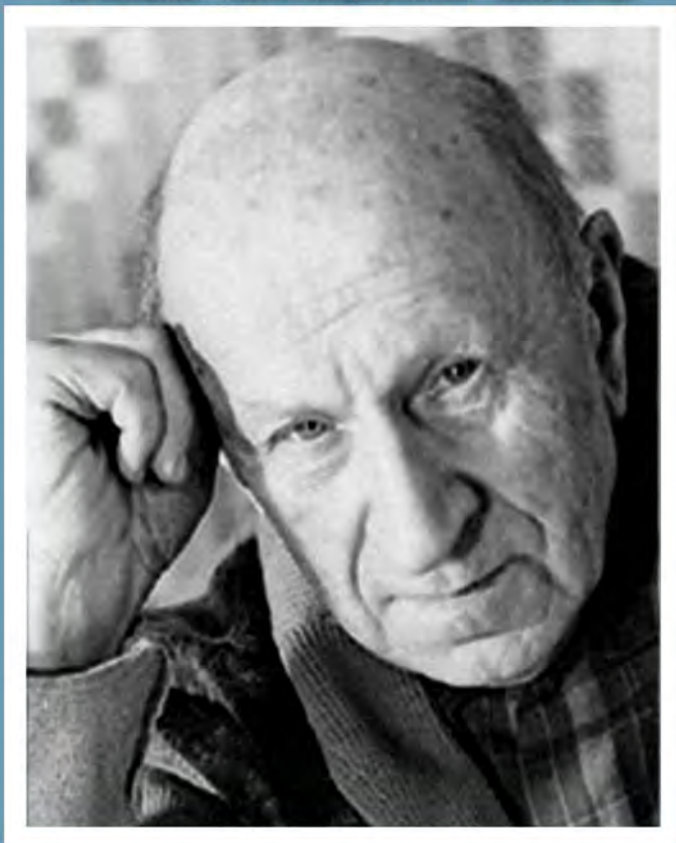


# ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ

ПРОБЛЕМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ



VI ЛЮБИЩЕВСКИЕ ЧТЕНИЯ  

---

2015

**ОТ РЕДАКТОРА**  
**© 2015 Г.С. Розенберг**

*Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти*

**FROM EDITOR**

**Gennady S. Rozenberg**

*Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, Togliatti*

e-mail: genarozenberg@yandex.ru

Ровно 25 лет тому назад, 2-3 апреля 1990 г. в нашем Институте совместно с Институтом философии АН СССР, Институтом истории естествознания и техники АН СССР и Ульяновским государственным педагогическим институтом им. И.Н. Ульянова была проведена первая Всесоюзная конференция «Теоретические проблемы экологии и эволюции», посвященная 100-летию со дня рождения профессора Александра Александровича Любищева, которая заложила традицию раз в пять лет проводить Любищевские чтения. Уже с этой первой конференции стал вырабатываться «свой стиль» этих научных мероприятий.

Прежде всего, мы старались в каждом сборнике трудов конференции представить некоторые из неопубликованных ранее работ самого Любищева (или о нем), которые нам любезно предоставляли хранители его научного архива. И хотя обзор работ пяти предыдущих конференций опубликован [Розенберг и др., 2010], я с удовольствием перечислю их вновь.

- **Любищев А.А.** Организм и среда (10 августа 1968 г.) // Теоретические проблемы эволюции и экологии: Материалы всесоюзной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения А.А. Любищева. Тольятти: ИЭВБ АН СССР, 1991. С. 4-18.
- **Любищев А.А.** О постулатах качественных и количественных законах (из письма А.А. Равделю; 19 июля 1953 г.) // Теоретические проблемы эволюции и экологии: Материалы всесоюзной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения А.А. Любищева. Тольятти: ИЭВБ АН СССР, 1991. С. 215-220.
- **Баранцев Р.Г.** А.А. Любищев и современность // Теоретические проблемы эволюции и экологии: Материалы всесоюзной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения А.А. Любищева. Тольятти: ИЭВБ АН СССР, 1991. С. 26-32.
- **Попченко В.И.** Большой ученый, «нелояльный» гражданин Теоретические проблемы эволюции и экологии: Материалы всесоюзной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения А.А. Любищева. Тольятти: ИЭВБ АН СССР, 1991. С. 19-25.
- **Любищев А.А.** Несколько соображений о живой клетке // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Вторые Любищевские чтения). Тольятти: Интер-Волга, 1995. С. 5-12.
- **Любищев А.А.** Воспоминания о III съезде зоологов в Ленинграде в 1927 г. (21 января 1972 г.) // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Вторые Любищевские чтения). Тольятти: Интер-Волга, 1995. С. 21-24.
- **Любищев А.А.** Понятие номогенеза (9 декабря 1927 г. и 22 января 1972 г.) // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Вторые Любищевские чтения). Тольятти: Интер-Волга, 1995. С. 25-37.
- **Беклемишев В.Н.** Замечания к докладу А.А. Любищева «Понятие номогенеза» (30 апреля 1928 г.) // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Вторые Любищевские чтения). Тольятти: Интер-Волга, 1995. С. 38-39.
- **Любищев А.А.** Рецензия на книгу М.С. Гилярова «Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше» (М.: Наука, 1970. – 276 с.) // Теоретические про-

блемы экологии и эволюции (Третьи Любищевские чтения). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. С. 6-10.

- **Любищев А.А.** Несколько замечаний о Тейяр де Шардене // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Третьи Любищевские чтения). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. С. 11-15.
- **Равдель Е.А.** Вместо вступления (письмо дочери А.А. Любищева Е.А. Равдель от 19 марта 1995 г.) Теоретические проблемы экологии и эволюции (Третьи Любищевские чтения). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. С. 4-5.
- **Баранцев Р.Г.** Любищев в моей судьбе // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Четвертые Любищевские чтения). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2005. С. 5-20.
- **Баранцев Р.Г.** Презумпция диадности (О статье Л. Богданова «Феномен Любищева») // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Четвертые Любищевские чтения). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2005. С. 46-47.
- **Богданов Л.** Феномен Любищева (выдержка из статьи «Химия и жизнь», 1994, № 11, С. 36-49) // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Четвертые Любищевские чтения). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2005. С. 21-23.
- **Голубковский М.Д.** Сложность этики и кощунство простоты (Письмо в ответ на статью Л. Богданова) // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Четвертые Любищевские чтения). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2005. С. 32-45.
- **Равдель Е.А.** В редакцию журнала «Химия и жизнь» (Письмо в ответ на статью Л. Богданова) Теоретические проблемы экологии и эволюции (Четвертые Любищевские чтения). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2005. С. 23-31.
- **Розенберг Г.С.** А.А. Любищев о применении математики и биометрии в биологии (с экологическими комментариями и пояснениями) // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы (V Любищевские чтения). Тольятти: Кассандра, 2010. С. 5-13.

И сегодня мы не отступили от этой традиции. В сборнике представлена часть переписки А.А. Любищева со своим другом и единомышленником, чл.-корр. АМН СССР П.Г. Светловым (это основной его корреспондент – ему написано 85 писем). Нам представляется, что эти 15 писем (10 писем А.А. Любищева и 5 писем П.Г. Светлова) дают достаточно полный портрет одного из интереснейших и критических мыслителей XX века.

Еще одна особенность конференций-чтений состоит в том, что почти каждая из них посвящена той или иной биологической проблеме. Мы обсуждали проблемы устойчивого развития (Вторые чтения), эколого-ценотических стратегий (Четвертые чтения), теории ареалов (Пятые чтения). Сегодняшние, Шестые чтения посвящены проблемам популяционной экологии.

Все это сделало за 25 лет Любищевские чтения весьма заметным в биологическом научном мире явлением, свидетельством чему является и настоящий сборник (71 статья), в составлении которого приняло участие 142 научных работников, преподавателей вузов и специалистов из 43 организаций, 27 городов России, Беларуси, Грузии и США.

Чтения проходят в сложное для Российской академии наук время. Но у нас остается надежда на то, что традиция такого рода теоретических конференций сохранится, и мы сможем и дальше встречаться и обсуждать проблемы экологии и эволюции.

#### ЛИТЕРАТУРА

*Розенберг Г.С., Саксонов С.В., Сенатор С.А.* Теоретические проблемы экологии и эволюции: творческое развитие идей А.А. Любищева // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы (V Любищевские чтения). – Тольятти: Кассандра, 2010. – С. 233-243.

**ПЕРЕПИСКА А.А. ЛЮБИЩЕВА С П.Г. СВЕТЛОВЫМ  
(1966-1972)  
CORRESPONDENCE ALEXANDER A. LUBYSHEV  
WITH PAVEL G. SVETLOV (1966-1972)**

Письма А.А. Любичева и П.Г. Светлова для публикации были любезно предоставлены редколлегии сборника доктором культурологии, профессором В.А. Гуркиным (Ульяновский государственный технический университет). Их публикации предположительно краткие биографические сведения о П.Г. Светлове, почерпнутые, в основном, на «просторах Интернета» и в ряде мемориальных публикаций [Жинкин, 1962; Бляхер, 1972; Дондуа и др., 1975; Белоусов, 1992; Баранцев, 2006].

**Цитированная литература**

- Белоусов Л.В. Несколько слов о Павле Григорьевиче Светлове // Онтогенез. 1992. № 6. С. 683-684.
- Бляхер Л.Я. Павел Григорьевич Светлов: К 80-летию со дня рождения // Онтогенез. 1972. № 5. С. 529-530.
- Дондуа А.К., Заварзин А.А., Корсакова Г.Ф. и др. Памяти П.Г. Светлова // Цитология. 1975. № 5. С. 595-597.
- Жинкин Л.Н. Павел Григорьевич Светлов: (К 70-летию со дня рождения) // Цитология. 1962. Т. 4, № 4. С. 468-470.
- Баранцев Р.Г. О тех, кто в памяти // Санкт-Петербургский университет. 2006, 4 мая. № 9 (3732). [<http://www.spbumag.nw.ru/2006/09/16.shtml>].

*Редколлегия*



**Павел Григорьевич Светлов** (1892-1976) – эмбриолог, профессор, чл.-корр. АМН СССР.

Родился 9 сентября (28 августа) 1892 г. в деревне Ушаки (ныне Тосненский район Ленинградской области). Его отец, Григорий Иванович Светлов, был магистром ветеринарных наук, мать – Мария Петровна Светлова (урожденная Ткаченко). После окончания в 1910 г. с серебряной медалью Царскосельской Императорской Николаевской гимназии поступил в Петербургский университет на естественное отделение физико-математического факультета, в группу биологов, где специализировался на кафедре зоологии беспозвоночных.

Еще в студенческие годы у Светлова возник интерес к эмбриологии. Он работал на Севастопольской и Мурманской биологических станциях, изучал морскую фауну; выполнил исследование о строении морских звезд, ставшее основой его дипломной работы. После окончания университета в 1915 г. Павел был мобилизован и после окончания офицерской школы отправлен на Кавказский фронт, где участвовал в войне с турками. В декабре 1917 г. он был избран ассистентом на кафедре зоологии беспозвоночных Пермского университета и снова вернулся к исследовательской работе. Здесь были опубликованы первые работы Светлова, принесшие ему мировую известность, как эмбриологу. В 1925 г. по приглашению академика Н.В. Насонова Светлов переехал в Ленинград и приступил к работе в Особой зоологической лаборатории АН СССР, где начал серию работ, посвященную проблеме эмбриональной регенерации, послуживших предпосылкой к созданию теории критических периодов в развитии млекопитающих. Помимо исследова-

тельской деятельности Светлов вел преподавательскую работу, он стал профессором биологического факультета Ленинградского университета, где с 1944 г. возглавлял кафедру генетики животных и лабораторию эмбриологии. В 1946 г. Павел Григорьевич был избран членом-корреспондентом Академии медицинских наук СССР.

Грянула печально знаменитая августовская сессия ВАСХНИЛ 1948 г.; уже 23 августа 1948 г. приказом по Министерству высшего образования был уволен декан биологического факультета университета М.Е. Лобашев, профессора Ю.И. Полянский и П.Г. Светлов. Одновременно была ликвидирована и возглавляемая Светловым кафедра генетики животных и уволены почти все ее сотрудники. Находившаяся в печати книга П.Г. Светлова "Основы механики развития" была уничтожена (рассыпали готовый набор).

В конце сороковых годов Светлов работал в Ленинградском Всесоюзном институте экспериментальной медицины (ВИЭМ) и возглавлял кабинет эмбриологии в Институте акушерства и гинекологии АМН СССР. Пришла «хрущевская оттепель», и в 1956 г. Светлов возглавил восстановленную лабораторию эмбриологии ВИЭМ, где продолжил эксперименты по влиянию ряда факторов внешней среды на развитие эмбрионов лабораторных животных. Энциклопедические знания в различных областях биологии и талант экспериментатора позволили ему сделать ряд крупных обобщений, основным из которых является имеющая общебиологическое и медицинское значение теория критических периодов развития. Эта теория, позволила прийти к практически важному выводу о необходимости пересмотра принципов охраны беременности. За цикл этих работ в 1968 г. Павел Григорьевич был удостоен звания Лауреата Государственной премии.

По отзывам современников, крупный ученый в области сравнительной и экспериментальной эмбриологии Павел Григорьевич Светлов был человеком удивительным по своей эрудиции, воспитанности и душевной чистоте – истинным представителем прославленной русской интеллигенции. Вероятно, многим из этих качеств, во всяком случае, знанию греческого языка и истории древнего мира, он был обязан классическому образованию, полученному в стенах Царскосельской Николаевской гимназии.

Дорогой Павел Григорьевич!

Отвечаю теперь более подробно на твоё письмо от 23 января с приложениями. Коснусь, прежде всего, приложений. С интересом прочёл твою статью о патогенезе наследственных и ненаследственных эмбриопатий. В ней ты ставишь гораздо более актуальную проблему: не о сохранении возможно большего числа зародышей (сейчас даже папа римский поднимает вопрос о сокращении рождаемости, и не только у нас, но даже в Японии, аборт не только разрешен, но и бесплатен), а о том, как предупредить рождение уродов. И у тебя хорошо показаны перспективы этой проблемы. Очень любопытно подтверждение того, что, как правило, ненаследственные пороки развития являются фенотипами мутаций. Этот факт, который пока ещё не получил, по-моему, должного теоретического внимания, как известно, ламаркистами толкуется как одно из доказательств наследственности приобретённых свойств. <...>

Так же странны твои суждения об отборе. Нельзя отрицать роли Дарвина в движении отбора. Твои слова: «Он поднял с земли принцип, валявшийся без дела, и нашёл ему применение. Роль отбора очень велика при любом понимании эволюции, в том числе при орто- и номогенезе. Но, кто же виноват, что впоследствии этот принцип был признан не только необходимым, но и достаточным». Роли отбора, кажется, никто не от-

рицают: ни Майверт<sup>1</sup>, ни Л.С. Берг<sup>2</sup>, но какое значение имеет отбор в эволюции: научное или философское? Вот в этом разница. Р. Фишер, Райт, Холдейн<sup>3</sup> и др. создали научную математическую теорию отбора, но и они сами склонны к тому, чтобы придавать ей философское значение (обоснование материализма, исключение целепологающих начал), а уж их неумеренные сторонники, вовсе математики не нюхавшие, склонны думать, что Р. Фишер математически доказал справедливость селекционизма. А кто в этом виноват: конечно, сам Дарвин, который вначале писал, что естественный отбор является, если не единственным, то главным фактором эволюции. Правда, потом он смягчил выражение: «главный, но не единственный», но это было уступкой честного учёного перед известными ему фактами. Сейчас же много дарвинистов вроде Тимофеева-Ресовского, Эфроимсона, Оленова<sup>4</sup> и др. – совершенные фанатики, не желающие слушать противников.

Теперь мелочи.

1) Тейяр де Шарден. Посылаю тебе отдельной бандеролью три книжки:

- а) Биографию Кено (кажется наиболее восторженный последователь Тейяра; *Claude Cuenot. Teilhard de Chardin. Paris: Plon, 1958*) – личный мой подарок Энгельгардту;
- б) Биографию, составленную Кортотом – католическая (*Nicolas Corte. Pierre Teilhard de Chardin: His Life and Spirit. N. Y.: Macmillan, 1960*);
- в) Самого Тейяра: положение человека в природе групп.

Последние две не мои, но находятся в моём длительном пользовании. Книжку Кено можешь держать до востребования, а об остальных поговорим, но владелец с возвращением не торопит. Если требуются фотокопии, можешь делать сколько угодно.

2) Об Н.Я. Мандельштам (*Надежда Яковлевна; 1899-1980; писательница, лингвист, жена О. Мандельштама*). Мы с ней познакомились в Ульяновске, где она жила и работала в Педагогическом институте несколько лет. И я, и моя жена очень с ней подружились: женщина она очень умная, но весьма своеобразная. Сейчас она получила отдельную однокомнатную квартиру в Москве. Недавно на математическом факультете МГУ (не на литературном) был вечер памяти О.Э. Мандельштама (*Осип Эмильевич; 1891-1938; поэт*), где и её чествовали, в частности, Эренбург<sup>5</sup>. Она действительно свято хранит память своего мужа, хранит его материалы и пользуется большим уважением в настоящем прогрессивных литературных кругах. Мне удалось оказать ей в 1953 году услугу, когда наш здешний директор, крайний антисемит, добился её ухода, а так как тогда положение было неопределённое, то она осталась на мели. Моё письмо к А.И. Каирову (*правильно – Иван Андреевич*), бывшему тогда министром (*просвещения РСФСР, 1949-1956 гг.*), помогло ей устроиться. Кстати, А.И. Каирова я не знаю лично, никогда его не видал, у меня нет никого знакомых в его канцелярии и, однако, я к нему обращался письменно пять раз, писем не повторял и всякий раз добивался полного удовлетворения моей просьбы, поскольку это от него зависело.

---

<sup>1</sup> George Jackson Mivart (1827-1900) – британский зоолог, член Лондонского королевского общества; пытался совместить теорию эволюции с теологией.

<sup>2</sup> Берг Лев Семенович (1876-1950) – зоолог, географ, академик АН СССР; автор классической работы: Берг Л.С. Номогенез, или Эволюция на основе закономерностей. Петербург: Гос. изд-во, 1922. 306 с.

<sup>3</sup> Ronald Aylmer Fisher (1890-1962) – британский статистик, биолог-эволюционист, генетик; Sewall Green Wright (1889-1988) – американский биолог-эволюционист, генетик; John Burdon Sanderson Haldane (1892-1964) – британский биолог-эволюционист, генетик.

<sup>4</sup> Тимофеев-Ресовский Николай Владимирович (1900-1981) – биолог-эволюционист, генетик; Эфроимсон Владимир Павлович (1908-1989) – биолог-эволюционист, генетик; Оленов Юрий Михайлович (1907-1977) – биолог-эволюционист, генетик.

<sup>5</sup> Эренбург Илья Григорьевич (1891-1967) – прозаик, поэт, переводчик, общественный деятель.

3) О "Цитадели" Сент-Экзюпери. Цитадель вызывает большие недоумения у многих последователей Сент-Экзюпери. Многие ценят в нём или только художника (Маленький принц), или, прежде всего, борца с нацизмом, но Сент-Экзюпери гораздо шире и многое в Цитадели у лиц, его узко понимающих, смущает. Я читал его "Карне" (записные книжки)<sup>6</sup> и поэтому поводу у меня написана довольно большая статья<sup>7</sup> (один экземпляр есть у моей внучки Наташи), но в Цитадели, оказывается, есть вещи, слабо затронутые в Карне. Ты всю "Цитадель" читал? Два экземпляра Цитадели есть в Москве у моих знакомых, надо будет повнимательнее ознакомиться.

4) О конференции памяти В.Н. Беклемишева. Я, видимо, сильно обидел Дербенева-Ухову<sup>8</sup> своим резким письмом, но тут вышло, очевидно, недоразумение. Им надо было написать: преимущественно медицинский характер, но мы приглашаем Вас как старого друга В.Н. принять в ней участие. В том обращении, которое мне было прислано Шипициной (*Ниной Константиновной; Институт малярии, медицинской паразитологии и гельминтологии МЗ СССР*), говорилось об общей конференции и я имел полное право полагать, что она будет носить такой же широкий характер, как составление сборника 70-летия, превосходно проведённое В.А. Смирновым<sup>9</sup>. Получение отказа на мой доклад меня взорвало, как доказательство приказа со стороны «руководящих нянь», чего, возможно, и не было. Возможно Шипицина по нашему старому знакомству ещё пермского периода, послала мне приглашение по своей собственной инициативе. Тогда становится более понятным и неучастие В.А. Смирнова в организации конференции и неуведомлении тебя и даже Тина<sup>10</sup>, и то, что биологов на конференции почти не было, и то, что прений по твоему докладу не было. И твой доклад, весьма вероятно, поставили только потому, что, получив мой ответ, решили сделать уступку биологам.

5) Разное. Видел ли ты недавно изданный (тиражом 50 тысяч экземпляров) том диалогов Платона (Протагор, Ион, Пир, Федр, Апология Сократа, Критон, Фелон). Мне удалось купить. Платон пошел в ход и притом со вполне приличным предисловием. Читал проспекты об издании четырёхтомника Платона, но пока подписку не принимают: возможно, не могут найти переводчиков.

Отмечу чрезвычайно интересные кинофильмы, которые видел в этом году: «12 разгневанных мужчин», «Нюрнбергский процесс», «Перед судом истории» (нерукотворный памятник Шульгину<sup>11</sup>). Читал с большим интересом Берков П.Н. Люди и книги<sup>12</sup> и особенно Брезе «Бронзовые врата»<sup>13</sup> (в Ватикане. Чрезвычайно интересно).

Пока. Всего лучшего. Надеюсь в мае увидеться. Привет от нас обоих всей твоей семье.

Твой А. Любищев

Ульяновск, 20 марта 1966 г.

---

<sup>6</sup> De Saint-Exupéry A. Carnets. Paris: Gallimard, 1953. 222 p.

<sup>7</sup> Опубликована позже: Любищев А. Идеология А. де Сент-Экзюпери: По книге «Карне». A. de Saint-Exupéry "Carnets". Gallimard. 1953 // Звезда. 1993. № 10. С. 163-180.

<sup>8</sup> Дербенева-Ухова Варвара Павловна (1902-1982) – энтомолог.

<sup>9</sup> Смирнов Валентин Александрович (1911-1985) – зоолог. Речь идет о сборнике: Вопросы общей зоологии и медицинской паразитологии: к 70-летию со дня рождения В.Н. Беклемишева: Сб. ст. / Под ред. П.Г. Сергиева. М.: Медгиз, 1962. 611 с.

<sup>10</sup> Беклемишев Константин Владимирович (1928-1983) – зоолог, специалист по экологии и биогеографии планктона в Мировом океане; сын В.Н. Беклемишева.

<sup>11</sup> Шульгин Василий Витальевич (1878-1976) – политический и общественный деятель, один из организаторов и идеологов Белого движения.

<sup>12</sup> Берков Павел Наумович (1896-1969) – литературовед, чл.-корр. АН СССР; Берков П.Н. О людях и книгах. М.: Книга, 1965. 145 с.

<sup>13</sup> Бреза Т. Бронзовые врата. Римский дневник / Пер. с польск. М.: Прогресс, 1964. 518 с.

Дорогой Александр Александрович!

Посылаю тебе отгиск своей статьи о Д.М. Федотове<sup>14</sup>, заказанной мне редакцией Зоол. журнала к его 80-летию, исполнившемуся 30/10-68 г. Очень рад, что в Ленинграде получена (как я узнал), твоя статья о науке и религии. Начало ее я читал летом (экземпляр Жеки<sup>15</sup>). Когда мне ее удастся получить, постараюсь создать экземпляр и для себя. Вспоминаю, что не откликнулся на получение от тебя стихов Надсона. Спасибо за их присылку. Это – интересная находка, сделанная тобой («навозну кучу разрывая...» находят ценные предметы). Но недаром самое сильное из трех присланных тобою стихов – самое короткое: двестише анапестом «Коли друг твой собрался на праведный бой, не держи его цепью любви у порога.» Это вариация не тему «враги человека – домашние его» (Мт. 10.17.). Другие бледнее, но и их полезно держать в памяти.

О примирении, как враге свободы, правда, хочется сказать только, что примирение, как компромисс не следует смешивать с отказом от максималистских акций всегда и всюду. Например, Л. Толстого нельзя считать врагом свободы из-за того, что он не сочувствовал революции. Для этого у него были свои мотивы.

Посылаю тебе тоже стихи. Автор неизвестен. Мотив их написания тоже неизвестен, но я догадываюсь, что речь идет о похоронах Пастернака (или Ахматовой?). По форме стихи довольно паршивые. Посылаю также конверты для Ольги Петровны. Может быть надобность в них уже пропала?

Недавно посетил меня еще один из твоих знакомых, неизвестных мне ранее проф. А.Д. Заморский<sup>16</sup>. Впечатление оставил неопределенное. Вот Рэм<sup>17</sup> – это прелесть! Привет Ольге Петровне, всего лучшего.

Твой /П. Светлов/

Дорогой Павел Григорьевич!

Получил отгиск твоей статьи о Д.М. Федотове и письмо, а также стихи неизвестного автора. Видимо ты относишься к числу лиц, смотрящих на Надсона по выражению К.Н. Давыдова<sup>18</sup> «с нескрываемым омерзением» (как и покойный Беклемишев). Не знаю, в чем причина такого отвращения. Кстати некоторым моим корреспондентам больше всего понравилась цитата из Карамзина.

Я не посылаю тебе копии "Наука и религия", так как экземпляры не отличаются особой четкостью, писал я в значительном числе экземпляров и знаю, что ты с трудом читаешь малоразборчивые. Баранцев же меня «купил», когда он показал собрание моих

<sup>14</sup> Федотов Дмитрий Михайлович (1888-1972) – биолог, основатель кафедры зоологии и сравнительной анатомии, декан физико-математического факультета, основатель музея зоологии и беспозвоночных Пермского университета, основатель и первый директор Камской биологической станции.

<sup>15</sup> Евгения Александровна Равдель (1914-1999) – дочь А.А. Любищева.

<sup>16</sup> Заморский Александр Дмитриевич – географ; автор брошюры: Заморский А.Д. Жизненные циклы растений. М.: Знание, 1986. 64 с. (Сер.: Новое в жизни, науке, технике. Биология. Вып. 10/1986).

<sup>17</sup> Баранцев Рэм Георгиевич (г. р. 1931) – математик, философ, один из ведущих отечественных специалистов в области синергетики; лауреат Государственной премии СССР (1973).

<sup>18</sup> Давыдов Константин Николаевич (1877-1960) – зоолог-эмбриолог, чл.-корр. Парижской Академии наук (1949).



сочинений, кажется в шести или семи переплетах, превосходно переписанное на машинке. Отсюда я сделал заключение, что он, помимо симпатичности его личности, которую ты не оспариваешь, является наиболее энергичным моим импресарио в Ленинграде. Сейчас я посылаю тебе то, что ты наверно сочтешь отклонением от генеральной линии: "Заметки о военных мемуарах Ллойд Джорджа"<sup>19</sup>. Эту книгу я лет девять увидел у моего приятеля в Москве, прочел, и только теперь ему возвращаю ее, написав замечания, связанные с моей работой в Химическом Комитете, где работал и твой брат. Если Баранцеву будет это интересно, дай ему почитать или отдай вовсе как найдешь нужным.

Разумеется, отказ от максималистских акций вовсе не является примирением. Борьба путем примирения ненасильственных действий по Ганди и, по-моему, – самый лучший выход из положения, но примирение в духе стихотворения Надсона – полный отказ от всякой мысли о сопротивлении, например распространенное сейчас явление: боятся на выборах проголосовать против, из-за совершенно сумасшедшей боязни, что за это могут арестовать (такие случаи мне неизвестны). Конверты для Ольги Петровны продолжают быть интересными, но сейчас у нее появилась одна корреспондентка в Ленинграде, которая ее заваливает целыми кучами конвертов.

От Заморского получил письмо: он очень доволен разговором с тобой. У меня же впечатление несколько неопределенное, но это, во всяком случае, человек, интересующийся биологией и не лишенный интересных мыслей.

Теперь о твоей статье о Д. Федотове. Написана сжато и ясно. Я сейчас не сопоставляю ее со статьей Беклемишева по поводу 70-летия Федотова. Со своей стороны могу ввести такие коррективы. В отношении иглокожих не указано, что Федотов описал новый класс ископаемых иглокожих. О черепашке самое интересное – возможность прогноза вспышки на основе вскрытия зимующих самок, по-моему, это неоднократно оправдалось. Что касается его общебиологических взглядов, то у него была интереснейшая статья по-немецки или по-английски, где он высказывает совершенно виталистические взгляды об автогенезе и проч. Для меня это было удивительно, но потом Федотов отказался от этого и старался держаться ортодоксальности. Поэтому для меня несколько непонятны восторженные похвалы его книге «Эволюция и филогения беспозвоночных». Да, помнится, ты мне сам писал по поводу разбора его книги, что не смог ее прочесть. Конечно, из книги можно извлечь данные и о параллелизме и проч., но говорить, что «в книге превосходно отражен ряд новых веяний в эволюционной морфологии», по-моему, совершенно невозможно. Откровенно говоря, я не вижу надобности ни во втором издании (при том голодном пайке, на котором великая партия держит нашу научную литературу), ни в переводе на иностранный язык. Сравнить ее например с такой книгой как сравнительная анатомия беспозвоночных Беклемишева совершенно невозможно.

Я еще написал этюд "Образ Фабра"; не посылаю потому, что надо уточнить даты С.И. Малышева<sup>20</sup>, умершего в 1967 г., о чем, кажется, нигде не было отмечено. Я написал письмо его вдове и жду ответа.

Привет от нас обоим Ольге Витольдовне и всем знакомым.

Твой А. Любищев

Ульяновск, 6 марта 1969 г.

