведев С.И. Фауна СССР. Пластинчатоусые. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 10. Вып. 4. 397 с.

Ashton K. G. Patterns of within-species body size variation of birds: Strong evidence for Bergmann's rule // Global Ecol. Biogeography. 2002. Vol. 11. P. 505—523.

Blackenhorn W.U., Demont M. Bergmann and Converse Bergmann Latitudinal Clines in Arthropods: Two Ends of a Continuum? // Integr. comp. biol. 2004. Vol. 44. P. 413—424.

Chown S.L., Klok C.J. Altitudinal body size clines: Latitudinal effects associated with changing seasonality // Ecography. 2003. Vol. 26. P. 445—455.

Johansson F. Latitudinal shifts in body size of Enallagma cyathigerum (Odonata) // Biogeography. 2003. Vol. 30. P. 29—34.

ТЕМПЕРАТУРНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ CO_2-АКТИВНОСТИ ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИХ ГРИБОВ

А.В. Сухарева

Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург

Ключевые слова: газообмен, дереворазрушающие грибы, углекислый газ.

Накопление углерода в древесине и его последующая мобилизация при биологическом разложении древесной мортмассы представляет собой два важнейших процесса в биологической составляющей углеродного цикла (Мухин и др., 2006). В ходе своей жизнедеятельности ксилотрофные базидиомицеты переводят связанный в молекулах целлюлозы и лигнина углерод в атмосферный CO_2 (Рипачек, 1967). В данной работе на примере двенадцати видов ксилотрофных базидиомицетов нами была рассмотрена зависимость дыхательной активности дереворазрушающих грибов от температуры.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для исследований были использованы свежесобранные образцы дереворазрушающих базидиомицетов, собранные на биологической станции УрГУ в Сысертском районе. Образцы представляли собой древесный субстрат длиной около 20 см с прикрепленным к нему плодовым телом трутового гриба. В работе рассмотрена дыхательная активность следующих видов дереворазрушающих базидиомицетов: *Cerrena unicolor* (Bull.: Fr.) Murrill, *Daedaleopsis confragosa* (Bolton: Fr.) J. Schroet, *D. tricolor* (Bull.: Fr.) Bondartsev & Singer, *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr., *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) P. Karst., *Hapalopilus rutilans* (Fr.) P. Karst., *Phellinus cinereus* (Niemella) M. Fischer, *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst., *Polyporus varius* (Pers.) Fr., *Stereum hirsutum* (Willd.: Fr.) Gray, *Trichaptum fuscoviolaceum* (Ehrenb.: Fr.) Ryvarden, *T. pargamenum* (Fr.) G.Cunn.

Измерение дыхательной активности трутовых грибов производили на портативных газоанализаторах ПГА 7 и ПГА 43 в объемных процентах. Для измерения образец помещали в пластиковую камеру объемом 5 л. Камеру герметизировали и соединяли через систему силиконовых трубок с газоанализаторами и компрессором, который обеспечивал поток воздуха, проходящего через газоанализаторы. Перед каждым опытом измеряли контрольное значение CO_2 в воздухе. Измерения концентраций углекислого газа проводили при следующих температурах: 5°C, 10°C, 15°C, 25°C,

35°С, 45°С, 55°С. Образцы в открытых камерах выдерживали в хладотермостате от двух до 16 ч. при заданной температуре, затем камеру герметично закрывали завинчивающейся крышкой и измеряли концентрацию газов внутри камеры. После этого камеру возвращали в термостат и оставляли при заданной температуре на часовой накопительный период, по истечению которого происходил повторный замер концентрации анализируемого газа в камере.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как показывают результаты исследований, выделение диоксида углерода при микогенном разложении древесины (эмиссия) — температурно-зависимый процесс, описываемый одновершинной кривой (рисунок, А). Минимальная CO_2-активность фиксируется при 5°С, при дальнейшем увеличении температуры она существенно возрастает: в среднем в три раза при повышении температуры на каждые 10°С (в интервалах 15—25°С и 25—35°С), достигая своего максимума при 35°С (температурный оптимум (таблица)). В субоптимальном диапазоне температур (10—35°С) зависимость эмиссии CO_2 линейная (рисунок, Б).

В зависимости от температурного максимума CO_2-активности (см. таблицу) исследуемые виды грибов можно разделить на следующие группы: с максимумом эмиссии при 25—35°С (*F. fomentarius, P. betulinus*); 35°С (*T. pargamenum, D. tricolor, C. unicolor, P. varius, S. hirsutum, F. pinicola*); 35—45°С (*D. confragosa, H. rutilans, T. fuscoviolaceum*) и 45°С (*P. cinereus*). Очевидно, что большинство видов — *F. fomentarius, F. pinicola, T. pargamenum, D. tricolor, C. unicolor,*

Таблица. Температурная зависимость эмиссии диоксида углерода при разложении древесины грибами, об. %/час

Вид	Температура						
	5 °С	10 °С	15 °С	25 °С	35 °С	45 °С	55 °С
Cerrena unicolor	0.00	0.04	0.06	0.21	0.66	0.45	0.13
Daedaleopsis confragosa	0.00	0.02	0.04	0.05	0.16	0.18	0.01
D. tricolor	0.02	0.03	0.06	0.29	0.75	0.48	0.32
Fomes fomentarius	0.00	0.02	0.05	0.21	0.25	0.17	0.08
Fomitopsis pinicola	0.00	0.05	0.08	0.50	0.60	0.23	0.12
Hapalopilus rutilans	0.00	0.04	0.04	0.09	0.11	0.14	0.05
Piptoporus betulinus	-	-	0.79	1.60	1.57	0.43	-
Phellinus cinereus	0.00	0.00	0.00	0.08	0.06	0.16	0.08
Polyporus varius	0.00	0.00	0.02	0.02	0.21	0.05	0.11
Stereum hirsutum	0.00	0.00	0.03	0.03	0.20	0.03	0.05
Trichaptum fuscoviolaceum	0.00	0.02	0.04	0.11	0.17	0.15	0.07
T. pargamenum	0.02	0.04	0.09	0.33	0.99	0.71	0.11
В среднем	0.00	0.02	0.11	0.29	0.48	0.26	0.10

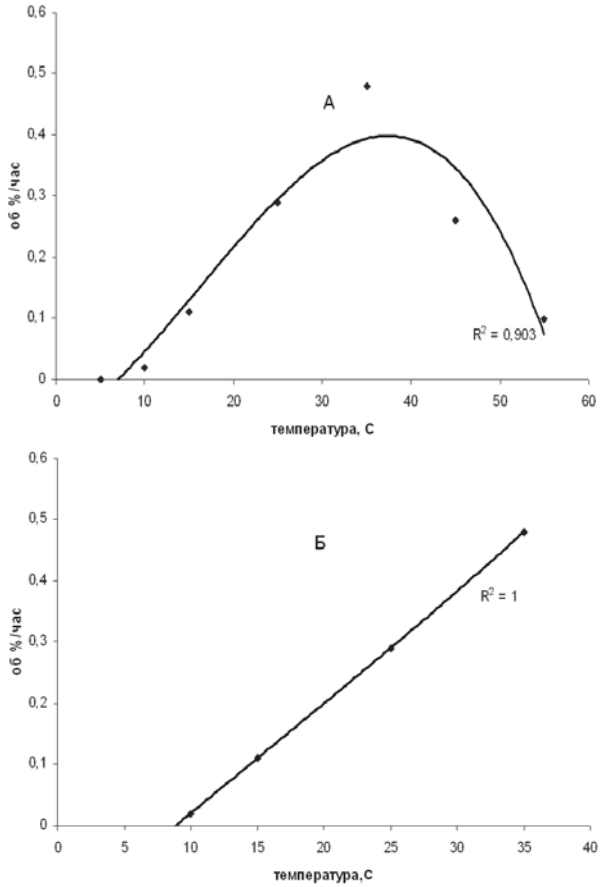


Рисунок. Температурная зависимость эмиссии диоксида углерода во всем диапазоне исследуемых температур (А) и при субоптимальных температурах (Б).

P. varius, *S. hirsutum* — представляют собой мезофильные виды, температурные оптимумы которых приходятся на 20 – 35°С (Ainsworth ..., 1995), а *P. cinereus* — термофильный вид (у этой группы грибов температурные оптимумы наблюдаются при 40 – 50°С). *D. confragosa*, *H. rutilans*,*T. fuscoviolaceum* можно охарактеризовать как мезо-термофильные виды.

Исследуемые виды заметно различаются по удельной CO_2-активности. При оптимальных температурах самыми активными эмитентами данного газа являются *Cerrena unicolor*, *Daedaleopsis tricolor*, *Trichaptum pargamenum*, продуцирующие от 340 до 680 мг диоксида углерода/час кг. Слабой активностью отличаются

Hapalopilus rutilans и *Trichaptum fuscoviolaceum*, при разложении древесины которыми даже в оптимальных для них температурных условиях, образуется 40—80 мг CO_2/час кг. Остальные виды — *Daedaleopsis confragosa, Fomes fomentarius, Fomitopsis pinicola, Stereum hirsutum, Phellinus cinereus, Polyporus varius* эмитируют от 100 до 280 мг CO_2/час кг.

Таким образом, температура является важнейшим фактором CO_2-эмиссионной активности дереворазрушающих грибов, максимум которой наблюдается в большинстве случаев при 35°С (мезофилы), лишь отдельные виды могут быть охарактеризованы как мезо-термофилы и термофилы.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы развития ведущих научных школ (НШ — 1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

ЛИТЕРАТУРА

Мухин В.А., Воронин П.Ю., Ладатко В.А. Интенсивность потоков С-CO_2 и H_2O при разложении древесной мортмассы трутовыми грибами // Вестн. Моск. Ун-та. 2006. Сер. 16. № 4. С. 43—45.

Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов. М.: «Лесная пром-сть», 1967. 275 с.

Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 8th ed. / By D.L. Hawkcworth, P.M. Kirk, B.C. Sutton and D.M. Pegler. Wallingford, 1995. 616 p.

ОЦЕНКА СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ МАТЬ-И-МАЧЕХИ В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ

О.А. Тимохина, А.В. Безденежных

Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия

Ключевые слова: загрязнение среды, мать-и-мачеха, стабильность развития.

Исследования проводили на территории крупного промышленного центра (г. Нижний Тагил). На каждом из четырех участков, расположенных на территории города (Сухоложский поселок, Центр города, Вагонка, территория НТМК), и одном, расположенном за его пределами (пос. Черноисточинск), были взяты выборки листьев с 25 средневозрастных особей мать-и-мачехи. Участки характеризуются разным уровнем загрязнения (суммарный показатель загрязнения варьирует от 3.52 в пос. Черноисточинск до 36.53 на территории НТМК). Оценку стабильности развития проводили по методике В.М. Захарова (1993).

По мере возрастания уровня загрязнения значения показателя флуктуирующей асимметрии увеличиваются (рисунок).

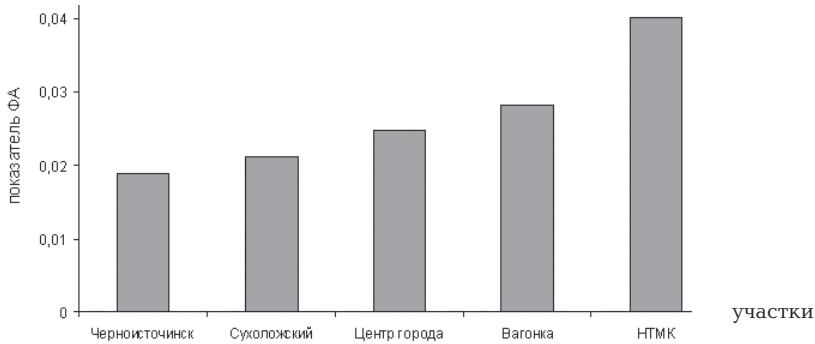


Рисунок. Средние значения показателя флуктуирующей асимметрии на разных участках исследования.

В выборках из поселков Черноисточинск и Сухоложский наиболее часто (до 60%) встречаются листья со значениями флуктуирующей асимметрии (ФА) от 0.009 до 0.022. Сходная картина наблюдается и на Вагонке, но доля таких листьев ниже — 47%. В выборке, собранной на территории НТМК, вершина вариационной кривой сдвинута в область высоких значений (от 0.037 – 0.050; их доля 73%).

Таким образом наибольшие значения оценок ФА листа мать-и-мачехи наблюдаются на территории с высоким значением суммарного показателя загрязнения (НТМК). Мать-и-мачеха в силу чувствительности показателя стабильности, ее развития и уровню загрязнения может использоваться для оценки качества среды.

ЛИТЕРАТУРА

Захаров В.М., Кларк Д.М. (ред.) Биотест: интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Московское отделение международного фонда «Биотест», 1993. 68 с.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА ОБЫКНОВЕННОГО НА ЮЖНОМ И СРЕДНЕМ УРАЛЕ

Е.А. Тишкина

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: дизъюнктивный ареал, можжевельник обыкновенный, ценопопуляция.

Устойчивость внутривидовых единиц зависит от показателей семенного размножения, способности внутривидовых таксонов

расширять набор экологических ниш и выдерживать конкуренцию со стороны других видов. В связи с этим представляет интерес изучение локальных ценопопуляций можжевельника обыкновенного для учета как лекарственного вида и сохранения его генофонда.

Лесные экосистемы, имеющие в составе подлеска можжевельник обыкновенный, в Челябинской области сосредоточены исключительно в горно-лесной зоне на площади всего 470 га. В Свердловской области участки лесных насаждений в подлеске из можжевельника обыкновенного Новолялинского, Серовского, Нижнетагильского и Оуского районов занимают 87 895 га. В южных районах Свердловской области можжевельник распадается на локальные одновозрастные группировки — географические изоляты (локусы) — Полевской, Сысертский и др.

Для выживания в различных географических и экологических условиях Урала можжевельник обыкновенный трансформируется, переходя от сплошного ареала к дизъюктивному, разделяясь на локальные популяции, образуя внутривидовые таксоны. Свидетельством этого является повышенный уровень изменчивости морфологических признаков. Локальные популяции — самая распространенная форма существования можжевельника обыкновенного в горных экосистемах Урала. В лесных формациях данный вид существует в виде локальных ценопопуляций, а на открытых пространствах — в виде локальных популяций.

В лесных экосистемах Урала можжевельник обыкновенный встречается в 54 типах леса в Свердловской области и в 15 типах в Челябинской области. Ельники зеленомошные в Челябинской области и сосняки зеленомошные в Свердловской области являются его экологическим оптимумом. Можжевельник обыкновенный — светолюбивый вид. Несмотря на повышенный уровень изменчивости признаков-маркеров, экологическим оптимумом данного вида на Южном Урале следует считать хребет Зигальга, где отсутствует конкуренция со стороны других видов.

Наиболее успешно формообразовательный процесс у можжевельника обыкновенного идет на южном пределе уральских бореальных лесов (12—14 форм) в Башкирском заповеднике в сосняках и лиственничниках зеленомошных на высоте не выше 630—740 м над уровнем моря.

На участках с заповедным режимом наблюдается повышенная урожайность можжевельника обыкновенного, чем на территориях, подверженных антропогенному влиянию. В нарушенных лесозаготовками лесных экосистемах локальные ценопопуляции

можжевельника для существования используют вегетативное размножение, что значительно обедняет их генофонд.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФАУНЫ МОЛЛЮСКОВ В ОЗЕРНО-КАНАЛЬНЫХ СИСТЕМАХ ОСТРОВА БОЛЬШОЙ СОЛОВЕЦКИЙ

О.В. Усачёва

Институт экологических проблем Севера УрО РАН, г. Архангельск

Ключевые слова: малакофауна, озерно-канальные системы, Соловецкий архипелаг

Пресноводная малакофауна играет важную роль в водных экосистемах. Однако список работ по экологии и распространению моллюсков в озерах Соловецких островов сравнительно невелик (Захваткин и др., 1927; Новосельцев, Попченко, 1972; Беспалая, 2007). Целью настоящей работы явился сравнительный анализ фауны пресноводных моллюсков в озерно-канальных системах Соловецкого архипелага (на примере острова Большой Соловецкий).

Большой Соловецкий остров расположен в устье Онежского залива Белого моря и является самым крупным из шести островов Соловецкого архипелага. Исследования проводились в июне-августе 2008 г. Изучение фауны моллюсков проводили в озерах, принадлежащих к Северной подсистеме Святого озера (оз. Большое Красное, оз. Валдай, оз. Щучье, оз. Круглое Орлово, оз. Средний Перт). Отбор проб осуществлялся по стандартным методикам (Беспалая, 2007). Всего было отобрано 55 бентосных проб, 22 из них — в каналах. Общий объем собранного материала — 339 экземпляров моллюсков.

Фауна моллюсков исследуемых озер представлена 17 видами, принадлежащими к 5 семействам, 12 родам. Наибольшее число видов относится к семейству Euglesidae (41%). Число видов в озерах варьирует от 3 до 10, а в каналах — от 7 до 11. Доминирующими по обилию видами являются *Cingulipisidium nitidum* (Jenyns, 1832), *Sphaerium westerlundi* (Clessin in Westerlund, 1873), *Pseudeupera subtruncata* (Malm, 1855), *Cincinna frigida* (Westerlund, 1873), *Anisus acronicus* (Ferussac, 1807). Установлено, что число видов и их обилие в водоемах Северной подсистемы озера Святое немного ниже в сравнении с озерами других озёрно-канальных систем острова Б. Соловецкий, изученных ранее (Беспалая, 2007).

Сравнительный анализ фауны моллюсков в озёрно-канальных системах острова Б. Соловецкий показал, что зависимость видового состава моллюсков от гидрохимических и морфометрических параметров озер выражена слабо, что, в свою очередь, обусловлено развитием этих озер на участках со сходными ландшафтно-зональными условиями и их близким расположением в пространстве. При этом различные озерно-канальные системы Большого Соловецкого острова отличаются сходным числом видов моллюсков, что может свидетельствовать о наличии единого механизма генезиса фауны пресноводных гидробионтов на острове.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 07—04—00313-а, 09—04—10054-к), а также междисциплинарного проекта УрО РАН «Ландшафтно-зональные условия и видовое разнообразие беспозвоночных животных на Европейском Севере: оценка роли природных и антропогенных факторов».

ЛИТЕРАТУРА

Беспалая Ю.В. Фауна и экология моллюсков в условиях островных и континентальных водоемов северной тайги на западе Русской равнины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2007. 20 с.

Захваткин А.А., Юрканский В.Н., Шершевская Е.Г. К познанию фауны Соловецких островов // Материалы Соловецкого общества краеведения. № 7. Соловки: Бюро печати УСЛОН, 1927. 30 с.

Новосельцев Г.Е., Попченко В.И. Донная фауна озер Большого Соловецкого острова // Материалы по комплексному изучению Соловецких озер. Петрозаводск: Карелия, 1972. С. 68—83.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СОБОЛЯ БАССЕЙНА Р. ТАЗ

О.Д. Успенская*, М.Н. Ранюк, А.В. Крутиков***

**Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург*
***Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург*

Ключевые слова: популяционная изменчивость, размеры черепа, соболь, эпигенетические признаки.

Соболь (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) является ценным пушным зверем и на сегодняшний день его разведение и использование не утратило своего народнохозяйственного значения. К концу XIX в. в результате интенсивного промысла соболь полностью исчез в ряде регионов Сибири и Дальнего Востока и сохранился лишь отдельными

очагами. К 70-м гг. XX в. численность соболя в основном была восстановлена в результате глобального запрета промысла и массовых интродукций восточносибирских соболей (Бакеев и др., 2003). Во время проводимых ранее мероприятий по расселению данного вида и восстановлению его численности в исследуемом районе выпуск интродуцентов не проводился, однако в соседних Нижневартовском и Сургутском районах Тюменской обл., а также в Туруханском районе Красноярского края обитают акклиматизированные популяции соболя (Павлов и др., 1973), имеющие более темную окраску меха и меньшие размеры, чем соседние автохтонные животные (Монахов, 1995, 2006). В данной работе были поставлены следующие задачи: выявление внутрипопуляционной изменчивости соболя на основе эпигенетических признаков черепа; оценка возможного влияния соседних акклиматизированных популяций на морфологический облик соболя, обитающего на территории бассейна р. Таз; уточнение географической изменчивости морфологических признаков соболя.