---

<sup>19</sup> David Lloyd George (1863-1945) – британский политический деятель, 53-й премьер-министр Великобритании (1916-1922). Lloyd George D. War Memoirs of David Lloyd George. 2 vols. L.: Nicholson & Watson, 1933.

<sup>20</sup> Малышев Сергей Иванович (1884-1967) – энтомолог, основатель Хопёрского заповедника в Воронежской области.

Дорогой Александр Александрович!

Получил твое письмо от б/Ш и "Замечания о Ллойд Джордже". Ругать тебя за Ллойда Джорджа не буду, потому что это бесполезно, да я не могу признаться, что прочел рукопись немедленно и не без интереса (даже о тротилах и мелинитах), а конец захожу весьма патетическим.

С "Наукой и религией" ты меня отнюдь не обидел, так как эту вещь я предпочту иметь в более четко напечатанном виде. У меня были первые 36 стр. от Жеки, потом я получил конец от Адольфа Арк.<sup>21</sup> и наконец середку от Рэма (*Р.Г. Баранцев*). Теперь все отдано в перепечатку. Когда получу работу, могу выслать тебе один экземпляр, если тебе нужно (срочно сообщи об этом).

В смысле порядка в библиотеке и в архиве мне, конечно, далеко от Рэма (мне он тоже показывал свои владения), но и у меня на полке потомки найдут немало от Любичева, Ллойд Джорджа передам Баранцеву, когда увижу. Он сейчас так безумно занят, что навещает нас очень редко. Недавно виделись с ним у Жеки; она организовала у себя великолепный пир, на котором были Баранцевы, Амусин<sup>22</sup> и Наташа (*внучка А.А. Любичева*). Очень было оживленно. Очень интересны были дети (Наташа и Боря).

Не ожидал, что моя статья к юбилею Д.М. Федотова встретит с твоей стороны внимание и даже разбор. Статья написана по заказу и составлена наспех. Конечно, аналогичная статья В.Н. Беклемишева использована, но все-таки нельзя же сказать, что я с нее списывал. Странно, что мои слова о монографии Д.М. по эволюции и филогении беспозвоночных показались тебе «восторженной похвалой». Книга, конечно, трудно читаемая и суховатая и ясно, с книгой Влад. Ник. несравнимая по идейному уровню и значению, но во многом ее дополняющая. Мне кажется, что умеренные слова похвалы в моем юбилейном поздравлении не преувеличены и заслужены юбиляром. Твое указание на «виталистическую» статью Д.М. мне очень интересно. Я не знал о ее существовании. Если можешь, сообщи библиографическую справку.

В последнее время читал Н.А. Бердяева (книгу об истории русской интеллигенции и ее судьбе /по-английски/ и философскую автобиографию и автохарактеристику. Нахожу у него много общего с тобой, не в идеях, конечно (он экзистенциалист, антиплатоник, христианин), а в темпераменте, стиле мышления и генезисе. Это – неутомимый пламенный полемист в философии, исторических оценках событий и лиц, вопросах социальных, литературных, религиозных, политических и т. д. Максималист при этом, склонный к парадоксам (не боящийся их и даже склонный к ним, как к средству убедить противника, доведя мысль до «последней черты»), в прошлом революционер, марксист. Впрочем, и в идейном «грунте» у вас есть общее может быть можно сказать – общие корни: это – уманнизм высокого стиля, вроде таковых у Сент-Экзюпери и Эйнштейна.

Интересно, попадалась ли тебе книжка Голосковера [Я.Э.] "Достоевский и Кант", Москва, 1963 г.? Любопытно было бы знать твое мнение о ней. Правда, знаю, Достоевским ты мало интересуешься /а жаль/.

Посылаю использованный оттиск М.С. Рагозиной и конверты для Ольги Петровны /просмотрел и дублиеты уничтожил/. Привет ей от души. Всего хорошего

Твой /П. Светлов/

<sup>21</sup> Равдель Адольф Аркадьевич (1900-1984) – военный инженер-химик, политработник, муж Евгении Александровны.

<sup>22</sup> Амусин Иосиф Давидович (1910-1984) – историк, кумрановед (специалист по свиткам Мёртвого моря).

Дорогой Павел Григорьевич!

Получил сегодня твое письмо от 15 марта, конверты для О.П. (она благодарит, много интересного) и возвращенный оттиск Рагозиной (использовали его или нет?). Поспешность необычного для меня ответа объясняется тем, что ты предлагаешь мне выразить желание получения моей "Науки и религии". Конечно, будет рада получить и О.П., которая тоже с трудом читает мой текст.

Я бы конечно рад был получать копии, но, во-первых, считаю, что более желательное распространение, а когда я увидел рэмовское великолепие, то от удивления «всякое удобообращаемое и многоглаголиево усто витийствовати не может».

Пожалуй ты не очень ругаешь меня за Ллойд Джорджа. Надеюсь в конце года написать собственную апологию, может мне удастся доказать, что Веркор и Ллойд Джордж – не отвлечения от моей собственной программы.

Кстати ты меня провоцируешь на Достоевского в конце письма: в порядке осуждаемого тобой отвлечения или как?

Книжка Голосковера есть в моей картотеке, но я ее не читал, но в последние годы я прочел 5/6 "Дневника писателя" (одного выпуска у меня не хватает) и "Братья Карамазовы", и написал этюд по провокации одной моей приятельницы "Л. Толстой и Достоевский как гуманисты".

Я признаю колоссальное влияние Достоевского на мировую интеллигенцию, но многое в Достоевском меня отвращает. Очень рекомендую прочесть замечательную статью Мережковского "Пророк Русской революции"<sup>23</sup>. Мою статью о Достоевском, я, кажется, посылал Баранцеву.

О Федотове. Я считаю, что в целом твоя статья правильно его характеризует как крупного зоолога. Но его крупное достижение – новый класс иглокожих. Офиоцистова ты не упомянул, а весьма слабую филогению беспозвоночных слишком похвалил.

Я писал критику этой книги и помнится посылал тебе копию, и ты помнится с этой критикой согласился.

Сам Федотов не обиделся, что показывает, что написана она была не в зубодробительном (моем обычном) стиле. Виталистическая статья Федотова (я искал, но не мог разыскать оттиск; справки в моей картотеке потребуют слишком много времени, а она у меня запущена) относится, помнится, к филогении иглокожих, написана или по-английски или по-немецки (но помнится издание АН), в списке у Беклемишева ее нет.

Там он признает автогенетические тенденции совсем в духе Бергсона, но я с ним по этому поводу говорил (это было давно), он смутился и сказал, что теперь он этого не придерживается и критикует такие взгляды в главе о палеонтологии иглокожих в русском издании Циттеля, чего там, разумеется, не оказалось. Просто немного струхнул.

О Бердяеве я много слышал и конечно это крупный философ, но как всякий экзистенциалист, для меня совершенно чуждый (я пробовал читать Сартра "Бытие и небытие", «летр е ле неан» [*Jean-Paul Sartre, L'etre et le neant*]) могу сказать: «перевести на русский смогу, но ничего не понимаю».

Недавно я прочел знаменитый сборник "Вехи" (Бердяев, Булгаков, Струве, С. Франк, Гершензон, Изгоев и кто-то еще) и был глубоко разочарован: мало что ценного извлек и полное отсутствие «пророческого видения».

Не понимаю, можно ли Бердяева назвать антиплатонистом (кстати, ты читал предисловие к первому тому Платона, написанное Лосевым, – как наша дура цензура такую штуку пропустила – бездельники, дармоеды, классовые враги), что касается хри-

---

<sup>23</sup> Мережковский Д.С. Пророк русской революции: К юбилею Достоевского. СПб.: Изд. М.В. Пирожкова, 1906. С. 1-56.

стианства, то я не считаю себя не христианином, но все же ближе мне апостол Фома (о доброе неверие Фомино!) сравнение с Сент-Экзюпери и Эйнштейном лестно, вот этих я действительно понимаю.

Привет от нас всей семье.

Любящий тебя твой А. Любищев

Ульяновск, 18 марта 1969 г.

Получил "Проблемы эволюции" № 1 с моей статьей, превосходно сделано, но оттисков еще нет, как и английской работы.

8/V-69 г.

Дорогой Александр Александрович!

Сейчас получил от тебя оттиск "Philos. Asp. of Taxon"<sup>24</sup>. Спешу выразить тебе искреннюю признательность за этот подарок. Я уже знал о получении тобой оттисков этой работы, и даже видел оттиск, присланный тобой Заморскому, который недавно был и его показывал. Понадеялся, что получу и я. Спасибо за оправдание надежды. Это большая удача опубликование этой работы. Я задерживал ответ на твои письма и открытку, надеясь прислать его вместе с обещанным экз. перепечатки твоей статьи. Но машинистка подводит, до сих пор напечатано лишь половину. Как только получу – пришлю. 20/V делаю в ЗИН доклад о наследов. приобр. признаков. Ты ничего не пишешь о ноге. Ходишь ли уже без костылей? Привет Ольге Петровне.

Твой /П. Светлов/

Дорогой Павел Григорьевич!

Получил твою открытку. Меня очень трогает твоя благодарность за оттиск. Я бы конечно послал его тебе, ведь ты самый теперь близкий мне по воззрениям человек. Но я считаю, что эта публикация очень большая удача. Получил официальную справку, что статья была послана с разрешения, так что я не «интеллектуальный контрабандист», которому по чеку платят по курсу, так что я хоть половину надеюсь получить сертификатами.

Мы переехали на новую квартиру, очень довольны. Надеюсь через несколько дней дать описание, но довольно того, что под окнами большой фруктовый сад, как говорят, даже с соловьями, а с другой стороны молодой парк над Волгой, гарантированный от застройки, т. к. это место уже угрожает оползнями (ведь Ульяновск – одно из классических мест по оползням).

Хожу еще на костылях, но все более уверенно. Более подробно в копии приложенного письма.

Как прошел твой доклад о наследовании приобретенных признаков?

Недавно прочел книжку английскую "Каннон" (не тот Каннон, который более известен) – Эволюция живых существ (Evolution of living things<sup>25</sup>) – защищает довольно толково настоящий ламаркизм (ответ на потребности и на психоламаркизм) от совре-

---

<sup>24</sup> Lubischew A.A. Philosophical aspects of taxonomy // Ann. Rev. Entomol. 1969. V. 14. P. 19-38.

<sup>25</sup> Скорее всего, речь идет о книге: Cannon H.G. (*Herbert Graham; 1897-1963*). The Evolution of Living Things. Manchester (UK): Univ. Press, 1958. 185 p.

менного понимания, который он называет «ламаркизмом». Если интересуешься, эту книжку трудно достать, могу на время послать.

Пока, всего лучшего. От нас обоих привет всей вашей семье и приятелям.

Твой старый друг А. Любищев

Ульяновск, 5 июня 1969 г.

Ты конечно слышал о сборе на памятник Н.И. Вавилову в Саратове.

7/VI 69 г.

Дорогой Александр Александрович!

Только сейчас отвечаю тебе на письмо от 5/VI со вложением циркулярного информационного отчета о жизни и деятельности.

Состояние твоей сломанной ноги<sup>26</sup> оказалось хуже, чем мне хотелось надеяться: я думал, что ты уже бегаешь. Огорчительно также состояние здоровья Ольги Петровны. Надеюсь получить сведения о вашей новой квартире (в письме значит: «надеюсь, через несколько дней, дать описание...»). Очень, по-видимому, удачная находка для вас эта квартира. Но как вам удалось осуществить переезд? Видно у вас в Ульяновске нет недостатка в друзьях.

С 4/VI перебрался на дачу (до этого с 11/VI пребывал в движении между городом и Нарвой-Йыэсуу), но не могу еще и сейчас освободиться от срочных дел, которыми я чуть не с осени был все время поглощен. Дела эти – преимущественно рецензии и консультации, в которых я настолько увязую теперь, что на все остальное остаются лишь крохи времени и сил (завидую твоей чудовищной работоспособности, я стал гораздо быстрее уставать от работы, чем раньше; опыт мне показал, что умственная работа – материальный процесс).

Помимо журнальных рецензий и рукописей, у меня подросли ученики и молодые приятели, и все они пишут докторские диссертации и монографии, в которые я должен вникать, оценивать и исправлять. Некоторых из них ты знаешь: например, рецензировал монографию Л.В. Белоусова<sup>27</sup>, долго сидел над монографией Г.А. Заварзина<sup>28</sup> /племянник А.А., микробиолог/, который написал книгу по теории системы /я советовал ему послать тебе оттиск и рукопись/, Ю.А. Захваткин<sup>29</sup> /сын Ал. Алекс./ мне много пишет и шлет рукописи по эмбриологии насекомых и, кроме того, ленинградцы, которых ты не знаешь /мои бывшие ученики/.

---

<sup>26</sup> В 1968 г. у А.А. Любищева произошел перелом шейки бедра, от которого он так и не оправился до конца своих дней (передвигался с костылями). [math.spbu.ru>user/brem/RUS/letter2.pdf].

<sup>27</sup> Белоусов Лев Владимирович (г. р. 1935) – зоолог, эмбриолог; речь идет, скорее всего, о книге: Белоусов Л.В. Проблема эмбрионального формообразования. М.: МГУ, 1971. 174 с.

<sup>28</sup> Заварзин Георгий Александрович (1933-2011) – микробиолог, академик РАН (*племянник Алексея Алексеевича Заварзина [1886-1945] – гистолог, цитолог, академик АН СССР*); скорее всего, речь идет о книге: Заварзин Г.А. Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей. М.: Наука, 1974. 143 с.

<sup>29</sup> Захваткин Юрий Алексеевич (г. р. 1941) – энтомолог, эмбриолог (*сын Алексея Алексеевича Захваткина-Языкова [1905-1950] – зоолог, энтомолог*); возможно, это статьи: Захваткин Ю.А. Проблема морфологии дробления яйца Articulata // Зоол. журн. 1969. № 9; Захваткин Ю.А. Эмбриология и систематика жуков-листоедов // Энтотол. обозрение. 1970. № 2; Захваткин Ю.А. Морфологическая теория бластокинезов // Журн. общ. биол. 1970. Т. 31, № 5 и др.

Прочел с удовольствием *Philos. Asp. of Taxon*. Считаю эту статью одним из лучших твоих произведений. Не понимаю, как ты мог получить разрешение на отправку рукописи за границу. Только на днях вырвал, наконец, из рук машинистки перепечатанную "Наука и религия", но был в Ленинграде в таком цейтноте, что не успел отправить тебе обещанный экземпляр. Взял сюда с собой 1 экз., чтобы читать и вносить поправки в перепечатку; взять с собой весь тираж (4 экз.) было бы моим летам трудно, так как в нормальной машинописи и бумаги это получится толстый том /319 стр./. Все экземпляры расписаны /ты, я, Амусин, Олег/. Вышлю тебе в начале сентября.

На мой доклад о насл. приобр. свойств собралось очень много народа. Прений не было, т. к. это было мемориальное заседание /памяти Д.М. Штейнберга<sup>30</sup>/, но полученные отзывы через третьих лиц показали, что старое поколение было раздражено и возмущено, а молодежи понравилось.

Я вовсе не «ламаркист», кстати, ни в современном, ни в настоящем смысле. Но в адаптивной революции /каковая наблюдается преимущественно в идиоадаптации [А.Н.] Северцова – десценденциях (*правильно – десцензия*) К.К. Шнейдера<sup>31</sup>/ этого рода наследование должно иметь значение, самый же факт наследование приобр. признаков весьма обычное и бесспорно реальное явление. Убедился в этом «вложив персты»..., т. е. в собственных опытах. Книжку я знаю, она даже у меня есть.

Всего хорошего, привет Ольге Петровне.

Твой /П. Светлов/

24-30/VII думаю провести в Москве, там будет международная эмбриологическая конференция. П.С.

Дорогой Павел Григорьевич!

Получил твое письмо давненько из Нарва-Йыэсуу, но был занят переработкой удивительного романа (по-немецки) Верфель, "40 дней Муза-дага" (оборона армян в первую мировую войну; *Werfel Franz. Die vierzig Tage des Musa Dagh. Frankfurt am Main : S. Fischer Verlag GmbH, 1933*), который я безбожно задержал от одного московского приятеля. Масса материала для продолжения моей "Науки и религии" – "Религия и гуманизм". Потратил уйму времени, но все же доволен.

Пишу тебе в Ленинград, т. к. ты должен быть в Москве в конце августа и, наверное, заедешь в Ленинград.

Нога моя хоть и двигается, но медленно. Сейчас я без посадки (но время от времени отдыхая стоя), могу пройти до километра, поэтому скоро для меня будет доступен ближайший кинематограф. Впрочем, у ряда соседей есть телевизор, но я смотрел только раз. Слышал, что какой-то эстонский хирург выработал новые методы, заменяет гвоздь и восстанавливает способность ходить без костылей. Я напишу Вайнштейну<sup>32</sup>, с ним посоветуюсь.

Описание моей квартиры затягивается, хочу сделать ряд снимков, но все некогда. Переезд удался блестяще, мои ученики оказались на высоте – один сейчас уже проректор пединститута (Наумов<sup>33</sup>), но работал как простой грузчик часов пять (а он на

<sup>30</sup> Штейнберг Дмитрий Максимилианович (1909-1962) – энтомолог.

<sup>31</sup> Karl Camillo Schneider (1867-19??) – немецкий зоолог; Schneider K.C. Einführung in die Deszendenztheorie. Jena: Gustav Fischer, 1906. 147 S.

<sup>32</sup> Вайнштейн Владимир Григорьевич (1895-1987) – хирург-травматолог, ортопед; друг А.А. Любищева с «пермского периода».

<sup>33</sup> Наумов Рэм Владимирович (1929-2002) – зоолог-энтомолог; в течение всей творческой жизни занимался популяризацией трудов своего учителя А.А. Любищева.

все руки мастер), другой, с кем мы меняем квартиру, тоже чрезвычайно разносторонний человек, помогал вместе с сыном, да еще было человек пять помощников и наблюдателей обоого пола.

А с кем меняем квартиру – Шустов (*Виктор Степанович*), вот краткий перечень его профессий: реактивный летчик, художник, скрипач, кандидат биологических наук (ботаник). Познакомившись с биометрией под моим руководством, сейчас читает ее студентам и преподавателям; да, еще позабыл, – прекрасный фотограф, оборудовал великолепную каморку в моей новой квартире. На недостаток друзей мне всю жизнь не приходилось жаловаться.

Моей «чудовищной работоспособности» ты завидуешь совершенно напрасно. Когда я жил в Ленинграде, то работоспособность была гораздо ниже. Крупные города, в особенности Москва, созданы со специальным назначением: показать, что вечность мучений вполне совместима со благодатью божьей. Мучения не противоречат благодати, если они выбираются добровольно, а москвичи крепко держатся за свой ад, что впрочем, можно сказать и о ленинградцах.

Секрет моей работоспособности сейчас:

- 1) я не имею обязательных поручений, чрезвычайно вредно действующих на нервную систему;
- 2) я не беру срочных поручений и в случае утомления сейчас же прекращаю работу, или отдыхаю (первые месяцы по возвращении из больницы я иногда отдыхал днем три раза вместо обычного одного), или перехожу на не утомительное занятие;
- 3) сплю очень много, сейчас 8 ч. ночью и два после обеда, всего не менее десяти и регулярно гуляю;
- 4) веду учет, (как тебе известно, уже более 50 лет) и поэтому не распускаюсь;
- 5) комбинирую утомительные занятия (писание на машинке и проч.) с прохладными – препарировка, измерение и проч. насекомых, так что целый день один участок нервной системы никогда не работает.

Но соблюдение всех указанных условий трудно при нахождении на государственной службе и в больших городах. Те, кто при неблагоприятных условиях могут работать – вот это действительно работоспособные люди.

Л. Белоусов и Г.А. Заварзин прислали мне оттиски. У Белоусова очевидно это конспект большой работы.

В Ленинград мной уже отправлена рукопись "Расцвет и упадок цивилизаций" (95 стр.), я ее писал в семи экземплярах более четко, чем "Науку и религию", должна дойти до Жеки.

Приезжал ко мне Поповский М. (автор книг о Н.И. Вавилове<sup>34</sup>), очень многим заинтересовался и выдвинул интересные предложения.

Очень рад твоему отзыву о философских аспектах в таксономии. Я сам считаю, что эта работа и старая о форме естественной системы, лучшее, что я написал. Отправить ее за границу помогли Гиляров и Яблоков. Я даже имею бумажку, что она отправлена с разрешения соответствующих властей (это важно для получения долларов в форме сертификатов), но я вероятно в Москву не поеду и возможно отошлю чек обратно, чтобы они мне прислали книги.

Очень буду рад получить экземпляр "Науки и религии", но мне совестно получить экземпляр, если он только один из четырех. А Баранцев разве не участвует в компании, или у него самостоятельное производство? Мне, конечно, будет очень приятно получить перепечатанный экземпляр, но еще приятнее знать, что его прочло большое количество людей.

---

<sup>34</sup> Поповский М.А. Надо спешить! Путешествия академика Н.И. Вавилова. М.: Дет. лит., 1968. 222 с.

Реакция на твой доклад о ламаркизме была вполне понятна, так обычно различаются старость и молодежь. И люди возраста наших внуков нас больше не понимают, чем люди возраста наших детей. Продолжение темы «Отцы и дети» новая тема «Деды и внуки».

Ты отрицаешь, что ты ламаркист ни в настоящем, ни в современном смысле (вероятно, ты отметил это различие у Канна). Само собой разумеется, если принять ламаркизм в следовании всему тому, чему учил Ламарк, то невозможно быть ламаркистом.

Я прочел оба тома избранных произведений Ламарка. Их главный недостаток: философски он не силен и старается следовать вульгарнейшему материализму Гольбаха (прочел его "Систему природы" – невероятная скука, я ожидал большего), Бюхнер<sup>35</sup> гораздо выше, а проводит фактически идеализм. Но если взять широту диапазона, то Ламарк пока не превзойден. Я очень рад, что ты цитируешь К.К. Шнейдера, у него наилучший, по моему мнению, синтез эволюционных воззрений и есть прекрасная статья о классификации витализма.

Думаю написать разбор эволюционных взглядов, как ответ на новую книжку Тимофеева-Ресовского, Яблокова и Воронцова<sup>36</sup>. Копию буду присылать и тебе, но первую часть (рассчитана на пять-шесть частей) надеюсь написать только в конце этого года.

Сейчас всю занимаюсь блошками.

Только что получил корректуру первой половины статьи "Об ошибках в применении математики в биологии" в № 5 журнала Общей биологии. Вторая половина будет в шестом номере. Это все Яблоков [А.В.] и Гиляров [М.С.] (при помощи также Е.С. Смирнова<sup>37</sup>) стараются. Статья лежала в ульяновском сборнике примерно три года, потом убоялись, как бы чего не вышло.

Пока, всего лучшего. Привет от нас обоим Ольге Витольдовне, Машеньке и всем друзьям.

Твой старый друг А. Любищев

Ульяновск, 15 августа 1969 г.

PS – Философские аспекты уже получил.

[Часть этого письма опубликована в журнале «Природа», 1986, № 8, с. 100].

21/XI-69 г.

Дорогой Александр Александрович!

Только сейчас смог закончить чтение вновь перепечатанной моим иждивением рукописи твоей "Науки и религии", т. к. до сих пор должен был заниматься разными другими делами. Сейчас отправил тебе, как обещал, экземпляр этого «издания». Перепечатка и бумага не очень хороши, но не так просто было добиться и такой. Весь текст выверен с оригиналом.

Книга читается легко с неослабевающим интересом. Как всегда, это – яркий фейерверк самых разнообразных мыслей и фактов, потрясающие глубины учености, неожиданных сопоставлений, оригинальных высказываний по философии, истории ре-

<sup>35</sup> Людвиг Бюхнер (Friedrich Karl Christian Ludwig Büchner; 1824-1899) – немецкий врач, естествоиспытатель, философ.

<sup>36</sup> Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 408 с.

<sup>37</sup> Смирнов Евгений Сергеевич (1898-1977) – зоолог-энциклопедист, энтомолог, профессор Московского госуниверситета.



лигии, политической истории, историй разных наук, истории интеллигенции, теории и истории революций плюс многое другое из области вопросов, имеющих хотя бы отдаленную связь с темой работы /иногда эта связь даже делается трудно уловимой/.

Особенно хотелось бы отметить главы о Галилее /где очень основательно обоснован совершенно оригинальный взгляд на перипетии его жизни/, об Эйнштейне, где дан критический разбор высказываний великого человека, в котором показано, как далеко он вышел за пределы представителя нашего ученого цеха /в отношении общих вопросов мировоззрения/ и в то же время, как мало содержательны и тривиальны его положительные высказывания по этим вопросам /три этапа развития религиозных убеждений и пр./. Превосходна последняя глава с ее пламенным заключением. Очень оживляет текст просмотр большей части материалов в виде отражении их в зеркалах современности.

В тоже время не скрою своего сожаления о том, что у тебя осталось почти незатронутым то, что я назвал бы нутром вопроса о соотношении науки и религии. Я имею в виду соотношение между научным и религиозным познанием, т. е. между знанием и верой.

Правда, ты начинаешь первую главу именно с этого вопроса, но едва его коснувшись, уходишь от него навсегда, оставляя читателя в недоумении. В самом деле, после свежо написанного введения, в котором показана невозможность простого отнесения «поповщины» с порога, читатель оглушается примитивнейшим определением науки, как врага суеверия и чудесного и изречением Тертуллиана, о котором можно сказать, что оно оказалось более крылатым чем глубоким /замечу в скобках, что именование Тертуллиана «блаженным» иногда у тебя проскакивающее, явно ошибочно, он не был канонизирован; м. б. это выражение личного уважения к этому философу?/.

Вслед за указанными определениями дается великолепное доказательство наличия разного рода верований в науке, которая вместо борьбы с суевериями подчас просто заменяет одни суеверия другими. Но критики представления о полном антагонизме между религией и наукой, приведенного выше, так и не дается.

А главное этими младенческими формулами соотношений между верой и научным знанием рассмотрение вопроса и ограничивается. Между тем, это громадная философская проблема, дискутирующаяся с древних времен, до наших дней, еще ждущая своего решения.

Я далек от мысли упрекать тебя за то, что ты ограничил план своей работы взаимоотношениями науки и религии, как общественных явлений, сделав центром внимания пользу и вред приносимый ими друг другу. Вышло здорово: бесчисленные нападки на религию, как на врага науки, оказались разбитыми вдребезги. Замечательно, что это сделано безбожником! /Только во имя справедливости/.

У меня нет ни сил, ни достаточных знаний для разбора твоей работы. Могу сказать, что она этого безусловно заслуживает. Очень желательны были бы отклики на нее со стороны историков. Сделаю лишь несколько замечаний.

1. Два слова о чудесном. На стр. 11 чудесное определяется как «непонятное», часто «необычное». Но тогда с чего бы науке быть врагом чудесного, взятого в этом смысле? Ясно, что наука становится врагом чудесного лишь с присвоением чуда смысла, придаваемого ему «антропоморфическими религиями» /гадкий термин/, т. е. целеустремленного акта Божьей воли.

С физической стороны чудесное явления может найти научное объяснение, но духовный смысл его физически принципиально необъясним; только отсюда и возникает конфликт науки с чудесным. Чудесное в смысле «удивительное» – действительно скорее всего отвечает первичному значению слова в нашем и других европ. языках. Но в латинском языке, кроме слова *miraculum* – чудо, диво, есть слово *prodigium* – чудо,

первое значение которого культовое предсказание. Слышал ли ты о чуде в Каире<sup>38</sup> весной 1968 г.? Над крышей коптской церкви ночами стала появляться спорадически фигура Богородицы с младенцем в виде ярко светящегося призрака в воздухе примерно размером в человеческий рост. Каждый раз видение длилось около часа и затем исчезало, чтобы появиться вновь через несколько часов или на другой день. Это длилось около месяца /может быть и более/, потом прекратилось. Свечение очень яркое, бесцветное. Явление это многократно фотографировалось и снималось на киноленту местными и иностранными фото- и кино специалистами мусульманами, христианами и атеистами. Я видел одну из этих фотографии: очень хорошо видно здание, над ним светящаяся фигура женщины в длинной одежде с ребенком /снято во всех ракурсах, тело трех измерений/, фигуры людей на земле /натурально, каждый раз собиралась толпа/, соседние здания.

Власти и ученые всесторонне исследовали это явление по мере сил. Фальсификация, по-видимому, исключена. Духовный смысл чуда неизвестен /мне, по крайней мере/. Было предположение, что это фокус с помощью лазерного устройства. Физики этого не поддерживают.

## 2. О пифагорейских и непифагорейских религиях.

Не могу сказать, что эта классификация казалась мне обоснованной. Критерии «пифагореизма» у тебя сделаны столь общими, что это понятие теряет четкие контуры. Кроме того, признание вселенной космосом и уважение к математике ни одной религии достаточно не характеризует. По этим признакам судя, Энгельс выходит пифагорейцем, а Тейяр де Шарден – как дарвинист, в пифагорейцы не попадает.

Сведение многообразия воззрений к двум категориям с оценочной характеристикой не напоминает ли систему двух лагерей?

## 3. О Джордано Бруно.

Случайно я кое-что знал о нем, так как у меня есть книжка Л. Красавина "Дж. Бруно". Из нее я мог убедиться /автор ее – один из глубочайших знатоков эпохи гуманизма и выдающихся философов/, что ты пользовался неполной, а подчас и явно фальшивой и сервильной информацией об этом замечательном ученом и человеке. Я имею в виду биографию Штекли<sup>39</sup>, которую ты цитируешь. Я ее не видел, но «воинствующий атеизм» Бруно и «антирелигиозные высказывания» несомненно подлая выдумка. Это – страстно религиозный философ, считавший себя истинным католиком и погибший вследствие того, что он на невероятно длительные и настоятельные убеждения инквизиторов отказаться от своих идей, сочтенных курией еретическими, неизменно отвечал отказом, так как считал такой отказ равносильным духовной смерти. Казнь его из-за этого много раз откладывалась на месяцы /если не на годы/. Так что это добровольный мученик во имя свободы науки /свободной философской мысли/.