Материал для работы представлен краниологической коллекцией соболя, добытого на территории бассейна р. Таз (ЯНАО, Красноселькупский р-н) с 2002 по 2006 гг. Общий объем выборки составил 192 черепа: 140 молодых (из них 81 самец) и 52 взрослых (из них самцов 32). Возраст определялся по методике В.С. Смирнова (1960).

Для исследования географической изменчивости соболя в анализ включили краниологические данные по 14 географическим выборкам соболя Приобья и Якутии. Всего исследовано 853 особи, из них 474 самца (табл.1).

Особи классифицировались по 18 метрическим признакам (Монахов, 2006) и 22 следующим неметрическим признакам черепа: 1) отсутствие первого премоляра (P^1) верхней челюсти; 2) отверстия в верхнечелюстной кости около P^1; 3) дополнительные отверстия перед резцовыми отверстиями; 4) дополнительные резцовые отверстия; 5) отверстия медиальнее первого моляра (M^1); 6) отросток небной вырезки; 7) дополнительные отверстия около овального отверстия; 8) дополнительное отверстие лицевого канала; 9) решётчатое отверстие; 10) отверстие в нижней части мыщелковой ямки; 11) отверстия на горизонтальной поверхности височной кости; 12) отверстия около средней части затылочного гребня; 13) отверстия в затылочном предбугорье; 14) отверстия в верхней части мыщелковой ямки; 15) надглазничные отверстия около заглазничного отростка; 16) отверстия в лобной кости позади скуловых отростков; 17) переднее подбородочное отверстие; 18) резцовое подбородочное отверстие; 19) отверстия в нижнечелюстной кости у внутреннего края альвеолы P^1; 20) отвер-

Таблица 1. Характеристика анализируемых выборок

Выборка	Географическое положение	Происхождение	Размер выборки (самцы/самки)
р. Юган	Приобье	автохтоны	30/36
р. Демьянка	Приобье	автохтоны	29/30
р. Вах	Приобье	акклиматизанты	29/29
р. Тым	Приобье	акклиматизанты	26/32
г. Жиганск	Якутия	автохтоны	12/7
р. Оленек	Якутия	автохтоны	72/49
п. Мирный	Якутия	автохтоны	9/4
р. Колыма	Якутия	акклиматизанты	28/30
р. Мая	Якутия	акклиматизанты	46/35
р. Олекма	Якутия	акклиматизанты	33/19
р. Яна	Якутия	акклиматизанты	25/14
р. Алдан	Якутия	акклиматизанты	70/44
р. Витим	Прибайкалье	автохтоны	18/17
Баргузин хр.	Прибайкалье	автохтоны	18/15
р. Таз	Приобье	?	113/79

стия в передней части ямки жевательной мышцы около M^2; 21) отверстия в задней части ямки жевательной мышцы около суставного отростка; 22) отсутствие в нижней челюсти P^1. Для неметрических признаков характеристикой групп, взятых для сравнения, являлась частота встречаемости признака. Анализ данных проводили с помощью пакета программ Statistica 5.5 (StatSoft, 1995).

При анализе возрастной и половой изменчивости проявления неметрических признаков черепа использовали стандартную модель дискриминантного анализа. Все дистанции между группами статистически значимы ($p<0.05$). Результаты канонического анализа дискриминантных функций представлены на рис. 1. Вдоль первой канонической дискриминантной функции (КДФ) можно отметить смещение значений КДФ по возрасту и по полу. По результатам сравнительного анализа частот встречаемости неметрических признаков взрослые особи статистически значимо ($p<0.05$) отличаются от сеголеток по 12-му ($\chi^2=10.78$), 16-му ($\chi^2=17.25$), 19-му ($\chi^2=14.70$) признакам. Для обеих возрастных групп статистически значимые различия между самцами и самками наблюдаются по 12-му неметрическому признаку ($\chi^2=5.25$).

Таким образом, наиболее подвержены возрастным изменениям затылочная область черепа и область межглазничного сужения, что было показано ранее на других популяциях соболя (Ранюк, 2002).

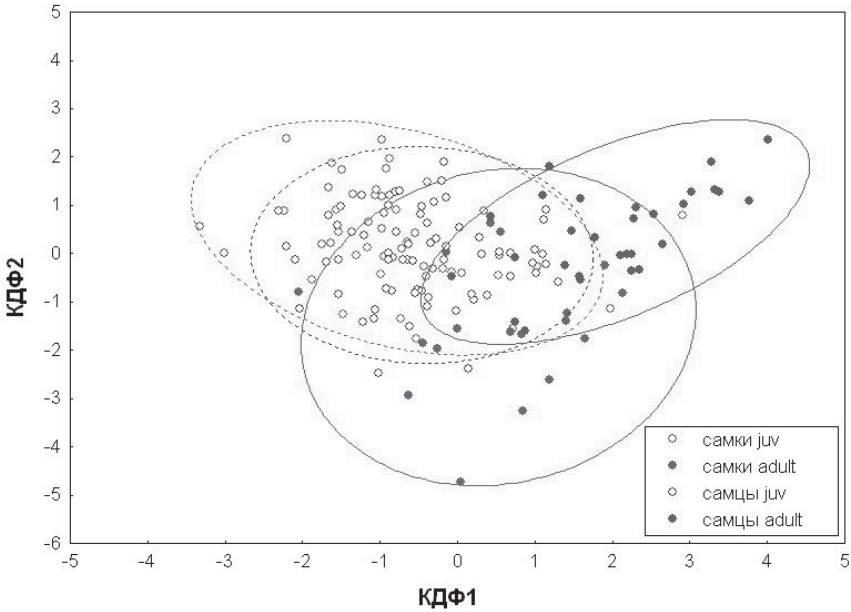


Рис. 1. Результаты стандартной модели дискриминантного анализа половозрастных групп соболя бассейна р. Таз на основе неметрических признаков черепа. juv — сеголетки, adult — взрослые особи.

На следующем этапе в анализ были включены данные по размерам и неметрическим признакам черепа соболей для особей из других районов обитания. Соболя, обитающие на территории бассейна р. Таз, имеют довольно крупные размеры черепа, сопоставимые с размерами автохтонных животных Приобья и Якутии (табл. 2).

По результатам стандартной модели дискриминантного анализа исследуемых популяций соболя на основе метрических и неметрических признаков черепа выборка бассейна р. Таз статистически значимо отличается от всех исследованных популяций соболя. Исключение составили дистанции между самками Таза и выборками из районов п. Мирный и г. Жиганск (Якутия), что может быть результатом малого объема якутских выборок.

По результатам кластерного анализа значений квадратов расстояний Махаланобиса, тазовские соболя попадают в один кластер с другими автохтонными популяциями соболя крупных размеров, тогда как акклиматизанты объединяются в один кластер с прибайкальскими соболями мелких размеров черепа (рис. 2). Доля пра-

вильных классификаций популяционных групп по метрическим и неметрическим признакам черепа для тазовской выборки составила около 67% (среднее для самцов и самок) (см. табл. 2).

Таким образом, неметрические признаки черепа, проявление которых связано с полом и возрастом, локализованы в затылочной области, в районе межглазничного сужения и в нижнечелюстной кости в районе первого премоляра. По результатам анализа краниологических признаков можно считать, что на терри-

Таблица 2. Результаты дискриминантного анализа популяций соболя на основе метрических и неметрических признаков черепа

Выборки	р. Таз Дистанции между группами: квадрат расстояния Махаланобиса и *F*-критерий ($p<0.05$ при $F_{(32, 792)}=1.49$)		Доля правильных классификаций (%)	Кондилобаз. длина черепа + ст.ош.сред. (мм)
	самцы	самки		
самки				
р. Юган	17.9 *(8.36)*	6.7 (*2.32)*	72.2	77.5 ± 0.32
р.Демьянка	21.3 (*9.14)*	10.2 (*3.29)*	70.0	77.3 ± 0.35
р. Вах	33.6 *(14.13)*	11.1 (*3.55)*	58.6	75.3 ± 0.35
р. Тым	31.4 (*12.46)*	14.1 (*4.30)*	21.9	75.9 + 0.37
п. Жиганск	28.5 (*4.24)*	10.1 (*1.34)*	42.9	77.6 ± 0.71
р. Оленек	24.0 (*12.76)*	8.4 (*3.17)*	67.3	77.2 ± 0.27
п. Мирный	33.7 (*2.75)*	12.4 (*0.95)*	50.0	76.2 ± 0.95
р. Колыма	37.4 (*16.04)*	8.8 (*2.84)*	53.3	74.9 ± 0.35
р. Мая	35.8 (*16.55)*	14.1 (*4.80)*	60.0	74.9 + 0.32
р. Олекма	40.0 (*13.17)*	11.5 (*3.03)*	26.3	74.9 ± 0.43
р. Яна	41.7 (*11.14)*	11.9 (*2.63)*	42.9	74.1 ± 0.51
р. Алдан	33.7 (*17.20)*	10.7 (*3.91)*	59.1	75.1 ± 0.29
р. Витим	35.4 (*10.84)*	11.4 (*2.83)*	17.6	74.3 ± 0.46
Баргузин хр.	41.8 (*11.73)*	16.4 (*3.78)*	53.3	73.6 + 0.49
р. Таз	20.5 (*6.52)*	-	66.7	76.5 ± 0.45
самцы				
р. Юган	13.7 (*5.88)*	36.4 (*11.72)*	63.3	84.1 ± 0.35
р. Демьянка	15.3 (*6.45)*	42.9 (*13.64)*	65.5	85.1 ± 0.35
р. Вах	12.1 *(5.11)*	25.2 (*8.02)*	65.5	82.9 + 0.35
р. Тым	8.8 (*3.89)*	25.7 (*8.50)*	50.0	83.0 ± 0.33
п. Жиганск	13.4 (*3.19)*	28.9 (*5.80)*	75.0	84.3 ± 0.55
р. Оленек	13.6 (*8.22)*	31.9 (*13.17)*	62.5	84.4 ± 0.22
п. Мирный	12.7 (*2.37)*	33.0 (*5.40)*	55.6	84.3 ± 0.63
р. Колыма	12.5 (*5.18)*	21.5 (*6.73)*	42.9	82.6 + 0.36
р. Мая	11.6 (*6.04)*	22.5 (*8.34)*	43.5	81.8 + 0.28
р. Олекма	9.8 (*4.38)*	23.9 (*7.97)*	39.4	83.2 ± 0.33
р. Яна	12.2 (*4.73)*	22.1 (*6.61)*	48.0	81.6 ± 0.38
р. Алдан	11.3 (*6.75)*	22.7 (*9.30)*	50.0	82.2 ± 0.23
р. Витим	13.3 (*4.22)*	25.3 (*6.47)*	38.9	81.6 ± 0.45
Баргузин хр.	14.0 (*4.47)*	20.3 (*5.18)*	50.0	80.3 + 0.45
р. Таз	-	20.5 (*6.52)*	69.0	82.6 ± 0.35

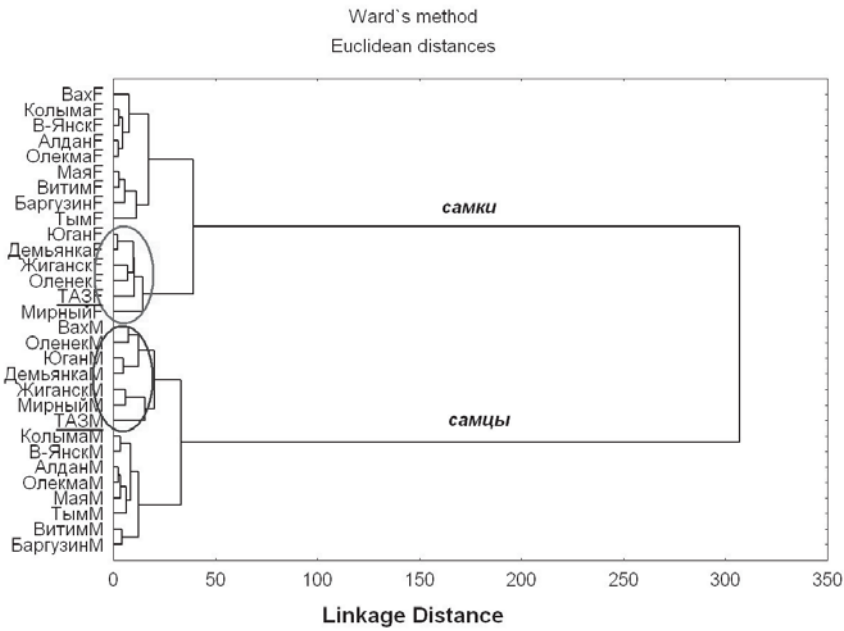


Рис. 2. Результаты кластерного анализа значений квадратов расстояния Махаланобиса между исследованными популяциями соболя. М — самцы, F — самки.

тории бассейна р. Таз обитает автохтонная популяция, не подвергавшаяся значительному влиянию соседних акклиматизированных популяций соболя.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 07—05—00298).

ЛИТЕРАТУРА

Бакеев Н.Н., Монахов Г.И., Синицын А.А. Соболь. Вятка, 2003. 336 с.

Монахов В.Г. Соболь Урала, Приобья и Енисейской Сибири: Результаты реакклиматизации. Екатеринбург: Банк культурной информации, 1995. 156 с.

Монахов В.Г. Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале. Екатеринбург, 2006. 201 с.

Павлов М.П., Корсакова И.Б., Тимофеев В.В., Сафонов В.Г. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Часть 1. Киров, 1973. С. 51—105.

Ранюк М.Н. Возрастная изменчивость некоторых фенетических признаков черепа соболя // Биология — наука XXI века. Пущино, 2002. С. 148—149.

Смирнов В.С. Определение возраста и возрастные соотношения у млекопитающих на примере белки, ондатры и пяти видов хищников // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. 1960. Вып.14. С. 97—112.

ОСОБЕННОСТИ ПИГМЕНТНЫХ СИСТЕМ ФОТОСИНТЕЗА У РАСТЕНИЙ ИЗ МЕСТООБИТАНИЙ С РАЗНЫМ УРОВНЕМ ТЕХНОГЕННОЙ НАГРУЗКИ

Э.Р. Фазлиева

Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия

Ключевые слова: техногенное загрязнение, фотосинтетические пигменты.

Оценено содержание фотосинтетических пигментов у ряда дикорастущих видов из местообитаний с разным уровнем загрязнения и определена возможность использования данного признака в качестве индикатора техногенной нагрузки на растения.

Исследования проводили в пяти местообитаниях г. Нижний Тагил и его окрестностей, которые отличаются по уровню техногенной нагрузки (с. Покровское, Корабельный мыс, п. Рудник им. III Интернационала, Алапаевская ветка, Строгановский отвал). Суммарная токсическая нагрузка была определена ранее в работах Т.В. Жуйковой с соавторами (2006). Дополнительно сбор растений осуществляли на биологической станции УрГУ. На каждом участке было исследовано 5 видов растений (*Plantago major* L.; *Melilotus albus* Medik; *Trifolium medium* L.; *Tussilago farfara* L.; *Taraxacum officinale* s. L.).

Содержание пигментов определяли спектрофотометрически по стандартной методике (Физиология растений..., 2006).

Показано, что существенных различий по содержанию пигментов (среднее значение при перерасчете на единицу поверхности листа) в листьях растений из местообитаний с разной техногенной нагрузкой не выявлено. По соотношению хлорофиллов *a* и *b* и суммы хлорофиллов к каротиноидам различий также не обнаружено. Полученные данные можно увидеть на примере подорожника (таблица).

На основании полученных данных можно сделать следующие выводы:

1. Не выявлены существенные различия по содержанию фотосинтетических пигментов (хлорофиллы и каротиноиды) и их соотношению у растений каждого из 5 видов, произрастающих в местах с разным уровнем техногенной нагрузки. 2. У подорожника, произрастающего на Строгановских отвалах, обнаружены немного увеличенные показатели по содержанию пигментов, но не по их

Таблица. Содержание пигментов в листьях подорожника

Местообитание	Показатели				
	$C_{хлА}$ мг/дм^2	$C_{хлБ}$ мг/дм^2	$C_{кар}$ мг/дм^2	хл А/ хл Б мг/дм^2	$\sum_{хл/кар}$ мг/дм^2
БС УрГУ им. А.М. Горького	0.956	0.520	0.293	1.839	5.053
с. Покровское	0.817	0.427	0.313	1.913	4.066
Корабельный мыс	0.960	0.433	0.217	2.265	6.445
Рудник им.III Интернационала	0.733	0.330	0.220	2.353	5.285
Алапаевская ветка	0.980	0.440	0.293	2.228	4.898
Строгановские отвалы	1.950	1.836	0.950	1.091	3.926

соотношению при сравнении с другими участками. 3. В одном и том же местообитании разные виды незначительно отличаются по содержанию и соотношению пигментов. 4. Дискриминантный анализ показал некоторую обособленность растений по этим признакам в местообитании Алапаевская ветка. 5. Полученные данные не позволяют рассматривать характеристики пигментных систем фотосинтеза в качестве индикаторов техногенного воздействия на изученные виды растений в исследованных местообитаниях.

ЛИТЕРАТУРА

Жуйкова Т.В., Безель В.С., Мордвина Е.С. Фитоценозы техногенно нарушенных территорий и их роль в биогенных циклах химических элементов // Ученые записки НТГСПА / Нижний Тагил: НТГСПА, 2006. С. 31 – 72.

Физиология растений и микробиология. Методические указания к летней полевой практике. Екатеринбург: УрГУ им. А.М. Горького, 2006. 65 с.

МОЛЕКУЛЯРНО-ЭПИДЕМИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СПИРОХЕТ РОДА *BORRELIA* НА ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕГО УРАЛА И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

А.А. Федотова, А.Ю. Якушкина

Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург

Ключевые слова: лайм-боррелиоз, филогенетический анализ, Ixodes persulcatus L., Borrelia.

Лайм-боррелиоз (ЛБ) — природноочаговое, трансмиссивное, инфекционное заболевание, вызываемое спирохетами комплекса *Borrelia burgdorferi*. К настоящему времени описано 13 видов этого комплекса, три из которых (*B. burgdorferi, B. garinii* и *B. afzelii*) спо-

собны вызывать заболевания человека. Клещи рода *Ixodes* являются основными переносчиками боррелий. Природные очаги ЛБ широко распространены в лесной зоне Северного полушария. В России они приурочены, главным образом, к ее южной части и выявлены от Прибалтики до Южного Сахалина. Наиболее напряженные очаги ЛБ выявлены на Урале, в Западной Сибири и Волго-Вятском регионе (Арумова, 2000). Спирохеты комплекса *B. burgdorferi* s.l. имеют высокое антигенное разнообразие, что обусловлено их длительной циркуляцией в различных эволюционно сложившихся биоценозах. Установлено, что в России практически по всему ареалу таежного клеща *I. persulcatus* (территория от Восточной Европы до Дальнего Востока) и с его участием поддерживается циркуляция спирохет *B. garinii* и *B. afzelii*, а в Европейской части с участием клеща *I. ricinus* также *B.burgdorferi* s.s. и *B. valaisiana*. Вместе с тем, из-за недавнего открытия возбудителя и широкого распространения генетическое разнообразие боррелий во многих регионах России изучено слабо. Так, не проводилось систематических исследований по изучению видового состава боррелий в природных очагах Свердловской и Тюменской областей, за исключением работы О.М. Лесняк (1999).