Ты прав в том, что защита и пропаганда гелиоцентрической системы Коперника по-видимому не играла роли в предъявленных ему обвинениях /там было 8 пунктов обвинения в ереси/, но в твой вывод из § о Дж. Бруно как о якобы «мученике борьбы за улучшение общественного строя» необходимо внести поправку: это именно мученик за свободу научной мысли /но действительно не за признание системы Коперника, как об этом долдонят/.

4. В очерке о современных религиозных направлениях /стр. 314/ говорится о сближении религий, но почему то даже не упомянут термин *экуменизм*, которым уже

---

<sup>38</sup> См., например, Youssef G.K., Jackson J.P., Jackson R.S. A Lady of Light Appears in Egypt. The Story of Zeitoun. Colorado Springs (CO, USA): St. Mark's Avenue Press., 1996. 304 с.

<sup>39</sup> Штекли А.Э. Джордано Бруно. М.: Молод. гвардия, 1964.

издавна обозначают это международное и межрелигиозное движение. Вопрос этот имеет большую литературу.

Конечно, было бы о чем и еще порассуждать по поводу написанного тобой в этой книге, но пока придется отложить это ввиду того, что все лимиты «суетного жителя большого города» на прочтение рукописи, ее проработку и на это письмо с перехватом исчерпано. Я начал писать это письмо 21/XI, а сегодня уже 24/XI. Надеюсь, что бандероль с перепечатанной рукописью ты уже получил. На твое письмо от 15/III я не ответил, т. к. откладывал ответ до окончания перепечатки "Науки и религии", ее прочтения и посылаемого отчета о впечатлении – о ней. Но, то письмо содержало лишь информации /очень интересные!/, вопросов не было.

Письмо твое от 13/XI я получил лишь на днях /когда это мое письмо уже было начато/. Твою статью о Веркоре пошлю М.Д. Голубовскому<sup>40</sup> немедленно, но попрошу его вернуть ее мне. Я написал тебе что-то кислое про нее только потому, что это не самое нужное из того, что тебе следует написать. Том "Проблем эволюции" с твоей статьей у меня есть, конечно, оттиска мне не посылай. С Жекой недавно говорил по телефону и надеюсь с ними увидеться на этой неделе.

Привет О.П., всего доброго

Твой /П. Светлов/

Дорогой Павел Григорьевич!

В свое время информировал тебя открыткой о получении письма моей рукописи "Наука и религия". Первые две главы "Уроков истории науки" написал и послал ее туда, где хотят напечатать в "Системных исследованиях" в 1971 г. тебе посылаю копию отдельной заказной бандеролью и попрошу по прочтении передать Баранцеву. Надеюсь все же, что ее напечатают, хотя, может быть, кое-что там сократят.

Твой отзыв о моей "Науке и религии" как всегда очень обстоятелен и благожелателен, отвечаю на комментарии.

1.О Галилее. Ты пишешь, что там очень основательно обоснован совершенно оригинальный взгляд на перипетии его жизни. Основательно – да, но не оригинально, это наименее оригинальная часть всей главы, причем я как будто достаточно ясно указал на источники. Сейчас пересмотрел главу о Галилее и вижу, что я неоднократно цитирую Цейтлина<sup>41</sup> и др. источники в конце главы (стр. 128) указал, что, как правило, цитирую советские книги. Вся моя заслуга – демаскирование Цейтлина и др. авторов. У Цейтлина оглавление – преимущественно о борьбе с властями, рисунок есть «северный лев» (Густав Адольф разрывает тенета, поставленные иезуитами, а в тексте совсем иное толкование). Просто у нас, как, правило, не читают внимательно книги.

Будучи в Новосибирске, я беседовал часа полтора с известным математиком, академиком А.Д. Александровым (бывшим ректором Ленинградского университета), и он тоже был удивлен моему толкованию про Галилея. Видимо Цейтлин не выпятил свое мнение, а наши цензоры, будучи несравненно невежественнее прежних (вспомним, у нас в цензорах ходили Тютчев, Аксаков и Гончаров), не заметили совсем прозрачной маски. Для ряда читающих более глубокое впечатление было от главы о Чернышевском: там я тоже ничего не открыл нового, но, по-моему, очень удачно сопоставил ряд высказываний и цитат.

---

<sup>40</sup> Голубовский Михаил Давидович (г. р. 1939) – генетик, историк науки; как историка науки особое место занимает анализ научного наследия и публикация работ А.А. Любищева.

<sup>41</sup> Цейтлин З. Галилей. М.: Журнально-газетное объединение, 1935. 304 с.

Глава о Галилее давно мной подготовлена для 6-й главы "Линий Демокрита и Платона", но я никак не могу дописать и пятую, и потом наверно закруглюсь, т. к. другие работы мешают мне писать Линии Демокрита в том духе, в котором написаны пять глав, слишком большой объем.

## 2. О соотношении науки и религии.

Ты недоволен тем, что я не затронул самого «нутра о соответствии науки и религии». Думаю, что тут ты не прав. Вопрос о соотношении разных областей человеческой культуры это такая огромная область, что я не решаюсь его коснуться во всей широте.

В конце работы пишу, что я оставляю для будущего гораздо более трудный вопрос о соотношении религии и гуманизма, если оправдаюсь, выйдет книга побольше той, что ты читал. Если напишу, то вместе с написанной выйдет общая работа "Религия и культура", но и она не исчерпает всего вопроса. Там я пытаюсь дать общее понятие религии. Что касается науки, то я попытаюсь дать ей определение в намеченной работе "О теории, гипотезе и учении".

В отношении определений я следую, как во многом другом, Дюгему<sup>42</sup>, что надо пользоваться определением той степени точности, которая требуется для намеченной работы. Понаслышке я знаю сочинение Джемса "Многообразие религиозного опыта"<sup>43</sup>. Имея дело со всем многообразием религиозного опыта, надо дать определение, возможно общее. Для "Науки и религии", как ясно из начала главы, я указываю трудность дать определение науки и религии и что для целей настоящей работы вполне достаточно ограничиться сверхпримитивным определением, что религия есть совокупность суеверий, выгодных правителям, а наука, следовательно, враг суеверий. И введение дает картину того, что ряд умных, честных, талантливых людей считает религию совокупностью суеверий, следовательно, мое определение вовсе не противоречит духу введения.

А вот когда я буду писать о научных теориях (имея ввиду цель, что современное неodarвинистское учение не есть настоящая научная теория), там конечно нужно дать иное, более широкое понимание науки.

Ты пишешь, что с поставленной мной задачей я справился хорошо и за это большое тебе спасибо. Напрасно ты только называешь меня безбожником, ведь в одном из предыдущих писем ты меня причислил к религиозным людям. Я конечно чувствую себя в одной компании с Эйнштейном, Эддингтоном, Гейзенбергом, Шредингером, Вейлем и другими лицами (У Вейля как раз есть то же, что я пишу: «Вселенная не хаос, а космос»). Но вся эта компания имеет то общее, что все они – рационалисты (как и Кант: религия в пределах чистого разума); а глубоко религиозные люди, как наш покойный друг Беклемишев или ты, интуитивисты. Вот этого у меня нет и потому я совершенно бессилён в размышлениях на темы религии в духе напр. Флоренского: "Столп и утверждение истины"<sup>44</sup>.

В библиотеке Беклемишева я видел это сочинение. Начал читать, ничего не понимаю. Впрочем, я начал читать и знаменитое сочинение экзистенциалиста Сартра "Бы-

<sup>42</sup> Пьер Дюгем (Дюэм; Pierre Maurice Marie Duhem; 1861-1916) – французский физик, философ и историк науки. Скорее всего, книга: Дюгем П. Физическая теория. Её цель и строение. СПб., 1910. (Репринт: М.: КомКнига, 2007. 328 с.)

<sup>43</sup> Уильям Джемс (Джеймс, William James; 1842-1910) – американский философ, психолог. James W. The Varieties of Religious Experience: A Study in Human Nature, Being the Gifford Lectures on Natural Religion Delivered at Edinburgh in 1901-1902. N. Y.: Longmans, Green & Co., 1902. (Джемс В. Многообразие религиозного опыта. М.: Издание журнала «Русская Мысль», 1910).

<sup>44</sup> Флоренский П.А. Столп и утверждение истины. Опыт православной теодицеи в двенадцати письмах. М.: Путь, 1914. 814 с.

тие и небытие" (летр е ле неан). Читаю, все слова понятны, и мог бы правильно перевести, а смысл совершенно недоступен. Плохо это для меня или нет? Как слепой не может судить о красоте цветов, так и я не могу судить о богатстве ощущений, мне чуждых, но допускаю, что эти ощущения могут быть источником глубокого восторга. Таким был мой брат, вероятно уже умерший, все попытки его разыскать оказались тщетными.

Но у меня достаточно поводов для интеллектуальных удовольствий, так что особенно обиженным я себя не чувствую. Но, может быть люди, подобные мне, играют особую роль. Для лиц, глубоко и интуитивно верующих, вероятно, просто противно ковыряться в том интеллектуальном дерьме, которое представляют собой многочисленные антирелигиозные произведения (недавно я прочел классическое произведение подобного рода: Гольбаха "Систему природы"), у меня, как человека лишенного обоняния, имеется преадаптация к должности интеллектуального ассенизатора. Но я высоко ценю все разумное, что дала в частности христианская религия. Проповедь любви и учение о Логосе, данное апостолом Иоанном, интернационализм апостола Павла и то критическое отношение, которое дано в поведении апостола Фомы (я слышал, что в рукописях Мертвого моря нашли пятое евангелие Фомы). Фома – наиболее критически мыслящий из всех апостолов, по поразительному совпадению имя Фомы носят три выдающихся мыслителя: Фома Аквинат, Кампанелла и Т. Мор, если угодно, то моя работа "Наука и религия" проникнута духом апостола Фомы.

Как известно, хоть и говорится, что «блаженны не видевшие, не уверовавшие», но поется также «о доброе неверие Фомино». Очевидно и Фома сыграл свою положительную роль. Если напишу когда либо "Религия и гуманизм", то ее можно будет посвятить Иоанну и Павлу. Последние папы так и взяли эти имена, несмотря на компрометацию имени Иоанна прежним (низложенным) Иоанном XXIII.

По этому вопросу достаточно. Кстати, о блаженном Тертуллиане. Я сохранил от своей молодости мнение, что Тертуллиан и Августин оба были блаженными, но не святыми, т. к. кое в чем уклонялись от догматов церкви. Вижу по сочинениям Августина, которые у меня есть, что он действительно считался блаженным (как например и Иероним), в отличие от святых. Это различие принимает и католическая церковь и различается беатизация – признание блаженным, от канонизации. По-моему, католики считают Августина святым, а на счет Тертуллиана не знаю. У меня конечно особое уважение вызывают оба эти лица, т. к. они видимо впервые высказали взгляд (хотя может и не удержались на нем), что смертная казнь не совместима с христианством.

По поводу моих сочинений историк Амусин пока молчит.

3. О чудесном. Этого вопроса я касался вскользь, указывая лишь на многообразие понимания. Кроме приведенных тобой слов миракулум (*лат. miraculum – чудо, диво*) и продигиум (*лат. prodigium – предзнаменование*), есть еще портентум (*лат. portentum – чудо, знамение*). О чуде в Каире ничего не слышал, вообще видимо, религиозное движение в арабских странах довольно интенсивно и антагонистично чисто нацистскому (вполне в духе Гитлера) направлению Абдель Насера<sup>45</sup>.

4. О пифагорейских и непифагорейских религиях. Это неполная классификация религий, а выделение одной или немногих черт, особенно важных для науки и культуры вообще. Признаки пифагореизма – признание Вселенной Космосом, Логосом; отсюда уважение к числу и математике, к чистой науке, гармонии трех начал: Истины, Добра и Красоты, (отсюда гуманность, стремление хорошо устроить людей на Земле. По-моему это вовсе не гуманно). Но пифагорейские принципы недостаточны для характеристики, это лишь часть определения. Изречение: перет мундус, фиат юстиция (*лат.: Fiat iustitia, et pereat mundus!*) – да погибнет мир, но восторжествует справедливость, не

---

<sup>45</sup> Гамаль Абдель Насер (1918-1970) – президент Египта (1954-1970), Герой Советского Союза (1964).

пифагорейское изречение. Мое деление важно именно для характеристики отношения религии к науке, и вопроса вовсе не исчерпывает. Против деления на два «лагеря» оно отличается тем, что при принятии системы лагерей выдвигаются три предложения: 1) оба лагеря, резко отличные друг от друга, и каждый обладает всем комплексом характерных для него признаков; 2) состав лагерей не меняется и 3) один лагерь полностью прогрессивен, другой полностью ретрограден. Я же указывал, что пифагореизм в тех или иных признаках, свойственен многим религиям и потому резкого различия нет, много переходных форм.

Признание математики важно для пифагореизма, но не является резким отличием: под влиянием успехов науки и непифагорейцы начинают клясться в математизации, что мы наблюдаем сейчас в нашей стране. Кстати, моя статья: «Об ошибках при применении математики в биологии» печатается в журнале "Общей биологии" №№ 5 и 6 за этот год<sup>46</sup> (пролежала три года в Ульяновске, потом испугались, как бы чего не вышло).

Конечно, у некоторых марксистов есть пифагорейские мысли (меньшевики как раз менее склонны к пифагореизму) и, конечно Тейяр де Шарден как дарвинист в пифагорейцы не попадает. Я же не говорил, что только пифагорейцы умны и порядочны, это одно из направлений прогрессивных людей. Поэтому поводу у меня написано порядочно в "Расцвете и упадке цивилизаций", которая сейчас должна была дойти до Ленинграда. Ее усиленно читали в ВИЗРе, БИНе и ЗИНе. Она написана целиком по памяти, без всякого обращения к письменным материалам.

5. О Джордано Бруно. Этот параграф у меня вышел очень кратким и потому вызвал недоумение. Галилей мной был почти полностью подготовлен для "Линий Демокрита и Платона", а Бруно я начал, но не закончил. Но из моего текста совершенно ясно, что его я ни атеистом, ни антирелигиозником не считаю. Указал, что в биографии Штекли он «выставлен» таковым, но я достаточно ясно указал, что Бруно был пламенным почитателем Николая Кузанского, которого никто атеистом не считал. Необузданный темперамент Бруно ясен из его сочинений. Я прочел два его сочинения и начал прорабатывать, но застрял, он довольно труден. Конечно, Бруно – мученик за свободу мысли, но в философии он не оставил глубокого следа, а собственно науке ничего существенного не дал. Самое существенное, в чем ты со мной согласен, он конечно пострадал не за систему Коперника, для моей цели это наиболее важно.

6. Об экуменизме. Вопрос о сближении религий здесь мной затронут вскользь (термин экуменизм я слышал, но не вполне ясно понимал его точное название, идёт ли речь о сближении только христианских церквей или в более широком масштабе, как стремятся индийские мыслители Рама-Кришна, Виве-каннда и Ганди).

Голубовский рукопись о Веркоре получил. Он, как он сам называет, мой «лорд хранитель» по Новосибирску. Он прислал копию интересного письма в Литературную газету и в Союз писателей с протестом против исключения А. Солженицына. Такое же письмо послал Ж. Медведев<sup>47</sup>, если хочешь, пришлю копию.

Известно ли тебе, что остров Даманский<sup>48</sup> уже отошёл к Китаю, неужели наверху действительно немного умнеют.

---

<sup>46</sup> Любичев А.А. Об ошибках в применении математики в биологии. I. Ошибки от недостатка осведомленности // Журн. общ. биол. 1969. Т. 30. № 5. С. 572-584.

Любичев А.А. Об ошибках в применении математики в биологии. II. Ошибки, связанные с избытком энтузиазма // Журн. общ. биол. 1969. Т. 30. № 6. С. 715-723.

<sup>47</sup> Медведев Жорес Александрович (г. р. 1925) – российский генетик, писатель, диссидент.

<sup>48</sup> Советско-китайский пограничный конфликт на о. Даманский на р. Уссури (2 и 15 марта 1969 г.), 230 км южнее Хабаровска. 20 октября 1969 г. прошли переговоры глав правительств СССР и КНР о необходимости пересмотра советско-китайской границы; в 1991 г. о. Даманский окончательно отошёл к КНР (де-факто он был передан Китаю в конце 1969 г.).

Слышал ли выступление А. Райкина на съезде колхозников?<sup>49</sup>  
Оба мы шлём привет всей твоей семье. Поздравляем с Новым годом.  
Твой А. Любищев  
Ульяновск, 22 декабря 1969 г.

Дорогой друг, Павел Григорьевич!

В свое время я получил от тебя трогательное приветствие с моим 80-летием. Не скорою, оно меня очень растрогало и, конечно, среди всех многочисленных приветствий (более ста) оно выделяется и экспрессией, и совершенством формы <...> Но если с эмоциональной эстетической стороны твое письмо превосходно, то с точки зрения рациональной оно подлежит весьма серьезной критике, чему и посвящаю настоящее письмо. <...>

Рассматривать мою жизнь как нечто исключительное по изоляции от сочувственной среды совершенно невозможно. Сочувствие компетентных друзей сопровождало меня всю жизнь, и, что особенно отраднo, число сочувствующих и интересующихся все время возрастает, и я могу быть уверен, что ценное в моей работе не пропадет после моей смерти, даже если не будет опубликовано при жизни. Это великое утешение, и если принять во внимание трагическое время, в котором протекала моя жизнь, то я вправе назвать свою жизнь очень счастливой. Единственное действительно серьезное несчастье – это была смерть моего несравненного сыночка Всеволода<sup>50</sup>. За мою счастливую жизнь «я долг свой сыном заплатил». А старость моя действительно исключительная: по продуктивности моей основной задачи она много превышает более ранние периоды моей жизни и в значительной мере потому, что на усвоение интересовавших меня книг я никогда не

---

<sup>49</sup> Третий Всесоюзный съезд колхозников (Москва, 25-27 ноября 1969 г.).

«Из всех многочисленных телевыступлений Аркадия Райкина (а без него и Муслима Магомаева в 60-70-е не проходил ни один партийно-правительственный концерт) на всю жизнь запомнил самый жуткий – 28 ноября 1969 года. Тогда в Москве закончился Третий всесоюзный съезд колхозников, шуточно названный "три дня, которые потрясли "Детский мир", и его финал отметили концертом в Кремлевском ДС.

Райкина, как обычно, выпустили в конце. Он стремительно подошел к микрофону, переждал овацию и без всякого вступления начал:

– Купила бабка телевизор. Притащила домой, включила, смотрит – по всем программам одно и то же. Понесла покупку в магазин: "Сыночки, он же не работает!.." Продавцы ей: "Телевизор, бабушка, нормальный, а за программу не мы, Останкино отвечает." Бабка оказалась дошлая – отправилась на телевидение. Там говорят: "Мы ни при чем, программу Гостелерадио утверждает!" Бабка туда, там тоже открещиваются: "Мы бы рады, бабуля, да мы не главные, это всё они..." Тут телекамера, как по заказу, наезжает на правительственную ложу: Косыгин с непроницаемым лицом, у Брежнева знаменитые его бровищи на лоб вылезли, идеолог Суслов что-то злое шепчет на ухо генсеку... Райкин невозмутимо заканчивает:

– ..."Сыночки, а нельзя ли их как-нибудь того!" – и широкий жест ладонью, означающий шлепок. – "Бабкаааа!!!..." В зале – ни хлопка, и в этой гробовой тишине Райкин рассказывает еще один анекдот, и третий, после чего – в той же тишине – уходит за кулисы.

– Поёт Заслуженный артист Азербайджанской ССР Муслим Магомаев! – объявляют следующий выход. Тишина – "народ безмолвствует". Шок был такой, что и после магомаевской песни – никаких аплодисментов. На той тишине трансляцию и прервали... Наверняка и запись та не сохранилась» [<http://jennyferd.livejournal.com/2184880.html>].

<sup>50</sup> Всеволод (1917-1942); умер от туберкулеза, похоронен в Пржевальске (сегодня – Каракол), Киргизия (Кыргызстан).

жалел времени и сейчас пожинаю плоды той разбросанности интересов, которая многим казалась нецелесообразной. Число друзей у меня непрерывно возрастает, и, что меня особенно радует, и среди молодежи. И в старости есть много радости. Вопреки твоему утверждению я не был участником сказочных успехов науки, но я надеюсь, что когда (вероятно, после моей смерти) биология на совершенно новой (не биохимической) основе достигнет действительно сказочных успехов, и мое имя не будет забыто. <...>

23 мая 1970 г.

Письмо опубликовано в книге: Любищев А.А. Наука и религия. СПб.: Алетейя, 2000. С. 318. (Сер.: Философы России XX века).

Дорогой Павел Григорьевич!

Наконец пришло время ответить тебе на твое письмо от (7 сентября и) 30.XI.1970 г. подробно. Я кратко тебе сообщил 8 декабря, что ответ задержится, было много дел и нездоровье. Изучал работу Численко<sup>51</sup>, отзыв на которую меня просили сделать из ЗИНа и написал длинное письмо А.Д. Александрову, копию которого пошлю отдельно тебе и Баранцеву. Сейчас дошла очередь до тебя. <...>

О слове «теория». Тут любопытна эволюция твоих суждений. Сначала ты заявил, что к сожалению два слова теория и теос разного происхождения. Дальше три зачеркнутых строки: «То, что ты прочел, где-то о тождестве этих корней – несомненная ошибка (это – не то, вроде нашего слова мир, в котором сочетались два близких, но совершенно разных корня)» ты считал, что теория это созерцание, умозрение. А сбоку приписка твоя: «Однако уже написав это – думаю может быть в слове теория участвует корень (пропуск). Вдруг скажется что теория (пропуск) это Бога зрение? Но это уже за пределами моих знаний греческого». Недавно я натолкнулся на то, что в "Линиях Демокрита и Платона" у меня приводится (глава IV § 19) по Расселу<sup>52</sup> происхождение слова «теория» (Ист. запад. философ. стр. 52): «Это слово первоначально было орфическим словом, которое Корнфорд<sup>53</sup> истолковывает как "страстное и сочувственное созерцание". В этом состоянии, говорил Корнфорд, "зритель отождествляет себя со страдающим богом, умирает с его смертью и рождается вместе с его возрождением". Пифагор понимал "страстное и сочувственное созерцание" как интеллектуальное созерцание, к которому мы прибегаем: также в математическом познании». Так что без Бога все-таки не обошлось.

Мелочи. "Задачи систематики" уже вызвали отклики. Получил письмо от поэта и философа Ю.Р. Линника (*правильно – Ю.В. Линника*) автореферат диссертации с двумя сборниками стихов и сообщением, что он знаком был с моими работами 20-х годов. Тоже сегодня книжка и десять оттисков от антрополога и этнографа молодого

---

<sup>51</sup> Численко Леонид Леонидович (г. р. 1931) – зоолог; возможно, речь идет о статье: Численко Л.Л. О структуре таксонов и таксономическом разнообразии // Журн. общ. биол. 1977. Т. 38, № 3. С. 348-358.

<sup>52</sup> Бертран Рассел (Bertrand Arthur William Russell, 3<sup>rd</sup> Earl Russell; 1872-1970) – британский математик, философ, общественный деятель. Russell B. A History of Western Philosophy. L.: George Allen & Unwin Ltd, 1945. 852 p.

<sup>53</sup> Фрэнсис Макдональд Корнфорд (1874-1943) – британский филолог-антиковед, философ, поэт. Основной труд – "From Religion to Philosophy: a Study in the Origins of Western Speculation", 1912. ("От религии к философии: происхождение западной мысли").



В.П. Алексеева<sup>54</sup> и четыре номера [журнала] "Природа" (письма пока нет). От редакции "Природы", что немало писем которые хотят прислать, разыскался и мой старый знакомый астроном директор Ташкент[ской] обсерватории Р.П. Щеглов. По поводу критериев получил от А. Штакельберга<sup>55</sup>, что зоологи ЗИНа сильно заинтересовались, просит три оттиска. По поводу письма В.П. Алексееву два восторженных письма от Ю.А. Шрейдера<sup>56</sup> (я потом вероятно тебе его перешлю, там много божественного) и от недавно бывшего у меня молодого физика Ю.И. Кулакова (о нем см. "Природу" 1971, № 2). Тот лично передал письмо А.Д. Александрову и присутствовал при чтении. Пишет, «был у А.Д. Александрова. Читал, швырял на пол, топтал ногами. Кричал истерическим голосом "Все против меня". Ваш ответ был пятым письмом на его статью<sup>57</sup>». Вот она – подпольная идеологическая борьба.

Получил из Москвы сообщение о демарше год назад Лысенковцев<sup>58</sup> в высших сферах. Это настолько интересно, что я, может быть, отреагирую.

---

<sup>54</sup> Алексеев Валерий Павлович (1929-1991) – историк, антрополог, академик РАН. «Автор этих строк не может не вспомнить, как он, послав А.А. Любищеву в 1968 г. свою популярную книжку о проблемах антропогенеза, получил в ответ обстоятельнейшее письмо с подробным разбором и едкой критикой освященных временем взглядов на происхождение человека» (Алексеев В.П. Теоретическая биология: возможности и надежды // Вестн. АН СССР. 1984. № 4. С. 134-137).

<sup>55</sup> Штакельберг Александр Александрович (1897-1975) – энтомолог; почетный президент Всесоюзного энтомологического общества при АН СССР (с 1962 г.).

<sup>56</sup> Шрейдер Юлий Анатольевич (1927-1998) – отечественный математик, философ.

<sup>57</sup> Имеется в виду статья: Александров А.Д. Наука и нравственность // Наука и религия. 1970. № 3. С. 66-73. Статья завершается таким пассажем: «Религиозные проповедники издревле провозглашали необходимость нравственного усовершенствования ради "спасения" человека за гробом. Но это были лишь слова, не подкрепленные реальными делами. Поэтому дело не в том, чтобы только провозглашать идеалы, а в том, чтобы добиваться их осуществления в жизни. А для этого *нужно знать* реальные пути движения к реальным идеалам, к подлинному добру. Знание это дается наукой. Именно *научный коммунизм (курсив автора)* служит действенным руководством в движении к высоким и вместе с тем реальным идеалам» (с. 73). Реакция А.А. Любищева вполне предсказуема...

<sup>58</sup> «Письмо 24-х» Генеральному секретарю ЦК КПСС тов. Л.И. Брежневу [<http://www.famhist.ru/famhist/lisenko/0015bcc5.htm>]: «Глубокая тревога за судьбы советской биологической и сельскохозяйственной науки, за развитие мичуринского направления в биологии побудила нас обратиться к Вам с настоящим письмом. Программа Коммунистической партии Советского Союза акцентирует внимание биологов на выяснение сущности явлений жизни, вскрытии биологических закономерностей развития органического мира, изучении физики и химии живого. Вместе с тем в программе подчеркивается необходимость – "шире и глубже развивать мичуринское направление в биологической науке, которое исходит из того, что условия жизни являются ведущими в развитии органического мира". <...> Хорошо известна высокая оценка теории Дарвина основоположниками марксизма-ленинизма. В.И. Ленин, Коммунистическая партия и Советское Правительство всегда оказывали решительную поддержку И.В. Мичурину, И.П. Павлову, К.А. Тимирязеву и их последователям. <...> И вот теперь мы наблюдаем совершенно непонятный поворот против того направления в биологической и сельскохозяйственной науке, который получил со стороны В.И. Ленина горячее одобрение и поддержку. Издательства, научные и популярные журналы прекратили выпуск работ, написанных с позиций дарвиновско-мичуринского направления в биологии. В учебниках и учебных пособиях учение Мичурина и его последователей не раскрывается, а если и затрагивается, то преподносится читателю в обедненном и деформированном виде. <...> Некоторые советские генетики печатают за рубежом свои книги и статьи, где стараются всемерно опорочить мичуринское учение. Весьма опасным в

Пока всего лучшего. Привет от нас с Ольгой Петровной Ольге Витальевне, Машеньке и друзьям.

Перечел переписанную "Науку и религию"<sup>59</sup>, список замеченных важных ошибок в трех экз. посылаю, вместо "обмирщение" (*обмирщение в христианстве – процесс переориентации церкви на решение проблем мирской жизни*) написали "обнищение".

Твой А. Любищев

23 марта 1971 г.

Дорогой Павел Григорьевич!

Получил только что от тебя длинное письмо. Нечего и говорить, что оно мне доставило огромное удовольствие. Пишу тебе сейчас потому, что ты намекнул, что у тебя лишний экземпляр пятого тома Философской Энциклопедии, который ты можешь мне презентовать. Буду очень рад за такой подарок, так как из ряда мест я слышал восторженные отзывы об этом томе. Кстати видел ли ты в какой энциклопедии или справочнике объяснение термина «редукционизм». Я сейчас пишу статью по заказу Института философии "Редукционизм в развитии систематики и морфологии"<sup>60</sup>.

От А.Д. Александрова получил письмо на 25 больших страницах. Не только я его ругаю. Посылаю тебе оттиск из "Природы"<sup>61</sup>.

От нас привет всему твоему семейству.

Любящий тебя А. Любищев

Ульяновск

10 августа 1971 г.

Дорогой Павел Григорьевич!

Сейчас я с моей женошкой находимся в Тольятти, куда приглашен биостанцией<sup>62</sup> прочесть серию докладов (намечено 6 тем). В конце августа думаем вернуться в Ульяновск. Ехали сюда на судне биостанции "Наука", вероятно и обратно поедем тем же путем.

---

идеологическом отношении является проникновение в советскую печать попыток буржуазных идеологов подменить марксистское понимание законов общественного развития социально-биологическими концепциями, против чего в свое время решительно выступал В.И. Ленин. <...> Все это говорит о настоятельной необходимости внести существенные коррективы в организацию научных исследований, освещение в печати и преподавание биологических дисциплин». (30 января 1970 г.; письмо подписали академики ВАСХНИЛ П.П. Лукьяненко, В.Н. Ремесло, А.Л. Малзумов, Л.А. Жданов, И.Е. Глущенко и др.). Существенного значения эта акция не имела и была «спущена на тормозах»...

<sup>59</sup> Опубликовано через 30 лет: Любищев А.А. Наука и религия. СПб.: Алетейя, 2000. С. 318. (Сер.: Философы России XX века).

<sup>60</sup> Любищев А.А. Редукционизм и развитие морфологии и систематики // Журн. общ. биол. 1977. Т. 38, № 2. С. 245-263.

<sup>61</sup> Любищев А.А. Значение и будущее систематики // Природа. 1971. № 2. С. 15-23.

<sup>62</sup> Ляхов С.М. Последние дни профессора А.А. Любищева // Розенберг Г.С., Попченко В.И., Ковалев О.С. Экологическая наука в Тольятти: становление, современное состояние, перспективы. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1997. С. 40-44.

Я тебе посылаю копию моей статьи о симметрии по поводу дискуссии между Касиновым и Урманцевым<sup>63</sup>. Тебе, вероятно, напишет С.В. Мейен<sup>64</sup>, мой новый друг и очень близкий по идеям человек, открытый защитник номогенеза. В споре он целиком на стороне Урманцева, а ты видимо симпатизируешь Касинову. Мои материалы может быть тебе будут полезны.

По возвращении домой пришлю тебе новыеopusы:

1/ научный атеизм и прогресс человечества (письмо в "Природу" на их предложение рецензировать одну книгу по «научному атеизму»);

2/ полифилию и монофилию – написана по заказу "Знание-сила", они в общем одобряют, но еще не столковались насчет «смягчения» моей критики дарвинизма.

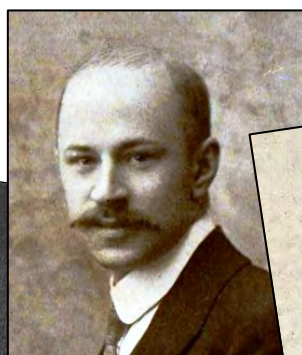
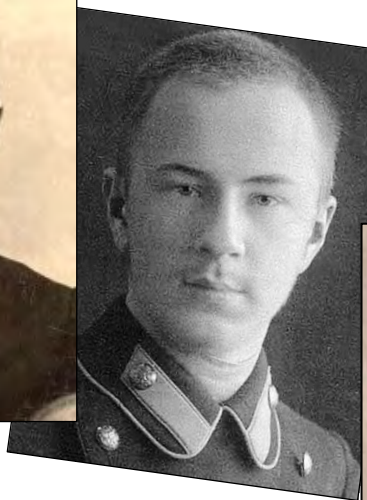
Очень продвинул, но еще не закончил работу "Классификация эволюционных теорий" для "Проблем эволюции", вып. 4. Сам недоволен: начал писать очень разбросанно, думаю, это будет первым этюдом.

Жарища эти месяцы была страшная, но сегодня сильно спала. Живем в дачной местности, в сосновом лесу. Лес прекрасный, но подлесок и трава совершенно высохли и в Ульяновской области страшная засуха.

Привет от нас обоих Ольге Витальевне, Машеньке и конечно тебе.

Твой старый друг – А. Любищев.

Ульяновск (*описка – Тольятти*) 16 августа 1972.



### **Александр Александрович Любищев**

(с сайта:

[https://medium.com/@genina\\_jena/-cef62319ecc9](https://medium.com/@genina_jena/-cef62319ecc9))

<sup>63</sup> Касинов В.Б. (*Вадим Борисович*). О симметрии в биологии. Л.: Наука, 1971. 46 с. Урманцев Ю.А. (*Юнир Абдуллович*). Биосимметрия // Изв. АН СССР, сер. биол. 1965. № 1. С. 75-87. Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии. М.: Мысль, 1974. 230 с.

<sup>64</sup> Мейен Сергей Викторович (1935-1987) – палеоботаник, эволюционист, биолог-теоретик. Шрейдер Ю.А. Поиски философско-методологических принципов биологии. Феномен А.А. Любищева и С.В. Мейена // Природа биологического познания. М.: Наука, 1991. С. 29-43.

## АЛЕКСАНДР АЛЕКСАНДРОВИЧ ЛЮБИЩЕВ В САМАРЕ

© 2015 А.Г. Бакиев

*Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти*

## ALEXANDR ALEXANDROVICH LYUBISHEV IN SAMARA

**Andrey G. Bakiev**

*Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, Togliatti*

e-mail: herpetology@list.ru

В основу настоящего сообщения положена опубликованная информация, а также мои личные беседы с Е.А. Равдель<sup>1</sup> и З.Я. Биккининой<sup>2</sup>.

По воспоминаниям дочери Александра Александровича Любищева [Равдель, 1982], в 1926 г. он, будучи доцентом Пермского университета, подал заявление на участие в конкурсе на замещение вакантной должности заведующего кафедрой зоологии в Самарском сельскохозяйственном институте, в конце 1926 г. был назначен на эту должность и утвержден в звании профессора этого института. В начале 1927 г. Любищев переехал в Самару, его семья (рис. 1) присоединилась к нему в июле.



**Рис. 1. Александр Александрович и Валентина Николаевна Любищевы с детьми – Святославом, Всеволодом и Евгенией. Середина 1920-х гг.**

Обратившись к другой публикации [Бикинина, Калюга, 2012], можно узнать, что в середине 1920-х гг. ректор Самарского сельскохозяйственного института

<sup>1</sup> Евгения Александровна Равдель (1914-1999) – дочь А.А. Любищева.

<sup>2</sup> Земфира Ямиловна Биккинина – экскурсовод музея истории Самарской государственной сельскохозяйственной академии, заведующая этим музеем в 1986-2010 гг.

С.В. Сохацкий<sup>3</sup>, проводя линию укрепления кадров, привлекал в институт ученых из других городов. Из Пермского университета был приглашен Любищев на должность профессора кафедры зоологии, которую тот занял 20 октября 1926 г.

При сравнении этих сведений из двух источников остается непонятным: на какую должность в 1926 г. претендовал Александр Александрович – заведующего кафедрой зоологии или профессора этой кафедры, в какой из этих должностей он был утвержден?

Есть несостыковки еще с одним источником. Так, судя по информации из книги В.Г. Клевлина [1994], ректором института в это время был не Сохацкий, а И.П. Гиляровский<sup>4</sup>, просьбу которого об освобождении от обязанностей ректора Главпрофобр удовлетворил в ноябре 1926 г. Следует уточнить также, что в 1926 г. кафедры зоологии в институте не было. Она появилась только в 1927 г. после разделения кафедры зоологии и энтомологии (заведующий кафедрой П.Н. Быстрицкий<sup>5</sup>) на две – кафедру зоологии и кафедру энтомологии [Клевлин, 1994].

В 1927-1930 гг. Любищев жил и работал то в самом городе Самара, то в поселке Усть-Кинельский под Самарой.



*а*

*б*

**Рис. 2.** Дом в пос. Усть-Кинельский (ул. Садовая, 2), где жили семьи ректора С.В. Чешейко-Сохацкого и профессора А.А. Любищева (*а*), и половина этого дома, которую занимал Любищев с семьей (*б*). Фотоснимки 2015 г.

И здесь, и там ему с семьей предоставили просторные квартиры. О квартире в Самаре Е.А. Равдель [1982] вспоминала: «У нас была прекрасная большая квартира в особняке над Волгой, в центре города, с каменной террасой, откуда открывался вид на волжские просторы и Жигули» (с. 24). В Усть-Кинельском семья Любищева зани-

<sup>3</sup> Стефан Вацлавович Чешейко-Сохацкий (1881-1934) – не имевший ученых степеней ректор Самарского СХИ в 1926-1929 гг. и 1933 г. Вступил в РСДРП в 1905 г. Арестован 15 августа 1933 г., расстрелян 1 июня 1934 г., реабилитирован в 1958 г.

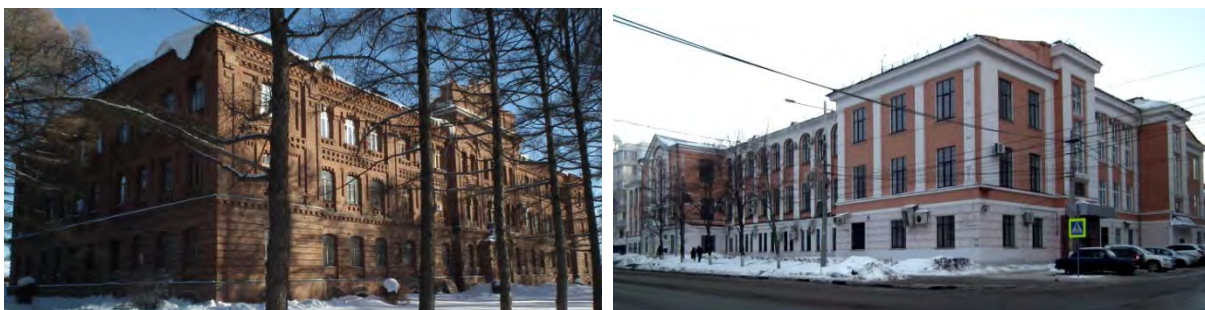
<sup>4</sup> Иван Петрович Гиляровский (1883-?) – профессор кафедры ботаники (1922-1933), ректор Самарского СХИ (1925-1926), перед уходом на пенсию в 1959 г. работал в Сталинградском государственном педагогическом институте.

<sup>5</sup> Павел Никитович Быстрицкий (1875-?) окончил в 1898 г. Казанский университет, после чего продолжал обучение в Цюрихском университете. В 1911-1919 гг. преподавал зоологию, энтомологию и физику в Самарском земледельческом училище Усть-Кинельска. В 1927-1937 гг. заведовал кафедрой энтомологии Самарского СХИ. Занимался изучением прямокрылых насекомых. Ученое звание профессора получил в 1935 г.

мала половину дома в поселковом местечке «Сладкий порядок» (ныне здесь проходит ул. Садовая), в другой половине жила семья упомянутого Сохацкого (рис. 2).

Е.А. Равдель рассказывала, что семье Александра Александровича серьезную материальную помощь в это время оказывал его отец Александр Алексеевич. Последний тогда материально поддерживал и других родственников, в частности, младшего сына – Дмитрия Александровича, который находился в эмиграции.

В Усть-Кинельском лекции и занятия по зоологии велись в здании бывшего земледельческого училища (рис. 3), а в Самаре – в здании бывшей духовной семинарии (рис. 4), где Александр Александрович устроил для себя уголок на хорах. Это место было удобно тем, что, во-первых, там не было случайных посетителей, во-вторых, оттуда Любищев слышал ведение занятий своими ассистентами и поэтому мог их корректировать. На самом краю хоров помещался его письменный стол, откуда слышался стук пишущей машинки [Равдель, 1982]. Надо заметить, что у Любищева были неразборчивыми не только дикция, но и почерк.



а

б

Рис. 3. Здания бывшего земледельческого училища в Усть-Кинельском (ул. Учебная<sup>6</sup>) (а) и бывшей духовной семинарии в Самаре (ул. Молодогвардейская, 151) (б), где А.А. Любищев читал лекции студентам Самарского сельскохозяйственного института и проводил с ними занятия. Фотоснимки 2015 г.

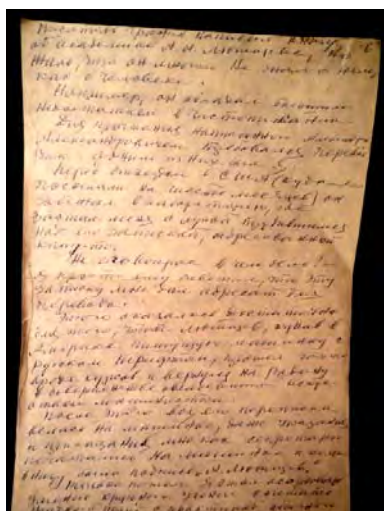


Рис. 4. Страница из письма О.С. Бырдина с воспоминаниями.

Проблема с почерком была решена посредством пишущей машинки. Эта история известна по сведениям от Олега Сократовича Бырдина, который в студенчестве был секретарем зоолого-зоотехнической предметной комиссии, где работал под руководством Любищева [Бырдин, 1992].

В музее истории Самарской государственной сельскохозяйственной академии хранится письмо Бырдина, адресованное им в музей СХИ для Биккининой и отправленное, судя по штемпелю на конверте, из Куйбышева 7 декабря 1990 г. В письме (рис. 4) сообщается о Любищеве, что «он обладал большим недостатком в чистописании».

Для прочтения написанного Александром Александровичем требовался переводчик. Одним из них был я. Перед отъездом в США (куда его посылали на шесть месяцев) он забегал в лабораторию, где за-

<sup>6</sup> В официальных документах номер дома – либо «1», либо «2», либо «б». На самом здании висит табличка с номером «1».

*стал меня с лупой трудившимся над его запиской, адресованной кому-то. На его вопрос в чем дело? – я просто ему ответил, что эту записку мне дал адресат для перевода. Этого оказалось достаточно для того, чтобы Любищев, купив в Америке пишущую машинку с русским ирифтом, прошел что то вроде курсов и вернулся на Родину в совершенстве овладевшим искусством машинистки.*

*После этого вся его переписка велась на машинке, даже указания и приказания мне как секретарю печатались на машинке и только внизу была подпись "А. Любищев"».*

З.Я. Биккинина со слов бывшего студента Любищева – Александра Жирова, помогавшего ему собирать и оформлять энтомологическую коллекцию, – рассказывала, что Любищев привез из США также энтомологические булавки и «прозрачную бумагу», которая использовалась вместо стекла в коробках с засушенными насекомыми.

Преподавание в СХИ Любищев совмещал с исследованиями по систематике земляных блошек и прикладными работами. Общение со специалистами СХИ и Безенчукской сельскохозяйственной опытной станции способствовало расширению его агрономического кругозора. Переезд в Самару благоприятно отразился на занятиях Любищева прикладной энтомологией. Он начинает и успешно заканчивает труд по оценке вредности хлебного пилильщика и пшеничной узловой толстоножки (изозомы). Первому из названных видов в то время приписывался большой вред. Опубликованные итоги двухлетней работы (1927-1928 гг.) с этими насекомыми в Самарской области заключались в том, что личинки хлебного пилильщика вызывают один вид потерь – снижают налив зерна приблизительно на 6-10%. «Значение пилильщика, как фактора, вызывающего полегание стебля, безусловно, преувеличено. Узловая же пшеничная толстоножка должна быть просто вычеркнута из списка вредителей» [Любищев, 1931, с. 447].

Летом 1927-1930 гг. практические занятия со студентами по сбору и определению насекомых проводились Любищевым в Усть-Кинельском. По воспоминаниям Александра Александровича, «несмотря на то, что это был сельскохозяйственный институт, где зоология занимала подчиненное положение, эти занятия доставляли мне истинное наслаждение. Студенты с интересом собирали и определяли насекомых, все занятие проходило чрезвычайно напряженно из-за обилия разрешаемых вопросов, и в результате по крайней мере половина студентов освоила технику определения, а несколько человек очень быстро приобрели то, что называется систематическим чутьем. Собранные коллекции позволили повысить уровень экзаменационных требований: студентам предлагалось определить основные семейства жуков, клопов и др. на глаз и это даже на фоне свирепствовавших тогда "прогрессивных" приемов преподавания, как-то коллективные зачеты и прочие педагогические недоразумения» [Любищев, 1956, с. 6-7].

А.И. Леглер<sup>7</sup> в своих воспоминаниях писал: «...сегодня получил ответ от Александра Александровича Любищева, Саши, с которым мы жили и работали в поселке Усть-Кинельский под Самарой. Он заведовал кафедрой зоологии в недавно открывшейся сельхозке. Добираться до Самары было трудно, но мы с Сашей прихва-

<sup>7</sup> Андрей Иванович Леглер (1891-1963) – из обрусевших немцев – родился в Козельске, окончил Рижский политехнический институт, в 1917 г. вступил в партию эсеров, но не был активным членом. С 1923 г. как административно высланный жил в пос. Усть-Кинельский, работал в строительном управлении. В 1931 г. переведен в Пермь. В 1941-1959 гг. – сотрудник Киргизского филиала АН СССР. С 1959 г. жил в Эстонии.

*тив наших жен изредка выбирались в воскресные дни в театр посмотреть оперетту. Целые куплеты из различных оперетт он знал наизусть. Самара заштатный провинциальный город. Нам повезло тем, что в сельхозке работал профессор Павел Александрович Преображенский, в моей памяти он остался энциклопедистом, и старался просветить каждого студента. Недавно деревенские ребята стремились к знаниям. Преображенский всегда вешал объявление, что в Самаре состоится лекция, но добираться туда было очень трудно. Ректор Сохацкий давал машину и Павел Александрович иногда привозил лекторов в сельхозку. Саша всегда говорил, что он далек от искусства и литературы, а я считал себя гуманитарием по духу, но часто я убеждался в обратном. На лекции искусствоведа Н.Н. Померанцева он засыпал его вопросами по Оружейной палате. Да что там Оружейная палата! На лекции по Древней Руси, когда лектор П.И. Смоличев рассказывал о Чернигове, Саша задал вопрос о фреске Фёкла. Я о Фёкле никогда не слышал, мы долго спорили о ней, в наши споры часто включался живший по соседству совсем молодой врач Алексей Фролов, он потом погибнет в войну. Спорщики они с Сашей оба были заядлые. После лекции, которую читал Тамм И.Е., тогда ещё малоизвестный ученый, с которым Саша был знаком с Симферополя, он шел, молча и тихонько покручивал перед собой пальцами, у него была такая привычка, когда обдумывал что-то важное. Я знал, что он ведет дневник, впоследствии он присылал мне годичный отчет, который меня совершенно не заинтересовал. Человек он очень неординарный. Я в записную книжку старался записывать имена людей. Сейчас, подводя итог своей жизни, вытаскиваю эти имена, как из волшебной шкатулки – памяти.*

*Наши встречи, общения были только в зимний период. Как только наступало тепло и до поздней осени он жил в поле, поля и насекомые были его религией, всё подчинялось этому ритму. Когда, правда это было редко, мы встречались с женами, Валентина всегда жаловалась на него, она любила жаловаться. Моя жена называла её «зудой», но при этом говорила, что она бы с таким мужем жить не могла» (цит. по: [Бикинина, Калюга, 2012, с. 32-33]).*

Вспоминая о работе в Самарском сельхозинституте, Любищев писал: «Занятия прикладной энтомологией мне были не бесполезны и для моих чисто научных занятий. При работе с пилельщиком и изозомой я довольно хорошо практически овладел приемами математической статистики, а это уже привело впоследствии к углубленному знакомству с теми методами, которые я сейчас намерен применять в области систематики насекомых. Если я успею выполнить свои главнейшие планы, то придется сказать, что мое отвлечение в область прикладной энтомологии не было ошибкой, а ответ на это можно будет дать только на смертном одре» (цит. по: [Равдель, 1982, с. 25-26]).

В марте 1928 г. во время очередных выборов Правления института, Любищев был выдвинут кандидатом в его состав от «оппозиции» существующему Правлению, но не набрал голосов. Работая в Самарском СХИ, он был не согласен с введением общественных наук в учебный процесс и делал выпады против этого, называя общественные дисциплины «законом божьим» [Клевлин, 1994].

В докладной записке 3-го отделения СО ОГПУ о политическом состоянии интеллигенции [Материалы 3-го., 2008] отмечались антисоветские выступления во время лекций и семинарских занятий, в том числе профессора Любищева из Самарского сельскохозяйственного института. Так, Любищев на лекции говорил: «Всем известно, конечно, что такое гидра – это слово у нас употребляют часто, когда говорят о контрреволюции; эта гидра имеет характерные свойства – сколько ни руби ей



голову, она снова вырастет». Также на одной из лекций Александр Александрович заявил: «Революционная теория Маркса отживает свой век, марксисты уже грызутся между собою».

В 1930 г., когда активно велась борьба с контрреволюционным вредительством в сельском хозяйстве, Любищев, как он сам писал, был «чуть не арестован в связи с кондратьевщиной» (цит. по: [Даниил Александрович., 2002, с. 78]), но переселился в Ленинград, что было связано также с реорганизацией института и переводом кафедры зоологии в Оренбург. Кроме того, была надежда на то, что освобождение от учебного процесса увеличит время на научную работу. Дело в том, что Любищева настойчиво приглашали на работу во Всесоюзный институт защиты растений (ВИЗР).

Незадолго до переселения, в начале мая 1930 г., Александр Александрович ездил на IV Всесоюзный съезд зоологов, анатомов и гистологов в Киев, где сделал доклады «О логических основаниях современных направлений в биологии» и «О методике количественного учета». Доклад «О логических основаниях...», в котором развивалось понятие номогенеза, был подготовлен по предложению И.И. Шмальгаузена<sup>8</sup> и вызвал оживленную дискуссию среди участников съезда [Равдель, 1982].

В музее истории Самарской государственной сельскохозяйственной академии сохранился «фотоколлаж» со студентами выпуска 1930 г. сельхозинститута, тогда «Средне-Волжского»<sup>9</sup>, и их преподавателями, в том числе и с А.А. Любищевым (рис. 5).



Рис. 5. Фотопортрет А.А. Любищева (а) из «коллагной» фотографии студентов Средневолжского сельскохозяйственного института выпуска 1930 г. и их преподавателей (б), на которой он – в четвертом ряду сверху, четвертый слева.

<sup>8</sup> Иван Иванович Шмальгаузен (1884-1963) – главный организатор съезда – в то время был уже академиком АН УССР.

<sup>9</sup> В 1930 г. Самара была административным центром Средневолжского края. Этот край возник в 1929 г. в результате преобразования из Средневолжской области, в которую входили Оренбургская, Пензенская, Ульяновская, большая часть Самарской, небольшие части Рязанской и Нижегородской губерний.

«В нашем институте А.А. Любищев в последний раз был в 1941 году», – писал В.Г. Клевлин [1994, с. 88]. Александр Александрович приезжал сюда, «рассчитывая найти здесь свои оставшиеся записи» [Бикинина, Калюга, 2012, с. 32]. Некоторые уточнения к этой информации сделала З.Я. Бикинина, слышавшая рассказ бывшего студента и помощника Любищева – Александра Жирова: Любищев разыскивал в Самаре (тогда – г. Куйбышев) и Усть-Кинельском не столько записи, сколько собранную им большую коллекцию насекомых. Александр Александрович посетил институт явно до начала войны. Чем закончились его поиски, как долго он здесь был, где останавливался – выяснить пока не удалось.

К тому времени Любищева выгнали из ВИЗРа (1937 г.), где он работал старшим научным сотрудником. Перед войной Любищев занимал должность заведующего Отделом экологии Института зоологии АН УССР. Александр Александрович и его жена Валентина Николаевна жили в Киеве, с ними – их внук Андрей (сын дочери Евгении – «Жеки», как называл ее отец). Но это – уже выходящие за рамки тематики настоящего сообщения разделы жизни Александра Александровича Любищева, ученого-энциклопедиста и неординарного мыслителя.

*Благодарности.* Автор выражает признательность С.Р. Матвеевой за помощь в подготовке материалов к печати.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бикинина З.Я., Калюга В.** Ученый Александр Александрович Любищев // Самарская Лука. История. Природа. Искусство. 2012. № 23. С. 29-36. [[www.samluka.ru/2312/LUKA%2023.pdf](http://www.samluka.ru/2312/LUKA%2023.pdf)].
- Бырдин О.С.** Обвал. Самара: Кн. изд-во, 1992. 224 с.  
Даниил Александрович Гранин. Эта странная жизнь. Документальная повесть. Из творческого и эпистолярного наследия А.А. Любищева (в подборке М.Д. Голубовского). Тольятти: Фонд «Духовное наследие»; МОУ ДПОС – Центр информационных технологий, 2002. 256 с.
- Клевлин В.Г.** Дорога к земле. (Очерки Самарского сельскохозяйственного института). Самара, 1994. 256 с. + приложения на 39 с.
- Любищев А.А.** К методике учета экономического эффекта вредителей (хлебный пильщик и узловая толстоножка // Труды по защите растений. 1931. Т. 1, вып. 2. С. 359-505.
- Любищев А.** О положении в средней школе. Ульяновск, 1956. 61 с. Рукопись (машинопись). [<http://monomax.sisadminov.net/main/view/article/979#>].
- Материалы 3-го отделения СО ОГПУ о политическом состоянии интеллигенции и ее антисоветской деятельности // «Совершенно Секретно»: Лубянка Сталину о положении в стране (1922-1934 гг.). Т. 8, ч. 2. 1930 г. М., 2008. С. 1136-1175. [<http://webcache.googleusercontent.com/search?q=cache:RVLoPEvtKekJ:istmat.info/node/27045+&cd=1&hl=ru&ct=clnk&gl=ru>].
- Равдель Е.А.** Биографический очерк // Александр Александрович Любищев 1890-1972. Л.: Наука, 1982. С. 9-37.

**ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ НОВОГО ДЛЯ  
РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН АДВЕНТИВНОГО ВИДА  
*DIGITARIA SANGUINALIS* (L.) SCOP.**

© 2015 Л.М. Абрамова<sup>1</sup>, Я.М. Голованов<sup>1</sup>, С.С. Петров<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Ботанический сад-институт УНЦ РАН, Уфа,

<sup>2</sup>Стерлитамакский филиал Башкирского государственного университета,  
Стерлитамак

**THE CHARACTERISTICS OF CENOPOPULATIONS OF NEW  
ADVENTIVE SPECIES *DIGITARIA SANGUINALIS* (L.) SCOP.  
FOR BASHKORTOSTAN REPUBLIC**

**Larisa M. Abramova<sup>1</sup>, Yaroslav M. Golovanov<sup>1</sup>, Sergei S. Petrov<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Botanical Garden-Institute of Ufa Scientific Centre of the RAS, Ufa,

<sup>2</sup>Sterlitamak Branch of Bashkirian State University, Sterlitamak

e-mail: abramova.lm@mail.ru, jaro1986@mail.ru

С середины XX века во многих регионах мира стала наблюдаться новая экологическая угроза, связанная с проникновением в экосистемы не свойственных им чужеродных видов из других стран и даже континентов. Проникновение неаборигенных видов живых организмов в экосистемы, расположенные за пределами их естественного ареала обитания, принято называть биологическими инвазиями чужеродных видов.

В последние десятилетия на Южном Урале также наблюдается активизация инвазий чужеродных неофитов [Абрамова, 2004, 2011, 2012; Абрамова, Ануфриев, 2008]. С 1995 г. мы проводим исследования процессов внедрения чужеродных видов, цель которых – поиск и мониторинг очагов инвазии, изучение инвазивных видов и сообществ с их участием, разработка методов контроля их численности. В данном сообщении приводятся сведения о биологии нового для территории Республики Башкортостан (РБ) адвентивного вида – росички кроваво-красной (*Digitaria sanguinalis* (L.) Scop.).

Росичка (лат. *Digitaria* Hall.) — род злаковых травянистых растений, включённый в трибу Просовые (*Panicaceae*). В род включено около 350 видов наземных многолетних и однолетних травянистых растений, распространенных преимущественно в тропических и субтропических странах. Лишь немногие виды встречаются в умеренном поясе, в странах бывшего СССР распространено 7 видов сорных растений рода [Цвелев, 1976; Никитин, 1983].

*Digitaria sanguinalis* – однолетнее адвентивное растение, зеленое или красноватое; стебли 10-70 см высотой, приподнимающиеся, ветвистые, голые; листья линейно-ланцетные, 4-10 см длиной и до 1 см шириной, как и влагалища, с длинными оттопыренными волосками, реже листья и их влагалища почти голые (var. *gtabrata* Trautv.); язычок короткий. Соцветие из 4-7 колосовидных веточек, 3-10 см длиной, достигающих 15-23 см длины (var. *australis* Griseb.); колоски около 3 мм длиной, узколанцетные; нижняя колосковая чешуя маленькая, вторая равна половине колоска, третья охватывает весь колосок, имеет 5-7 жилок и шерстисто-опушенный край; цветковые чешуи голые. Мезофит. Кенофит, ксенофит, эпекофит.

Вид произрастает на песчаной почве, преимущественно как сорняк пропашных культур, на плантациях субтропических культур и как рудеральное у дорог, в населенных пунктах. Общее распространение: жаркий и умеренный пояса обоих полушарий. Описан из Южной Европы. На территории бывшего СССР обычен Кавказе, в Средней Азии, на юге европейской части России, в средней и северной полосе встречается редко [Флора СССР, 1934; Никитин, 1983].

В Северной Америке росичка культивируется под названием «Grab-grass», как кормовое растение. Пригодна для пастбищ и для укрепления песков. Из зерна росички готовят крахмал, а также белую крупу, приравниваемую по качеству к манной. В Индии росичку возделывают, главным образом, в запас на голодные годы, т. к. крупа эта хорошо сохраняется и к тому же не подвергается порче насекомыми. Употребляется в бумажной промышленности [Флора СССР, 1934].

В Республике Башкортостан вид впервые обнаружен С.С. Петровым (2010 г.) на ж.-д. станции в г. Стерлитамаке. Позднее (2011-2014 гг.) вид обнаруживался на городских цветниках во многих районах данного города. Вид указан как очень редкий для Уральского региона [Мулдашев и др., 2014]. *D. sanguinalis* произрастает в Стерлитамаке на газонах, клумбах, обочинах дорог, железнодорожных путях и других нарушенных местообитаниях. Является доминантом с высоким классом постоянства.

В табл. 1 представлено 10 описаний сообществ с доминированием данного вида, отнесенных к дериватному сообществу *Digitaria sanguinalis* [*Stellarietea mediae*]. Описания выполнены в 2012 г. на клумбах в скверах города Стерлитамака.

Характерной чертой данного типа сообществ является значительная роль видов синантропных классов *Stellarietea mediae* R. Tx. et al. ex von Rochow 1951 (*Galinsoga ciliata*, *Portulaca oleracea*, *Atriplex tatarica*, *Amaranthus retroflexus* и др.) и *Polygono arenastri-Poetea annua* Rivas-Martinez 1975 corr. Rivas-Martinez et al. 1991 (*Taraxacum officinale*, *Polygonum aviculare* и др.). В сообществах отмечены и другие инвазивные виды растений: *Galinsoga ciliata*, *Portulaca oleracea*. Флористический состав ассоциации варьирует от 8 до 14 видов, в среднем 11 видов. ОПП=40-80% на площади описания 5-15 м<sup>2</sup>.