Цель настоящей работы: изучить видовой состав и распространение боррелий на территории Свердловской (Средний Урал) и Тюменской (Западная Сибирь) областей. Для этого были поставлены следующие задачи: 1) оценить зараженность таежного клеща *I. persulcatus* боррелиями, 2) установить видовой состав и соотношение видов боррелий, циркулирующих в данных природных очагах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Генетический материал боррелий был выделен из клещей *I. persulcatus.* Клещи были собраны в период с апреля по сентябрь 2008 г. в 20 районах Свердловской и шести районах Тюменской областей. Всего было исследовано 139 особей *I. persulcatus* из Свердловской и 281 — из Тюменской областей. Суммарную фракцию нуклеиновых кислот выделяли из суспензии гомогенизированных клещей сорбционным методом с помощью набора «Рибо-сорб» (ООО «Интерлабсервис», Москва) по протоколу. Реакцию обратной транскрипции проводили с использованием набора «Реверта» (ООО «Интерлабсервис», Москва) согласно прилагаемой инструкции. Зараженность клещей боррелиями устанавливали методом Real-Time PCR на амплификаторе ABI 7500 (Applied Biosystems, USA), с праймерами к фрагменту *16S rRNA* согласно ранее описанной ме-

тодике (Ornstein, Barbour 2006). Для определения геновидов использовали метод *nested-PCR* с видоспецифическими праймерами (Liebisch et al., 1998) к следующим видам боррелий: *B. burgdorferi* (575 п.н.), *B. afzelii* (590 п.н.), *B. garinii* (575 п.н.), *B. valaisiana* (575 п.н.), *B. miyamotoi* (578 п.н). Для подтверждения результатов генотипирования было проведено выборочное секвенирование 25 образцов по участку гена *16S rRNA* на ДНК-анализаторе модели ABI PRIZM ® 310 (Applied Biosystems, USA), условия PCR и последовательность праймеров соответствуют описанным ранее (Fukunaga et al., 1995). Выравнивание последовательностей и филогенетический анализ проводился в программе MEGA 4.1 (Tamura, 2007) с использованием последовательностей *16S rRNA Borrelia* из GenBank.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Клещи, зараженные боррелиямия, были зарегистрированы во всех исследованных районах Свердловской и Тюменской областей. Доля зараженных клещей в Свердловской области составила 65.4%, в Тюменской — 53.2%. Различия достоверны ($p < 0.05$), однако однозначно объяснить полученный результат не представляется возможным. Остается не ясным, связано ли данное различие с методикой сбора клещей или с биоценотическими особенностями природных очагов этих областей. Для получения ответа на этот вопрос необходимо проведение дальнейших исследований.

Результаты генотипирования показали, что боррелии в изученных природных очагах представлены тремя видами комплекса *B. burgdorferi* s. l. — *B. afzelii*, *B. garinii* и *B. valaisiana* (таблица).

Таблица. Результаты генотипирования боррелий в клещах I. persulcatus

Место сбора клещей	Всего образцов	Встречаемость геновидов, в скобках — %			
		B. afzelii	*B. garinii*	*B. valaisiana*	*B. miyamotoi*
Свердловская обл.	58	46 (79.3)	45 (77.5)	37 (67.2)	2 (3.4)
Тюменская обл.	112	72 (64.3)	91 (81.3)	85 (75.9)	6 (5.4)

Все виды встречались примерно с одинаковой частотой. Виды *B. afzelii, B. garinii* имеют широкий ареал распространения, доминируют на всем евроазиатском континенте и отличаются

большим полиморфизмом. Присутствие этих видов на территории Свердловской и Тюменской областей не является эндемичной особенностью.

В результате определения видового разнообразия боррелий нами установлено присутствие в клещах *I. persulcatus* ранее не описанного для Свердловской и Тюменской областей вида боррелий — *B. miyamotoi*. Этот вид принадлежит к отдельной генетической группе боррелий, некоторые виды которой являются возбудителями возвратного тифа, но имеет экологические особенности, позволяющие ему занимать сходную экологическую нишу с боррелиями комплекса *B. burgdorferi* s.l. Уровень зараженности клещей *I. persulcatus* видом *B. miyamotoi* в обеих изученных областях не превышал 6% (см. таблицу). Низкая встречаемость *B. miyamotoi*, в сравнении с видами комплекса *Borrelia burgdorferi* s.l., может свидетельствовать о более позднем включении этого вида в состав данной паразитарной системы, либо о негативном характере отношений с другими боррелиями, присутствующими в организме клеща.

Вид *B. burgdorferi* s.s. ни в одной из проб не обнаружен. Этот вид боррелий встречается в Западной части России в клещах *I. ricinus*. Зарегистрированы также случаи обнаружения в отдельных популяциях клещей *I. persulcatus* в европейской части России, что свидетельствует о продвижении этого вида с запада на восток (Рябченко, Мамаев, 2007).

Нами отмечено абсолютное преобладание в природной популяции особей *I. persulcatus*, зараженных несколькими видами боррелий одновременно. Так, доля микстинфицированных клещей составила свыше 70% от общего количества зараженных клещей в обеих изученных областях. Наиболее часто клещи были заражены сразу тремя видами боррелий. Особый интерес представляет тот факт, что вид *B. valaisiana* встречался только в микстинфицированных клещах.

Для подтверждения результатов видоспецифической ПЦР было проведено выборочное секвенирование участка гена *16S rRNA* 25 образцов различных видов боррелий. Филогенетический анализ показал, что виды *B. afzelii* и *B. miyamotoi* представлены монофилетичными группами (рисунок). Так, в частности, все исследованные изоляты *B. afzelii* показали наибольшую гомологию с геновариантом *B. afzelii VS416* (AY3424). Нуклеотидные последовательности *16S rRNA* изолятов вида *B. miyamotoi* были на 99.8—100% идентичны последовательности геноварианта FR64b (AY604976), выделенного в Японии (Fukunaga et al., 1995).

Рисунок. Филогенетическое древо, построенное на основании гена 16S rRNA боррелий по алгоритму Neighbour-Joining, эволюционная дистанция рассчитана методом Maximum Composite Likelihood, поддержка бутстрепа — 500 реплик.

Боррелии вида *B. garinii* значительно различались по генетической структуре изученного участка гена *16S rRNA*. Полученные нами нуклеотидные последовательности показали наибольшую идентичность с двумя геновариантами — *B. garinii 20047* (D67018) и *B. garinii NT29* (DQ469881). Географическое распространение *B. garinii NT29* приурочено к ареалу обитания клещей *I. persulcatus*,

с этим геновариантом связано более 60% случаев заболевания ЛБ в Пермской и Новосибирской областях (Нефедова, Тетерин, 2009). Другой геновариант (*B. garinii 20047)* распространен по всему евроазиатскому континенту, встречается как в клещах *I. ricinus* — в Западной Европе, так и в *I. persulcatus*. Известно, что основными позвоночными хозяевами для *B. garinii 20047* выступают птицы, тогда как для генотипов *B. garinii NT29* и *B. afzelii VS416* — мышевидные грызуны (Kurtenbach et al., 2002). Эти данные позволяют предположить, что в циркуляции боррелий на исследуемой территории принимают участие и птицы и мелкие млекопитающие.

Данная работа является первым этапом комплексного исследования спирохет рода *Borrelia*, формирующих очаги ЛБ на территориях Свердловской и Тюменской областей. Полученные результаты указывают на необходимость дальнейших исследований, которые представляют не только научный интерес, но и большую практическую значимость.

ЛИТЕРАТУРА

Арумова Е. А., Воронцова Т. В. Клещевой боррелиоз (болезнь Лайма) в России // Дезинфекционное дело. 2000. № 2. С. 5—7.

Лесняк О. М. Лайм-боррелиоз. Екатеринбург, 1999. 125 с.

Нефедова В.В., Тетерин В.Ю. и др. Изоляция возбудителя иксодового клещевого боррелиоза из крови больных // Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. 2009. № 1. С. 63—66.

Рябченко А.В., Мамаев А.Л. Инфицированность клещей *Ixodes persulcatus*, отловленных весной 2006 г. в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка, спирохетами *Borrelia burgdorferi* s.l. // Бюллетень СО РАН. 2007. № 5. С. 58—61.

Fukunaga M., Takahashi Y. et al. Genetic and phenotypic analysis of *Borrelia miyamotoi* sp. nov., isolated from the ixodid tick *Ixodes persulcatus*, the vector for Lyme disease in Japan // Int. J Syst. Bacterio. 1995. Vol. 45. P. 804—810.

Liebisch G., Sohns B. et al. Detection and typing of *Borrelia burgdorferi* sensu lato ticks attached to human skin by PSR // J. Clinical Microbiology. 1998. Vol. 36. № 11. P. 3355—3358.

Kurtenbach K., De Michelis S. et al. Host association of *Borrelia burgdorferi* sensu lato — the key role of host complement // Trends in Microbiology. 2002. Vol.10. № 2. P. 74—79.

Ornstein K., Barbour A. G. A reverse transcriptase-polymerase chain reaction assay of *Borrelia burgdorferi 16S rRNA* for highly sensitive quantification of pathogen load in a vector // Vector Borne Zoonotic Disease. 2006. Vol. 6. P. 103—112.

Tamura K., Dudley J. et al. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. // Molecular Biology and Evolution. 2007. Vol. 24. № 8. P. 1596—1599.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ НЕСТАБИЛЬНОСТЬ У РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ ИЗ ПОПУЛЯЦИЙ СРЕДНЕГО УРАЛА ПРИ РАЗНЫХ УРОВНЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ

М.А. Фоминых, Л.Э. Ялковская

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: рыжая полевка, онтогенетическая нестабильность, модульное строение черепа, техногенное загрязнение.

Показателем онтогенетической нестабильности служит флуктуирующая асимметрия билатеральных структур (ненаправленные различия в проявлении признака на правой и левой стороне тела), изменение величины которой связывают с нарушениями стабильности развития при стрессирующем воздействии факторов различной природы (Захаров, 1987; Palmer, Strobeck, 2003; Van Dongen, 2006). Для млекопитающих, в том числе грызунов, показана возможность использования флуктуирующей асимметрии при изучении техногенного воздействия на природные популяции (Захаров и др., 2000), хотя полученные результаты не всегда однозначны. Примером могут служить работы по изучению влияния химического загрязнения среды в результате деятельности промышленных предприятий на асимметрию краниальных признаков. Так, при изучении влияния нефтепромышленного загрязнения на онтогенетическую нестабильность в природных популяциях грызунов было обнаружено как увеличение флуктуирующей асимметрии краниальных признаков (Velickovic, 2004), так и отсутствие ожидаемых изменений онтогенетического гомеостаза (Owen, McBee, 1990). Наряду с этим, у домовых мышей из населенных пунктов, расположенных вблизи крупных промышленных предприятий, наблюдалось достоверное уменьшение флуктуирующей асимметрии ряда краниометрических признаков (Гилева, Косарева, 1994).

Одной из причин противоречивости полученных результатов могут быть различия в проявлении асимметрии разных отделов комплексных морфологических структур. Примером таких структур служит нижняя челюсть грызунов, функционально и с позиции последовательности своего развития представленная несколькими отделами — модулями (Atchley, Hall, 1991; Leamy, 1993; Klingenberg et al., 2001, 2003).

Цель исследования: сравнить уровни онтогенетической нестабильности нижней челюсти с учетом ее модульного строения

у рыжей полевки из популяций Среднего Урала, обитающих при разных уровнях загрязнения среды тяжелыми металлами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе изучены 188 особей *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) из четырех местообитаний Среднего Урала, отловленные в 2006 г. (в фазу «роста» численности для всех рассматриваемых популяций). Районы исследований различаются по степени техногенного воздействия, обусловленного близостью предприятий медеплавильного производства — Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗа) и Кировоградского медеплавильного комбината (КМК). Основываясь на данных Е.Л. Воробейчика с соавторами (2006) по содержанию тяжелых металлов в лесной подстилке и накоплению кадмия и свинца в органах и скелете рыжей полевки из рассматриваемых регионов, изучаемые выборки были условно поделены на три группы, испытывающие техногенное воздействие разной силы («сильное», «умеренное» и «слабое») (табл. 1). Межпопуляционные сравнения онтогенетической нестабильности по каждому модулю проведены с помощью однофакторного дисперсионного анализа.

Изучаемые выборки состояли из самцов и самок трех возрастных классов, выделенных по выраженности альвеолярного бугорка в устье сфеноорбитальной щели (метод оценки краниального возраста).

Анализ асимметрии нижней челюсти рыжих полевок проведен с помощью метода геометрической морфометрии с применением Прокрустова метода (Klingenberg, McIntyre, 1998). В работе

Таблица 1. Количество особей (N) и степень техногенного воздействия на исследуемые выборки Cl. glareolus

Районы отловов	N	Степень техногенного воздействия
1. 1-6 км от СУМЗа 56°48’ с. ш. 59°55’ в. д.	32	сильное воздействие
2. Восточный склон горы Большой Сутук, Висимский заповедник, 18 км от КМК 57°22’ с.ш., 59°46’ в.д.	80	умеренное воздействие
3. Нижнесергинский район, 20-30 км от СУМЗа 56°40’ с. ш. 59°18’ в. д.	55	слабое воздействие
4. с.Шигаево, Шалинский район, 90 км от промышленных предприятий 57°15’с.ш., 58°44’ в.д.	21	

использовались оцифрованные изображения нижних челюстей полевок, полученные с помощью цифровой камеры Nikon Coolpix P5100 через окуляр стереомикроскопа Carl Zeiss Stemi 2000C при постоянном увеличении 6.5. На правую и левую ветви нижней челюсти было нанесено 12 меток. Двукратную расстановку, вычисление и выравнивание координат меток относительно размера центроида в прокрустовом пространстве проводили с использованием программ TPSdig и TPSrelw (Rohlf, 1998, 2001). Пять меток описывали форму переднего отдела (диастемной области — I модуль); семь — заднего отдела (нижнечелюстной дуги и отростков — II модуль) (рис. 1). Правомерность выделения этих модулей при изучении асимметрии нижней челюсти у грызунов показана в ряде работ, в том числе и нашими исследованиями на рыжей полевке (Фоминых (Елькина), Ялковская, 2008; Klingenberg et al., 2001; Leamy, 1993; Yalkovskaya et al., 2008).

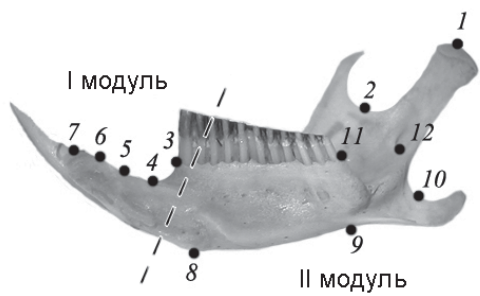


Рис. 1. Схема расположения меток на нижней челюсти Cl. glareolus (пунктирной линией обозначена граница между модулями).

При изучении асимметрии следовали методологии Палмера и Стробека (Palmer, Strobeck, 2003). Для каждой выборки был проведен двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA; смешанная модель: «особь» — случайный фактор; «сторона» — фиксированный). Это позволило выявить наличие направленной асимметрии (значимость фактора «сторона») в ряде случаев и значимость флуктуирующей асимметрии относительно ошибки расстановки для всех меток (эффект взаимодействия «особь» х «сторона» во всех случаях был значим ($p<0.05$)).

Величину индекса асимметрии, включающего как флуктуирующую, так и направленную асимметрию, для каждой метки рассчитывали на основании значений ее прокрустовых координат

на правой и левой стороне челюсти по формуле (Klingenberg, McIntyre, 1998):

индекс асимметрии $= v\ (R_x - L_x)^2 + (R_y - L_y)^2$,

где R_x и R_y — значение координат ландмарки правой, а L_x и L_y — левой ветвей нижней челюсти.

Проверка на нормальность распределения индексов асимметрии методом Колмогорова-Смирнова позволила исключить наличие антисимметрии для всех меток ($p>0.05$).

Интегральные оценки асимметрии модулей для каждого животного были получены путем усреднения индексов асимметрии соответствующих меток.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительный анализ данных выявил: 1) отсутствие половых различий по величине асимметрии обоих модулей; 2) неоднородность возрастного состава изучаемых выборок рыжей полевки (старшие возрастные классы, были в ряде случаев представлены единичными особями); 3) значимые различия между модулями нижней челюсти по величине онтогенетической нестабильности (асимметрия II модуля в два и более раз выше, чем I модуля) во всех изученных выборках независимо от силы техногенного стресса.

В дальнейший анализ асимметрии I и II модулей нижней челюсти рыжей полевки были включены животные только одного возрастного класса (наиболее многочисленная группа во всех выборках, включающая неполовозрелых и половозрелых сеголеток) без учета половой принадлежности.

Несмотря на разный уровень техногенного загрязнения местообитаний, значимых различий по асимметрии I модуля не обнаружено ($F_{(3;\ 97)} = 0.37$; $p = 0.770$) (рис. 2).

По II модулю межпопуляционные различия были высоко значимы ($F_{(3;\ 97)} = 9.73$; $p<0.001$), однако увеличение онтогенетической нестабильности в ответ на техногенный стресс прослеживается только при рассмотрении локального градиента загрязнения — импактная и фоновая зоны СУМЗа.

Высокие уровни асимметрии II модуля, сопоставимые со значениями у животных из импактной зоны СУМЗа, обнаружены у полевок из Висимского заповедника. Данные по загрязнению этого местообитания тяжелыми металлами позволяют предположить, что увеличение онтогенетической нестабильности у грызунов с данной территории может быть обусловлено техногенным стрессом, однако сходные уровни асимметрии обнаружены и у животных из окрестностей с. Шигаево, где техногенное воздействие ми-

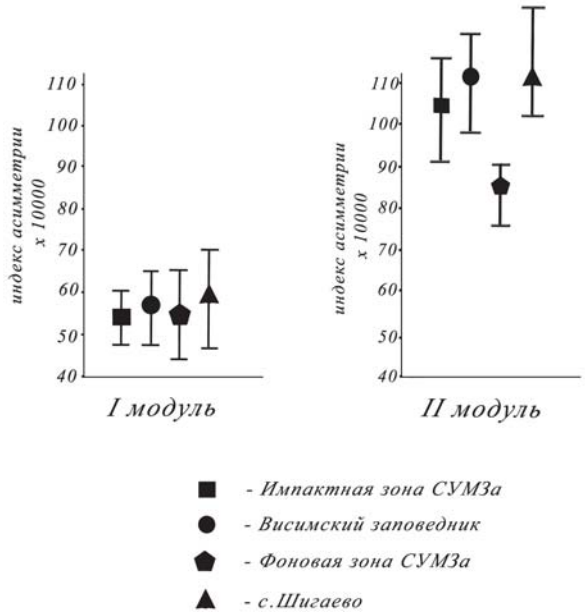


Рис. 2. Интегральный индекс асимметрии (среднее значение и 95%-й доверительный интервал) I и II модулей нижней челюсти Cl. glareolus.

нимально. Такой неожиданный результат, вероятно, связан со сложностью природы феномена флуктуирующей асимметрии, изменения которой могут быть связаны не только с интенсивным антропогенным воздействием, но и с другими как внешними, так и внутренними (генетическими) факторами. С. Шигаево значительно удалено от СУМЗа и КМК. По мере увеличения расстояния между популяциями возрастает вероятность межпопуляционных различий как по средовым факторам, так и по эколого-физиологическим и генетическим особенностям животных, что может найти отражение в уровнях онтогенетической нестабильности. Таким образом, участки в районе с. Шигаево могут рассматриваться в качестве контроля для зон СУМЗа и КМК только условно.

Несмотря на столь неоднозначные результаты, можно сделать следующие выводы: 1. Модульное строение нижней челюсти находит отражение как в уровнях онтогенетической нестабильности её отделов (величина асимметрии заднего отдела в два и более раз превосходит значения для диастемной области), так и в выраженности межпопуляционных различий, проявляющихся только по II модулю. 2. Не выявлено однозначной связи между уровнем онтоге-

нетической нестабильности и степенью загрязнения среды тяжелыми металлами.

Авторы выражают признательность канд. биол. наук А.В. Бородину, а также канд. биол. наук Ю.А. Давыдовой, канд. биол. наук С.В. Мухачевой, канд. биол. наук М.И. Чепракову, С.Б. Ракитину за предоставленные материалы, канд. биол. наук Е.А. Марковой — за ценные рекомендации. Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ (проекты № 08—04—00638, № 07—04—96124) и программы развития ведущих научных школ (НШ — 1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

ЛИТЕРАТУРА

Воробейчик Е.Л., Давыдова Ю.А., Кайгородова С.Ю. и др. Исследование мелких млекопитающих Висимского заповедника: вклад в популяционную экотоксикологию? // Результаты изучения природы Висимского биосферного заповедника. Екатеринбург, 2006. С. 108—129.