Изучение биологических особенностей нового для РБ вида проводилось в 4 ценопопуляциях из разных частей города. Оценивались основные морфометрические показатели на 25 генеративных растениях каждой ценопопуляции. Для оценки внутривидовой изменчивости использовали стандартные статистические показатели (среднее арифметическое, ошибка средней, коэффициент вариации), а для выявления межвидовых различий – однофакторный дисперсионный анализ. Результаты представлены в табл. 2.

Максимальные значения большинства признаков отмечены для ценопопуляции «Железнодорожный вокзал», что говорит об оптимальности условий местообитания данной ценопопуляции. Наименее благоприятными условиями для произрастания *Digitaria sanguinalis* характеризуется популяция «Сквер Жукова», большинство морфометрических признаков здесь имеют минимальные значения. Это связано с сильным антропогенным воздействием на растения в результате вытаптывания и уплотнения почвы. Для всех показателей, за исключением числа генеративных и вегетативных побегов, отмечено нормальное варьирование признаков (CV 3,7-38,2).

Для последних двух признаков отмечено значительное и большое варьирование (CV 51,6-94,7).

Таблица 1

Характеризирующая таблица сообществ с *Digitaria sanguinalis*

Площадь описания, м <sup>2</sup>	5	8	10	15	15	10	15	10	15	10	Постоянство
ОПП, %	80	70	65	55	70	60	70	50	40	40	
Число видов	13	14	14	11	12	9	11	8	9	11	
Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Д.в. дериватного сообщества <i>Digitaria sanguinalis</i> [ <i>Stellarietea mediae</i> ]											
<i>Digitaria sanguinalis</i>	4	3	4	4	4	3	4	2	3	2	V <sup>3-4</sup>
Д.в. класса <i>Stellarietea media</i>											
<i>Portulaca oleracea</i>	+	1	2	1	1	+	2	3	1	+	V <sup>1-2</sup>
<i>Galinsoga ciliata</i>	+	+	+	+	1	1	1	+	+	+	V
<i>Atriplex tatarica</i>	+	1	+	+	+	1	.	.	+	+	IV
<i>Amaranthus retroflexus</i>	+	+	.	+	1	1	1	+	.	+	IV
<i>Chenopodium album</i>	1	+	+	.	+	+	+	+	+	.	IV
<i>Convolvulus arvensis</i>	.	.	r	.	r	.	r	+	+	+	III
<i>Lactuca serriola</i>	r	.	r	r	r	r	r	.	.	.	III
<i>Erysimum cheiranthoides</i>	r	r	r	r	.	.	r	.	.	.	III
<i>Echinochloa crusgalli</i>	r	1	+	.	.	.	.	+	2	.	III
<i>Stellaria media</i>	.	1	.	+	.	.	.	.	r	.	II
Д.в. класса <i>Polygono arenastris-Poetea annua</i>											
<i>Taraxacum officinale</i>	+	+	+	r	+	+	+	+	.	+	V
<i>Polygonum aviculare</i>	.	.	r	r	+	+	r	.	.	+	III
Д.в. класса <i>Robinietea</i>											
<i>Acer negundo</i>	r	r	.	.	.	.	r	.	.	.	II
Д.в. класса <i>Molinio-Arrhenatheretea</i>											
<i>Medicago lupulina</i>	.	r	+	.	.	.	.	.	.	+	II
<i>Amoria repens</i>	.	.	r	.	.	.	.	.	.	r	I

Кроме того, были встречены: *Berteroa incana* 2 (+); *Capsella bursa-pastoris* 5 (r); *Sonchus asper* 2(r); *Elytrigia repens* 5 (+); *Festuca pratensis* 10 (+); *Galinsoga parviflora* 1 (+); *Plantago major* 1(r); *Populus nigra* 9 (r); *Setaria viridis* 4(r); *Vicia cracca* 3 (r).

Таблица 2

Внутри- и межпопуляционная изменчивость морфометрических признаков *Digitaria sanguinalis*

Параметры	Сквер у кинотеатра Салават		Сквер им. маршала Жукова		Парк им. Ю.А. Гагарина		Ж/д вокзал		Достоверность различий между популяциями
	М±х	CV, %	М±х	CV, %	М±х	CV, %	М±х	CV, %	
Число генеративных побегов, шт.	2,1±0,35	82,1	1,5±0,15	52,0	7,8±0,96	62,2	13,6±2,58	94,7	0,38***
Число вегетативных побегов, шт.	6,6±0,79	60,1	5,8±0,71	61,4	2,0±0,26	66,7	9,6±0,99	51,6	0,40***
Длина корня, см	10,0±0,53	26,6	7,3±0,22	15,1	11,1±0,31	14,1	11,8±0,65	27,6	0,40***
Длина стебля, см	42,7±1,21	14,2	33,3±0,86	12,9	45,5±1,37	15,1	63,7±2,99	23,5	0,66***
Толщина стебля, см	1,3±0,06	23,9	1,1±0,03	13,8	1,1±0,03	10,7	1,5±0,10	34,2	0,27***
Число листьев, шт.	4,1±0,21	25,6	4,2±0,22	25,7	4,1±0,26	31,6	5,3±0,33	31,7	0,13**
Длина листа, см	8,9±0,27	15,0	5,7±0,23	20,2	7,2±0,18	12,1	7,8±0,53	33,9	0,37***
Ширина листа, см	8,3±0,29	17,4	7,7±0,22	14,2	7,1±0,21	14,5	7,1±0,31	21,6	0,13**
Число колосьев в пучке, шт.	6,4±0,28	21,7	5,1±0,20	19,6	5,2±0,18	16,8	7,8±0,29	18,5	0,51***
Длина одного колоса, см	10,6±0,23	10,7	7,3±0,14	9,6	9,9±0,21	10,5	10,8±0,27	12,6	0,68***
Ширина одного колоса, см	1,0±0,07	34,3	1,2±0,04	16,7	1,1±0,01	6,7	1,3±0,07	27,4	0,12**
Длина колоска, мм	2,5±0,19	38,0	2,3±0,04	8,8	2,1±0,02	3,7	2,5±0,19	38,2	0,05**
Ширина колоска, мм	0,4±0,03	32,9	0,5±0,02	19,5	1,0±0,01	6,6	0,9±0,03	15,4	0,84***
Число колосков в колосе, шт.	33,3±0,64	9,6	31,9±0,50	7,8	32,8±0,62	9,4	39,4±0,51	6,4	0,58***

\*\*\* – достоверно при уровне значимости  $p < 0,001$ , \*\* – достоверно при уровне значимости  $p < 0,01$ .

Сравнительный анализ межпопуляционной изменчивости с использованием однофакторного дисперсионного анализа показал статистически значимые различия по большинству изучаемых признаков (уровень факторизации от 5% до 84 %).

В целом проведенные исследования показывают, что изменчивость большинства признаков *Digitaria sanguinalis* в изучаемых ценопопуляциях находится в пределах нормы реакции вида, и даже сдвинута к нижней границе нормы. Это свидетельствует о том, что особи в данных ценопопуляциях морфоструктурно однотипны, возможно, вследствие недавнего заноса на территорию РБ. Более существенное варьирование ценопопуляций по числу генеративных и вегетативных побегов, по-видимому, связано с сильным антропогенным воздействием (вытаптыванием) местообитаний вида в городских условиях.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова Л.М.** Синантропизация растительности: закономерности и возможности управления процессом (на примере Республики Башкортостан). Дисс... докт. биол. наук / Пермский государственный национальный исследовательский университет. Уфа, 2004. 430 с.
- Абрамова Л.М.** Классификация сообществ с участием инвазивных видов. I. Сообщества с участием видов из рода *Ambrosia* L. // Растительность России. 2011. № 19. С. 3-29.
- Абрамова Л.М.** Экспансия чужеродных видов растений на Южном Урале (Республика Башкортостан): анализ причин и экологических угроз // Экология. 2012. № 5. С. 1-7.
- Абрамова Л.М., Ануфриев О.Н.** Агрессивные неофиты Республики Башкортостан: биологическая угроза // Вестник АН РБ. 2008. № 4. С. 34-43.
- Цвелёв Н. Н.** Род 158. Росичка – *Digitaria* Hall. // Злаки СССР / Отв. ред. Ан.А. Фёдоров. Л.: Наука, 1976. С. 669-674.
- Никитин В.В.** Сорные растения флоры СССР. Л.: Наука, 1983. 454 с.
- Флора СССР / Гл. ред. В.Л. Комаров. Л.: Издательство АН СССР, 1934. Т. II. 778 с.
- Мулдашев А.А., Хусаинова С.А., Хусаинов А.Ф.** Новые находки адвентивных растений в Республике Башкортостан // Изв. Самар. НЦ РАН. 2014. Т. 16, № 1-1. С. 69-73.

**ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИИ  
*PARNASSIUS APOLLO* (L., 1758) (LEPIDOPTERA, PAPILIONIDAE)  
НА УЧАСТКЕ ЛЕС-МЕЛОВАЯ СТЕПЬ  
НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ХВАЛЫНСКИЙ»**

© 2015 В.В. Аникин

*Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского, Саратов*

**THE SPATIAL ARRANGEMENT OF POPULATION  
*PARNASSIUS APOLLO* (L., 1758) (LEPIDOPTERA, PAPILIONIDAE)  
ON THE FOREST-CRETACEOUS STEPPE  
NATIONAL PARK "KHALYNSKY"**

**Vasily V. Anikin**

*Chernyshevskii Saratov State University, Saratov*

e-mail: AnikinVasiliiV@mail.ru

Аполлон – *Parnassius apollo* (Linnaeus, 1758), это редкий вид парусника с сокращающимися численностью и ареалом который занесен в Красную книгу России, в Красные книги большинства областей и республик России, включая и Саратовскую область. Включен в приложение II Конвенции о международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой исчезновения. На территории Саратовской области в настоящее время стабильно встречающаяся популяция известна с территории национального парка «Хвалынский» [Аникин, Киреев, 2006; Аникин, 2009]. Известна лишь одна точка нахождения этого редкого вида в пределах парка, где она представлена единой популяцией со средней годовой численностью в 100-130 особей. Это единственная сохранившаяся популяция вида на юго-востоке европейской части ареала парусника. В начале прошлого века вид был достаточно широко распространен и представлен многочисленными популяциями в лесных и лесостепных биотопах губернии, включая и окрестности города Саратова [Аникин, 1996]. Изолированными популяциями этот парусник представлен по всей лесной и реке лесостепной зоне европейской части России, Украины, Белоруссии, в Сибири, на Кавказе, в горах Казахстана и Киргизии; локально – в странах Западной Европы, где обитает преимущественно в горах. Наиболее часто биотопически приурочен к молодым разреженным соснякам на песках с обязательным присутствием кормового растения (*Sedum album* L. и *S. telephium* L.). Бабочки – гелиофилы, малоактивны в пасмурные дни и предпочитают сидеть с распростертыми крыльями в траве или на цветах. Развиваются в одном поколении, а сам лет бабочек в июне-июле. Зимует молодая гусеница, часто не выходящая из яйца. Окукливание протекает на почве под камнями в легком коконе. Это оседлый вид, не способный к длительным и удаленным миграциям. Основная причина исчезновения европейских популяций – это монофагия на растениях рода *Sedum*, определяющая распространение аполлона наличием кормового растения (и сама пространственная структура населения парусника также определяется размещением популяций очитка); сильная рекреационная нагрузка и затемнение леса при его росте, приводящие к естественному выпадению из сообществ кормового растения. На жизнеспособность популяций негативно сказывается выпас скота в местах развития гусениц.



Исследования проводили в окрестностях с. Старая Яблонка на территории общей площадью около 5 км<sup>2</sup>. На исследуемой территории аполлон встречается в 2 местообитаниях (открытый участок меловой степи и закрытый участок разреженного яблоневого сада переходящего в посадки сосны), которые соединяются между собой. Каждый год (начиная с 2002 по 2014 г. в период лета имаго в конце июня – начале июля) бабочки регистрировались в 2 местообитаниях с точки зрения их участия в формировании пространственной структуры популяции. Отсутствие других популяций в регионе исследований позволяло отслеживать степень перемещения или его отсутствия между местообитаниями. Ежегодно помечали 20-35 особей. Обновление населения местообитаний (за счет взаимных перемещений) было наиболее заметным в тех случаях, когда очередной учет переносился из-за погодных условий на несколько дней. Чаще всего бабочки исчезали с участка открытой меловой степи и перебирались в более закрытое местообитание – старый яблоневый сад, переходящий в посадки сосны. Здесь обнаруживали около трети от числа меченых особей, причём почти всех замеченных бабочек удавалось отлавливать. В то же самое время лишь небольшая часть меченых бабочек (сильно облетанных особей) около 10% перелетала с этого местообитания на открытые участки меловой степи. Тем не менее, больше половины особей после мечения встречали хотя бы один раз. Число повторных отловов одной бабочки доходило до 5-7 раз, время между первым и последним отловом варьировало от 1 до 5 дней. Значение радиуса индивидуальной активности в среднем составило 0,1 км при максимальной дистанции 1,1 км. Отловы меченых особей показали, что перемещения между местообитаниями были весьма интенсивными в начале выхода имаго из куколок и в конце лета вида. Регистрация одной и той же бабочки в соседних местообитаниях в течение часа был вполне рядовым явлением в такие дни. В 67-82% случаев аполлоны оставались в том же местообитании, где были отмечены во время прошлого посещения. В поведении самцов и самок наблюдались характерные отличия. Самцы после выхода из куколок начинали активно перемещаться по всему населенному участку. Самки же были не столь подвижны вначале и только после откладки части яиц в исходном местообитании, они становились более активными. Миграции особи самок с одного участка на другой случались довольно редко, в отличие от самцов, которые активно перемещались в обоих направлениях. Из числа мигрантов преобладали самцы в соотношении 9 : 1. Подвижность бабочек в сезоны 2008, 2011, 2014 г. в пределах местообитаний сильно варьировались от 0,1 до 1,1 км, а в другие сезоны оставалась относительно постоянной – 0,1-0,3.

Исследования показали, что конфигурация популяции и соотношение группировок внутри нее зависит от расположения самого местообитания, концентрации необходимых ресурсов и временной привязки особей к участкам в связи с временными особенностями жизненного цикла. Группировки особей, занимающие подходящие участки среды, связаны между собой постоянными миграционными потоками направленного характера – из «открытого местообитания» в «закрытый». Этот обмен и организует пространственно разобщенные группировки в единую систему – мегапопуляцию, обеспечивая её устойчивость в пространстве и во времени. Ключевую роль в формировании структуры популяции играют наиболее крупные субпопуляции меловой степи.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Аникин В.В., Киреев Е.В.* Аполлон / Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов; Изд-во ТПП Саратов. обл., 2006. С. 296-297.
- Аникин В.В.* Редкие и охраняемые виды чешуекрылых (Insecta, Lepidoptera) Национального парка «Хвалынский» // Науч. тр. Национального парка «Хвалынский». Саратов, 2009. Вып. 1. С. 5-10.
- Аникин В.В.* Влияние аридизации климата и антропогенного воздействия на видовой состав чешуекрылых юга Среднего Поволжья // Самарская Лука. 1996. Т. 7. С. 19-48.

**ПРИБРЕЖНЫЕ ДРЕВОСТОИ И ТРОФИЧЕСКАЯ  
ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ БОБРА (*CASTOR FIBER L.*)  
В САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ**

© 2015 В.В. Антипов

*Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти*

**COASTAL FOREST AND TROPIC  
ACTIVITIES OF THE BEAVER (*CASTOR FIBER L.*)  
IN THE SAMARA REGION**

**Vitaly V. Antipov**

*Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, Togliatti*

e-mail: V.V.Antipov@mail.ru

Один из основных факторов, влияющих на популяцию бобра – корм вые условия и наоборот кормодобывающая деятельность зверя оказывает существенное влияние на прибрежные древостой и на фитоценозы в целом [Дьяков, 1975; Завьялов и др., 2005; Броздняков, 1998].

В Самарской области крупные группировки бобра существуют не только на охраняемых территориях, но и в районах с высокой антропогенной нагрузкой [Броздняков, 2005]. В связи с этим, актуально изучение состояния популяционных группировок бобра, динамики показателей пространственной структуры популяции, а также древостоев и травянистой растительности, являющихся кормом этих животных в местах поселений, трофической ёмкости биотопов. Представляет интерес решение вопроса о том, как влияет кормодобывающая деятельность бобра на прибрежные фитоценозы. Интересна оценка выживаемости животных на территориях с высокой антропогенной нагрузкой, связанной, в частности, с вырубкой прибрежного леса, замусориванием, огораживанием и застраиванием местообитаний бобра, наблюдаемых на водоёмах Самарской области.

**Объект и методы исследований.** Были исследованы участки рек: Самара, Большой Кинель, Малый Кинель в Самарской области и реки Малый Кинель, в Оренбургской области. Объектом исследования послужили популяционные группировки, отдельные поселения бобров и сопутствующие им прибрежные фитоценозы. В бобровых поселениях было заложено 30 пробных площадей, 7 из которых закладывались повторно. Применялись эколого-статистический и морфоэкологический методы.

Эколого-статистический метод Пояркова-Дьякова, использовался при оценке численности и исследования пространственной структуры популяции бобра. При его применении определяются границы поселения, фиксируются все следы жизнедеятельности животных: жилища, плотины, вылазы, тропы, погрызы древесно-кустарниковой растительности и на основе этих данных пересчитывается число бобров в каждом поселении.

Морфоэкологический метод Федюшина-Соловьёва использовался при определении возрастного состава поселений. Метод заключается в определении числа возрастных групп в отдельных поселениях путём измерения ширины следов резцов на погрызах бобров и отпечатков ступней задних лап [Дьяков, 1975].

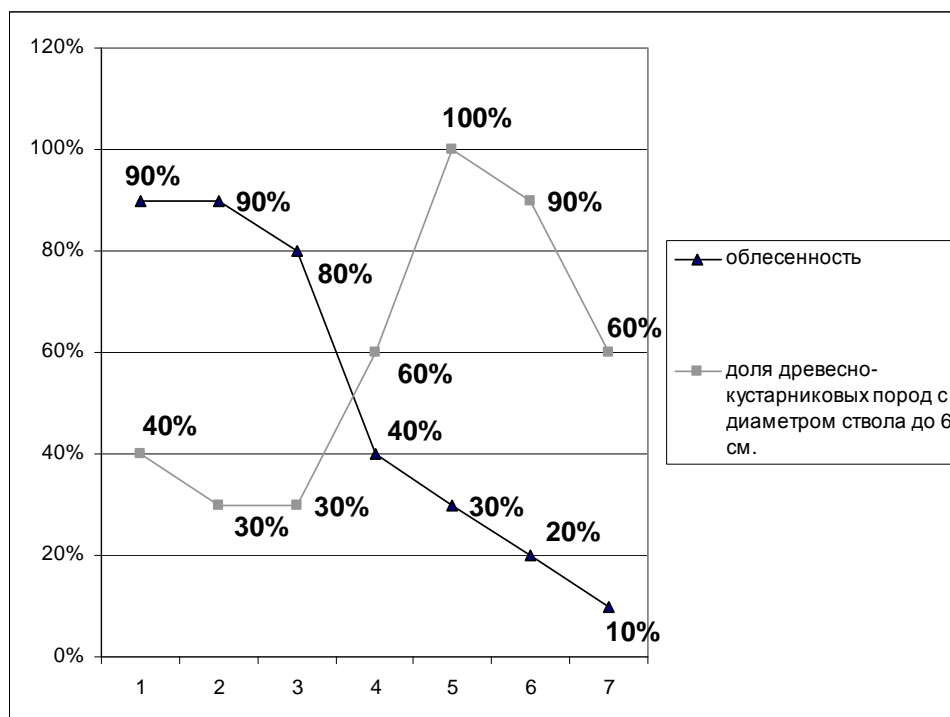
Для оценки структуры прибрежных фитоценозов и влияния кормодобывающей деятельности бобра, на территории бобровых поселений заклады-

вались пробные площади 20 на 50 м со сплошным пересчётом произрастающих и изъятых деревьев и кустарников.

**Облесённость и доминирующие породы деревьев в местах поселений бобра на малых реках Самарской и Оренбургской областей.** В Самарской области на реках Самара и Большой Кинель облесённость поселений бобра составляет – 60-100%, на реке Малый Кинель - 50-90%. В Оренбургской области на реке Малый Кинель облесённость поселений бобра различна и составляет 20%-100%, на реке Чаган облесённость поселений бобра составляет 10-15 %.

На исследуемой территории, в местах поселений бобра, произрастают: ива белая (*Salix alba* L.), ива козья (*Salix caprea* L.), ива корзиночная (*Salix viminalis* L.), ива остролистная (*Salix acutifolia* Willd.), ива пепельная (*Salix cinerea* L.), ива трехтычинковая (*Salix triandra* L.), ива прутовидная (*Salix viminalis* L.), тополь белый (*Populus alba* L.), тополь черный (*Populus nigra* L.), дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), ольха черная (*Alnus glutinosa* L.), клен татарский (*Acer tataricum* L.), вяз гладкий (*Ulmus laevis* Pall.) и клен ясенелистный (*Acer negundo* L.). Все эти виды служат кормовой базой бобра; основной кормовой породой является ива (*Salix*), преимущественно с диаметром ствола менее 6 см.

В Самарской области на реках Самара и Малый Кинель в местах поселений бобра преобладают деревья с диаметром ствола менее 6 см, процент утилизации которых выше. Доля доминирующих древесных пород (преимущественно кустарниковой ивы) с диаметром ствола менее 6 см на исследованных озёрных поселениях бобра в Самарской области составляет от 10 до 90%. На реке Большой Кинель больше деревьев с диаметром ствола более 6 см. В Оренбургской области в 2011 г. на реке Малый Кинель в 100% поселений бобра преобладают деревья с диаметром ствола менее 6 см. Наблюдается отрицательная зависимость доли древесно-кустарниковых пород с диаметром ствола менее 6 см от облесённости на озёрных поселениях бобра в Самарской области (рис. 1).



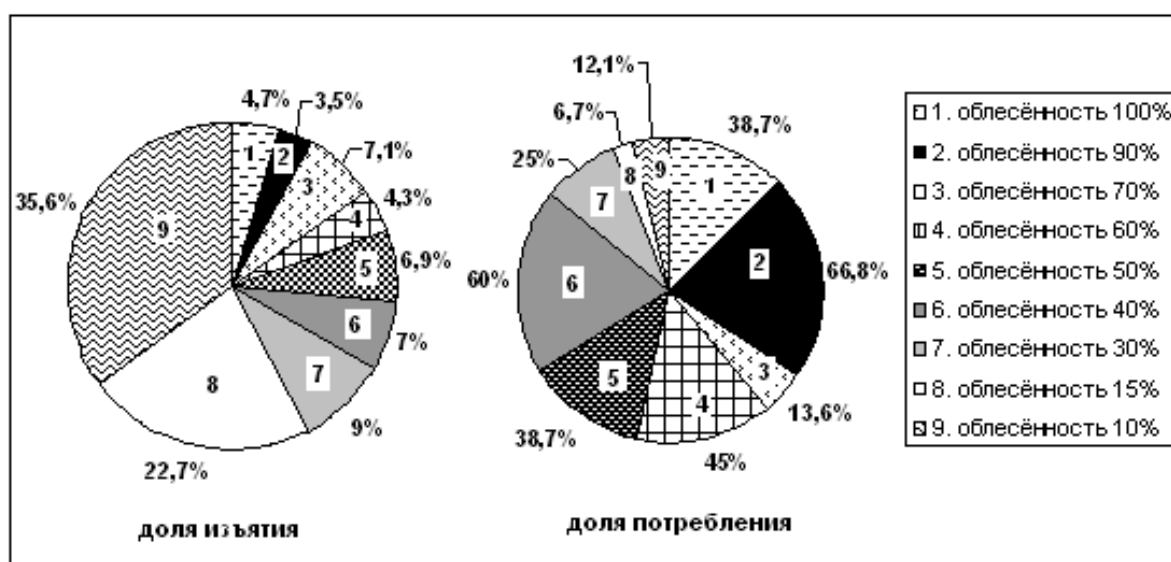
**Рис. 1. Зависимость доли древесно-кустарниковых пород с диаметром ствола до 6 см от облесённости на озёрных поселениях.**

**Влияние кормодобывающей деятельности бобра на прибрежные древостои.** В большинстве исследованных поселений бобра (84%) на реках в лесостепной и степной зонах присутствуют различные виды ивы и клён ясенелистный с диаметром ствола до 6 см, которые являются основным древесно-кустарниковым кормом. При облесённости от 40% до 100% доля изъятия от общего запаса в 65% поселений не превышает 3%.

Кормодобывающая деятельность бобра на реках Самарской области не оказывает решающего влияния и существенно не меняет видовой состав, облесённость и ярусность прибрежных древостоев. Примером может служить участок реки Самара в Красносамарском лесном массиве, наблюдаемый с 2005 по 2011 гг., где плотность заселения в 2007 г. достигала 4,7 бобр/км русла и участок реки Большой Кинель у посёлка Усть-Кинельский, наблюдаемый с 2009 по 2014 гг., на котором плотность составляла от 2,5 до 3,8 бобр/км русла.

На пойменных озёрах рек Самара и Большой Кинель влияние бобра более значительно, но также не приводит к деградации древостоев. Облесённость поселений составляет 30-60%, кроме озёр Красносамарского лесного массива, где облесённость около 100%, поэтому влияние бобров на прибрежные древостои больше, чем на самих реках. На исследованных поселениях изъятие составляет от 2% до 9%, а доля потребления от изъятия составляет от 25% до 100%. На озёрах с небольшой облесённостью (30-60%) бобры обеспечены кормом, так как имеются запасы кустарниковой ивы. В трёх исследованных поселениях бобра в Самарской области, где доминирует дуб черешчатый с диаметром ствола 12-50 см, изъятие кормов от общего запаса составляет 3,5-9%.

Несмотря на малую облесённость некоторых поселений, имеются большие запасы водной и околководной травянистой растительности, составляющей основной рациона бобра, которая может служить пищей даже в зимнее время [Панкова, Панков 2010] (рис. 2).



**Рис. 2. Максимальная доля изъятия и минимальная доля потребления от изъятия древесно-кустарниковых кормов на территории поселений бобра разной облесённости.**

Доля потребления от общего изъятия кормов на территории поселения в лесостепной зоне составляет от 30% до 100%.

Бобрам свойственно территориальное поведение [Дьяков, 1975], рациональное распределение особей на территории оптимизирует кормодобывающую деятельность и не приводит на исследуемой территории к деградации фитоценозов.

#### Выводы

1. На исследованной территории Самарской области большинство поселений бобра находятся в условиях 60-100% облесённости и избытка древесно-кустарниковых и травянистых кормов
2. Изъятие бобрами древесно-кустарниковых растений составляет 0,3-9% от общего запаса кормов на территории поселения и не вызывает деградации исследованных прибрежных древостоев.
3. Наблюдается отрицательная зависимость доли древесно-кустарниковых пород с диаметром ствола менее 6 см от облесённости на озёрных поселениях бобра.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Броздняков В.В.** Экология реакклиматизированной популяции бобра в условиях антропогенной нагрузки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1998. 25 с.
- Броздняков В.В.** Формирование популяции бобра (*Castor fiber* L.) Самарской области и оценка влияния кормового фактора // Вестн. СамГУ Естеств.-науч. сер. 2005. № 2 (36). С. 220-230.
- Дьяков Ю.В.** Бобры Европейской части Советского Союза. М.: Моск. рабочий, 1975. 480 с.
- Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А. и др.** Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука, 2005. 186 с.
- Панкова Н.Л., Панков А.Б.** Характер использования бобрами (*Castor fiber*) водоёмов поймы р. Пра в Окском заповеднике // Поволж. экол. журн. 2010. № 3. С. 291-301.

# МЕЖГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАЧЕСТВА СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА ЛОПУХА ПАУТИНИСТОГО В УСЛОВИЯХ ХРОНИЧЕСКОГО ОБЛУЧЕНИЯ

© 2015 Е.В. Антонова, В.Н. Позолотина, Э.М. Каримуллина  
Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург  
INTERANNUAL VARIABILITY OF THE QUALITY OF *ARCTIUM TOMENTOSUM* Mill. SEED PROGENY UNDER CONDITION OF THE CHRONICAL IRRADIATION

Elena V. Antonova, Vera N. Pozolotina, Elina M. Karimullina

Institute of Plant and Animal Ecology of the UB RAS, Yekaterinburg

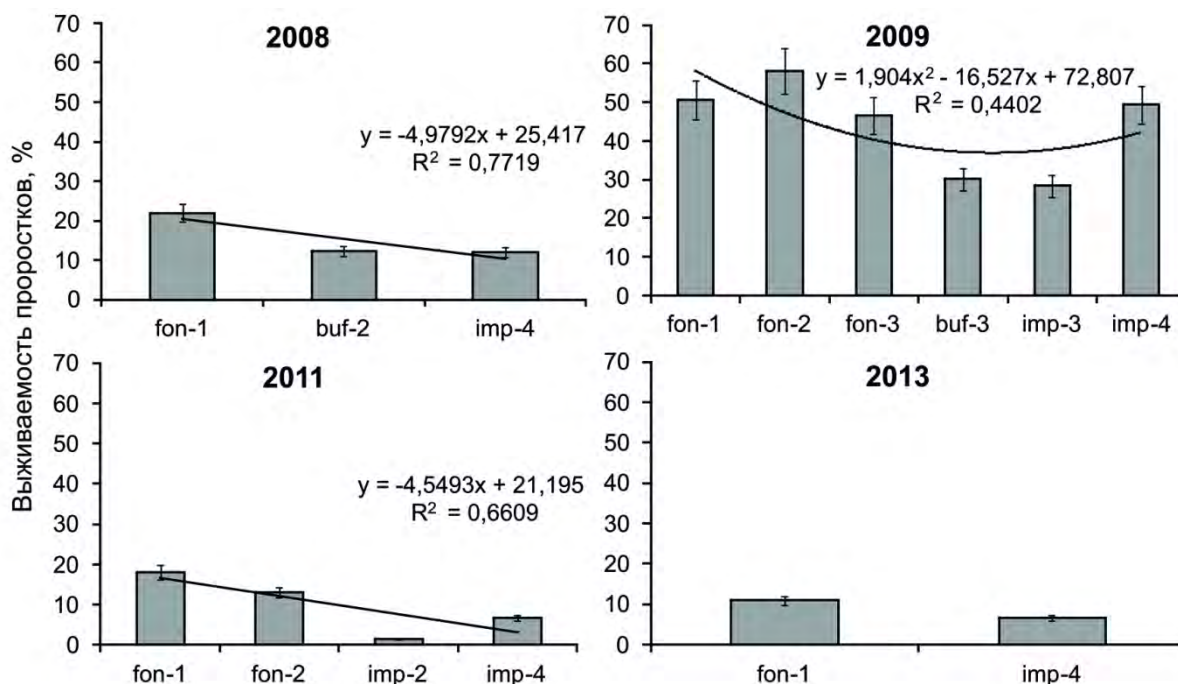
e-mail: selen@ipae.uran.ru

Проведено четырехлетнее комплексное изучение популяций лопуха паутинистого (семейство Asteraceae), длительное время произрастающих в градиенте радионуклидного загрязнения Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа) и на сопредельных территориях. Формирование зоны ВУРСа произошло в результате крупных инцидентов на ПО «Маяк» (Челябинская область): первоначально в 1957 г. [Aarkrog et al., 1997] в результате взрыва емкости с радиоактивными отходами (реперный радионуклид –  $^{90}\text{Sr}$ ); вторично – в 1967 г. в результате сдува радиоактивного ила и песка с берегов обмелевшего озера Карачай – промышленного водоема В-9 (реперный радионуклид –  $^{137}\text{Cs}$ ). В настоящее время плотность загрязнения долгоживущими радионуклидами вдоль центральной оси головной части ВУРСа (4-35 км от эпицентра загрязнения) составляет по  $^{90}\text{Sr}$  69000-400 кБк/м<sup>2</sup>,  $^{137}\text{Cs}$  – 1500-20 кБк/м<sup>2</sup> и по  $^{239,240}\text{Pu}$  – 200-0,7 кБк/м<sup>2</sup> [Molchanova et al., 2014]. Рассеянные в почве и накопленные растениями радионуклиды создают дополнительные дозы внутреннего и внешнего облучения материнских растений, с учетом естественного радиационного фона они составляют от 0,15-2,33 до 1,19-30,2 мкР/ч, а для зародышей семян – от 0,112-0,96 до 0,467-15,0 мкГр/ч [Karimullina et al., 2013]. Эти значения превышают дозовые нагрузки для материнских растений фоновых участков в 2-280 раз, а зародышей семян – в 1,1-150 раз.

Семена лопуха паутинистого (*Arctium tomentosum* Mill.) собирали в 2008, 2009, 2011 и 2013 гг. в буферной (*buf-2*, *buf-3*) и импактной зоне ВУРСа (*imp-2-imp-4*), а также на фоновых площадках (*fon-1-fon-3*). Жизнеспособность семенного потомства оценивали в лабораторных условиях по выживаемости проростков, числу проростков с настоящими листьями (% к числу посеянных семян), длине корней и побегов (мм), проращивая семена методом рулонной культуры на дистиллированной воде в течение трех недель при 12 часовом режиме освещения. Радиочувствительность (адаптивный потенциал) семян определяли по указанному ранее комплексу показателей, предварительно облучая семена в провокационных дозах 100-400 Гр. В каждой выборке были определены частоты встречаемости аномалий в развитии проростков (морфозов): изменения цвета и формы разных органов, формирование некрозов. Общее число исследованных семян – 25 722 шт., число повторов – 3-4.

*Межгодовая изменчивость качества семенного потомства.* На примере выживаемости проростков показано, что в большинстве изученных лет этот показатель был невелик с тенденцией к снижению (2008, 2013 гг., тест *Kruskal-Wallis* (1-2; 7-11)=0,54-0,75;  $p = 0,463-0,687$ ) или значимому снижению (2011 г., тест *Kruskal-*

$Wallis(3; 161)=9.83; p = 0,0201$ ) в градиенте радионуклидного загрязнения ВУРСа (рис. 1). В 2009 г. все значения жизнеспособности семенного потомства лопуха были выше, чем в другие годы наблюдения, линейная зависимость от мощности дозы отсутствовала: выживаемость проростков лопуха из популяции наиболее загрязненного участка (*imp-4*) была сопоставима с фоновыми значениями. Выживаемость проростков из выборок *buf-3* и *imp-3* была значимо ниже остальных популяций (нижние границы интервалов разницы пропорций  $CI = 0,149-0,311$ ; верхние  $CI = 0,132-0,328$ ) и не различалась между собой (нижняя и верхняя границы варьировали от  $-0,012$  до  $0,045$ ).

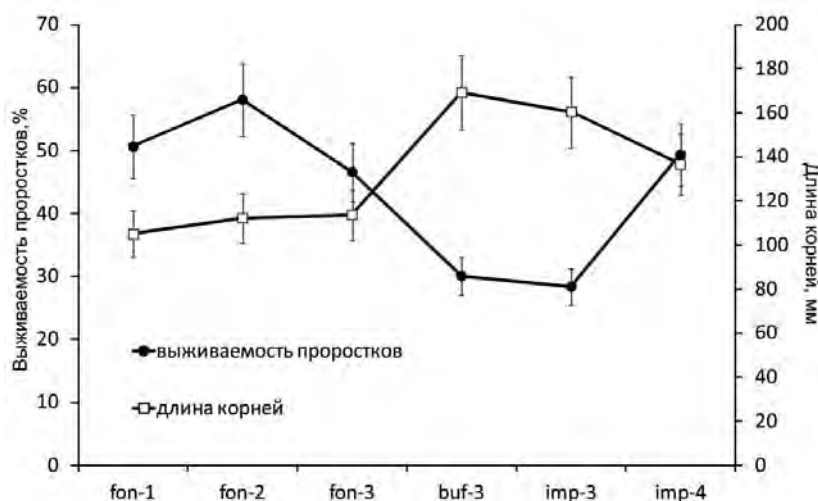


**Рис. 1. Межгодовая изменчивость выживаемости проростков лопуха паутинистого из зоны ВУРСа и сопредельных территорий.**

Интересная тенденция была обнаружена в 2009 г. (рис. 2). Показано, что в популяциях из зоны ВУРСа при снижении выживаемости проростков в градиенте загрязнения у выживших увеличивается скорость роста корней (различия между выборками значимы, тест *Sheffe*,  $p < 0,02$ ). Исключение составила наиболее загрязненная выборка *imp-4*, в которой подобный эффект отсутствовал. Это может быть связано с разными стратегиями адаптации популяций к условиям радионуклидного загрязнения.

Для выявления эффектов действия погодных условий на формирование семян лопуха паутинистого было проанализировано 184 параметра метеоданных и их комбинаций. Для показателя «длина корней» значимого влияния осадков и температуры не было обнаружено. Около 45% (анализ по выживаемости проростков) и 16% (по числу проростков с настоящими листьями) проанализированных климатических комбинаций были значимы для фоновых выборок, подавляющее большинство (66-92%) зависимостей были позитивными. Для импактных популяций только 13% комбинаций оказывали влияние на выживаемость растений, в то время как формирование настоящих листьев у проростков зависело от них на 73%. В отличие от фоновых выборок, в зоне ВУРСа большинство зависимостей (78-93%) были негатив-

ными. В таблице приводятся значимые эффекты между отдельными метеоданными и показателями жизнеспособности. Сложные комбинации факторов не приводятся, поскольку их эффекты были аналогичны фактору «осадки» для каждой рассматриваемой группы: позитивные – в фоновых выборках и негативные – в импактных популяциях. В разные месяцы температурный фактор оказывал различное влияние на формирование качества семян фоновых и хронически облучаемых выборок. Однозначный эффект был обнаружен лишь в фоновых выборках: при высоких температурах выживаемость проростков лопуха снижалась.



**Рис. 2. Зависимость между выживаемостью проростков и ростом корней лопуха паутинистого из зоны ВУРСа и сопредельных территорий.**

Ранее межгодовая динамика жизнеспособности семян была изучена у звездчатки [Позолотина и др., 2010], бодяка [Росяева, Антонова, 2012], дремы [Антонова и др., 2013], костреца [Антонова и др., 2014] и др. Показано, что в одни и те же годы показатели менялись сходным образом. При незначительных изменениях дозовых нагрузок на растения в разные годы, это свидетельствует о существенном влиянии погодных условий, точнее, о значимом взаимодействии хронического облучения с этими факторами, поскольку эффекты в облучаемых и фоновых выборках различались.

*Радиоустойчивость семенного потомства.* Нами показано, что в 2008 г. чувствительность к дополнительному острому облучению фоновых выборок, оцененная по выживаемости проростков на стадии листообразования, варьировала в пределах 70-73% от собственного необлученного контроля (рис. 3). Буферная популяция была чувствительна к облучению. В то же время выборка *imp-4* при минимальной в 2008 г. жизнеспособности семян, была устойчива к дополнительному облучению, более того, после облучения в дозах 100-200 Гр был отмечен эффект гормезиса. В 2009 г. выживаемость во всех выборках значимо не отличалась от собственного необлученного контроля (тест *Sheffe*,  $p = 0,144-0,99$ ): показатель фоновых популяций варьировал от 70 до 85%, а импактных – от 79 до 91% с минимальным снижением выживаемости у выборки *imp-4*. В 2011 и 2013 гг. радиоустойчивость хронически облучаемой популяции *imp-4* была также высокой (73-85%). Кроме того, в ней отмечен мощный стимулирующий эффект (до 250-400% от необлученного



контроля по выживаемости) при дозах 100-200 Гр. В фоновых выборках подобных эффектов обнаружено не было.

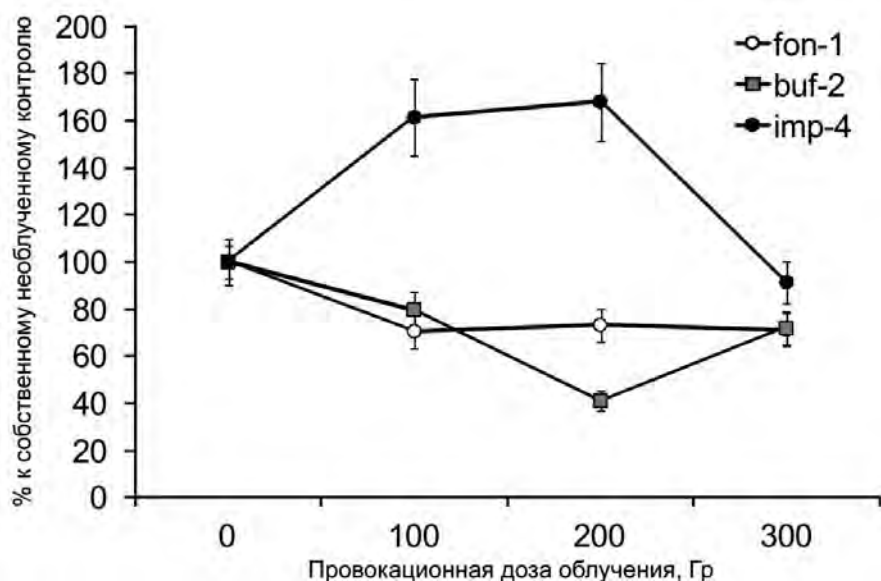
Таблица.

**Значимые эффекты действия погодных условий на  
жизнеспособность семенного потомства *A. tomentosum***

Метеорологические показатели	Выживаемость проростков	Метеорологические показатели	Число проростков с листьями
<b>Фоновые популяции</b>			
$\Sigma T_{эф.(4)}, \Sigma T_{эф.(7)}$	–	$T_{ср.(1)}, T_{ср.(6)}$	+
$T_{ср.(7)}$	–	$T_{ср.(4)}$	–
$\Sigma T_7$	–	$\Sigma T_1, \Sigma T_6$	+
$\Sigma T_{эф.(5-8)}, \Sigma T_{эф.(6-8)}$	–	$\Sigma T_4$	–
$\Sigma P_4, \Sigma P_6, \Sigma P_7$	+	$\Sigma T_{эф.(6)}$	+
$\Sigma P-T_{эф.(4)}, \Sigma P-T_{эф.(6)}, \Sigma P-T_{эф.(7)}$	+	$\Sigma P_1, \Sigma P_3, \Sigma P_8$	+
$\Sigma P-T_{эф.(5-8)}, \Sigma P-T_{эф.(6-8)}$	+	$\Sigma P-T_{эф.(5)}$	–
$I_6, I_7$	+	$\Sigma P-T_{эф.(8)}$	+
$I_{5-8}, I_{6-8}$	+	$I_4, I_5$	–
		$I_8$	+
<b>Импактные популяции</b>			
$T_{ср.(4)}, T_{ср.(5)}, T_{ср.(7)}$	–	$T_{ср.(1)}, T_{ср.(6)}$	+
$\Sigma T_4, \Sigma T_5, \Sigma T_7$	–	$\Sigma T_1, \Sigma T_6$	+
$T_{ср.(6)}$	+	$T_{ср.(4)}, T_{ср.(5)}, T_{ср.(7)}$	–
$\Sigma T_6$	+	$\Sigma T_4, \Sigma T_5, \Sigma T_7$	–
$\Sigma T_{эф.(6)}$	+	$\Sigma T_{эф.(7)}$	–
$\Sigma T_{эф.(7)}$	–	$\Sigma P_1, P_2, P_5, P_6$	–
$\Sigma P_5$	–	$\Sigma P_8$	+
$\Sigma P-T_{эф.(4)}$	+	$\Sigma P-T_{эф.(4)}, \Sigma P-T_{эф.(8)}$	+
$\Sigma P-T_{эф.(5)}$	–	$\Sigma P-T_{эф.(5)}, \Sigma P-T_{эф.(6)}, \Sigma P-T_{эф.(5-8)}$	–
$I_4$	+	$I_4, I_8$	+
$I_5$	–	$I_5, I_6, I_{5-8}$	–

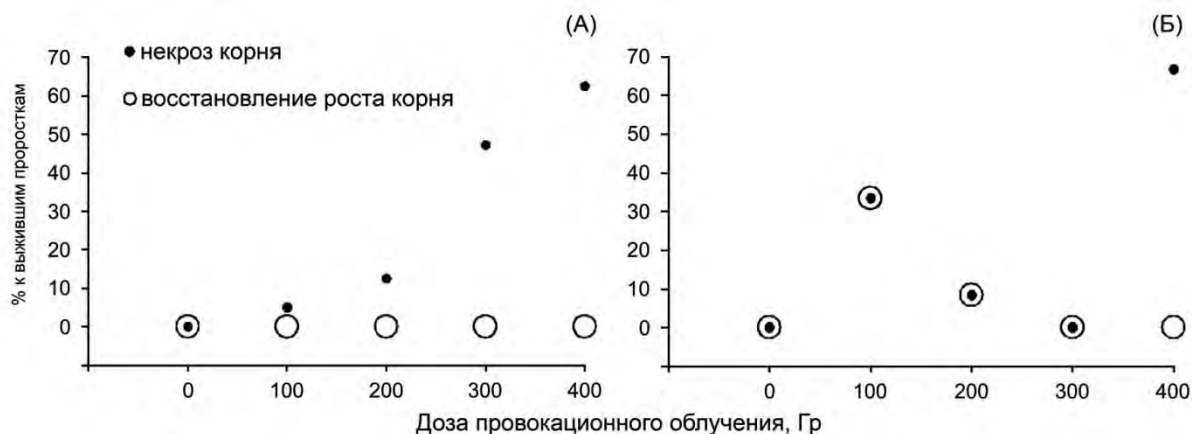
**Примечание:**  $\Sigma T_{эф.}$  – сумма эффективных температур (за определенный месяц);  $T_{ср.}$  – средняя температура;  $\Sigma T$  – сумма температур;  $\Sigma P$  – сумма осадков;  $\Sigma P-T_{эф.}$  – сумма осадков при эффективных температурах;  $I$  – индекс аридности Селянинова; «–» – зависимость отрицательная, «+» – зависимость положительная при  $R^2 = 0,67-0,87$  и  $p = 0,0014-0,048$ .

*Мутабельность семенного потомства.* В популяциях *A. tomentosum* чаще всего встречались следующие аномалии в развитии: изменение цвета гипокотыля и семядолей, некрозы корней, скрученные гипокотыли. Так, частота встречаемости проростков с изменением цвета семядолей варьировала в фоновых популяциях от 3.3 до 4.0%, а в импактных – от 5.0 до 6.1% от выживших проростков. Растения со скрученным гипокотылем также встречались чаще в хронически облучаемых выборках (1.98-6.72%) по сравнению с контролем (1.22-3.17%), различия значимы между выборками *imp-3*, *imp-4* и остальными популяциями (нижние границы *CI* от -0.047 до -0.080; верхние границы *CI* – от -0.0012 до -0.0316).



**Рис. 3. Выживаемость проростков лопуха паутинистого на стадии листообразования из зоны ВУРСа и территорий после облучения.**

Некроз корня – одно из самых распространенных нарушений у проростков. При достаточном внутреннем потенциале растение может инициировать рост боковых корней за счет работы латеральных меристем. Нами показано, что после провокационного облучения в фоновой популяции лопуха образование некрозов корней происходило экспоненциально (рис. 3). Однако проростков, восстановивших свой рост за счет образования боковых корней (при наличии некроза корня), в популяции *fon-1* не было обнаружено. В то же время в импактной выборке после появления некрозов корней у 33,3% выживших проростков (доза облучения 100 Гр), произошло восстановление ростовых процессов. Аналогичные результаты были получены после облучения и в больших дозах, за исключением 400 Гр: адаптивный потенциал растений при этой дозе был равен нулю.



**Рис. 4. Образование некрозов и восстановление роста корней за счет работы латеральных меристем в фоновых (А) и импактных (Б) популяциях лопуха паутинистого.**

Таким образом, для семенного потомства лопуха, сформировавшегося в зоне ВУРСа, характерны мощный адаптивный потенциал и высокая мутабельность.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы развития едущих научных школ (НШ-2840.2014.4) и Программы фундаментальных научных исследований УрО РАН (проект № 15-2-4-21).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Антонова Е.В., Каримуллина Э.М., Позолотина В.Н.** Внутривидовая изменчивость дремы белой в градиенте радионуклидного загрязнения ВУРСа // Экология. 2013. № 1. С. 20-29.
- Антонова Е.В., Позолотина В.Н., Каримуллина Э.М.** Изменчивость костреца безостого в условиях хронического облучения в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. 2014. № 6. С. 459-468.
- Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Каримуллина Э.М.** Эколого-генетическая характеристика звездчатки злаковой в условиях радиоактивного загрязнения // Экология. 2010. № 6. С. 459-468.
- Росяева Д.Ю., Антонова Е.В.** Межгодовая изменчивость качества семенного потомства *Cirsium setosum* (Willd.) Bess. в условиях радионуклидного загрязнения // Экология: традиции и инновации: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Гощицкий, 2012. С. 108-114.
- Aarkrog A., Dahlgard H., Nielsen S.P. et al.** Radioactive inventories from the Kyshtym and Karachay accidents: Estimates based on soil samples collected in the South Urals 1990-1995) // Science Total Environment. 1997. V. 201, № 2. P. 137-154.
- Karimullina E., Antonova E., Pozolotina V.** Assessing radiation exposure of herbaceous plant species at the East-Ural Radioactive Trace // J. Envirom. Radioact. 2013. V. 124. P. 113-120.
- Molchanova I., Mikhailovskaya L., Antonov K. et al.** Current assessment of integrated content of long-lived radionuclide's in soils of the head part of the East-Ural Radioactive Trace // J. Envirom. Radioact. 2014. V. 138. P. 238-248.

**ИССЛЕДОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ  
CORBICULA JAPONICA PRIME, 1864 (BIVALVIA)  
РЕКИ РАЗДОЛЬНОЙ (ПРИМОРЬЕ)**

© 2015 М.В. Астахов

*Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток*

**THE STUDY OF CORBICULA JAPONICA PRIME, 1864 (BIVALVIA)  
POPULATION FROM THE RAZDOLNAYA RIVER  
(PRIMORYE REGION)**

**Maxim V. Astakhov**

*Institute of Biology and Soil Science of the FEB RAS, Vladivostok*

e-mail: mvastakhov@mail.ru

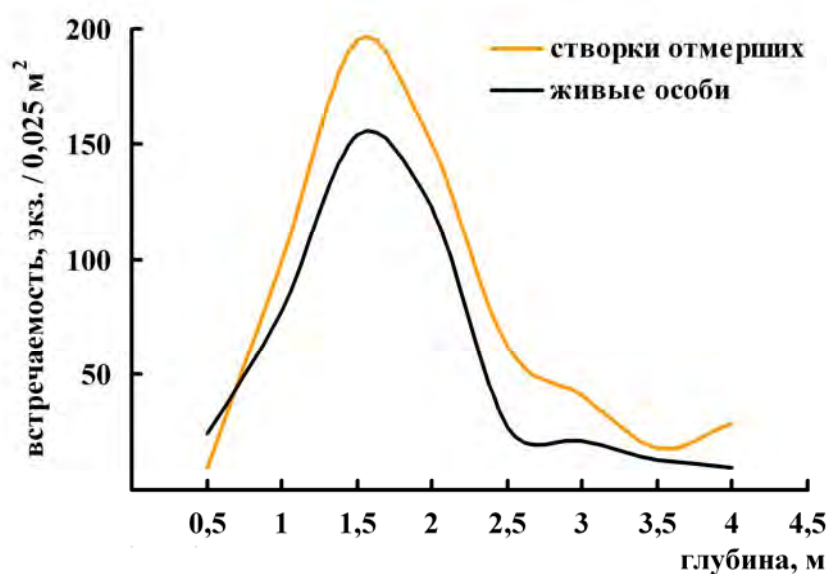
Двустворчатый моллюск *Corbicula japonica* (Corbiculidae) – типичный представитель макрозообентоса солоноватых водоёмов Дальнего Востока. Это самый массовый вид дальневосточных корбикул, которые, наряду с прочими представителями рода, благодаря своей высокой экологической пластичности, могут проявлять значительный инвазивный потенциал в других регионах [Сон, 2007; Pigneur et al., 2011]. В этой связи возрастает необходимость изучения популяций корбикул в местах их естественного распространения. В Приморском крае наиболее крупная нативная популяция *C. japonica* локализуется в р. Раздольная.

Река Раздольная является главным водотоком юга Приморского края; берет начало на территории КНР и впадает в Амурский залив Японского моря несколькими рукавами, образуя Тавричанский лиман (примерно 43°18' N, 131°46–49' E). Общая протяженность реки 245 км, площадь водосбора 16830 км<sup>2</sup>, из них на территории РФ – 191 км и 6820 км<sup>2</sup>, соответственно [Ресурсы., 1964; Лоция., 1984]. Крупнейшим притоками реки в её эстуарной зоне являются рр. Кипарисовка (43°21'30 N, 131°47'30 E) и Вторая речка (43°23'30 N, 131°47'30 E). Материалом к написанию настоящего сообщения послужили оригинальные данные обследования р. Раздольная в августе-сентябре 2001 г.

Сбор корбикулы осуществляли шестовой моделью дночерпателя Петерсена (площадь раскрытия 0,025 м<sup>2</sup>) на участке от створа приустьевых мысов р. Раздольная (включая Тавричанский лиман) до устья р. Вторая речка. Площадь обследованной акватории – около 20 км<sup>2</sup>. Выполнено 230 станций. На каждой станции отбирали по три пробы. Помимо живых моллюсков учитывали створки особей, отмерших за многолетний период. Измерение линейных параметров проводили с точностью до 0,1 мм, а определение массы – с точностью до 0,1 г. Собранных моллюсков (568 экз.) рассортировали на размерные группы. Из каждой такой группы случайным образом отобрали по 3–5 животных с целью определения индивидуального возраста по структурным меткам, различимым на радиальном спиле раковины [Золотарёв, 1989]. Таким образом было отобрано 46 экз. В качестве модели линейного роста использовали уравнение Пюттера-Берталанфи. На основе полученных коэффициентов вывели формулу для определения возраста корбикулы по длине раковины. Рассчитали возрастные показатели других особей выборки. Для определения параметров продолжительности жизни корбикулы аналогичным образом проанализировали выборку створок животных, отмерших за многолетний период (169 экз.).

Живая корбикула была обнаружена как в основном русле, так и в прилегающих лагунах и протоках. Преобладающий тип грунта в эстуарной системе р. Раздольная – мягкие илы и илы с незначительной примесью песка. По этой причине

может складываться мнение, что корбикула именно эти грунты и предпочитает. Однако, скорее всего, связь количественного развития *C. japonica* со структурой грунта (декларируемая некоторыми исследователями) является опосредованной, поскольку характер самих донных осадков определяется гидрологическими факторами. Прежде всего, скоростью течения, от которой зависит степень динамического воздействия водного потока на русловые отложения [Алексеевский, 2006]. Мы считаем, что именно через влияние гидрологических факторов, благоприятствующих существованию корбикулы, в местах обитания этого моллюска преобладает тот или иной тип грунта. Интересно, что на глубинах 3–4 м корбикула была найдена на довольно твердом грунте, представляющем собой смесь глинистого ила и сохранившихся остатков устричника периода голоценового оптимума (на двух станциях, расположенных в 1 км друг от друга). Наиболее массовые скопления моллюсков были обнаружены на глубине 1,5 м (рис. 1).



**Рис. 1. Распределение живой и створок отмершей корбикулы на разных глубинах**

Распределение створок отмерших особей по глубинам (рис. 1) изучали с целью оценки вероятности влияния ледового покрова на выживаемость корбикулы в зимний период на участках с глубинами менее 1 м (поскольку толщина льда в реке может достигать 1 м). Однако аномального преобладания пустых створок на глубине менее 1 м выявлено не было. Более того, на глубине до 0,7 м преобладали живые моллюски. Корбикула способна активно мигрировать, следовательно, при понижении температуры окружающей среды, она может перемещаться на участки, не подверженные вымерзанию. В целом распределение створок, накопленных за многолетний период, соответствовало распределению живых моллюсков (рис. 1). То есть, можно говорить о том, что характер сезонных перемещений этого животного в р. Раздольная остаётся неизменным на протяжении многих лет.

На 13% станций не было обнаружено ни одной живой особи, однако, найдено большое количество пустых створок. Возможно, ко времени сбора материала, корбикула с этих участков мигрировала в силу особенностей сезонного распределения популяции. Допущение, что всех живых моллюсков с этих участков вынесло в ходе тайфуна (07.08.2001) едва ли корректно, поскольку обладающие гораздо большей

парусностью и меньшим весом пустые створки остались. Если же животных действительно вынесло паводком, а створки поступили с участков, расположенных выше по течению, то этот факт может служить косвенным подтверждением тому, что *C. japonica* не является глубоко закапывающимся моллюском. Для нормальной жизнедеятельности в толще грунта моллюску необходимы хорошо развитые сифоны. У представителей рода *Corbicula* сифоны короткие, поэтому упомянутая М.О. Соном [2007] способность этих животных обитать в грунте на глубине «до 45 см» требует специального изучения в физиологическом аспекте. В ряде проб мы обнаружили недавно погибших особей (на створках сохранились мягкие ткани и от проб исходил запах разложения). Очевидно, причиной гибели этих животных стал покрывший их во время тайфуна слой наносного ила, толщина которого оказалась для них непреодолимой. Это также указывает на то, что корбикула не приспособлена к длительному существованию в глубинных горизонтах грунта. При сборе материала нами было отмечено, что *C. japonica* располагается либо на поверхности грунта, либо закапывается на глубину, не превышающую длину её раковины (до 5 см).

После обработки количественных данных была составлена карта-схема распределения корбикулы, определена общая площадь, занимаемая популяцией (6,4 км<sup>2</sup>), численность (966,8 млн. экз.) и биомасса (10,3 тыс. т) последней. Средняя плотность распределения составила 194 экз./м<sup>2</sup>, а средняя биомасса – 2074 г/м<sup>2</sup>.

На основе анализа частотного распределения результатов измерений моллюски были разделены на две размерные группы – молодь (длина раковины < 25 мм) и крупных (≥ 25 мм). Среди молодежи (29% общей выборки) преобладали животные длиной 13–15 мм, составлявшие 6,9 % выборки. Среди моллюсков старших возрастных групп модальный класс был представлен особями с длиной раковины 37–39 мм (10,3 % выборки). Согласно гистограмме весового распределения, модальный класс для группы молодежи составили особи с индивидуальной массой до 2 г (17,9 % от общего), а для группы старших возрастов – массой 10–12 г (13,9 % выборки). Самая крупная особь имела длину раковины 49 мм, высоту 44 мм, толщину 28 мм и массу 32,6 г. Средняя индивидуальная масса живых особей была принята равной 10,68 г, а средняя длина раковины – 29,5 мм.

Анализ возрастного состава показал, что в период исследования средний возраст особей наличной популяции составлял 7–8 лет, а максимальный – 14+. Наиболее часто встречались моллюски в возрасте 2+ (13,4%), 6+ (11,3%) и 11+ (10,7%). Помимо 14-летних (1,3%), самыми малочисленными оказались годовики (1,7%). Последнее, а также отсутствие в выборке животных в возрасте до года можно объяснить как недоучетом мелкоразмерных особей при отборе материала, так и вероятностью того, что год, предшествовавший исследованию, дал низкое пополнение. Важно, что из-за высокой смертности моллюсков на начальных стадиях онтогенеза реальное пополнение популяции в каком-либо году дают лишь особи, дожившие до возраста стабилизации процесса естественной элиминации. У большинства видов моллюсков такая стабилизация происходит в возрасте 1+.