Гилева Э.А., Косарева Н.Л. Уменьшение флуктуирующей асимметрии у домовых мышей на территориях, загрязненных химическими и радиоактивными мутагенами // Экология. 1994. №3. С. 94—97.

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

Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев С.Г. и др. Здоровье среды: практика оценки. М.: Центр экологической политики России, 2000. 320 с.

Фоминых (Елькина) М.А., Ялковская Л.Э. Внутри- и межпопуляционные сравнения онтогенетической нестабильности нижней челюсти рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) // Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее. Екатеринбург, 2008. С. 296—303.

Atchley W.R., Hall B.K. A model for development and evolution of complex morphological structures // Biol. Rev. 1991. Vol. 66. P. 101—157.

Leamy L.J. Morphological integration of fluctuating asymmetry in the mouse mandible // Genetica. 1993. Vol. 89. P.139—153.

Klingenberg *P.C.,* Leamy L.J., Routman E.J., Cheverud J.M. Genetic architecture of mandible shape in mice: effects of quantitative trait loci analyzed by geometric morphometrics // Genetics. 2001. Vol. 157. P. 785—802.

Klingenberg P.C., McIntyre G.S. Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods // Evolution. 1998. Vol. 52. P. 1363—1375.

Klingenberg P.C., Mebus K., Auffray J.-C. Developmental integration in complex morphological structure: how distinct are the modules in the mouse mandible? // Evolut. Develop. 2003. Vol. 5. № 5. P. 522—523.

Owen R.D., McBee K. Analysis of asymmetry and morphometric variation in natural populations of chromosome-damaged mice // Texas J. Sci. 1990. Vol. 42. № 4. P. 319—332.

Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry analyses revisited // Developmental instability: causes and consequences. N.-Y.: Oxford Univ. Press, 2003. P. 279—319.

Rohlf F.J. TPSrelw: relative warps, version 1.20. N.-Y.: State Univ. at Stony Book. (program), 1998.

Rohlf F.J. TPSdig, version 1.23. N.-Y.: State Univ. at Stony Book. (program), 2001.

Van Dongen S. Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: past, present and future // J. Evol. Biol. 2003. Vol. 19. P. 1727—1743.

Veličković M. Chromosomal aberrancy and the level of fluctuating asymmetry in black-striped mouse (*Apodemus agrarius*): effects of disturbed environment. Hereditas, 2004. P. 112—122.

Yalkovskaya L.E., El'kina M.A., Borodin A.V. Developmental instability of mandibular shape in voles Clethrionomys: modularity approach // 11th International conference on rodent biology «*Rodens et spatium*», Myshkin, 2008. P. 150.

ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ДЕНТИНОВЫХ ТРАКТОВ ДЛЯ ОЦЕНКИ ГИПСОДОНТИИ КОРНЕЗУБЫХ ПОЛЕВОК ВЕРХНЕПЛИОЦЕНОВОГО АЛЛЮВИАЛЬНОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ЗВЕРИНОГОЛОВСКОЕ (ЮЖНОЕ ЗАУРАЛЬЕ)

Т.Л. Фоминых, Н.В. Погодина

Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург

Ключевые слова: верхний плиоцен, дентиновые тракты, корнезубые полевки, Южное Зауралье.

Зверинголовское является единственным плиоценовым местонахождением Южного Зауралья, поэтому так важно его точное и полное описание и анализ добытых там остатков. Описание зубов полевок данного местонахождения было сделано ранее (Погодина, 1997), однако измерение их дентиновых трактов не проводилось.

Исследованы 462 щечных зуба полевок из местонахождения Зверинголовское, хранящиеся в коллекции кафедры зоологии Уральского госуниверситета. В данной работе использовано видовое определение, сделанное, в основном, по первым нижним молярам (M_1) одним из авторов (Погодина, 1997; Стефановский, Погодина, 2005). Изучение дентиновых трактов позволило точнее определить видовую принадлежность двух M_1 рода *Mimomys* из группы *polonicus — pliocaenicus*. Ранее оба эти зуба были определены как *M. polonicus* Kowalski, но их лингвальные тракты сильно отличаются по высоте (0.35 мм и 1.1 мм). Это позволило отнести более низкотрактовый зуб к виду *M. hajnackensis* Fejfar, представляющему более раннюю стадию развития группы. Надо отметить, что зубы разного эволюционного уровня присутствуют среди представите-

лей всех родов, то есть, как и в большинстве аллювиальных местонахождений, в Зверинголовском имеет место перемыв материала из более древних слоев в более молодые. Большее количество древнего материала происходит из старых сборов (1970—1972, 1991 гг.), хотя и старые и новые сборы (1994—1995 гг.) неоднородны. К наиболее ранним представителям фауны местонахождения относятся виды: *Pliomys* sp., *Promimomys gracilis* Kretzoi, *Borsodia* ex gr. *betekensis* Zazhigin, *M. hajnackensis* и *M.* ex gr. *hintoni* Fejfar. Зубы этих полевок, вероятно, переотложены из среднеплиоценовых слоев. Верхнеплиоценовые полевки представлены видами: *Pr. baschkirica* Suchov, *B. petenyii* Mehely, *B. steklovi* Zazhigin, *M. polonicus*, *M. reidi* Hinton, *M. hintoni*. У верхнеплиоценовых полевок значения коэффициента вариации для дентиновых трактов составляют от 8 до 19%, причем заметно повышена изменчивость высоты лингвального тракта. Эти результаты сходны с таковыми, полученными для других плиоценовых местонахождений (Тесаков, 2004). Также, на примере *M. hintoni* и *P. baschkiricus* показано, что разница в высоте трактов отражает не только эволюционный уровень объектов, но и их видовые особенности.

ЛИТЕРАТУРА

Погодина Н.В. Полевки (Rodentia, Arvicolinae) в фаунах мелких млекопитающих верхнего плиоцена и эоплейстоцена Южного Урала и Зауралья: дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 193 с.

Стефановский В.В., Погодина Н.В. Опорный разрез среднего-верхнего плиоцена Южного Зауралья // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2005. Т. 13. № 6. С. 89—100.

Тесаков А.С. Биостратиграфия среднего плиоцена — эоплейстоцена Восточной Европы. М., 2004. 247 с.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ МОГИЛЬНИКА (*AQUILA HELIACA* SAV.) В СТЕПНОМ ЗАУРАЛЬЕ И НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

А.В. Хлопотова

Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург

Ключевые слова: спектры питания, трофические связи, Aquila heliaca.

Орел-могильник *(Aquila heliaca* Sav.*)* — вид, внесенный в качестве редкого в Красную книгу МСОП (категория UV), приложения различных конвенций по охране редких видов Европы, Красную

книгу РФ (категория 2), региональные Красные книги. Программы мониторинга и восстановления редких видов животных подразумевают изучение численности популяции, ее динамики, ареала, местообитаний, пространственной и генетической структуры популяции, ее демографических параметров — плодовитости, смертности и успешности размножения, изучение питания и влияния антропогенных факторов. Трофические отношения — один из наиболее важных аспектов, характеризующих биологию вида.

Могильник считается пластичным в отношении трофических связей. При этом отчетливо выражена их изменчивость: географическая, сезонная, индивидуальная. Основные работы по питанию могильника выполнены в середине — второй половине XX столетия. Данных за последние десятилетия не много. Однако условия существования вида постоянно изменяются, что требует усилий по изучению его питания. В работе представлен анализ трофических связей могильника в степном Зауралье (центральная часть видового ареала) и в южной тайге Среднего Урала (северный предел распространения на Урале).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование питания могильника проводили традиционным методом анализа остатков из-под гнезд и погадок. Несмотря на расширение в последние десятилетия методического арсенала в данной области, этот метод не утратил своего значения и остается едва ли не единственно возможным при изучении питания взрослых птиц (Шепель, 2008). Работа содержит результаты анализа материалов, предоставленных научным руководителем, доц. каф. зоологии Уральского госуниверситета В.А. Коровиным. Автор принимал участие в анализе сборов от четырёх гнезд на территории музея-заповедника «Аркаим» (1995 г.) и от одного гнезда у пос. Наследницкий (2004—2006 гг.) Оба эти пункта административно относятся к Брединскому р-ну Челябинской области, географически — к степному Зауралью. От гнезда на Среднем Урале (Сысертский р-он Свердловской обл.) изучены материалы за 1995 г. Полученные материалы анализировались в совокупности с опубликованными ранее (Коровин, 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Большинство пернатых хищников сталкивается с различными экологическими условиями на протяжении своей жизни, в частности, при смене районов обитания в ходе годового цикла — в периоды гнездования, зимовки, миграций. Разнообразию экологичес-

ких ситуаций соответствует значительная пластичность трофических связей. Тем не менее, на фоне значительного разнообразия кормовых объектов можно выделить несколько основных, составляющих основу питания. Объекты, входящие в категорию основных кормов, должны соответствовать приемам охоты хищника и быть достаточно многочисленными в природе.

Авторами работ по питанию могильника отмечается необычайно широкий состав жертв, как в размерном, так и в таксономическом отношении: от бурозубок и мышевидных грызунов до корсака и сурка; от рептилий и насекомых до уток и гусей, хищных птиц, мертвой рыбы и падали. В качестве основных объектов питания практически во всех частях ареала выделяются млекопитающие: сурки, суслики, мышевидные грызуны (Ушков, 1949; Лобачев, 1967; Забарный, 1968; Соломатин, 1970; Кустов, 1981; Рябцев, 1997). В конце XX в. получены данные, свидетельствующие о существенном изменении спектра питания могильника. Доминирующее положение в нем заняли птицы, составившие 70% всех жертв. Наиболее частой добычей является грач — 47% (Коровин, 2004).

По итогам анализа материалов за 1995 и 2004—2006 гг. нами получены спектры, представленные на рис. 1 и 2. В обоих спектрах птицы занимают доминирующее положение: 85 и 64%. Грач является основной добычей, составляющей 32—47% всех кормовых объектов. Выявленные нами особенности питания могильника подтверж-

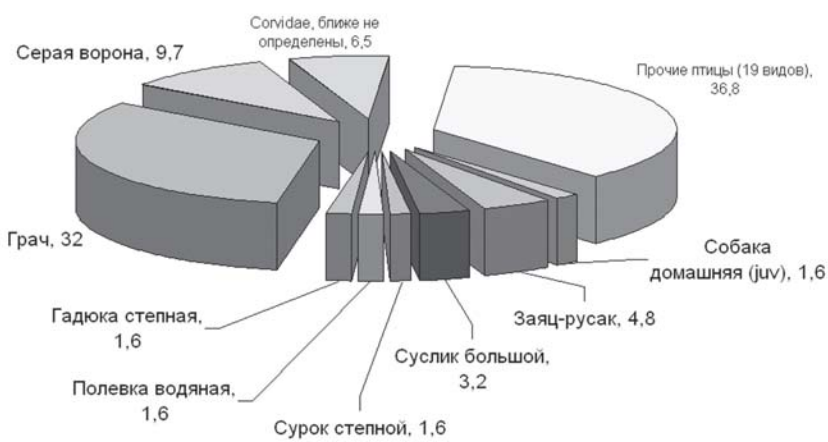


Рис. 1. Спектр питания могильника на территории музея-заповедника «Аркаим» (1995 г., четыре гнезда).

дают, что изменения спектра, установленные в степном Зауралье в начале 90-х гг., не случайны и носят стабильный характер.

Очевидно, существенное изменение спектров питания могильника является следствием антропогенной трансформации степных ландшафтов Зауралья. Численность сусликов в современном агроландшафте невысока. Но распашка степи способствовала росту численности врановых, в частности, грача, ставшего одним из доминантов в населении птиц (Рябов, 1982; Коровин, 2004). Пластичность трофических связей позволила могильнику приспособиться к новым условиям: специализируясь на добывании такого массового вида как грач, хищник гарантированно обеспечивает свое существование и выкармливание птенцов. Другие птицы, а также млекопитающие, ранее входившие в группу основных объектов, служат дополнительным кормом.

Подобное изменение трофических связей могильника отмечается и другими авторами. Так, в Татарстане из 7 изученных пар у двух в питании преобладали птицы, три пары питались почти исключительно врановыми и только две пары специализировались на млекопитающих (Павлов, 1999).

Для сравнения со спектрами, полученными в степном Зауралье, проанализировны материалы от самого северного из найденных на Урале гнездовий могильника. Поселение могильника в этом районе связывается с обитанием здесь популяции большого суслика, на добыче которого специализировалась данная пара (Коровин, 2004). Именно этот объект, с учетом его весовых характеристик, занимал основное место в рационе хищника до начала 80-х гг.

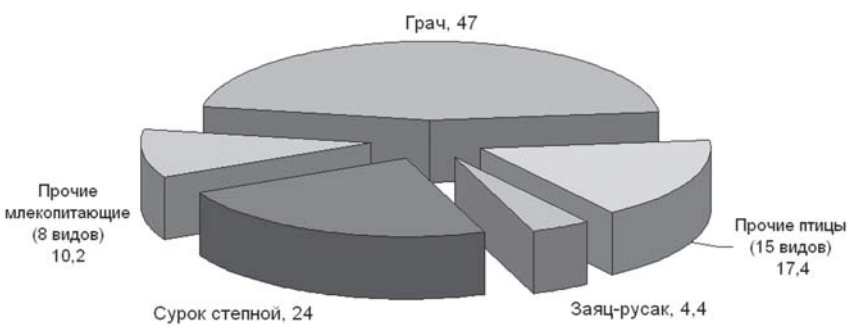


Рис. 2. Спектр питания могильника в окрестностях пос. Наследницкий (2004—2006 гг., одно гнездо).

Местная популяция большого суслика, находясь вблизи северного предела распространения, подвержена значительным межгодовым колебаниям численности. На фоне депрессии численности этого вида в 80-х — начале 90-х гг. в спектре питания могильника повышается доля других объектов — серой крысы (6.9%), сизого голубя (19%). Очевидно, однако, что обилие и доступность подобных объектов не постоянны. Поэтому, составляя в отдельные годы заметную часть спектра, они не могут претендовать на роль основных объектов питания в долгосрочной перспективе. Относительно постоянна доля серой вороны в спектре питания (10—12%), однако, добываясь с невысокой частотой, она, очевидно, также не покрывает основных пищевых потребностей хищника. По-видимому, такая несбалансированность питания на фоне депрессии основного объекта (большого суслика) могла стать основной причиной исчезновения гнездовья на Среднем Урале.

ВЫВОДЫ

1. Пластичность трофических связей могильника позволяет ему адаптироваться к широкому спектру экологических условий на протяжении годового цикла.

2. В антропогенно-трансформированных ландшафтах степного Зауралья основным объектом питания могильника в настоящее время является грач; это обеспечивает устойчивое существование популяции могильников в степном Зауралье.

3. Расселению могильника до южной тайги (Сысертский р-н Свердловской обл.)способствовало формирование лесополевого ландшафта, сходного с лесостепным, и обитание в этой местности популяции большого суслика. Однако в связи с нестабильностью краеареальной популяции в 90-е гг. XX в. суслик утратил роль основного объекта питания.

ЛИТЕРАТУРА

Забарный А.Ф. О питании орла-могильника в Кустанайской области // Орнитология. 1968. Вып. 9. С. 347—348.

Коровин В.А. Птицы в агроландшафтах Урала. Екатеринбург, 2004. 504 с.

Кустов Ю.И. Особенности экологии орла-могильника в Минусинской котловине // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1981. С. 71—74.

Лобачев В.С. Питание орла-могильника в северо-восточном Приаралье // Орнитология. 1967. № 9. С. 366—368.

Павлов Ю.И. Новое в питании орла-могильника в Татарстане // Королевский орел: распространение, состояние популяций и перспективы охраны орла-

могильника (Aquila heliaca) в России. Серия: редкие виды птиц. М., 1999. Вып. 1. С. 95.

Рябов В.Ф. Авифауна степей Северного Казахстана. М., 1982. 176 с.

Рябцев В. Орел-могильник на Байкале // Охота и охотничье хозяйство. 1997. № 7. С. 12—14.

Соломатин А.О. Питание орлов-могильников в Наурзумском заповеднике // Экология. 1970. № 3. С. 78—80.

Ушков С.Л. Орел могильник — *Aquila heliaca heliaca* Savigny в Ильменском заповеднике // Труды Ильменского государственного заповедника им. В.И. Ленина. Вып. 4. 1949. С. 182—201.

Шепель А.И. Возможности использования погадок при изучении питания хищных птиц миофагов // Изучение и охрана хищных птиц Северной Евразии: Иваново, 2008. С. 21—24.

ОТВЕТНЫЕ РЕАКЦИИ *ELODEA DENSA* ПРИ СОВМЕСТНОМ ДЕЙСТВИИ МАРГАНЦА И НИКЕЛЯ С ЦИНКОМ

О.С. Шабурова, О.Ф. Черноскутова

Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург

Ключевые слова: антиоксидантные системы, марганец, никель, совместное действие, Elodea densa.

Окружающая среда часто загрязняется несколькими металлами в высоких концентрациях, что отражается на состоянии растений. Токсическое действие ионов тяжелых металлов на ферментные системы и мембраны клеток вызывает окислительный стресс. Сопротивляемость растений действию микроэлементов включает в себя энзиматические и неэнзиматические механизмы.

Цель работы: исследование ответных окислительных и антиоксидантных реакций *Elodea densa* Planch при одновременном действии Mn + Zn и Ni + Zn в концентрациях 10, 50 и 100 мкМ/л по ионам. Задачи работы: оценка уровня стресса по перекисному окислению липидов (ПОЛ) активности антиоксидантных реакций, оценка состояния фотосинтетической системы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в модельных экспериментах. Растения *E. densa* экспонировали в течение трех дней в растворах солей Mn, Zn и Ni, а также смесях солей Mn + Zn и Ni + Zn в концентра-

циях 10, 50 и 100 мкМ/л по ионам. Контролем служили экземпляры, выращенные на дистиллированной воде. В опытах исследовали интенсивность ПОЛ, активность супероксиддисмутазы (СОД), глутатионредуктазы (ГР), пероксидазы (ПЕР), количество общих растворимых, мембрано-связанных SH групп и небелковых тиолов, интенсивность фотосинтеза.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведённых экспериментов было установлено, что при действии Mn и смеси Mn + Zn защитные реакции *E. densa* были связаны с координированной работой антиоксидантных систем. Действие смеси Ni + Zn вызывало повышение содержания растворимых и мембранных тиолов.

Действие смесей металлов на уровень ПОЛ зависело от концентрации. В варианте Mn + Zn при концентрациях 10 и 50 мкМ/л проявлялось антагонистическое действие ионов, при концентрации 100 мкМ/л действие ионов носило синергетический характер.

Низкая активность при возрастающих концентрациях Ni коррелировала с высоким уровнем ПОЛ (значение коэффициента Спирмена −0.78). Корреляция между активностью СОД и ГР в варианте Mn + Zn составила 0.91 (коэффициент Спирмена), что говорит о согласованности их работы в аскорбатном цикле. Прослеживается корреляция между активностью ГР и ПЕР на смесях Mn + Zn и Ni + Zn (коэффициент корреляции 0.91 и 0.80 соответственно), что характеризует их взаимосвязанное действие.

Максимальный уровень SH групп был выявлен в мембранно-связанных белках, что особенно заметно на смесях Mn + Zn и Ni + Zn. В варианте Ni + Zn содержание SH групп выше, чем в вариантах с отдельными металлами.

Известно, что марганец в смесях с другими тяжелыми металлами действует как протектор фотосинтетических процессов. При повышении концентрации Zn и Ni активность фотосинтеза снижалась, Mn действовал как активатор. При концентрации Mn + Zn 100 мкМ/л ингибиторное действие Zn снималось ионами Mn.

Таким образом, наши исследования показали, что защита от токсического действия смеси Mn + Zn обеспечивается согласованной активацией антиоксидантных ферментов. Mn в смеси с Zn действовал как протектор фотосинтеза. Смеси Mn + Zn и Ni + Zn обладали более выраженным токсическим действием на *E. densa,* чем отдельные металлы.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОВЫЛЕЙ СЕКЦИИ LEOSTIPA L. НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ ХАКАСИЯ

П.Д. Шаврова, М.В. Олонова

Томский госуниверситет

Ключевые слова: изменчивость, систематика, Хакасия, Stipa.

Ковыли секции Leostipa играют важную ценотическую роль, являясь доминантами и эдификаторами степных сообществ. Представители этой секции имеют большое хозяйственное значение, в основном как кормовые и декоративные, поэтому установление границ видов и их изменчивости имеет большое практическое значение. На территории Хакасии отмечается 4 вида секции Leostipa: *Stipa capillata* L., *S. krylovii* Roshev., *S. baicalensis* Roshev. и *S. grandis* P. Smirn. (Ревердатто, 1964; Цвелев, 1976; Ломоносова, 1990). Несмотря на кажущуюся хорошую морфологическую обособленность вышеперечисленных видов, до сих пор нет единого мнения об их объеме и статусе. К примеру, П.А. Смирнов (1967) считал неправомерным выделять *S. baicalensis* и указывал его как смесь трех видов.

Все виды ковылей морфологически связаны между собой и значения большинства признаков перекрываются (табл.1). При этом *Stipa capillata*, *S. krylovii* и *S. grandis* имеют уникальные признаки (в таблице выделены жирным шрифтом), а *S. baicalensis* такого признака не имеет, что ставит под сомнение его статус. Целью настоящей работы явилось уточнение видового состава и выявление морфологической изменчивости видов секции Leostipa на территории Хакасии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для изучения видов секции Leostipa и их морфологической изменчивости были использованы гербарные материалы, собранные авторами на территории Хакасии, а также коллекции, хранящиеся в гербариях TK, SSBG, NS, NSK и Гербария Кемеровского ботанического сада. Для выявления изменчивости основных морфологических признаков ковылей секции Leostipa на территории Хакасии были проведены специальные исследования варьирования признаков в популяциях. Материалы собирались по методу таксономического трансекта, предложенного А.К. Скворцовым. 15 исследованных выборок включали 319 образцов, принадлежащих

Таблица 1. Морфологические признаки ковылей родства Stipa capillata Хакасии (по: Рожевиц, 1934; Сергиевская, 1961, Ревердатто, 1964, Цвелев, 1976, Слюсаренко 1977, Ломоносова, 1990)

№	Признак	Виды			
		S. capillata	*S. krylovii*	*S. grandis*	*S. baicalensis*
1	Высота растения	30-130	20-60(90)	60-100	30(50)-70(100)
2	Диаметр листовой пластинки (мм)	0.5-1.3	0.3-0.5	0.6-0.7	0.4-0.7
3	Характер поверхности листвой пластинки	голые	голые или слегка шероховатые	голые	голые или слегка шероховатые
4	Длина язычка листа вегетативных побегов (мм)	(0.6)1-1.5(2.5)	0.2-0.8(1)	0.3-0.5	до 1.5
5	Длина метелки (см)	15-30	10-20	15-25	10-30
6	Длина ости (см)	12-20(28)	10-15	(20) 22-28.5	(7)11-20
7	Длина нижней скрученной части (мм)	3-5(-7.5)	**2-3**	5.5-7.5	3-4.5
8	Длина нижней цветковой чешуи (мм)	9-14	9-12	**15-17(18)**	(11)12-14(16)
9	Наличие коронки волосков у основания ости	**нет**	присутствует	присутствует	присутствует

к четырем видам секции Leostipa (табл. 2). Было исследовано 32 морфологических признака; шесть признаков, не изменяющиеся у видов секции Leostipa, были исключены из анализа, остальным были присвоены номера V1—V26 (V1 — высота растения; V2— окраска узлов; V3 — открытость среднего узла; V4 — соотношение между высотой репродуктивных и вегетативных побегов; V5, V6 — диаметр листовой пластинки репродуктивных и вегетативных побегов; V7, V8 — характер поверхности листовой пластинки репродуктивных и вегетативных побегов; V9, V10 — длина язычка репродуктивных и вегетативных побегов; V11, V12 — опушение язычка репродуктивных и вегетативных побегов; V13 — длина метелки; V14 — ширина метелки; V15, V16 — длина нижней и верхней колосковых чешуй; V17 — ломкость ости; V18 — длина ости; V19 — длина нижней скрученной части ости; V20 — длина волосков, опушающих ость; V21 — наличие коронки волосков при основании ости; V22 — длина антециума; V23 — длина каллуса; V24 — длина нижней цветковой чешуи; V25, V26 — характер поверхности влагалища стеблевого и вегетативного листа).

Данные были обработаны методом главных компонент (МГК) и факторного анализа в пакете программ STATISTICA 6.

Таблица 2. Исследованные выборки ковылей родства Stipa capillata на территории Республики Хакасия

№	Местонахождение	Местообитание	Видовая принадлежность	Количество особей
1	Аскизский р-н, оз. Соленое	каменистая степь	*S. capillata*	23
2	Аскизский р-н, оз. Туз	дерновинно-злаковая степь	*S. grandis*	34
3	Аскизский р-н, оз. Буланколь	разнотравно-злаковая степь	*S. capillata*	25
4	Аскизский р-н, оз. Хан-Куль	каменистый склон	*S. grandis*	7
5			*S. baicalensis*	19
6	Аскизский р-н, окр. с. Пуланколь	разнотравно-злаковая степь	*S. krylovii*	30
7	Аскизский р-н, восточная оконечность хр. Малый Саксыр	каменистая степь	*S. capillata*	21
8			*S. krylovii*	22
9			*S.grandis*	10
10	Аскизский р-н, южный мегасклон хр. Малый Саксыр, 3 км к западу от Второго Ключа	каменистая степь	*S. grandis*	6
11			*S. baicalensis*	18
12			*S. capillata*	16
13	Ширинский р-н, 6 км по тракту от с. Ирбитского в сторону Туманного	злаково-разнотравная степь	*S. krylovii*	40
15	Аскизский р-н, 4 км к С от оз. Буланколь	разнотравно-злаковая степь	*S. capillata*	28
10	Аскизский р-н, 1.5 км к З от оз. Буланколь	разнотравно-злаковая степь	*S. capillata*	20

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При анализе всего массива данных МГК совокупность объектов в осях первой и второй ГК разбилась на 3 массива, соединенных между собой (рисунок). Ядро верхнего левого массива составили популяции №№ 2, 4, 9, 10, которые по основным дискриминаторам были относены к *S. grandis.* Основная масса точек правого верхнего массива определила положение популяций 1, 3, 7, 12, 14 и 15, относящихся к *S. capillata.* В нижней части расположились объекты, принадлежащие популяциям 6, 8 и 13, относящиеся к *S. krylovii*, а особи, расположенные между этими тремя основными скоплениями точек, составили выборки 5 и 11, морфологически относящиеся к *S. baicalensis.*

Полученный разброс объектов был в основном обусловлен признаками листьев и цветков (табл. 3). Вдоль I оси ГК выделяется 3 морфологические группы, обусловленные, главным образом, признаками цветков (V16, V18, V19, V22). По второй оси ГК массив разбивается на две группы, и это разделение обусловлено глав-

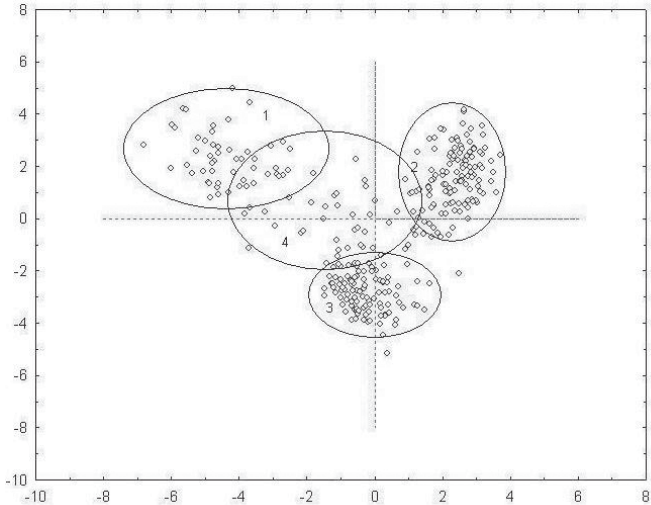


Рисунок. Проекция объектов секции Leostipa (n = 319) в осях I (абсцисса) и II (ордината) главных компонент: 1— Stipa grandis, 2 — S. capillata, 3 — S. krylovii, 4 — S. baicalensis.

Таблица 3. Коэффициенты корреляции значений морфологических признаков с I и II главными компонентами при анализе секции Leostipa на МГК (n = 319; значения коэффициентов менее 0.7 не указаны)

Признаки	Ось 1	Ось 2
V7		0.711
V9		0.761
V11		-0.712
V16	-0.886	
V18	-0.909	
V19	-0.909	
V21		-0.762
V22	-0.894	
V23	-0.734	
V24	-0.818	
Доля общей изменчивости, %	23.03	21.60

ным образом признаками листьев (V7, V9, V11), а также наличием коронки волосков при основании ости нижней цветковой чешуи. Анализ показал, что разброс массива данных в осях I и II ГК на основании признаков строения цветка и вегетативной сферы в целом соответствуют видам *Stipa capillata*, *S. krylovii* и *S. grandis*. Особое положение занимает группа, объединяющая три этих вида и связанная с ними переходными формами. Морфологически она относится

к *S. baicalensis*, который, как видно из табл.1, отличается от каждого из трех выше перечисленных видов, но не имеет собственных уникальных отличительных признаков, что подтверждает мнение П.А. Смирнова о «промежуточном» характере этого вида.

Проведенные исследования подтвердили нахождение *S. capillata*, *S. krylovii*, *S. grandis* и *S. baicalensis* на территории Хакасии и показали удовлетворительную морфологическую обособленность *S. capillata*, *S. krylovii* и *S. grandis*, в то время как популяции, определенные как *S. baicalensis*, имеют промежуточный характер.

ЛИТЕРАТУРА

Ломоносова М.Н. *Stipa* — Ковыль //Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 222—136.

Ревердатто В.В. Флора Красноярского края. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1964. Т. 2. 146 с.

Рожевиц Р.Ю. Ковыль — *Stipa* L. //Флора СССР. Л., 1934. Т. 2. С. 79—112.

Сергиевская Л.П. Флора Западной Сибири. Томск, 1961. Т. 12. Ч.1. С. 3102—3110.

Слюсаренко Л.П. *Stipa* — Ковыль // Злаки Украины (Анатомо-морфологический, кариосистематический и эколого-фитоценотический обзор). Киев, 1977. С. 405—424.

Смирнов П.А. О забайкальских волосовидных ковылях //Сист. зам. Герб. Томск. ун-та. 1967. № 84. С. 24—25.

Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.

ФЛОРА РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ПРУДОВ РЫБХОЗА «ПИХТОВКА» (ВОТКИНСКИЙ РАЙОН УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКИ)

В.С. Шалавина

Удмуртский госуниверситет, г. Ижевск

Ключевые слова: макрофиты, рыбохозяйственные пруды, флора прудов.

Рыбхоз «Пихтовка» на сегодняшний день является единственным крупным рыбохозяйственным предприятием в Удмуртской Республике (УР), и его гидроботаническое исследование проводится впервые.

Цель работы— изучить особенности формирования флоры рыбохозяйственных прудов Среднего Предуралья (на примере рыбхоза «Пихтовка»).

Задачи: 1) выявить флористический состав; 2) провести анализ систематической и экологической структуры флоры; 3) представить картину связей между прудами разного назначения и происхождения на основе сравнения флор.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа проводилась с июня по август 2008 г. маршрутно-детальным методом на территории рыбхоза «Пихтовка». Исследовано 18 прудов общей площадью более 500 га, выполнено 83 геоботанических описания. Для установления степени сходства флор использован коэффициент Жаккара. Дендрограмма сходства флор построена с помощью программы Statistica v 6.0 методом Single linkage (ближнего соседа).

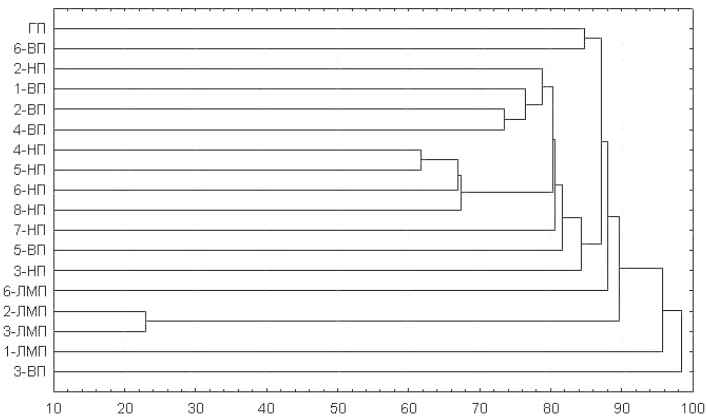


Рисунок. Дендрограмма сходства флористического состава прудов рыбхоза «Пихтовка». ГП – головной пруд, ВП –выростной пруд, НП – нагульный пруд, ЛМП – летний маточный пруд.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На исследованной территории произрастает 91 вид сосудистых растений из 49 родов и 28 семейств. Наибольшим видовым разнообразием представлены семейства Cyperaceae (13 видов), Salicaceae (11), Poaceae (10). Наиболее представительными родами являются *Salix* (11 видов), *Carex* (9), *Epilobium* (5), *Typha* (4), *Persicaria* (4).

Экологический спектр включает водное ядро флоры — гидрофиты (10 видов), группу прибрежно-водных растений — гелофиты (12) и гигрогелофиты (8), береговые (околоводные) растения — гигрофиты (51) и гигромезофиты (9). Такое соотношение экологических групп обусловлено характером использования водоемов и высокой степенью их антропогенной трансформации, а также подчеркивает уязвимость водного ядра флоры и демонстрирует достаточно высокую толерантность группы прибрежно-водных и околоводных растений к антропогенным факторам.

Кластерный анализ позволил выделить 4 группы прудов: 1 — нагульные, 2 — в основном выростные; 3 — головной и 6-й выростной пруд; 4 — летние маточные пруды (рисунок).

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА ОТВАЛАХ БАЖЕНОВСКОГО МЕСТОРОЖДЕНИЯ ХРИЗАТИЛ-АСБЕСТА

Х.И. Шаповалова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: промышленные отвалы, сукцессия, стадии формирования растительности, серийные сообщества.

Цель работы — выявление сукцессионных рядов растительности и характеристика серийных сообществ, формирующихся на хризатил-асбестовых промышленных отвалах с каменистым субстратом.

Задачи работы: 1) дать характеристику условий формирования растительного покрова на отвалах; 2) изучить видовой состав и структуру серийных сообществ, показать изменение этих показателей в процессе первичной сукцессии.

Район исследования расположен в восточных предгорьях Среднего Урала, в Уральской горной провинции, в подзоне южной тайги. Исследования первичной сукцессии проведены на одном из отвалов Баженовского месторождения хризатил-асбеста, законсервированном в 1982 г. Фактическая площадь отвала 242 га, общая высота 40 м. Отвал слагают вскрышные породы — серпентиниты, перидотиты, габбро, тальк-карбонатные породы, диориты, а также отходы сухого обогащения асбестовой руды. Верхний ярус отвала — выровненная площадка площадью 120 га. Первичная сукцессия здесь продолжается 26—27 лет. Пионерами зарастания являются *Pinus sylvestris* L. и *Betula pendula* Roth. Скорость формирования растительности в разных частях поверхности яруса неодинакова. Наиболее сформированы серийные сообщества в центральной и юго-восточной частях, удаленных от западной подветренной стороны зарастающей поверхности. Судя по возрасту сосен (25—26 лет), зарастание началось практически сразу после консервации отвала и к настоящему времени сформировался молодой березово-сосновый разнотравно-злаковый лес.

Периферийная часть поверхности верхнего яруса зарастает значительно медленнее, древостой здесь более разрежен, представлен 16-летней молодой порослью сосны и березы. Живой напочвенный

покров очень разрежен: травяно-кустарничковый ярус не сформирован, мохово-лишайниковый покров фрагментарен. Это более молодая стадия сукцессии.

Самую молодую стадию растительной сукцессии представляют сообщества 8-летнего подроста сосны и березы с участием осины, формирующиеся еще ближе к краю зарастающей поверхности. Живой напочвенный покров практически отсутствует, представлен небольшими латками мхов и лишайников. По самому краю в западной части зарастающей поверхности отвала встречается стланниковая форма *Pinus sylvestris* L.

Таким образом, все стадии первичной сукцессий представлены лесными сообществами разного возраста. Основными доминантами-эдификаторами на всех стадиях являются *Pinus sylvestris* L. и *Betula pendula* Roth., отличающиеся на разных стадиях сукцессии габитусом. От стадии к стадии происходит усложнение структуры молодых лесных сообществ: увеличиваются высота древесного яруса и сомкнутость крон, появляется подлесок, формируется живой напочвенный покров, повышается общее видовое разнообразие. Зарастание начинается почти в центре поверхности яруса и радиально распространяется к периферии. Представленный тип формирования растительности мы связываем с преобладанием западных и юго-западных ветров, с жестким ветровым режимом, характерным для данных условий. Такой вывод подтверждается стланиковой формой сосны на участках, подверженных наиболее сильной ветровой нагрузке.

Считаем, что важным фактором, сдерживающим формирование растительного покрова даже на относительно невысоких горизонтальных поверхностях отвалов, является ветер.

ОЦЕНКА СОВРЕМЕННОГО ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ Г. ТЮМЕНЬ МЕТОДОМ БИОИНДИКАЦИИ И БИОТЕСТИРОВАНИЯ

Н.В. Швецова, О.А. Алёшина

Тюменский госуниверситет

Ключевые слова: зоопланктон, качество воды, сапробность таксономическая структура.

Изучение экологического состояния малых водоемов г. Тюмень является весьма актуальным, так как они используются местным населением для отдыха. В этом направлении не изучены озера

Цимлянское и Липовое. В качестве биоиндикатора для диагностики состояния экосистем был использован зоопланктон. Сбор материала проводили в течение вегетационного сезона 2008 г. стандартными гидробиологическими методами.

В озере Цимлянское зафиксировано 40 видов, относящихся к трём основным систематическим группам: Cladocera — 10, Copepoda — 5, Rotifera — 25. Среди коловраток наиболее часто в течение сезона встречались (90 – 100%) представители р. *Brachionus* (*B. calyciflorus amphiceros* Pallas, *B. quadridentatus* Hermann) и *Fillinia longiseta* Schrank. Эти виды развиваются в массовом количестве в мелких хорошо прогреваемых водоёмах с высоким содержанием органических веществ. Из коловраток, питающихся смешанной пищей, отмечены *Asplanchna priodonta* Gosse, *A. herricki* de Guerne, *A. girodi* de Guerne. Присутствие трёх видов асплянхн в водоёме отмечается при сильной его эвтрофикации. В целом, в зоопланктоне оз. Цимлянское коловратки лидируют как по численности (66%), так и по биомассе (57%). Среди ветвистоусых рачков наиболее часто встречались представители р. *Bosmina* — *B. longirostris* (O. F. Muller) и *B. (Eub.) longispina* Leydig (80 – 90%). Из дафний обнаружены *D. longispina* (O. F. Muller) и *D. cucullita* Sars, частота встречаемости их не превышала 15%, что связано с сильным и долгосрочным цветением водоёма. Доля Cladocera по численности и биомассе в зоопланктоне оз. Цимлянское не превышала 6 и 7% соответственно. Среди веслоногих рачков постоянно в пробах присутствовали *Acanthocyclops viridis* (Jurine) и *Mesocyclops leuckarti* (Claus).

В оз. Липовое таксономическое разнообразие невысокое — 20 видов, из которых Cladocera — 11, Copepoda — 1, Rotifera — 8. Среди коловраток наибольшую встречаемость имела *Kellicottia longispina* (Kellicott) (70%), из ветвистоусых — *Daphnia cucullata* Sars и *D. longispina* (O. F. Muller) (80 – 90%). Среди Copepoda обнаружен один мелкий вид циклопов — *Thermocyclops oithonoides* Sars, — встречаемость которого составила 100%. В целом, в оз. Липовое по численности преобладали веслоногие (69%), а по биомассе — ветвистоусые ракообразные (61%). Доля коловраток составила 7 и 2% от общей численности и биомассы зоопланктона соответственно. Значительное развитие циклопов может указывать на наличие неблагоприятных экологических факторов в водоёме.