Среди изученных пустых створок преобладали створки корбикулы, отмершей в возрасте 11+ (23,1%). Очевидно, что эта величина и есть показатель средней продолжительности жизни *C. japonica* в исследованном районе. Принимая во внимание результаты анализа возрастного состава наличной популяции, можно заключить, что более-менее значительное пополнение её численности за счёт молодежи происходит нерегулярно, примерно один раз в 4–5 лет. Однако если учесть, что такая периодичность не менее двух раз укладывается в пределах временного промежутка, сопоставимого со средней продолжительностью жизни *C. japonica* в р. Раздольная, то можно говорить о том, пополняемость данной популяции молодеью относительно стабильна.

Изучение створок моллюсков, отмерших за многолетний период дает возможность не только определить среднюю продолжительность жизни в популяции, но и построить кумулятивную кривую смертности, которая для каждой возрастной категории (генерации) показывает долю отмерших от исходного. Под исходным мы понимаем численность моллюсков, доживших до возраста 1+. Зеркальным отображением кумулятивной кривой смертности является кривая, которая показывает долю особей генерации доживающих до определенного возраста, иначе говоря, отражает присущие популяции особенности возрастного изменения выживаемости. В соответствии с кривой возрастного изменения уровня выживаемости и данными о возрастном составе наличной популяции можно рассчитать динамику пополнения численности за ряд лет, предшествующих моменту наблюдения [Астахов, 2014]. Согласно нашим расчётам среднемноголетняя величина пополнения популяции корбикулы из р. Раздольная составила 89,8 млн. экз./год.

Очевидно, что в стабильно существующей популяции средняя величина пополнения и количество элиминирующихся ежегодно особей в возрасте старше 1+ должны быть эквивалентны. На этом основании можно рассчитать одну из продукционных характеристик популяции – среднюю величину годовой элиминированной биомассы – как произведение среднемноголетней величины пополнения и показателя средней массы моллюсков наличной популяции. В данном случае расчетная величина элиминированной за год биомассы оказалась равной 959 т.

Ещё один продукционный показатель – прирост биомассы популяции за год – можно рассчитать как сумму приростов каждой возрастной группы (генерации) за тот же период. Прирост биомассы генерации есть произведение скорости весового роста данной возрастной группы на число входящих в её состав особей. Численность особей каждой генерации мы определили при анализе возрастной структуры популяции корбикулы, а скорость их весового роста – как производную функции весового роста. Функция (уравнение) весового роста была получена из уравнения Пюттера-Берталанфи для аппроксимации линейного роста и уравнения зависимости массы моллюска от длины его раковины [Методы..., 1990]. Средний показатель скорости весового роста корбикулы из р. Раздольная в период от возраста 1+ до возраста средней продолжительности жизни (11+) составил 1,83 г/год. Максимальной скоростью весового роста оказалась у особей в возрасте 6+ (2,38 г/год). В последующие годы жизни скорость весового роста снижается. В возрасте 7+ корбикула достигает величины средней индивидуальной массы (10,68 г). Прирост наличной биомассы, при общей численности популяции в 966,8 млн. экз., составил 1781 т/год.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алексеевский Н.И.* Гидрофизика. М.: Академия, 2006. 176 с.
- Астахов М.В.* Динамика пополнения популяций двустворчатых моллюсков: подход к оценке, использование в продукционных расчетах // XI съезд Гидробиологического общества при РАН: тез. докл. Красноярск: Сиб. федер. ун-т, 2014. С. 20-21.
- Золотарёв В.Н.* Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. Киев.: Наукова думка, 1989. 155 с.
- Лоция северо-западного берега Японского моря* (от реки Туманная до мыса Белкина). М.: МО СССР. Главное Управление навигации и океанографии, 1984. 335 с.
- Методы изучения двустворчатых моллюсков.* Л.: ЗИН АН СССР, 1990. 208 С.
- Ресурсы поверхностных вод.* Т. 18. Вып. 3. Л.: Гидрометиздат, 1972. 628 с.
- Сон М.О.* Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса: Друк, 2007. 132 с.
- Pigneur L.-M., Marescaux J., Roland K., Etoundi E., Descy J.-P., Van Doninck K.* Phylogeny and androgenesis in the invasive *Corbicula* clams (*Bivalvia*, *Corbiculidae*) in Western Europe // BMC Evolutionary Biology. 2011. V. 11: 147. P 2-16.

# ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА *TARAXACUM OFFICINALE* S.L. ИЗ ЗАГРЯЗНЕННЫХ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ ТЕРРИТОРИЙ

© 2015 В.С. Безель<sup>1</sup>, Т.В. Жуйкова<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург,

<sup>2</sup>Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал) Российского государственного профессионально-педагогического университета, Нижний Тагил

## VITALITY OF SEED PROGENY OF *TARAXACUM OFFICINALE* S.L. IN AREAS CONTAMINATED WITH HEAVY METALS

Victor S. Bezel<sup>1</sup>, Tatyana V. Zhuikova<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Institute of Plant and Animal Ecology of the UB RAS, Yekaterinburg,

<sup>2</sup>Nizhniy Tagil State Socio-Pedagogical Institute, Branch of the Russian State Vocational Pedagogical University, Nizhniy Tagil

e-mail: bezel@ipae.uran.ru, hbfnt@rambler.ru

Воспроизводство является одним из ключевых факторов, определяющих жизнеспособность природных популяций растений. Особо значимы эти процессы в нестабильных условиях, в том числе при антропогенной деградации среды обитания. При отсутствии или минимальном токсическом воздействии средние популяционные показатели и их естественная изменчивость закреплены в результате длительного эволюционного развития. Этим обеспечивается адекватная реакция ценопопуляций на изменение природных факторов. Известно, что в ценопопуляциях растений, адаптированных к химическому загрязнению среды, имеет место изменение средних показателей семенного воспроизводства или их вариабельности [Мазная, Лянгузова, 1995; Савинов, 1998; Фролова, 1998, 1999; Безель и др., 2001; Евсеева и др., 2002 и др.]. Казалось бы, подобное изменение характера репродуктивных показателей может привести к меньшей устойчивости таких ценопопуляций при возможной смене «традиционных» природно-климатических факторов.

С целью изучения процессов адаптации растений к условиям химического загрязнения почв в эксперименте выполнено сравнение основных показателей жизнеспособности семенного потомства одной из морфологических форм модельного вида *Taraxacum officinale* s.l. (одуванчик Дальштедта *T. off. f. dahlstedtii* Lindb. fil. [Жуйкова, 1999]), собранных на фоновой и загрязненной тяжелыми металлами (ТМ) территориях.

### МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Семенной материал и почва для исследований были отобраны в двух зонах загрязнения – фоновой и импактной (г. Нижний Тагил Свердловской области, 60° в. д., 58° с. ш.). Названия зон даны в соответствие с номенклатурой ЮНЕП (Global..., 1973). Последняя формируется в результате деятельности Нижнетагильского металлургического комбинат (ОАО «ЕВРАЗ НТМК»). На техногенно нарушенной территории концентрации подвижных форм достигают: для меди – 288, свинца – 23, кадмия – 2, цинка – 343, железа – 16185 мкг/г. Максимальные превышения фоновых значений отмечены по Cd – 78 раз, Cu – 10 раз, Zn – 29 раз. Семенной материал на



каждом участке собирали посемейно с десяти растений *f. dahlstedtii*. После предварительной подготовки семена из одной семьи смешивали и формировали три повторности по 25 семян. Посев обработанных раствором марганца семян проводили в стерильные, пронумерованные чашки Петри, заполненные просеянной через сито почвой (15-20 г), накрытой сверху фильтровальной бумагой и смоченной дистиллированной водой. Проращивание проводили в климатической камере при постоянных температуре (22-24 °С), освещении (в течение 12 часов) и влажности.

Схема опыта: семена с фоновой территории проращивали на почве с этого же участка (А) и с импактного (С); семена с импактного участка проращивали на почве с фонового (В) и импактного участка (D). Продолжительность опыта четыре недели.

В ходе и по окончании эксперимента фиксировали следующие показатели: энергия прорастания (Е) и всхожесть (Всх) семян – число проросших семян на 7 и 14 день эксперимента соответственно (% от числа посеянных), выживаемость (Вж) – число выживших проростков на 30 день эксперимента (% от Всх), листообразование (Л) – число проростков с настоящим листом на 30 день эксперимента (% от Вж), длина главного корня (Дк) – измеряли на 30 день эксперимента (мм), боковые корни (Бк) – проростки, имеющие боковые корни (% от Вж).

Статистическая обработка результатов выполнена с использованием кластерного анализа и непараметрического дисперсионного анализа.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В табл. 1 приведены геометрически средние значения показателей жизнеспособности начальных этапов онтогенеза *f. dahlstedtii* для 4-х вариантов опыта. Несмотря на более низкие значения показателей Е, Всх семян и Вж проростков с импактных участков, по сравнению с показателями потомства с фоновой территории при проращивании их на почве из фоновой зоны различия между потомством с разных по урону загрязнения территорий недостоверны. Более высокие показатели у импактного по сравнению с фоновым потомством по Л и Бк. Однако различия между данными вариантами также статистически незначимы. Иной эффект отмечен при проращивании семян из этих же зон техногенной нагрузки на загрязненной почве: достоверные различия отмечены по показателям Дк, Л и Бк.

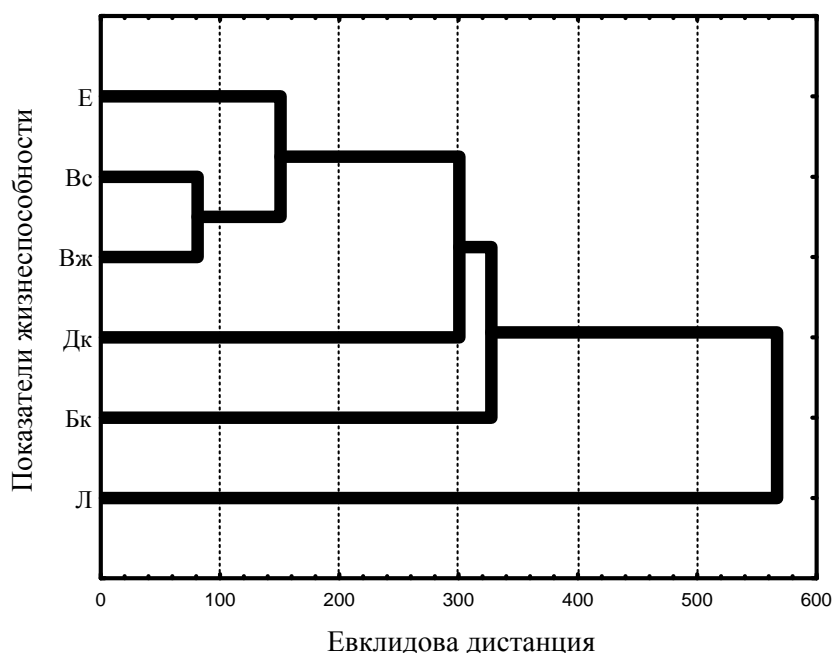
Таблица 1

Показатели жизнеспособности *f. dahlstedtii* в условиях эксперимента  
(среднее геометрическое ± ошибка среднего)

Варианты эксперимента	Показатели жизнеспособности потомства					
	Е, %	Всх, %	Вж, %	Л, % от Вж	Дк, мм	Бк, % от Вж
А (n = 7)	39,73 ± 29,27	34,70 ± 34,18	34,18 ± 33,04	83,45 ± 24,85	46,83 ± 43,59	43,59 ± 13,10
В (n = 16)	29,21 ± 24,50	27,79 ± 25,00	19,66 ± 25,57	92,35 ± 12,61	30,99 ± 35,77	45,08 ± 24,89
<b>0,05 &lt; p &gt; 0,01</b>	<b>1,44</b>	<b>0,8</b>	<b>1,20</b>	<b>0,8</b>	<b>1,30</b>	<b>0,6</b>
С (n = 14)	29,56 ± 27,82	30,23 ± 31,15	29,62 ± 31,41	78,52 ± 24,53	25,38 ± 10,64	33,68 ± 8,48
Д (n = 24)	49,25 ± 23,09	45,34 ± 23,46	43,83 ± 23,97	97,38 ± 4,00	38,44 ± 13,02	39,69 ± 13,69
<b>0,05 &lt; p &gt; 0,01</b>	<b>2,20</b>	<b>1,30</b>	<b>1,30</b>	<b>2,90</b>	<b>3,60</b>	<b>1,00</b>

**Примечание:** обозначения вариантов см. в тексте; 0.05 < p > 0,01 – границы достоверности различия по t-критерию Стьюдента выборок А, В и С, D, соответственно.

Успешность начальных этапов развития проростков семян определяется качеством родительских растений, произрастающих на участках фоновой и импактной зон. В нашем случае, это, прежде всего, показатели Е, Всх, Вж. Другие показатели Л, Дк и Бк зависят в основном от качества среды прорастания. Подобное разделение роли наследуемых факторов (качество семян и условий внешней среды) нашло отражение в кластерном анализе всей совокупности параметров проростков (рис. 1).



**Рис. 1. Результаты кластерного анализа показателей жизнеспособности потомства *T. off. f. Dahlstedtii*.**

Во всех вариантах проращивания в первый кластер выделяются показатели, связанные с качеством семян (Е, Всх, Вж). Отдельно от них стоят ростовые критерии (Дк, Бк, Л).

Неоднозначность данных, представленных в табл. 1, не позволяет сравнить возможное изменение общего репродуктивного потенциала растений на загрязненных и фоновых участках. Опираясь совокупностью исследованных показателей, методом непараметрического дисперсионного анализа проведено сравнение всех вариантов опыта (рис. 2).

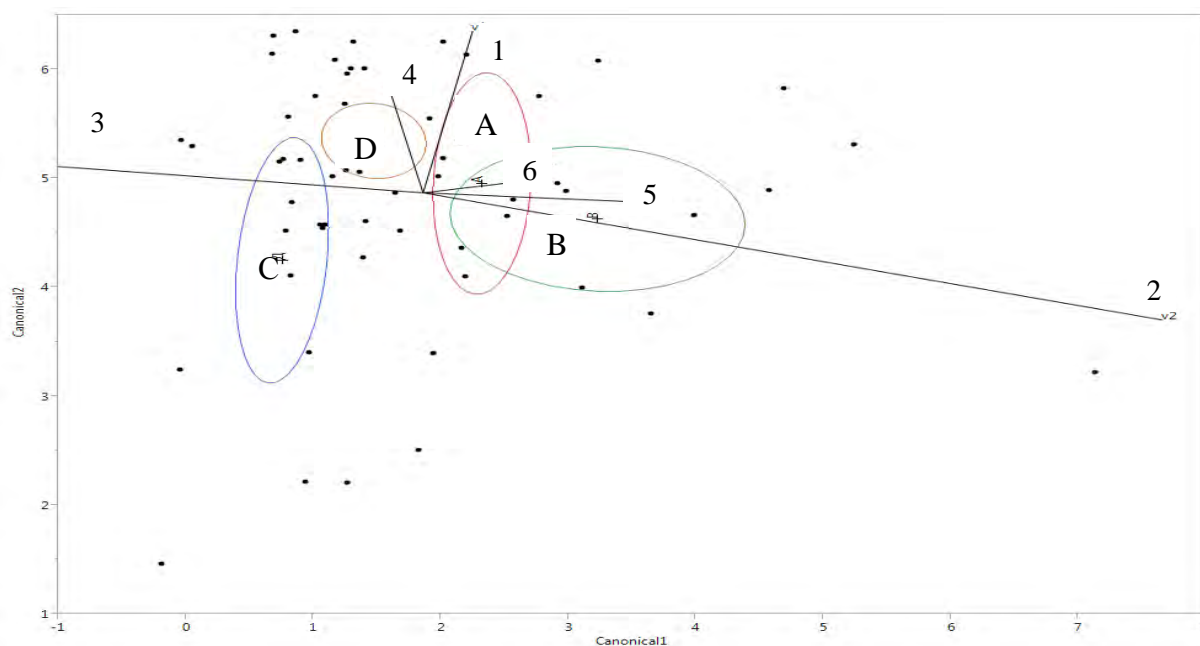
Согласно этому анализу качество семена с фоновой и импактной участков при проращивании на фоновой почве по совокупности исследованных показателей различается недостоверно. При проращивании семян с участков фоновой и импактной зон на загрязненной почве выявлены статистически значимые различия (табл. 2).

Таким образом, ценопопуляции модельного вида *Taraxacum officinale* s.l. в течение десятков лет функционируют на загрязненных тяжелыми металлами почвах. Поскольку в исследуемых условиях необходимый уровень воспроизводства обеспечивается длительное время, то можно говорить об адаптированности этих

ценопуляций не только к изменению «традиционных» погодно-климатических условий, но и химическому стрессу. Согласно нашим данным, это возможно за счет постоянного воспроизводства в условиях техногенного пресса исходного, совпадающего с фоновым качества, семенного материала. В процессе последующего онтогенеза возможен адаптивный отбор наиболее приспособленных особей, соответствующих требованиям стрессовой среды.

Авторы благодарны к.б.н. В.С. Микрюкову за помощь в статистической обработке материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Правительства Свердловской области и РФФИ (проект № 13-04-96056-р\_урал\_a).



**Рис. 2. Результаты непараметрического дискриминантного анализа.**

А и С – данные по проращиванию фоновых семян на фоновой и импактной почвах, соответственно; В и D – проращивание импактных семян на фоновой и импактной почвах, соответственно.

По осям: 1 – Е; 2, 3 – Всх семян и Вж проростков, соответственно; 4 – Л, 5 – Дк; 6 – Бк.  
Цетроиды – 95%-ный доверительный интервал для среднего по группе.

Таблица 2

**Статистическая значимость различий двух вариантов опыта**

Варианты опытов	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>p</i>
Фоновые (А) и импактные (В) семена на фоновой почве	0,649	1; 21	0,711
Фоновые (С) и импактные (D) семена на импактной почве	3,296	1; 37	<b>0,012</b>

#### ЛИТЕРАТУРА

- Безель В.С., Позолотина В.Н., Бельский Е.А., Жуйкова Т.В.** Изменчивость популяционных параметров: адаптация к токсическим факторам среды // Экология. 2001. № 6. С. 447–453.
- Евсеева Т.И., Гераськин С.А., Фролова Н.П., Храмова Е.С.** Использование природных популяций *Taraxacum officinale* Wigg. для оценки состояния техногенно нарушенных территорий // Экология. 2002. № 5. С. 393-396.
- Жуйкова Т.В.** Ценопопуляции *Taraxacum officinale* s. l. в условиях токсического загрязнения среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1999. 26 с.
- Мазная Е.А., Лянгузова И.В.** Репродуктивная способность *Vaccinium Myrtillus* L. в условиях атмосферного загрязнения: (Кольский п-ов) // Раст. ресурсы. 1995. Т. 31, вып. 2. С. 16-25.
- Савинов А.Б.** Анализ фенотипической изменчивости одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* Wigg.) из биотопов с разными уровнями техногенного загрязнения // Экология. 1998. № 5. С. 362-365.
- Фролова Н.П.** Семенное воспроизводство *Taraxacum officinale* Wigg. в условиях техногенных загрязнений // Репродуктивная биология растений. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1998. С. 41-50.
- Фролова Н.П.** Изменчивость длины семянков в соцветиях *Taraxacum officinale* Wigg. из различных фитоценозов // Репродуктивная биология растений. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1999. С. 63-74.
- Global Environmental Monitoring System (GEMS): Action Plan for Phase I. SCOPE Rep. 3, Toronto (Canada), 1973. 132 p.

**АНАЛИЗ СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ ПОПУЛЯЦИИ  
BETULA PENDULA ROTH., ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ  
В Г.О. ТОЛЬЯТТИ**

© 2015 Ю.В. Беляева

*Поволжский государственный университет сервиса, Тольятти;  
Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти*

**STABILITY ANALYSIS OF THE EVOLUTION OF POPULATIONS  
OF BETULA PENDULA ROTH., GROWING IN TOGLIATTI**

**Yuliya V. Belyaeva**

*Volga Region State University of Service, Togliatti;  
Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, Togliatti*

e-mail: belyaeva2788@mail.ru

Введение

Известно, что воздействия естественного и антропогенного характера приводят к нарушению гомеостаза развития древесных растений. Возникает необходимость получения разносторонней характеристики состояния популяций. Актуальной оценкой состояния растений является оценка стабильности развития, характеризующая индивидуальное развитие организма в составе популяции. Так вот, разносторонняя характеристика состояния исследуемой популяции необходима для решения теоретических вопросов (оценка развития и приспособляемости особи, генетическая оценка, оценка окружающей среды) и практических задач (охрана природы, контроль качества, эколого-биологическое образование).

Анализ стабильности развития древесных растений в природных и городских популяциях имеет место в системе оценки популяций древесных растений. Оценка, получаемая в ходе анализа, требует проверки. Для этого необходимо параллельное получение оценок с использованием различных показателей. В качестве объекта для исследования влияния окружающей городской среды на особи идеально подходит *Betula pendula* Roth. Так как она считается неприхотливой и устойчивой.

*Betula pendula* является распространенной лесообразующей породой, которая формирует насаждения с ее преобладанием, входит в состав смешанных хвойных и лиственных насаждений [Савенко и др., 2011; Саксонов, Сенатор, 2012; Козловская, 2014]. В городе *Betula pendula* является частью зеленых насаждений парков, скверов, аллей, спальных районов, промышленных зон и полезащитных насаждений. Выполняя защитные функции, *Betula pendula* испытывает на себе большие техногенные и рекреационные нагрузки [Булыгин, Ярмишко, 2003]. Это приводит к снижению продолжительности жизни отдельных особей популяции и насаждений в целом, устойчивости к природным и антропогенным воздействиям, санитарно – гигиенических функций и т. д. [Гроздова и др., 1986].

Целью исследования является эколого-биологическая оценка состояния городских древесных растений на примере *Betula pendula*. Объект исследования – насаждения *Betula pendula*. селитебной и промышленных зон. Предмет исследования – наиболее доступная и широко применяемая морфогенетическая мера нарушения стабильности развития – флуктуирующая асимметрия листа как результат неспособности организма развиваться по точно определенным путям. Для подтверждения

данных об асимметрии используется оценка жизненного состояния растений по Алексееву и показателя запыленности листьев. Место исследования – город Тольятти, который расположен на левом берегу Волги напротив Жигулей. Расположен в лесостепной зоне, климат умеренно-континентальный, лето нередко засушливое. Работа проходила на пяти точках сбора материала: Узюковский лес (контроль), Лес пригородный, Парк Победы, улица Баныкина, Промзона.

Результаты эколого-биологической оценки состояния популяции *Betula pendula* позволяют сформировать представления об актуальном состоянии древесных растений в условиях антропогенного воздействия современного растущего города; определить перспективы имеющихся насаждений; разработать мероприятия по реконструкции насаждений исследуемых зон города Тольятти.

### Методы исследований

Исследования проводились в 2013-2014 гг. В качестве контроля были выбраны насаждения *Betula pendula*, произрастающие в лесу в двадцати пяти километрах от города. Сбор материала производился в июне (так как конец июня, начало июля наступает прекращение роста листьев), июле и в августе. Каждая выборка состояла из 100 листьев (по 10 листьев с одного дерева), которые были взяты из нижней части кроны дерева, на уровне поднятой руки и выше, с максимального количества доступных веток, направленных условно на север, запад, восток и юг, относительно равномерно вокруг дерева [Захаров и др., 2006]. Далее производили анализ по каждому растению. Всего было обработано 3000 листьев за два года исследования. Отбирались средневозрастные, относительно здоровые деревья, произрастающие в сходных экологических условиях. В полевых условиях оценка жизненного состояния производилась визуальным способом, учитывая описанные в литературе диагностические показатели, фотоизображения и шкалу категорий жизненного состояния деревьев. За основу была взята методика В.А. Алексеева с соавторами [Алексеев, 1990].

Для оценки величины флуктуирующей асимметрии выбирались признаки, характеризующие общие морфологические особенности листа. С одного листа снимались показатели по пяти параметрам с левой и правой стороны листа, а так же были учтены данные по форме макушки листа. В общей сложности было снято 33000 показателей для статистической обработки. Величина асимметрии у каждой особи определяется по различию числа структур слева и справа. Популяционная оценка выражалась средней арифметической этой величины. Для пластического признака величина асимметрии у особи рассчитывалась как различие в промерах слева и справа отнесенная к сумме промеров на двух сторонах. Использование такой относительной величины необходимо было для того, чтобы нивелировать зависимость величины асимметрии от величины самого признака.

Система пластических признаков (параметров) *Betula pendula*, используемая для оценки показателя флуктуирующей асимметрии, следующая: параметр 1 - ширина левой и правой половинок листа (для измерения лист складывали пополам, совмещали верхушку с основанием листовой пластинки, потом разгибали лист и по образовавшейся складке производили измерения: измеряется расстояние от границы центральной жилки до края листа); параметр 2 – расстояние от основания до конца жилки второго порядка, второй от основания листа; параметр 3 – расстояние между основаниями первой и второй жилок второго порядка; параметр 4 – расстояние между концами первой и второй жилок второго порядка; параметр 5 – угол ме-

жду главной жилкой и второй от основания листа жилкой второго порядка. Промеры 1-4 снимались циркулем-измерителем, угол между жилками 5 измерялся прозрачным транспортиром (с точностью до 1 градуса) [Беляева, 2013].

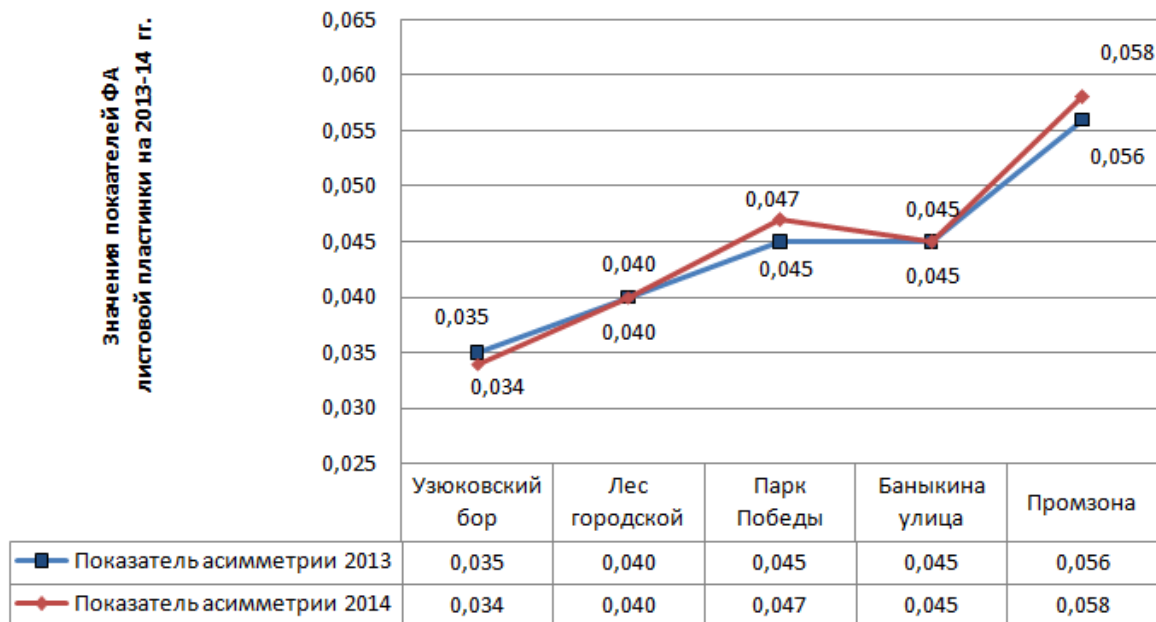
Величина флуктуирующей асимметрии различных, даже нескоррелированных между собой признаков часто показывает согласованные изменения. Таким образом, информация, получаемая в отношении лишь ограниченного набора морфологических признаков, позволяет охарактеризовать уровень стабильности развития организма в целом. Чем выше уровень значений этого показателя, тем ниже уровень гомеостаза развития. Для оценки степени нарушения стабильности развития (отклонений состояния) организма использовалась пятибалльная шкала, разработанная для популяции *Betula pendula* в европейской части России. Для занесения и хранения числовых значений измерений использовалось компьютерное программное обеспечение Microsoft Excel. При статистической обработке материала использовались общепринятые параметры.

Исследование количества пыли, осевшей на листовых пластинках *Betula pendula*, проводилось в течение 10 дней после дождя. Проводился сбор материала раз в месяц (три раза за летний сезон) на 5 площадках (5 в черте города Гольятти, 1 контрольная – Узюковский бор). Образцы листьев брались на высоте 1,5-2 метра с укороченных побегов, по кругу. С каждой из десяти *Betula pendula* одной площадки были собраны нормально развитые неповрежденные листья, которые слегка свернутыми помещались в индивидуальную чистую стеклянную банку с крышкой. Банки заполнялись материалом доверху. Всего было собрано 150 банок с образцами проб листовых пластинок со всех исследуемых площадок за летний сезон одного года. Общий объем материала 6000 листовых пластинок за летний сезон одного года. В таком виде банки были доставлены в лабораторию. Здесь банки с собранными листьями взвешивались на электронных весах отдельно для каждого дерева. Данные заносились в таблицу. Затем под проточной водой пыль тщательно смывалась с поверхности каждого листа и банки. Листовые пластинки просушивались. Банки с просушенными листьями повторно взвешивались. Данные заносились в таблицу. По математическим формулам рассчитывалась масса пыли [Кавеленова, 2006]. Полученные данные подвергались обработке и делались выводы.