Для оценки сапробиологического состояния водоёмов был использован индекс сапробности. Величина данного показателя для оз. Цимлянское в среднем составила 2.1, а для оз. Липовое — 1.7, что соответствует классу «β-мезосапробная зона» и разряду

«β''-мезосапробная зона» и «β'-мезосапробная зона». Полученные показатели соответствуют классу качества вод 3 — «удовлетворительной чистоты». Однако в оз. Цимлянское в мае и сентябре сапробиологический индекс увеличивался до 2.75, что приводит к изменению зоны сапробности до «α-мезосапробная» и класса качества воды до 4 — «загрязненная». По степени токсичности вода в озерах является «слаботоксичной».

ИЗУЧЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ КОШАЧЬЕЙ ДВУУСТКИ *OPISTHORCHIS FELINEUS* НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

С.В. Шеховцов, А.В. Катохин, В.А. Мордвинов, Н.А. Колчанов

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск

Ключевые слова: митохондриальная ДНК, филогеография, Opisthorchis.

Кошачья двуустка *Opisthorchis felineus* (Opisthorchiidae, Trematoda) — паразит человека и животных. Описторхозом заражено около 2 млн. человек, главным образом, на территории России и республик бывшего СССР — Украины, Белоруссии, Казахстана и стран Прибалтики (Беэр, 2005).

Работ, посвященных изучению внутривидового полиморфизма описторхид, немного, что объясняется малым количеством пригодных для исследования морфологических признаков. Такие признаки как размеры и форма тела паразита находятся в значительной зависимости от условий среды, в особенности от вида организма-хозяина и интенсивности инвазии (Скрябин, Петров, 1950). Имеются исследования, в которых были установлены различия в ультраструктуре поверхности яиц *O. felineus* из различных регионов бывшего СССР (Беэр и др., 1990). Эти данные, а также исследования перекрестной заражаемости моллюсков описторхами из различных регионов (Герман, Беэр, 1987) позволили авторам сделать вывод о существовании нескольких отличающихся друг от друга изолятов *O. felineus*, приуроченных к крупным речным системам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе было использовано 119 образцов *O. felineus* из 10 популяций (табл. 1, рисунок). ДНК выделяли либо растворением образца в гуанидинизотиоцианате с последующим переосажде-

Таблица 1. Характеристика исследованных популяций O. felineus. GD — генное разнообразие, Pi — нуклеотидное разнообразие, SD(GD) и SD(Pi) — стандартные отклонения соответствующих коэффициентов

Популяция	Географическое положение	Количество, экз.		GD	SD (GD)	Pi	SD (Pi)
		Образцов	Гапло-типов				
Новосибирск	Новосибирская обл., р. Обь	15	9	0.895	0.070	2.171	1.428
Томск	Томская обл., р. Обь	12	8	0.848	0.104	1.500	1.092
Куйбышев	Новосибирская обл., р. Омь (приток Иртыша)	10	4	0.533	0.180	0.600	0.587
Тобольск	Тюменская обл., р. Тобол	19	15	0.965	0.036	2.871	1.765
Мехонское	Курганская обл., р. Исеть (приток Тобола)	8	5	0.857	0.108	1.786	1.309
Сургут	ХМАО, р. Обь	8	7	0.964	0.077	1.929	1.391
Ханты-Мансийск	ХМАО, р. Обь	9	5	0.833	0.126	0.611	0.602
Сыртинское	Челябинская обл., р. Урал	11	6	0.800	0.114	1.782	1.256
Илек	Оренбургская обл., р. Урал	13	6	0.795	0.109	1.487	1.078
Воронеж	Воронежская обл., р. Дон	14	5	0.604	0.150	0.549	0.538
Вся выборка		119	51	0.983	0.004	1.652	1.085

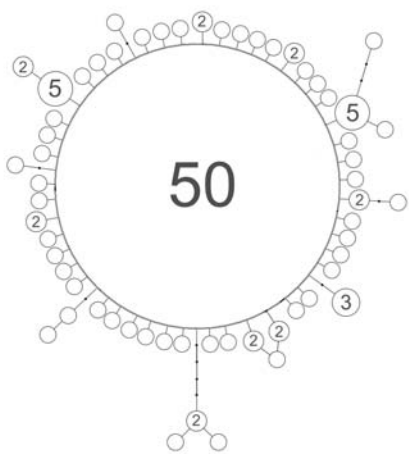


Рисунок. Сеть гаплотипов O. felineus. Числа обозначают количество образцов, имеющих данный гаплотип.

нием, либо стандартным фенол-хлороформным методом. Амплификация фрагмента производилась с использованим системы вложенных праймеров. Полученный фрагмент (далее *cox3*) имел длину 641 п.н. и включал в себя 3' конец гена *cox3* (561 п.н.), частичную последовательность (26 п.н.) гена тРНК-His и участок длиной 54 п.н., находящийся между ними. Секвенирование проводилось на автоматическом секвенаторе ABI PRISM 3100 в межинститутском центре секвенирования СО РАН. Обработка результатов проводилась при помощи программы Arlequin v.3.1. Сеть гаплотипов была построена вручную.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего был обнаружен 51 гаплотип и 55 вариабельных сайтов. Сеть гаплотипов показана на рисунке. Наибольшее количество образцов (50 или 42%) относились к главному гаплотипу. 39 гаплотипов из остальных 50 были представлены всего одним образцом, 8 гаплотипов — двумя, один — тремя и два — пятью образцами. Большинство минорных гаплотипов отличались от главного одной-двумя заменами. Для выборки в целом нуклеотидная изменчивость мала, в то время как гаплотипическая изменчивость имеет достаточно высокие значения (см. табл.1). По мнению J.C. Avise (2000), это может свидетельствовать о быстрой экспансии популяции, имевшей изначально малый эффективный размер; то есть время экспансии было достаточным для появления новых гаплотипов, но мало для накопления значительного количества замен.

Попарные значения коэффициента генетической дифференциации F_{ST} для всех изученных популяций представлены в табл. 2. Видно, что для большинства популяций они близки к нулю и лишь в двух случаях превышают 0.1; в остальных случаях значения F_{ST} не является значимым. Точный тест дифференциации популяций (Exact test of population differentiation) не выявил достоверной дифференциации ни для одной пары популяций. Дисперсионный анализ (AMOVA) показал, что 99% всех различий приходятся на разнообразие внутри популяций и лишь 1% — на различия между популяциями. Эти данные свидетельствуют о том, что, по-видимому, даже на такой значительной территории популяции *O. felineus* почти не отличаются друг от друга генетически.

Тест распределения попарных замен (mismatch distribution) показал унимодальное распределение, характерное для популяций, прошедших в недавнем прошлом «бутылочное горлышко». По приблизительным оценкам, демографическая экспансия *O. felineus* началась несколько тысяч лет назад.

Таблица 2. Попарные значения коэффициэнтов генетической дифференциации

	Новосибирск	Томск	Куйбышев	Тобольск	Мехонское	Сургут	Ханты-Мансийск	Сыртинское	Илек
Новосибирск	-								
Томск	0.000	-							
Куйбышев	0.058	0.020	-						
Тобольск	0.000	0.004	0.102*	-					
Мехонское	0.000	0.000	0.065	0.000	-				
Сургут	0.000	0.000	0.102*	0.000	0.000	-			
Ханты-Мансийск	0.000	0.000	0.011	0.004	0.000	0.000	-		
Сыртинское	0.000	0.000	0.020	0.020	0.002	0.000	0.000	-	
Илек	0.001	0.000	0.014	0.023	0.000	0.000	0.000	0.000	-
Воронеж	0.045	0.010	0.000	0.086	0.048	0.082	0.000	0.011	0.006

*Примечание: * — значения являются значимыми при p<0,05.*

Известно, что в период позднеплейстоценового оледенения, максимум которого пришелся на период 18—20 тыс. лет назад (Барышников, Маркова, 2002), климатические условия на рассмотренной территории были значительно жестче, чем в настоящее время. Поскольку известно, что потенциальные окончательные и вторые промежуточные хозяева *O. felineus* могли в то время обитать на значительной части территории, составляющей ареал *O. felineus* сегодня, как минимум — на территории юга современной России и севера Казахстана (Барышников, Маркова, 2002), мы предполагаем, что причиной бутылочного горлышка явилось вымирание первых промежуточных хозяев (моллюсков), обладающих и наибольшей чувствительностью к температурным условиям и незначительной способностью к миграции. По-видимому, лишь в небольшом по площади районе существовали условия для поддержания природного очага *O. felineus*, то есть для сосуществования трех хозяев — моллюска, рыбы и млекопитающего. Следует отметить, что даже при небольшом снижении температуры, по сравнению с нынешней, вода становится непригодной для жизни первых промежуточных хозяев *O. felineus*, как, например, в настоящее время в р. Енисей.

ВЫВОДЫ

Исследованные популяции *O. felineus* из трех речных систем отличаются друг от друга незначительно, что обусловлено их об-

щим происхождением. Наиболее хорошо соответствует нашим данным модель, предполагающая распространение *O. felineus* из рефугиума после окончания зырянского оледенения.

ЛИТЕРАТУРА

Барышников Г.А., Маркова А.К. Животный мир (териокомплексы позднего плейстоцена) // Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов северной Евразии за последние 130 000 лет. М., 2002. С. 123—137.

Беэр С.А. Биология возбудителя описторхоза М.: Тов. науч. изд. КМК. 2005. 336 с.

Беэр С.А., Гибода М., Дитрих О. Дифференциация яиц *Opisthorchis felineus* по ультраструктуре наружних мембран // Мед. паразитология. 1990. Т. 5. С. 48—51.

Герман С.М., Беэр С.А. Восприимчивость моллюсков *Bithynia inflata* из разобщенных популяций к заражению *Opisthorchis felineus* из разных очагов описторхоза // Паразитология. 1987. Т. 21. С. 585—588.

Скрябин К.И., Петров А.М. Надсемейство Opisthorchoidea Faust, 1929 // Трематоды человека и животных / Под ред. Скрябина К.И. М., 1950. Т. 4. С. 81—328.

Avise J.C. Phylogeography: the history and formation of species. Cambridge, 2000. 447 p.

МЕЖВИДОВАЯ И ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОМПЛЕКСА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ КРЫЛА ВИДОВ РОДА *PIERIS* SHRANK, 1801 (LEPIDOPTERA: PIERIDAE), ОБИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ СТАВРОПОЛЬСКОГО КРАЯ

А.О. Шкурихин, Т.С. Ослина

Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург

Ключевые слова: геометрическая морфометрия, крыло, морфологическая изменчивость, Северный Кавказ, Pieris.

В пределах рода огородных белянок *Pieris* Shrank, 1801 (Lepidoptera, Pieridae) существует группа видов, морфологически сходных с *P. napi* (Linnaeus, 1758), которые в литературе принято называть «группой видов *P. napi*». Некоторые авторы рассматривают эту группу в качестве «надвида» и не склонны описывать отдельные формы в качестве самостоятельных видов, другие в то же время разделяют виды, подвиды, формы и вариации на основе мелких, плохо идентифицируемых различий (Некрутенко, 1990; Tuzov et al., 1997).

На Среднем Урале обитает номинативный подвид *P. napi napi* (Gorbunov, 2001; Львовский, Моргун, 2007). Для Северного Кавказа в рамках комплекса видов (надвида) *P. napi* L. указаны следую-

щие таксоны: *P. napi* L. (1758), *P. bryoniae* Hübner (1790), *P. dubiosa* Röber (1907), неотип которого идентичен лектотипу *P. pseudorapae* Verity (1908). Также с *pseudorapae* некоторые специалисты отождествляют подвид *P. napi caucasica* Verity (1908). По мнению П.Ю. Горбунова (Gorbunov, 2001), все таксоны данного комплекса неотличимы по признакам, которые традиционно используются для идентификации видов рода *Pieris*, а именно: по структуре гениталий, форме андрокониальных чешуй у самцов и числу хромосом ($n=25$). Различия обнаружены лишь в особенностях крылового рисунка и вольтинизме. Для *bryoniae* характерно густое темное напыление вдоль жилок крыла, а для *dubiosa* — наоборот, почти полная редукция данного напыления, причем номинативный подвид по данному признаку занимает промежуточное положение. Ситуация осложняется очень высокой степенью изменчивости крылового рисунка, благодаря которой отнесение особи к тому или иному таксону является довольно субъективным и условным.

В Европе с целью решения данной проблемы были проведены исследования электрофоретической подвижности белков *P. napi*, *P. bryoniae*, *P. pseudorapae balcana* (Geiger, 1985), однако биохимические различия между данными таксонами, по мнению некоторых авторов, незначительны (Tolman, 1997). Опыты по гибридизации тех же таксонов, проведенные З. Лорковичем (1985), показали, что бабочки, принадлежащие к рассматриваемой группе, свободно скрещиваются и дают плодовитое потомство. В соответствии с этим, в ряде сводок таксоны *napi*, *bryoniae*, *pseudorapae* (=*dubiosa*) относят к одному полиморфному виду, принимая два последних в ранге инфраподвида (Некрутенко, 1990; Львовский, Моргун, 2007).

Тем не менее, в результате опытов по гибридизации *P. bryoniae* и *P. napi*, проведенных в Западной Европе, обнаружена посткопулятивная изоляция и снижение жизнеспособности гибридов. Для изучаемых таксонов, обитающих на территории России, исследования по электрофорезу белков или по гибридизации не проводились (Gorbunov, Kosterin, 2003).

Согласно одной из последних сводок (Каталог..., 2008), *P. bryoniae* рассматривается как самостоятельный вид, в то время как *P. dubiosa* (= *pseudorapae*) не упоминается. По наблюдениям А.Л. Львовского и Д.В. Моргуна (2007), бабочки фенотипов *dubiosa* и *napi* никогда не наблюдались в одном локалитете. Ю.П. Некрутенко (1990) утверждает, что на Кавказе бабочки группы *napi* представлены в различных типах ландшафтов различными экологическими формами. В силу отсутствия конкретных эксперимен-

тальных данных для территории Кавказа нельзя сказать определенно, являются ли *dubiosa* и *napi* экологическими формами одного вида или разными видами (Некрутенко, 1990).

Многообразие форм *P. napi* объясняется в ряде случаев спецификой микроклиматических условий. Многие авторы связывают явление полифенизма в степени меланизации с особенностями терморегуляции бабочек (Watt, 1968). Обнаружено, что бабочки *Pieris occidentalis* и *Pieris napi* из более северных широт имеют более темную окраску вентральной стороны крыльев (Kingsolver, Wiernasz, 1987). Тенденция к большей меланизации показана также для горных популяций *Pieris napi adalwinda* в Норвегии (Espeland et al., 2007). Известно также, что меланин играет важную роль в иммунных реакциях у чешуекрылых (Freitak et al., 2005).

Изучение изменчивости морфологических признаков белянок группы *napi* на Северном Кавказе представляется весьма актуальным. В силу того, что разделение таксонов по качественным признакам затруднительно, необходима разработка количественных критериев для разграничения данных групп.

Цель исследования — изучение морфологической изменчивости и проверка однородности выборки белянок группы *P. napi* из некоторых местообитаний вида на Северном Кавказе по размерам и форме переднего крыла, а также по меланиновым элементам крылового рисунка. Мы предполагаем, что описанный для Северного Кавказа фенотип *P. dubiosa* отличается от номинативного подвида *P. napi* не только степенью меланизации крыла, но и его пропорциями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В нашей работе рассмотрены выборки белянок *P. napi* и *P. rapae* из окрестностей станицы Незлобная Георгиевского района Ставропольского края. Энтомологический материал был любезно предоставлен Ивановым А.В., Рупышевой Т.А., Погодиным С.Н. Для сравнения использовали выборки брюквенницы с территории Среднего Урала из окрестностей д. Фомино Сысертского района (Свердл. обл.) (табл. 1). Определение видовой и половой принадлежности особей проводили по генитальным структурам (Некрутенко, 1990; Gorbunov, 2001).

Крылья бабочек были предварительно отпрепарированы и оцифрованы с верхней и нижней стороны на сканере Epson Perfection 2480 PHOTO при разрешении 2400 dpi. Все препараты гениталий и коллекция крыльев белянок хранятся в лаборатории эволюционной экологии ИЭРиЖ УрО РАН. Для изучения метрических характе-

Таблица 1. Объемы выборок P. napi и P. rapae

Вид	Место сбора	Год	Объём, экз.		Коллекторы
			самцы	самки	
P. napi	Ставропольский край, ст. Незлобная	2007	21	14	Иванов А.В., Рупышева Т.А., Погодин С.Н.
		2008	60	20	
P. rapae		2007	1	-	
		2008	3	1	
P. napi	Свердл. обл., окр. д. Фомино	2007	26	31	Захарова Е.Ю., Ослина Т.С.

ристик крыла кавказской выборки *P. napi* нами разработана система промеров (рис. 1). Все измерения проводили на передних левых крыльях в модуле tmorphogen6 пакета программ IMP.

Анализ внутренней морфологической разнородности выборки *P. napi* проводили по первой главной компоненте изменчивости промеров крыла с помощью метода *k*-средних для обучения байесовских классификаторов (k-means clustering) и с помощью метода разделения гетерогенных выборок (mixture analysis) в программе Past1.88.

Для проверки результатов классификации воспользовались методами геометрической морфометрии. Полученные изображения обрабатывали в пакетах программ TPS и MorphoJ 1.00b. В программе tpsDig провели расстановку 19 меток (landmarks), взаимное расположение которых описывает форму крыла (см. рис. 1). Далее оценили межвидовые различия по форме крыла с помощью канонического анализа в программе MorphoJ 1.00.

Измерения размеров элементов крылового рисунка проводили по оцифрованным изображениям крыльев с помощью программы SIAMS Photolab 4.0.4.x-r4679. В работе мы использовали ранее разработанную схему промеров меланиновых элементов крылово-

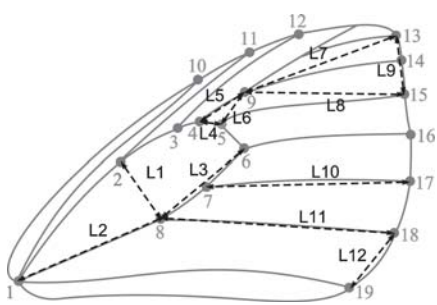


Рис 1. Схема расстановки меток (landmarks) и промеров (штриховые линии) переднего крыла.

го рисунка (рис. 2). Промеры с 1 по 11 выполнены на дорзальной стороне крыла, промеры с 12 по 17 — на вентральной стороне крыла. Все анализируемые признаки были разделены на две группы: I группа — параметры апикального затемнения (признаки 1 – 6); II группа — размеры пятен крылового рисунка (признаки 7 – 17).

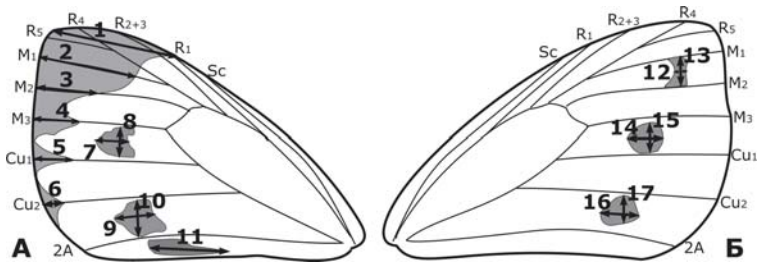


Рис. 2. Схема промеров меланиновых элементов рисунка переднего крыла P. napi. А — дорзальная сторона, Б — вентральная сторона.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно данным литературы, на территории Среднего Урала обитает номинативный подвид *P. napi*. Анализ комплекса изучаемых признаков *P. napi* из Свердловской области методами разделения смешанных выборок (mixture analysis) и *k*-средних (*k*-means clustering) показал отсутствие гетерогенности внутри этой выборки.

Далее мы провели анализ внутренней гетерогенности выборки *P. napi* с Северного Кавказа. У самцов на первую главную компоненту (PC 1) изменчивости промеров крыла приходится 57.8% общей дисперсии, у самок — 71.9%. Наибольший вклад в первую главную компоненту вносят промеры L7, L8, L10 и L11, то есть признаки, характеризующие ширину маргинальной области крыла. Затем по полученным значениям PC 1 провели разделение особей *P. napi* на морфологически однородные группы с помощью двух независимых статистических методов. Группы однозначно классифицируемых особей расценивали как фенотипический класс.

Результаты анализа выборки самцов *P. napi* (рис. 3) показали наличие двух однозначно классифицируемых групп особей, а также «зону неопределенности», для которой результаты независимых методов противоположны. Доля однозначных классификаций равна 75%. Следовательно, в имеющейся выборке присутствуют особи двух отличимых по ширине маргинальной области крыла фенотипов, принадлежащих либо двум различным видам, либо инфра-

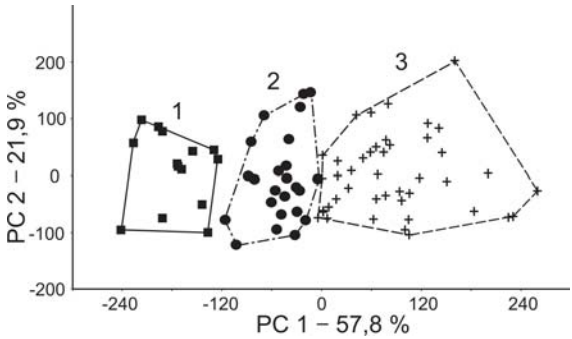


Рис. 3. Ординация самцов P. napi в пространстве первых двух главных компонент изменчивости промеров крыла. Здесь и на рис. 4: 1 — фенотипический класс 1, 2 — «зона неопределенности», 3 — фенотипический класс 2.

подвидовым формам. Особей с широкой маргинальной областью в выборке несколько больше, чем особей с узкой маргинальной областью. Результаты анализа промеров переднего крыла самок, как и в случае самцов, показали наличие в выборке *P. napi* двух однозначно классифицируемых фенотипических классов особей (рис. 4), а также «зону неопределенности», для которой результаты противоположны. Доля однозначных классификаций — 85%. Количество особей с широкой маргинальной областью крыла значительно превышает количество особей с узкой.

С целью оценки величины различий по форме переднего крыла между морфологическими группами *P. napi*, использовали канонический анализ. В качестве внешней группы использовали выборку *P. rapae*. Результаты представлены на рис. 5 (в силу недо-

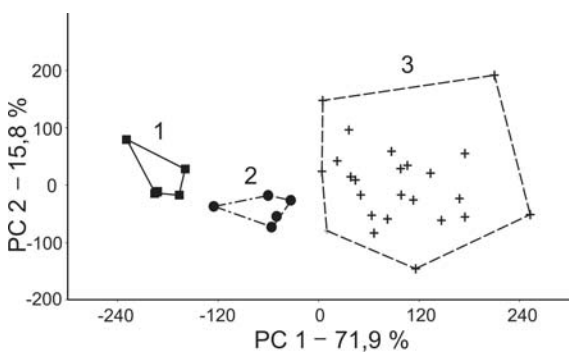


Рис. 4. Ординация самок P. napi в пространстве первых двух главных компонент изменчивости промеров крыла.

статочного объема выборки самок, для них данный анализ не проводили). На первую каноническую ось (CVA 1) приходится 47.9% общей дисперсии формы крыла, на вторую ось (CVA 2) — 33.5% общей дисперсии, на третью (CVA 3) — 18.6%.

Рис. 5. Результаты канонического анализа формы крыла самцов изучаемых видов Pieris. 1 — P. rapae; 2 — P. napi, фенотипический класс 1; 3 — P. napi, фенотипический класс 2; 4 — P. napi, «зона неопределенности».

Вдоль CVA 1 в основном проявились различия между фенотипическими классами 1 и 2, «зона неопределенности» лежит ближе ко второму классу, а выборка *P. rapae* — к первому. Вдоль CVA 2 четко проявились различия между выборкой *P. rapae* и группами *P. napi*. Значения обобщенных расстояний Махаланобиса (табл. 2) между группами статистически значимы. Из таблицы 2 следует, что сильнее всего от остальных групп отличается выборка *P. rapae*. Фенотипический класс 1 в равной степени удален от класса 2 и «зоны неопределенности», в то время как различия между двумя последними группами минимальны.

Вследствие того, что фенотипы *P. napi* и *P. dubiosa* отличаются лишь по степени выраженности крылового рисунка, мы сравнили обнаруженные нами однозначно классифицируемые морфологические группы по меланиновым элементам крылового рисунка самцов (рис. 6).

Самцы двух фенотипических классов *P. napi* значимо отличаются ($D^2=8.42$; $p<0.05$) по степени выраженности меланиновых элементов крылового рисунка. Для фенотипического класса 1 характерна меньшая степень меланизации переднего крыла, чем для класса 2.

Таблица 2. Обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) между изучаемыми морфологическими группами P. napi и выборкой P. rapae

Группы		*P. rapae*	Фенотип. класс 1	Фенотип. класс 2	«Зона неопр.»
P. rapae		-	6.205	6.149	5.779
P. napi	Фенотип. класс 1	$p<0.001$	-	3.853	3.726
	Фенотип. класс 2	$p<0.001$	$p<0.001$	-	2.355
	«Зона неопр.»	$p<0.001$	$p<0.001$	$p<0.001$	-

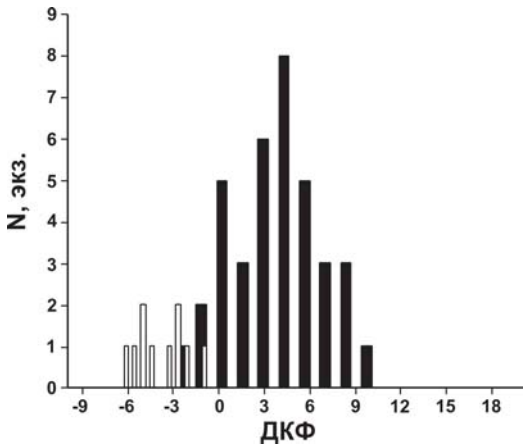


Рис. 6. Результаты дискриминантного анализа изменчивости меланиновых элементов крылового рисунка самцов P. napi двух фенотипических классов.

Таким образом, в выборке *P. napi* мы обнаружили две группы особей, достоверно различающиеся по форме крыла и крыловому рисунку. Для первой группы характерны узкая маргинальная область и низкая степень меланизации, в то время как для второй группы наоборот характерны широкая маргинальная область и значительная степень меланизации переднего крыла.

Согласно данным литературы, фенотип *P. dubiosa* отличается от *P. napi* предельным осветлением крылового рисунка; следовательно, фенотипический класс 1 можно идентифицировать как *P. dubiosa*, а фенотипический класс 2 — как *P. napi*. По нашим данным эти таксоны отличаются не только по крыловому рисунку, но и по пропорциям крыла. Это свидетельствует в пользу точки зрения В.К. Тузова с соавторами (1997), согласно которой *P. dubiosa* следует считать самостоятельным видом, фенотипически близким к *P napi.* Тогда особей, принадлежащих к «зоне неопределенности» между данным ви-

дом и *P. napi*, предположительно можно рассматривать как гибридных. Если придерживаться позиций Ю.П. Некрутенко (1990), А.Л. Львовского и Д.В. Моргуна (2007), то фенотипы *P. napi* и *P. dubiosa* нужно считать экологическими формами одного вида, отличающимися не только по степени меланизации крыла, оценка которой без выполнения специальных промеров весьма субъективна, но и по количественными характеристиками формы крыла.

Авторы выражают признательность д-ру биол. наук, профессору А.Г. Васильеву за помощь в освоении методов геометрической морфометрии и интерпретацию результатов; П.Ю. Горбунову за консультации по вопросам экологии и систематики изучаемых видов и предоставленную литературу; канд. биол. наук А.В. Иванову, Т.А. Рупышевой, канд. биол. наук Н.В. Погодиной, С.Н. Погодину — за выборки белянок с территории Ставропольского края.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 07-04-96096, программы развития ведущих научных школ (НШ — 1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279), Президиумом УрО РАН по поддержке сотрудничества ученых УрО, СО и ДВО РАН и Президиумом УрО РАН (грант поддержки молодых ученых).

ЛИТЕРАТУРА

Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России / Отв. ред. С.Ю. Синев. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2008. 424 с.

Львовский А.Л., Моргун Д.В. Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2007. 443 с.

Некрутенко Ю.П. Дневные бабочки Кавказа. Киев: Наук. думка, 1990. 216 с.

Espeland M., Aagaard K., Balstad T. et al. Ecomorphological and genetic divergence between lowland and montane forms of the Pieris napi species complex (Pieridae, Lepidoptera) // Biol. Jour. of the Linnean Soc. 2007. Vol. 92. P. 727—745.

Freitak D., Vanatoa A., Ots I. et al. Formation of melanin-based wing patterns is influenced by condition and immune challenge in Pieris brassicae. // The Netherlands Entomological Society «Entomologia Experimentalis et Applicata», 2005. Vol. 116. P. 237—243.

Geiger H.J., Sholl A. Systematics and evolution of Holarctic Pierinae (Lepidoptera). An enzyme electrophoretic approach // Experentia. 1985. Vol. 41. P. 24—29.

Gorbunov P. Y. The butterflies of Russia: classification, genitalia, keys for identification (Lepidoptera: Hesperoidea and Papilinoidea). Ekaterinburg: «Thesis», 2001. 320 pp.

Gorbunov P., Kosterin O. The butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in nature. Moscow: Rodina & Fodio, Cheliabinsk: «Gallery Fund», 2003. 393 pp.

Kingsolver J.G., Wiernasz D.C. Dissecting correlated characters: adaptive aspect of phenotypic covariation in melanization pattern of *Pieris butterflies* // Evolution. 1986. Vol. 43. № 3. P. 491—503.

Lorcovic Z. Enzyme electrophoresis and interspecific hybridization in Pieridae (Lepidoptera) // J. Res. Lep. 1986. Vol. 24. № 4. P. 334—358.

Tolman T. Butterflies of Britain and Europe. Field Guide. London, 1997. 320 pp.

Tuzov V.K., Bogdanov P.V., Devyatkin A.L. et al. Guide to the Butterflies of Russia and adjacent territories (Lepidoptera, Rhopalocera). Vol. 1. Hesperiidae, Papilionidae, Pieridae, Satyridae. Moskow: Pensoft., 1997. 480 pp.

Watt W.B. Adaptive significance of pigment polymorphism in *Colias butterflies*. I. Variation of melanin pigment in relation to thermoregulation // Evolution. 1968. Vol. 22. № 3. P. 437—458.

ОРБИТОЦЕНОЗЫ Г. ИЖЕВСКА: ОСОБЕННОСТИ ПОЧВ И ТРАНСФОРМАЦИИ ФЛОРЫ

В.А. Шувалова, И.Р. Нафикова, В.А. Шадрин

Удмурдский госуниверситет, г. Ижевск

Ключевые слова: кислотность, орбитоценоз, тяжелые металлы, хлориды.

Целью данного исследования является выявление особенностей придорожных почв и связанных с ними особенностей формирования флоры. Для этого были поставлены следующие задачи: 1) выбор трех участков, соответствующих функциональным зонам города: центр, окраина и окрестности (Ильминских, 1993); 2) определение pH почвы, содержания в ней тяжелых металлов (Cu, Zn) и определение концентрации хлорид-ионов весной (после схода снега) и летом; 3) изучение и сравнение флоры и растительности выделенных участков. Исследования по загрязнению почвы нами уже освещались ранее (Шувалова, Шадрин, 2008). Изучение состава флоры и описание растительности производилось по общепринятой методике (Полевая ..., 1959—1976).

Значения pH почвы в центре города как весной, так и летом выше, чем в окрестностях, что связано с интенсивной антропогенной нагрузкой на этом участке. На участках окраины и окрестностей не наблюдается сезонных изменений значений pH. По-видимому, не последнюю роль здесь играют природные экотопы, сохранившиеся по обочинам дорог и смягчающие антропогенное воздействие. Вблизи автомагистрали на всем ее протяжении обнаружено превышение содержания подвижной меди примерно в 10 раз по сравнению с фоновыми показателями. Ни по сезонам, ни на протяжении изучаемых участков мы не обнаружили различий в содержании этого элемента, что свидетельствует о равномерности его накопления в орбитоценозах. В то же время отмечена тенденция накопле-

ния подвижного цинка в летний период по сравнению с весенним. При этом превышение содержания его в центре составляет примерно 20 раз, в окрестностях и за городом — 10 раз. Максимальная концентрация хлорид-иона в почве наблюдается в центре, главным образом, в весенний период. Это объясняется высокой транспортной нагрузкой в этой зоне и тем, что здесь часто используется песчано-соляная смесь с большим содержанием соли.

Анализ основных параметров антропогенной трансформации флоры (Шадрин, 2000) позволил отметить следующее: доля синантропных видов в целом составила 60%, причем прослеживается явное уменьшение их числа по направлению от центра города к окрестностям; доля десяти ведущих семейств одинакова на всем протяжении изучаемых объектов и довольно высока — 81%; доля малолетников, составляющая в целом для всех участков более 30%, более высока за городом.

ЛИТЕРАТУРА

Ильминских Н.Г. Флорогенез в условиях урбанизированной среды (на примере городов Вятско-Камского края): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1993. 36 с.

Полевая геоботаника. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т.1; 1960. Т. 2; 1964. Т. 3; 1976. Т. 4

Шадрин В.А. Флористические параметры в оценке синантропизации флоры // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. Материалы V раб. совещ. по сравнительной флористике. СПб.: БИН РАН, 2000. С. 288 — 300.

Шувалова В.А., Шадрин В.А. Особенности городских почв орбитоценозов г.Ижевска // Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее. Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий», 2008. С. 326 — 327.

ХАРАКТЕРИСТИКА СИНАНТРОПНОГО КОМПОНЕНТА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ТРОПЫ «БАРОНСКАЯ ПЕТЛЯ» (ПРИРОДНЫЙ ПАРК «РЕКА ЧУСОВАЯ»)

З.К. Шушаричева

Уральский госуниверситет им. А.М. Горького, г. Екатеринбург

Ключевые слова: синантропный компонент, флора сосудистых растений, экологическая тропа.

Синантропизация представляет собой процесс изменения растительного покрова под влиянием различных факторов антропогенного происхождения, который сопровождается обеднением

видового состава флоры Земного шара в целом и флор отдельных районов, заменой коренных растительных сообществ производными и синантропными, замещением эндемичных растений космополитными, стенотопных — эвритопными, всеобщим обеднением и унификацией растительного покрова.

Фиксация состояния растительности на этапе становления природного парка является фундаментом для дальнейших мониторинговых исследований растительного покрова, она поможет оценить уровень допустимой рекреационной нагрузки на экологическую тропу.

Цель работы: выявить и охарактеризовать синантропный компонент флоры сосудистых растений экологической тропы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Природный парк «Река Чусовая» расположен на западе Свердловской области в подзоне южнотаежных темнохвойных пихтово-еловых лесов. Общая площадь парка составляет 77 146 га. Исследования проводились в 2007 – 2008 гг. в устье р. Межевая Утка, на правом берегу, на экологической тропе «Баронская петля». Протяженность тропы 5 км. Были изучены все растительные сообщества экологической тропы и собран гербарий сосудистых растений, мхов и лишайников.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Флора экологической тропы включает 217 видов сосудистых растений, относящихся к 140 родам и 46 семействам, 30 видов являются синантропными, относятся к 25 родам и 15 семействам. Ведущие семейства во флоре экологической тропы: Poaceae (23 вида, 10.6%), Asteraceae (22 вида, 10.1%), Rosaceae (20 видов, 9.2%), Cyperaceae (14 видов, 6.5%), Fabaceae (12 видов, 5.5%), Ranunculaceae (10 видов, 4.6%), Scrophulariaceae (10 видов, 4.6%), Caryophyllaceae (8 видов, 3.7%), Lamiaceae (8 видов, 3.7%), Salicaceae (6 видов, 1.7%). Исходя из спектра ведущих семейств, флору экологической тропы можно отнести к условно-европейскому типу (Хохряков, 2000).

Синантропный компонент флоры выделялся с использованием работ: Горчаковский, 1983, 1999; Туганаев, Пузырев, 1988; Бакин и др., 2000; Третьякова, Мухин, 2001; Куликов, 2005. Ведущие семейства синантропной флоры: Asteraceae (5 видов, 16.7%), Lamiaceae (5 видов, 16.7%), Poaceae (3 вида, 10%), Polygonaceae (3 вида, 10%), Fabaceae (2 вида, 6.7%), Rubiaceae (2 вида, 6.7%), Rosaceae (2 вида, 6.7%).

В синантропном элементе флоры явно преобладанют травянистые многолетники (70%), что характерно для синантропных флор

Среднего Урала (Горчаковский и др., 2005). Среди травянистых многолетников 40% занимают корневищные травы, 23% синантропных видов являются малолетними травами.

В эколого-ценотическом плане в синантропной флоре исследуемой территории преобладают мезофиты (80%), другие экологические группы включают от 3.3 до 16.7%. Такое соотношение характерно и для синантропных флор Среднего Урала в целом.

Виды синантропной фракции отнесены к разным ценотическим группам, но основная часть видов является луговыми растениями (33%). Присутствуют лесолуговые (17%), опушечно-луговые, рудеральные, сегетальные (по 13%), лугово-болотные (7%) и лесные (3%) растения.

Все синантропные растения можно разделить на две флорогенетические группы: антропофиты (27%) и апофиты (73%). Апофитный элемент представлен лесолуговыми растениями (23%), рудеральными (14%), опушечно-луговыми и лугово-болотными (по 9%). Преобладают луговые растения (45%). Среди антропофитов преобладают сегетальные виды (50%), также присутствуют опушечно-луговые (25%), лесные и рудеральные (по 12%).

Спектр геоэлементов синантропной флоры экологической тропы составляют евросибирские и голарктические (по 10%), космополитные (17%) и европейские (20%) виды, преобладают евразиатские растения (43%). Все виды (евразиатские, европейские, космополитные и др.) в составе синантропного компонента исследуемой территории являются эвритопными. Стенотопные растения отсутствуют.

В исследуемом районе основу синантропной флоры составляют бореальные растения (74%), что соответствует преобладанию апофитов над антропофитами. Плюризональные растения составляют 23%, неморальные — 3%.

Антропофиты различают по времени, способу иммиграции и степени натурализации. По времени иммиграции выделяют археофиты (иммигрировавшие до XV в.) и кенофиты (мигрирующие после XV в.) — в нашем районе их равное количество. Это может быть свидетельством относительно недавнего активного освоения исследуемой территории, связанное с развитием горнодобывающей промышленности и увеличением населения на Урале в XVII в.

Основную часть пришлых растений составляют виды, непреднамеренно привнесенные человеком — ксенофиты (75%). Небольшую часть (25%) составляют эргазиофиты — одичавшие, вышедшие из культуры.

Пришлые растения в подавляющем большинстве способны расселяться и успешно существовать только на нарушенных местообитаниях (эпекофиты составляют 87%). Лишь 13% видов являются агриофитами, то есть могут становиться компонентами естественных сообществ.

ВЫВОДЫ

Флора экологической тропы включает 217 видов сосудистых растений, относящихся к 140 родам и 46 семействам. Из них синантропный компонент состоит из 30 видов, которые относятся к 25 родам и 15 семействам. В биоморфологическом спектре синантропного элемента преобладают травянистые многолетники (70%). В эколого-ценотическом отношении преобладают луговые мезофиты; все виды эвритопные; доминируют евразиатские бореальные виды. Среди антропофитов археофиты и кенофиты представлены в равном количестве; по способу расселения преобладают ксенофиты. Основную часть пришлых растений составляют виды, непреднамеренно привнесенные человеком.

ЛИТЕРАТУРА

Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситников А.П. Сосудистые растения Татарстана. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2000. 496 с.

Горчаковский П.Л. Антропогенная трансформация и восстановление продуктивности луговых фитоценозов. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 1999. 156 с.

Горчаковский П.Л., Золотарева Н.В., Коротеева Е.В., Подгаевская Е.Н. Фиторазнообразие Ильменского заповедника в системе охраны и мониторинга. Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий». 2005. 192 с.

Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург — Миасс: «Геотур», 2005. 537 с.

Третьякова А. С., Мухин В. А. Синантропная флора Среднего Урала. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2001. 148 с.

Туганаев В.В., Пузырев А.Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та. 1988. 128 с.

Хохряков А.П. Таксономические спектры и их роль в сравнительной флористике // Ботан. журн. 2000. Т. 85. № 5. С.1 —11.

СОДЕРЖАНИЕ

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ
PINUS SYLVESTRIS ЯКУТИИ И СМЕЖНЫХ РЕГИОНОВ
(СРЕДНЕЙ СИБИРИ, ЗАБАЙКАЛЬЯ И ПРИАМУРЬЯ)
Д.С. Абдуллина, И.В. Петрова 5

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
TULIPA BIEBERSTEINIANA
В РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ
Ю.З. Абдулхакова, М.И. Жеребцова 8

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЗАПАСОВ
ЛИШАЙНИКОВОГО ПОКРОВА НА ГАРЯХ
С.Ю. Абдульманова 10

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАЗМЕЩЕНИЯ
СТЕПНОГО СУРКА (*MARMOTA BOBAK*, MULLER, 1776)
В ПРЕДУРАЛЬЕ
Е.В. Безуглов 14

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ
КУТИКУЛЫ *PYRRHOCRIS APTERUS* L.
Е.А. Болховитина, Е.Н. Хорольская, О.А. Маканина 16

АНАЛИЗ ВИДОВОГО СХОДСТВА ФИТОЦЕНОЗОВ
С УЧАСТИЕМ ЗЛАКА *MELICA TURCZANINOWIANA* OHWI
Е.А. Бондаревич 17

МИКРОСАТЕЛЛИТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТИХООКЕАНСКОЙ ТРЕСКИ
GADUS MACROCEPHALUS TILESIUS (GADIDAE)
М.Е. Бурякова, М.В. Шитова, А.М. Орлов 19

МОДУЛЬНЫЙ ПОДХОД К АНАЛИЗУ ИЗМЕНЧИВОСТИ
МОРФОСТРУКТУРЫ ПОБЕГОВ ЭНДЕМИЧНЫХ УРАЛЬСКИХ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *THYMUS* И *SAUSSUREA*
Е.В. Быструшкина, А.Г. Быструшкин 22

О ВОЗМОЖНОЙ СВЯЗИ МЕЖДУ РАЗМЕРАМИ ТЕЛА
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПАРАЗИТИРУЮЩИХ НА НИХ
ГАМАЗОВЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARI: GAMASINA)
Н.П. Винарская, М.В. Винарский 25

КАК ПРОТИВОРЕЧИЯ МЕЖДУ ТАКСОНОМИСТАМИ ВЛИЯЮТ
НА РЕЗУЛЬТАТЫ МАКРОЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ?
(НА МАТЕРИАЛЕ ПРЕСНОВОДНЫХ GASTROPODA ЗАПАДНОЙ СИБИРИ)
М.В. Винарский 29

АНАТОМИЯ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ И РАЗВИТИЕ МИКОРИЗЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ОРХИДНЫХ ХМАО
Д.Ф. Гайсина 32

РАЗДЕЛЕНИЕ СЕМЕЙСТВ ULIDIIDAE И OTITIDAE (DIPTERA) НА ОСНОВАНИИ МОРФОЛОГИИ ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ
Т.В. Галинская 34

ОЦЕНКА ИНТЕНСИВНОСТИ ПОГЛОЩЕНИЯ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ БЕЛЫХ БЕРЕЗ ВДОЛЬ ВЫСОТНОГО ГРАДИЕНТА Г. ИРЕМЕЛЬ
В.Д. Горбунова 37

ДИНАМИКА МОРФОПРОСТРАНСТВА И МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ТАКСОЦЕНОВ ГРЫЗУНОВ В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА
Ю.В. Городилова, И.А. Васильева 41

КАКОВО ПРОИСХОЖЕНИЕ ТРИПЛОИДНОГО ТЮЛЬПАНА (*TULIPA RIPARIA*)?
М.И. Жеребцова, А.О. Копеев 51

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ПО ПИТАНИЮ АЗИАТСКОГО БАРСУКА (*MELES LEUCURUS* HODGSON, 1847) В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «ПРИПЫШМИНСКИЕ БОРЫ»
О.С. Загайнова 53

МОЛЛЮСКИ В ПИТАНИИ АЗИАТСКОГО БАРСУКА (*MELES LEUCURUS* HODGSON, 1847) НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ И В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ
О.С. Загайнова, М.Е. Гребенников 57

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СПЕЦИФИКА РЕПРОДУКТИВНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА В ЛЕСОПАРКОВОМ ПОЯСЕ ЕКАТЕРИНБУРГА
Д.В. Змеева 62

МЕЖВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МЫШЕЙ РОДОВ *APODEMUS*, *MUS* И *SYLVAEMUS* УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА ПО ЛИНЕЙНЫМ ПАРАМЕТРАМ КРАНИАЛЬНОГО СКЕЛЕТА
С.В. Зыков 66

АВТОСТЕРИЛИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ *GLADIOLUS TENUIS* НА ЮЖНОМ УРАЛЕ
О.В. Зюзина 73

ИСКОПАЕМЫЕ ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ НАВЕС СВЕТЛЫЙ НА РЕКЕ СЕРГЕ (СРЕДНИЙ УРАЛ)
Е.П. Изварин 75

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРНЫХ УСЛОВИЙ В ПЕРИОД РАЗВИТИЯ ГУСЕНИЦ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА (*LYMANTRYA DISPAR* L.) НА ЭНДОГЕННУЮ АКТИВНОСТЬ ПЕРЕКИСНОГО ОКИСЛЕНИЯ ЛИПИДОВ МЕМБРАН ДОЧЕРНЕГО ПОКОЛЕНИЯ
Г.И. Клобуков, Е.М. Андреева, Н.В. Шаталин, Т.М. Стрельская 79

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДЕМОГРАФИЯ ЧЕЛОВЕКА: ОБЩЕЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ И РОЛЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ
И.П. Колотова 83

ФОРМИРОВАНИЕ АРЕАЛА РОТАНА-ГОЛОВЕШКИ (*PERCCOTTUS GLEHNI* DYBOWSKI, 1877) В ВОДОЕМАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ
А.С. Корзун 86

ЧУЖЕРОДНЫЕ КОРОТКОЦИКЛОВЫЕ РЫБЫ В ВОДОЕМАХ ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ
К.А. Корляков 88

К ЭКОЛОГИИ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ УРАЛА
А.Н. Красногорова 89

ДИНАМИКА КИСЛОТНОСТИ ПОЧВ В РАЙОНЕ МАГНЕЗИТОВОГО ЗАПЫЛЕНИЯ
Н.А. Кузьмина 92

ГИСТОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ «ГИПЕРТРОФИРОВАННОЙ» СЕЛЕЗЕНКИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ
У.И. Кундрюкова 93

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS*) СРЕДНЕТАЕЖНЫХ, ПОДТАЕЖНЫХ И СЕВЕРОЛЕСОСТЕПНЫХ РАЙОНОВ ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ
З.В. Кутаева, О.Н. Жигилева 97

ЦЕНОПОПУЛЯЦИОННЫЙ МОНИТОРИНГ ВИДОВ ИЗ СЕМЕЙСТВА ОРХИДНЫЕ НА ТЕРРИТОРИИ ИЛЬМЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЧЕЛЯБИНСКАЯ ОБЛАСТЬ)
С.А. Лесина 99

ИЗМЕНЧИВОСТЬ НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА *CHONDRULA TRIDENS* В ЛЕСОСТЕПНОМ РЕГИОНЕ (НА ПРИМЕРЕ ПЕНЗЕНСКОЙ ОБЛАСТИ)
Е.В. Логунова 104

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ АЛКАЛОИДОНОСНОСТИ У РАСТЕНИЙ ФЛОРЫ ПРЕДУРАЛЬЯ
М.Р. Лугманова 105

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ ПРИРОДНОГО ПАРКА КОНДИНСКИЕ ОЗЕРА
М.Ю. Лупинос *107*

НЕЛИНЕЙНЫЕ ФЕНОМЕНЫ В ЗВУКАХ ЭКСТРЕННОГО ПРОБУЖДЕНИЯ ОТ ЗИМНЕГО СНА У РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA: VESPERTILIONIDAE)
М.А. Манюкин *108*

НЕКОТОРЫЕ СТОРОНЫ ЭКОЛОГИИ СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА (*SALAMANDRELLA KEYSERLINGII*) В УСЛОВИЯХ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ
А.В. Матковский *111*

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ЛИШАЙНИКА *LOBARIA PULMONARIA* НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ
В.С. Микрюков *114*

ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ ИХТИОЦЕНОЗА КАРАСЕВОГО ВОДОЕМА НА ПРИМЕРЕ ОЗЕРА МАЛОЕ БУТЫРИНО (КУРГАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)
А.Г. Минеев, С.В. Ялковский *121*

ВЛИЯНИЕ СОДЕРЖАНИЯ В ВИВАРИИ НА ПРОПОРЦИИ ЧЕРЕПА ГРЫЗУНОВ (НА ПРИМЕРЕ ПОЛЕВОК РОДА *MICROTUS*)
Т.А. Миронова *123*

СТРУКТУРИРУЕМЫЕ ПРИЗНАКИ И ИХ ОБРАБОТКА МЕТОДОМ СЖАТЫХ ОТОБРАЖЕНИЙ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ПОЛИМОРФИЗМА *AGROPYRON CRISTATUM*
А.А. Монтиле, С.И. Неуймин *128*

ПРОДУКТИВНОСТЬ БУКВИЦЫ ЛЕКАРСТВЕННОЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ ПРОИЗРАСТАНИЯ
В.В. Морилов *132*

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ВЫСШИХ НОЧНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ НИЖЕГОРОДСКОГО ЗАВОЛЖЬЯ
А.Р. Мосягина *134*

СООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ФОРМАМИ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПЕСЦА (*ALOPEX LAGOPUS*) И ЛИСИЦЫ (*VULPES VULPES*; MAMMALIA: CANIDAE)
О.Г. Нанова *139*

СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АМИНОКИСЛОТНОГО СОСТАВА ТКАНЕЙ МЕДИЦИНСКИХ ПИЯВОК *HIRUDO MEDICINALIS* L. ИЗ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ
Е.С. Нохрина *147*

МЕХАНИЗМЫ ТРАНФОРМАЦИИ ЛЕТНЕГО РАЦИОНА ПИТАНИЯ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*) В РЕКРЕАЦИОННЫХ ЛЕСАХ ПОДМОСКОВЬЯ
Е.Р. Нуриманова, И.А. Жигарев, В.В. Алпатов *148*

ИЗУЧЕНИЕ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ ЛИНЕК И УЛЬТРАСТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПОКРОВОВ ЭМБРИОНА И КУТИКУЛ СВОБОДНОЖИВУЩИХ СТАДИЙ У САРАНЧИ *LOCUSTA MIGRATORIA* L. И ТАРАКАНА *NAUPHOETA CINEREA* OLIV. ВОЗМОЖНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗОВ НАСЕКОМЫХ СТАДИИ ПРОНИМФЫ
Е.Ю. Орлова *158*

ИНДУКЦИЯ ОБРАЗОВАНИЯ ЦИТОХРОМА P4501A1 У КРЫС ПРИ ХОЛОДОВОМ ВОЗДЕЙСТВИИ
М.Л. Перепечаева *163*

СРАВНЕНИЕ РАЗМЕРОВ КОСТЕЙ ДИСТАЛЬНЫХ ОТДЕЛОВ КОНЕЧНОСТЕЙ ЛОШАДЕЙ (ПОДРОД *EQUUS*) ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ И УРАЛА В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ
Н.А. Пластеева *164*

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА *SPIRAEA USSURIENSIS* S.L. (ROSACEAE)
Т.А. Полякова *167*

ПОПУЛЯЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ У РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ
С.Б. Ракитин *174*

К ВОПРОСУ О ФАКТОРАХ ПОДДЕРЖАНИЯ ХРОМОСОМНОГО ПОЛИМОРФИЗМА У ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ (*MICROTUS ARVALIS*)
С.Б. Ракитин, Л.В. Ракитина, Е.А. Маркова *180*

АСПЕКТЫ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ФИТОРАЗНООБРАЗИЯ НА РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ЗОЛООТВАЛАХ НТГРЭС (ТАЁЖНАЯ ЗОНА)
Е.А. Раков *187*

МЕТАМЕРНАЯ И ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРНЫХ ПРИЗНАКОВ ПОБЕГА *SORBUS SIBIRICA* HEDL.
Н.Г. Романова *188*

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРИМАНОЧНЫХ ГНЕЗД ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ БИОЛОГИИ ГНЕЗДОВАНИЯ ОДИНОЧНЫХ СКЛАДЧАТОКРЫЛЫХ, РОЮЩИХ И ДОРОЖНЫХ ОС (HYMENOPTERA: VESPIDAE, CRABRONIDAE, POMPILIDAE) В ОКРЕСТНОСТЯХ Г. ЕКАТЕРИНБУРГА
П.В. Рудоискатель, А.В. Николаенкова, К.И. Фадеев *193*

ПОЗДНЕГОЛОЦЕНОВАЯ ФАУНА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ВОСТОЧНОГО СКЛОНА СРЕДНЕГО УРАЛА
Т.А. Рупышева *197*

ВЛИЯНИЕ РЕЛЬЕФА НА ХАРАКТЕРИСТИКИ ГУМУСА БУРОЙ ГОРНО-ЛЕСНОЙ ПОЧВЫ
Е.В. Савина *199*

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ИНБРИДИНГА И РАДИОАКТИВНОГО ОБЛУЧЕНИЯ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ КРЫЛА ДРОЗОФИЛ ЛИНИИ CANTON-S
Д.С. Саидмагомедова, А.А. Москалев, М.В. Шапошников *201*

ОКРАСОЧНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ У ГОРОДСКИХ СИЗЫХ ГОЛУБЕЙ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ
Р.М. Салимов *205*

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ГИБРИДОВ КРАСНОЙ И РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ
А.А. Соктин *210*

МОЛЛЮСКИ ОЗЁР ЮГА ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ
В.В. Соловьёв, О.А. Алёшина *213*

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ ТЕЛА *TRICHIUS FASCIATUS* (L)
В.А. Сусой *215*

ТЕМПЕРАТУРНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ CO_2-АКТИВНОСТИ ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИХ ГРИБОВ
А.В. Сухарева *219*

ОЦЕНКА СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ МАТЬ-И-МАЧЕХИ В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ
О.А. Тимохина, А.В. Безденежных *222*

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА ОБЫКНОВЕННОГО НА ЮЖНОМ И СРЕДНЕМ УРАЛЕ
Е.А. Тишкина *223*

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФАУНЫ МОЛЛЮСКОВ В ОЗЕРНО-КАНАЛЬНЫХ СИСТЕМАХ ОСТРОВА БОЛЬШОЙ СОЛОВЕЦКИЙ
О.В. Усачёва *225*

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СОБОЛЯ БАССЕЙНА Р. ТАЗ
О.Д. Успенская, М.Н. Ранюк, А.В. Крутиков *226*

ОСОБЕННОСТИ ПИГМЕНТНЫХ СИСТЕМ ФОТОСИНТЕЗА У РАСТЕНИЙ ИЗ МЕСТООБИТАНИЙ С РАЗНЫМ УРОВНЕМ ТЕХНОГЕННОЙ НАГРУЗКИ
Э.Р. Фазлиева *232*

МОЛЕКУЛЯРНО-ЭПИДЕМИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СПИРОХЕТ РОДА BORRELIA НА ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕГО УРАЛА И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ
А.А. Федотова, А.Ю. Якушкина 233

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ НЕСТАБИЛЬНОСТЬ У РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ ИЗ ПОПУЛЯЦИЙ СРЕДНЕГО УРАЛА ПРИ РАЗНЫХ УРОВНЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ
М.А. Фоминых, Л.Э. Ялковская 239

ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ДЕНТИНОВЫХ ТРАКТОВ ДЛЯ ОЦЕНКИ ГИПСОДОНТИИ КОРНЕЗУБЫХ ПОЛЕВОК ВЕРХНЕПЛИОЦЕНОВОГО АЛЛЮВИАЛЬНОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ЗВЕРИНОГОЛОВСКОЕ (ЮЖНОЕ ЗАУРАЛЬЕ)
Т.Л. Фоминых, Н.В. Погодина 245

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ МОГИЛЬНИКА (*AQUILA HELIACA* SAV.) В СТЕПНОМ ЗАУРАЛЬЕ И НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ
А.В. Хлопотова 246

ОТВЕТНЫЕ РЕАКЦИИ *ELODEA DENSA* ПРИ СОВМЕСТНОМ ДЕЙСТВИИ МАРГАНЦА И НИКЕЛЯ С ЦИНКОМ
О.С. Шабурова, О.Ф. Черноскутова 251

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОВЫЛЕЙ СЕКЦИИ LEOSTIPA L. НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ ХАКАСИЯ
П.Д. Шаврова, М.В. Олонова 253

ФЛОРА РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ПРУДОВ РЫБХОЗА «ПИХТОВКА» (ВОТКИНСКИЙ РАЙОН УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКИ)
В.С. Шалавина 257

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА ОТВАЛАХ БАЖЕНОВСКОГО МЕСТОРОЖДЕНИЯ ХРИЗАТИЛ-АСБЕСТА
Х.И. Шаповалова 259

ОЦЕНКА СОВРЕМЕННОГО ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ МАЛЫХ ВОДОЁМОВ Г. ТЮМЕНЬ МЕТОДОМ БИОИНДИКАЦИИ И БИОТЕСТИРОВАНИЯ
Н.В. Швецова, О.А. Алёшина 260

ИЗУЧЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ КОШАЧЬЕЙ ДВУУСТКИ *OPISTHORCHIS FELINEUS* НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ
С.В. Шеховцов, А.В. Катохин, В.А. Мордвинов, Н.А. Колчанов 262

МЕЖВИДОВАЯ И ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОМПЛЕКСА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ КРЫЛА ВИДОВ РОДА *PIERIS* SHRANK, 1801 (LEPIDOPTERA: PIERIDAE), ОБИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ СТАВРОПОЛЬСКОГО КРАЯ
А.О. Шкурихин, Т.С. Ослина *266*

ОРБИТОЦЕНОЗЫ Г. ИЖЕВСКА: ОСОБЕННОСТИ ПОЧВ И ТРАНСФОРМАЦИИ ФЛОРЫ
В.А. Шувалова, И.Р. Нафикова, В.А. Шадрин *275*

ХАРАКТЕРИСТИКА СИНАНТРОПНОГО КОМПОНЕНТА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ТРОПЫ «БАРОНСКАЯ ПЕТЛЯ» (ПРИРОДНЫЙ ПАРК «РЕКА ЧУСОВАЯ»)
З.К. Шушаричева *276*

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

ЭВОЛЮЦИОННАЯ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ (НАЗАД В БУДУЩЕЕ)

материалы конференции молодых ученых

Редакторы:

Д.В. Веселкин,
Е.В. Антонова,
И.А. Кшнясев,
В.В. Кукарских

Компьютерная верстка, оформление обложки:

С.С. Трофимовой

ЛР № 071852 от 30.04.99 г.

Подписано в печать XX.12.2009 г.
Формат 60 x 84 1/16
Бумага писчая.
Гарнитура Baltica
Печать офсетная
Печатных листов XXX
Тираж 300 экз.
Заказ №
АО «Полиграфист»,
г. Екатеринбург.

Издательство «Гощицкий»
620034, Екатеринбург, ул. Толедова, 43а.