### Результаты исследований и их обсуждение

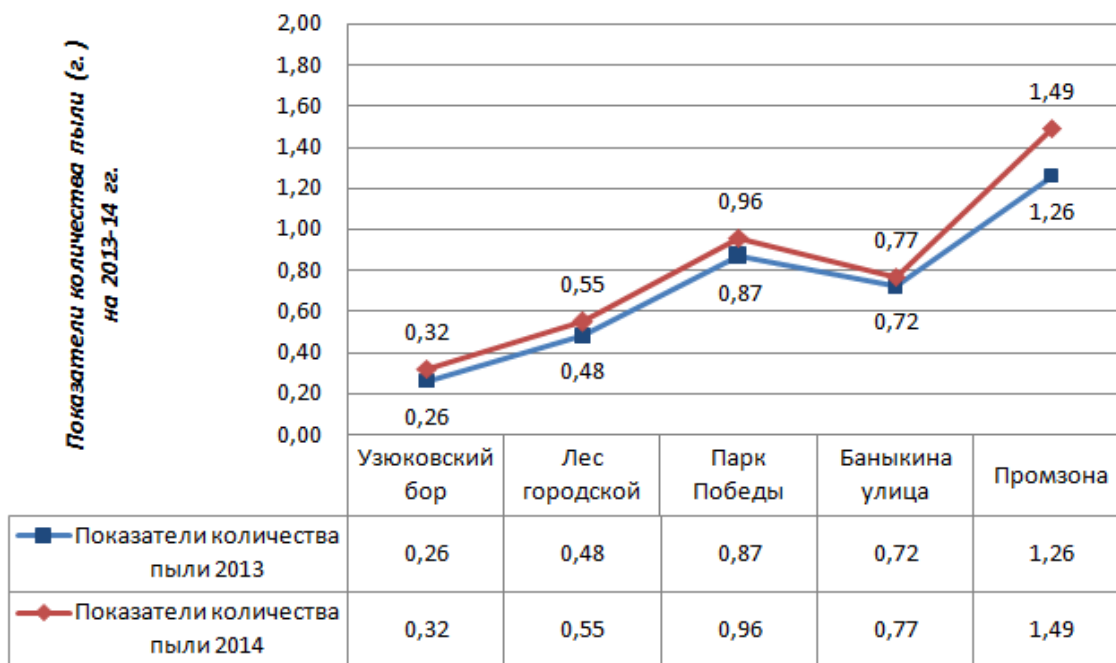
Анализ полученных результатов в 2013-2014 гг. свидетельствует, что величина асимметрии признака зависит от расположения выборки исследования по отношению к объектам загрязнения. На выборке № 5 (Промышленная зона Автозаводского района, улица Коммунальная) показатель асимметричности соответствует критическому состоянию среды (5 баллов). Существенными нарушениями от нормального состояния обладают улица Баныкина (Центральный район) и Парк Победы (Автозаводской район) по показателю асимметрии, соответствуют 3 баллам (загрязнено, «тревога»). Такие значения наблюдаются в неблагоприятных условиях, растение находится в угнетенном состоянии. На территории леса (расположенным за пределами города) показатель асимметрии соответствует 2 баллам, что соответствует относительно чистому состоянию среды («норма»). И наконец, контрольная выборка №1 (Узюковский бор, двадцать пять километров от города) соответствует 1 баллу, это значит «чисто».

На рис. 1 показаны обобщенные результаты оценки флуктуирующей асимметрии листовых пластинок популяции *Betula pendula* 2013 и 2014 гг. эксперимента.



**Рис. 1. Сравнение полученных показателей ФА *Betula pendula* с нормативными показателями за лето 2013 и 2014 гг.**

На рис. 2 показаны обобщенные результаты оценки количества пыли осаждаемой на листовых пластинках популяции *Betula pendula* 2013 и 2014 гг. эксперимента.



**Рис. 2. Сравнение показателей запыленности листовых пластинок *Betula pendula* на исследуемых площадках за 2013-2014 гг.**

В соответствии с полученными данными показатели запыленности листовых пластинок в 2014 г. выше, чем в 2013 г. (2014 г. был более сухим, чем 2013 г.). Лет-



ний сезон 2013 г. характеризовался частым выпадением осадков в виде дождя. Также, сравнивая показатели запыленности воздуха на исследуемых площадках города, было выяснено, что наибольшая загрязненность поверхности листьев наблюдается в Промышленной зоне вблизи центральной автодороги; наименьшее содержание пыли по массе отмечено на контрольной площадке – Узюковский бор (в 5 раз меньше по сравнению с наиболее запыленной площадкой сбора). Замечена максимальная запыленность на листьях, которые растут в нижней части кроны, т. е. находятся ближе к почве. Такое распределение связано с различной скоростью оседания разных фракций пыли под действием силы тяжести.

#### Выводы

На асимметрию листа дерева влияют абиогенные факторы (температура, осадки, ветра), антропогенные загрязнения и в малом количестве биогенные факторы. Весна 2014 года отличалась большим количеством солнечных дней и умеренным количеством осадков, поэтому разница в асимметрии замечена не большая 0,001-0,002 доли. Ухудшились показатели в Парке Победы и Промышленной зоне в связи с увеличением антропогенного загрязнения, которое прогрессирует из года в год.

Скопление большого количества пыли на листовых пластинках деревьев, произрастающих в Промышленной зоне связано в большей степени с наличием крупных транспортных магистралей и морфо-физиологическими особенностями исследуемой *Betula pendula*. Известно, что *Betula pendula* улавливают больше пылевых частиц, чем например, *Quercus robur* L. Потому что листья исследуемого дерева имеют клейкую поверхность, хотя поверхность листовой пластинки *Quercus robur* больше. На распределение пыли по высоте так же оказывают влияние направление и сила ветровых потоков, расстояние до ближайших сооружений и их архитектура.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В.А.** Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука, 1990. 197 с.
- Беляева Ю.В.** Показатели флуктуирующей асимметрии *Betula pendula* roth. в условиях антропогенного воздействия (на примере г.о.Тольятти).//Научный журнал «Известия Самарского научного центра РАН»/ 2013. Т.15, №3 (7) – Самара, 2013. с.2196-2200.
- Булыгин Н.Е., Ярмишко В.Т.** Дендрология: учебник/2-е изд. М.: МГУЛ, 2003. 528 с.
- Гроздова Н.Б., Некрасов В.И., Глоба-Михайленко Д.А.** Деревья, кустарники и лианы. М.: Лесная промышленность, 1986.
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев С.Г. и др.** Здоровье среды: практика оценки. М.: Центр экологической политики России, 2006. 68 с.
- Кавеленова Л.М.** Проблемы организации системы фитомониторинга городской среды в условиях лесостепи. Самара: Изд-во «Универс групп», 2006. 223 с.
- Козловская О.В.** Материалы к флоре поселка Поволжский и его окрестностей (городской округ Тольятти). 1. Двудольные растения // Экология и география растений и сообществ Среднего Поволжья. Материалы III научной конференции "Исследования растительного мира Самарско-Ульяновского Поволжья" (Тольятти, ИЭВБ РАН, 3-5 октября 2014 г.). Тольятти: Кассандра, 2014. С. 210-216.
- Савенко О.В., Саксонов С.В., Сенатор С.А.** Материалы для флоры Узюковского лесного массива // Исследования в области естественных наук и образования. Межвуз. сб. науч.-исслед. работ. Вып. 2. Самара, 2011. С. 48-53.
- Саксонов С.В., Сенатор С.А.** Путеводитель по Самарской флоре (1851-2011). Флора Волжского бассейна. Т. I. Тольятти: Кассандра, 2012. 511 с.

# ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ И ФОРМА РАКОВИНЫ У ПРЭСНОВОДНЫХ UNIONIDAE (BIVALVIA)

© 2015 В.В. Богатов

*Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток*

## TAXONOMIC PROBLEMS AND FORM OF A SHALL AT FRESH-WATER UNIONIDAE (BIVALVIA)

**Victor V. Bogatov**

*Institute of Biology and Soil Sciences of the FEB RAS, Vladivostok*

e-mail: vibogatov@mail.ru

Считается, что таксономия крупных пресноводных Unionidae крайне запутана. По мнению Графа [Graf, 2007], это вызвано наличием двух конкурирующих концепций, определяющих содержание понятия «вида»: биологической концепции вида (БКВ) и компараторного метода (КМ). Граф отмечал, что при использовании КМ виды различались по единственной характеристике: форме (кривизне) фронтального контура створки (такие виды стали называть «компараторными»), в то время как БКВ учитывала комплекс признаков. Кроме того, был сделан вывод, что выделенные компараторным методом «виды» не имеют эволюционной или биологической базы, а сама концепция КМ является типологической.

Здесь следует уточнить, что компараторный метод (термин введен Я.И. Старобогатовым в 1970-х годах) представляет собой лишь совокупность приемов для исследования и сопоставления внешних контуров раковин двустворчатых моллюсков, причем как фронтальных (в современном понимании – максимально выпуклых контуров), так и боковых контуров (виды сбоку или сверху). КМ не дает ответа на вопрос, являются ли выделенные с его помощью формы контуров доказательством самостоятельности видов или внутривидовой изменчивости. Однако этот метод при его корректном применении на сегодняшний день является единственным способом, позволяющим эффективно оценивать степень выпуклости (кривизны) створок даже у близких форм (в отличие, например, от подобной оценки с использованием соотношения выпуклости раковины к ее высоте или других соотношений основных промеров раковины).

Заметим, что форма контуров раковин и степень их выпуклости уже давно применяются в качестве таксономических признаков для определения не только «компараторных», но и «биологических» видов [Жадин, 1938, 1952; Богатов, 2014]. При этом следует иметь в виду, что форма спирали/кривой поперечного сечения створок – это один из многих морфологических признаков раковины, которые у отдельных видов могут быть существенными, а у других – не существенными. Интерпретация же полученных результатов, например, разделение видов по кривизне фронтального сечения створок, была основана не на КМ, а на концепции образования логарифмических спиралей у представителей животного мира Томпсона [Thompson, 1946]. Так что биологические основания для оценки таксономической значимости кривизны поперечных контуров створок были вполне оправданы.

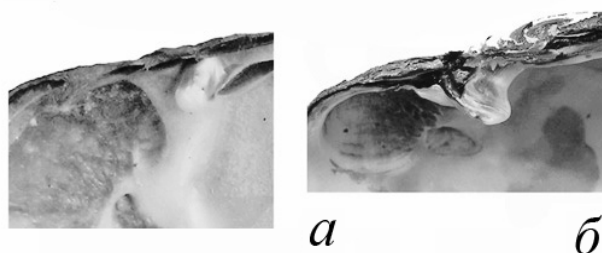
Тем не менее, критика КМ во многом оказалась справедливой по отношению к способу сопоставления раковин на основе контуров фронтальных сечений. В частности, начиная с 70-х годов прошлого столетия, все более-менее заметные различия контуров фронтальных сечений створок многими отечественными малакологами воспринимались как видовые, что привело к неоправданному описанию новых видов. Дело в том, что при просмотре «классических» контуров фронтальных сечений разноразмер-

ных раковин, исследователи всегда имели дело с разными участками створок, т.е. с бесконечным многообразием форм спиралей/кривых, поскольку в период роста моллюсков задняя часть их створок с большей скоростью отодвигается от комиссуральной плоскости, по сравнению с передней частью раковины.

При исследовании роста двустворчатых моллюсков и выявлении таксономически значимых морфологических признаков их раковин невозможно обойти вниманием феномен образования разных форм контуров. В связи с этим, была разработана новая модификация компараторного метода, основанная на исследовании формы максимально выпуклого контура (МВК) поперечного сечения створки [Богатов, 2014]. Это сечение проходит от макушки через точки, максимально удаленные в разные моменты времени образования раковины от комиссуральной плоскости. Таким образом, МВК представляет собой максимально выпуклую траекторию, по которой происходит нарастание раковин. МВК не изменяется с увеличением размеров моллюсков, что дает возможность сопоставлять разноразмерные раковины.

Новая модификация КМ позволила в пределах некоторых европейских и дальневосточных родов выделить группы особей, четко различающиеся по кривизне МВК створок: от максимально выпуклых до наиболее плоских. Интересно, что число таких групп, как правило, не превышало 4-х. В отдельных случаях выделение групп оказалось невозможным из-за наличия переходных форм (например, у представителей рода *Anemina*). Все выделенные по кривизне МВК моллюски считались разными видами, хотя нельзя исключить наличия в природе и так называемых «многоконтурных» видов. Решению этого вопроса могли бы помочь молекулярно-генетические исследования. Однако первые попытки подобной оценки, предпринятые на примере европейских и дальневосточных жемчужниц (*Margaritifera* и *Dahurinaia*, соответственно), оказались неудачными [Сергеева и др., 2008; Болотов и др., 2013; Клишко, 2014]. Дело в том, что компараторные виды исследователи определяли по соотношению основных промеров раковины, что не позволяет проводить достоверную идентификацию моллюсков (отношение ширины раковины к её высоте может быть применено только к логарифмическим спиральям, в то время как кривизна МВК жемчужниц не соответствует этому правилу). Кроме того, в работе Клишко был явный перебор по числу исследованных внутривидовых форм. Их оказалось 5: *prozorovae*, *dahurica*, *ussuriensis*, *tiunovae* и *transbaicalica*. Причем последняя форма ранее была описана как новый вид (Клишко, 2008), название которого в дальнейшем при помощи модифицированного КМ было сведено в синоним с *D. ussuriensis* Vog. et Star. [Богатов, 2012a]. Клишко с новой синонимией не согласилась, указав, что «...f. *transbaicalica* легко отличалась от f. *ussuriensis*, f. *tiunovae* и других по форме кардинального зуба правой створки» [Клишко, 2014, с. 482]. В частности, ею было отмечено, что «проведенное Богатовым [2012] сравнение и сделанный вывод в отношении замкового аппарата голотипов *D. ussuriensis* и *D. transbaicalica* не корректны. Явное отличие зуба правой створки этих голотипов показано в данной работе» [Клишко, 2014, с. 486]. Итак, замечу, что зубы у двустворчатых моллюсков – это единое образование. Не могут зубы в одной створке характеризовать одну форму/вид, а в другой створке – другую. В качестве доказательства своего тезиса Клишко привела фотографии зубов голотипов (рис. 1). По этому поводу можно лишь пояснить, что на приведенных фото зубы у моллюсков не имеют принципиальных различий, характеризуются конической формой, но заметно различаются размерами, на что указывают пропорции мускульных отпечатков. Исключительно поэтому зуб в более крупной раковине оказался более разросшимся и заостренным (на фото зубы почему-то были приведены к одному размеру), причем, полезно помнить, что степень разрастания и деформации старых зубов может быть разной. И еще одно

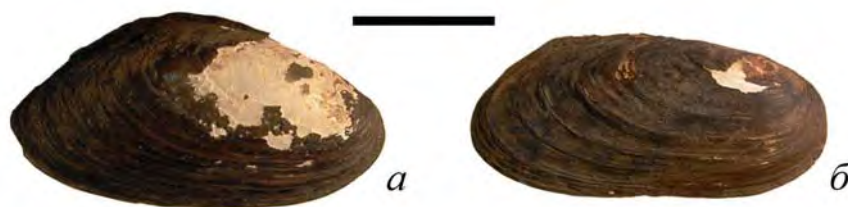
замечание: из бассейна Верхнего Амура достоверно известно 2 вида жемчужниц – *D. dahurica* Midd. и *D. ussuriensis*, при доминировании *D. ussuriensis*. По-видимому, доминирующий вид и был «проанализирован» Клишко.



**Рис. 1.** Кардинальные зубы у голотипов *D. ussuriensis* (а) и *D. transbaicalica* (б) (по: Клишко, 2014, рис. 6 в-г.).

Исследование формы раковины у видов, выделенных модифицированным КМ, показало их крайне высокую изменчивость по иным параметрам. Было установлено, что при определенных условиях приподнятая над грунтом задняя часть раковины может замедлять или (реже) ускорять свой рост, в то время, как погруженная в грунт передняя часть раковины обычно сохраняет свои пропорции (рис. 2). Выявленные изменения скоростей роста, по-видимому, связаны с воздействием на край мантии, отвечающей за секреторную деятельность, метаболитов сообщества перифитона, развивающегося на открытых участках створок и состоящего, в основном, из водорослей, бактерий и грибов. В результате общая форма створок может заметно искажаться. Очевидно, что подобные искажения формы моллюсков не имеют таксономического значения.

При исследовании боковых контуров створок унионид, в том числе по линиям нарастания (в этом случае раковину для просмотра устанавливали перпендикулярно соответствующей комиссуральной плоскости, определяемой по линиям роста) было обнаружено, что линии роста наиболее раннего времени образования у экземпляров с искаженной формой, как правило, близки к «стандартной» форме раковины (рис. 3). Вероятно это связано с тем, что молодые раковины практически полностью погружены в грунт, при этом удельная скорость роста их раковины максимальна. В результате в первые годы жизни моллюсков перифитонное сообщество на заднем крае раковины не развивается.



**Рис. 2.** *Pseudanodonta elongate* (Holl.): а – экз. с неразвитым задним краем, басс. р. Медведица, Саратовская обл. (коллекция ЗИН); б – форма с разросшимся задним краем, р. Днепр (ЗИН); масштаб 3 см.



**Рис. 3. Раковины перловицы *Crassiana crassa* (Philip. In Retz.):**  
**а** – стандартная форма (р. Ока у Калуги, коллекция ЗИН);  
**б** – форма с разросшимся задним краем (из коллекции Вестерлюнда, ЗИН);  
**в** – та же раковина: часть створки с линиями роста раннего времени образования;  
 масштаб 1 см.

Было установлено, что изменения формы моллюсков, связанные с задержкой или ускорением роста задней части раковины, часто принимались за таксономические признаки, в том числе для выделения «биологических» видов и иных таксонов. В качестве примера можно привести дальневосточный вид *Buldowskia suifunica* (Lindholm), голотип которого имеет макушками, расположенные близ середины раковины из-за её короткой задней части (т.е. округло-овальную форму) (рис. 4а). Учитывая перечисленные признаки, Жадин [1938] первоначально отнес данный экземпляр к особому варианту *Anodonta arcaiformis* var. *suifunica* Lindholm, а затем [Жадин, 1952], не выделяя варианта, и к *A. arcaiformis* Heude, поскольку настоящий «*arcaiformis*» имеет сходное положение макушек. В то же время, на рис. 4б хорошо видно, что линии роста первого и второго годов жизни моллюска образуют удлиненно-овальные контуры с положением макушки, заметно сдвинутой к переднему краю створок (рис. 4б). Такая форма раковины оказалась типичной для приморских *Buldowskia* (см., например, *B. suifunensis* (Shadin), рис. 4в)



**Рис. 4. Раковины *Buldowskia*: голотип *B. suifunica* (а – лев. створка, вид сбоку; б – та же створка, вид сверху); паралектотип *B. suifunensis* (коллекция ЗИН); масштаб 3 см.**



**Рис. 5. *Unio tumidus*: а, б – левая створка, масштаб 3 см;**  
**в** – та же створка с линиями роста раннего времени образования  
 (Германия, коллекция ЗИН), масштаб 2 см;  
**г** – *U. protractus* (р. Ивица, Тверская обл.; коллекция БПИ), масштаб 3 см.

Еще один пример связан с европейским видом *Unio tumidus* Phil. in Retz., 1788, отличительным признаком которого считается клиновидно-заостренная форма раковины (рис. 5а). Однако на рисунке 5б видно, что контуры линий роста первого и второго года жизни у *U. tumidus* имеют типичную для представителей рода *Unio* эллиптическую форму (см., например, *U. protractus* Lindholm, рис. 5в). Образование же «клина» происходит в результате последующего замедления роста задней части спинного и верхней части заднего краев раковины. Полученные результаты ставят под сомнение правомерность выделения не только «биологического» вида *U. tumidus*, но и подрода *Tumidiana* в целом.

Ранее [Алимов, Богатов, 1975] на примере беззубки *Anodonta piscinalis* Nilsson было показано, что замедление роста задней части раковины (в то время это связывалось с особыми трофическими условиями) происходит с увеличением глубины местообитания. При этом моллюски на глубинах вне фотической зоны были представлены исключительно укороченными формами. Кроме того, раковины разных видов с укороченным задним краем чаще всего отмечались на загрязненных участках водоемов. Наряду с этим, в биотопах с загрязненным анаэробными бактериями грунтом, замедление роста раковины могло наблюдаться и на переднем крае створок.

В некоторых случаях замедление роста заднего края раковины могло носить временный характер, что, например, было отмечено у голотипа *Nodularia lebedevi* (Zatr. et Star.). В результате раковина приобрела овальную форму. Это обстоятельство явилось основанием для описания не только нового вида, но и нового подрода *Amurunio* (Zatr. et Star.). Полезно отметить, что при описании вышеперечисленных таксонов кривизна поперечного сечения створки не принималась во внимание. Впоследствии *N. lebedevi* был переопределен как *N. schrencki* (West.) [Богатов, 2012б].

Крупные двустворчатые моллюски действительно очень изменчивы и их таксономия запутана. Ситуация осложняется еще и тем, что при высокой плотности разных видов унионид высока вероятность образования в природе гибридных особей. На это обстоятельство указывал еще Жадин [1952]. Гибриды встречаются единично, но не так уж и редко. Учитывая все вышесказанное, важно подчеркнуть необходимость более интенсивного изучения двустворок с применением комплекса традиционных и современных методов, в том числе молекулярно-генетических. Очевидно и другое: решение таксономических проблем Unionidae не может быть достигнуто в простом отрицании КМ. Не вызывает сомнения актуальность дальнейшего изучения формообразования раковин Bivalvia, основанного, главным образом, на понимании количественных закономерностей роста моллюсков.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А.Ф., Богатов В.В.** Рост беззубки *Anodonta piscinalis* в водохранилищах Калининской области // Зоол. журн. 1975. Т. 54, № 1. С. 27-31.
- Богатов В.В.** Жемчужницы (Bivalvia, Margaritiferidae, Dahurinaia) бассейна Амура // Зоол. журн. 2012а. Т. 91, № 3. С. 273-276.
- Богатов В.В.** Перловицы Амура подсемейства Nodulariinae (Bivalvia, Unionidae) // Зоол. журн. 2012б. Т. 91, № 4. С. 393-404.
- Богатов В.В.** Есть ли будущее у компараторного метода при диагностике крупных двустворчатых моллюсков (Bivalvia: Unionida)? // Изв. РАН, сер. биол. 2014. № 3. С. 309-320.
- Болотов И.Н., Махров А.А., Беспалая Ю.В. и др.** Итоги тестирования компараторного метода: кривизна фронтального сечения створки раковины не может служить систематическим признаком у пресноводных жемчужниц рода *Margaritifera* // Изв. РАН, сер. биол. 2013. № 2. С. 245-256.

- Жадин В.И.** Моллюски. Семейство Unionidae. М.; Л.: АН СССР. 1938. Фауна СССР. Т. IV. Вып. 1. 170 с.
- Жадин В.И.** Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1952. 376 с.
- Клишко О.К.** *Dahurinaia transbaicalica* sp. n. (Bivalvia, Margaritiferidae) – новый вид жемчужниц из Забайкалья с замечаниями по естественной истории дальневосточных наяд // Вестн. зоологии. 2008. Т. 42, № 4. С. 291-302.
- Клишко О.К.** Жемчужницы рода *Dahurinaia* (Bivalvia, Margaritiferidae) – разноразмерные группы вида *Margaritifers dahurica* Middendorff, 1850 // Изв. РАН, сер. биол. 2014. № 5. С. 481-491.
- Сергеева И.С., Болотов И.Н., Беспалая Ю.В. и др.** Пресноводные жемчужницы рода *Margaritifera* (Mollusca: Bivalvia), выделенные в виды *M. elongata* (Lamarck, 1819) и *M. borealis* (Westerlund, 1871), принадлежат к виду *M. margaritifera* (Linnaeus, 1758) // Изв. РАН, сер. биол. 2008. № 1. С. 119-122.
- Graf D.L.** Palearctic freshwater mussel (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) diversity and the Comparative Method as a species concept // Proc. Acad. Natl Sci. Philadelphia. 2007. V. 156. P. 71-88.
- Thompson A.W.** Growth and Form. Cambridge; N. Y.: Univ. Press, 1946. 1116 p.

# СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ В СТАРОВОЗРАСТНОМ СЕВЕРОТАЕЖНОМ ПОЙМЕННОМ ЛЕСУ

© 2015 Т.Ю. Браславская

*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва*

## THE STRUCTURE OF TREE POPULATIONS IN AN INTACT FLOOD- PLAIN FOREST OF NORTHERN TAIGA

**Tatiana Yu. Braslavskaya**

*Center for Problems of Forest Ecology and Productivity of the RAS, Moscow*

e-mail: t-braslavskaya@yandex.ru

В исследованиях динамики популяций наиболее точный метод – это длительные прямые наблюдения за рождаемостью, смертностью, иммиграцией и эмиграцией. Однако допускается, что вдумчивые исследователи все-таки могут и на основе анализа возрастной структуры популяции, выявленной в ходе однократного обследования, сделать некоторые реалистичные и полезные заключения о ее динамике [Гиляров, 1990]. В ходе популяционных исследований лесообразующих древесных видов для получения надежных данных наблюдений в многолетнем ряду достаточной продолжительности требуется очень большое время; между тем анализ результатов краткосрочных наблюдений полезен как основа для корректирования формулировок исходных гипотез, задач и методики дальнейших исследований. Поэтому в настоящем сообщении делается попытка проанализировать структуру популяций лесообразующих видов (размерную, возрастную, пространственную) с целью определить существенные аспекты их динамики в исследуемом лесном сообществе, которые в дальнейшем будет целесообразно более детально охарактеризовать материалами многолетних наблюдений.

Исследованное сообщество относится к типу ельник таволговый. Оно расположено в пойме р. Кулой (Мезенский район Архангельской области) на пологом поднятии между старичными водоемами. Максимальное превышение поверхности этого участка над межленным уровнем воды в соседних водоемах – не более 0,5 м, уровень почвенно-грунтовых вод в изучаемом лесу даже в период межени (во второй половине лета) залегает большей частью на глубине 30-50 см, в промоинах микрорельефа – 0 см. Во время почти ежегодных летних дождевых паводков глубина воды над поверхностью почвы достигает 1 м.

Исследование начато в 2009 г., для чего заложена постоянная пробная площадь (ППП) размером 0,5 га, размеченная на квадраты 10x10 м. Все живые и стоячие сухие стволы деревьев диаметром не менее 2 см (на высоте 1,3 м) были маркированы этикетками из фольги и пронумерованы. Затем был проведен пересчет ценопопуляций всех древесных растений – ели (*Picea obovata* Ledeb.), березы (*Betula pubescens* Ehrh.), ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench), ив (*Salix myrsinifolia* L., *S. pyrolifolia* Ledeb.), рябины (*Sorbus aucuparia* L.), черемухи (*Padus avium* Mill.). В ходе пересчета рулеткой измеряли окружность каждого пронумерованного ствола на высоте 1,3 м и 4 радиуса кроны (северный, восточный, южный и западный); регистрировали сведения о числе стволов в составе многоствольных деревьев и кустов, наклоне или искривлении каждого ствола у деревьев, усыхании или других повреждениях кроны, указывалось, на какой форме микрорельефа произрастает древесное растение. Одновременно с пересчетом проводили картирование расположения каждого пронумерованного ствола внутри учетного квадрата. В дальнейшем на основе картирования всех квадратов был составлен в пакете ArcView 3.2 общий для всей ППП план размещения живых (с проекциями крон) и сухих древесных растений, для каждого живого ствола рассчитана площадь



проекция кроны, а для совокупности стволов одного или нескольких видов – общая площадь проекций. Затем были рассчитаны проективные покрытия крон – как выраженное в процентах отношение их площадей проекций ко всей площади ППП.

Также в ходе обследования было проведено более детальное описание 111 модельных деревьев ели и 45 модельных деревьев березы, выбранных преимущественно по 2-4 из каждой ступени диаметра ствола (интервал ступеней – 2 см), представленной у этого вида на ППП. У модельных деревьев измеряли общую высоту и высоту нижней границы живой кроны; определяли абсолютный возраст по кернам, взятым у основания ствола, регистрировали наличие генеративных органов. В 5-ти квадратах ППП были сделаны геоботанические описания по методике Браун-Бланке. При выполнении описаний отмечалось наличие переувлажнения (с указанием, проточное оно или застойное), количество и характер валежа и других форм микрорельефа.

Обследованием были охвачены те древесные растения, которые уже не подвергаются конкуренции со стороны травянистых и рассматриваются как стабильная часть ценопопуляций [Дыренков, 1984]. Число живых древесных стволов разного размера в исследованном сообществе приведено в таблице (раздельно по видам). Их распределение по высоте непрерывно (в диапазоне 1-26 м), в связи с чем затруднительно четко разграничить в сообществе вертикальные ярусы древесных растений, отражающие их различную функциональную роль (древостой или же подрост и подлесок). Такую вертикальную структуру часто отмечают в таежных лесах [Воропанов, 1950; Дыренков, 1984; Казимиров, 1971], наряду с низкой сомкнутостью полога древесных крон и его горизонтальной неравномерностью. В исследованном пойменном сообществе резко выражено групповое размещение древесных растений, в результате чего в пологе много окон площадью по 50-100 м<sup>2</sup>. В данном случае причиной неравномерной сомкнутости полога является сильное и длительное переувлажнение почвы после половодья, из-за чего 80% древесных растений приурочены к быстро освобождающимся от воды возвышениям – упавшим стволам или приствольным повышениям других особей (суммарное покрытие этих форм микрорельефа в сообществе – 31%). Вследствие такой структуры сообщества древесные кроны на периферии групп получают достаточно много света даже у растений небольшой высоты. В таблице приведены рассчитанные суммы проективных покрытий крон на разных высотных уровнях в сообществе, а также накопленные суммы общей сомкнутости полога и величины проективного покрытия для не затененного сверху пространства на тех же уровнях. Можно видеть, что вплоть до высоты 1-2 м над уровнем почвы общая сомкнутость полога не превышает 70%.

Таблица также позволяет видеть, что древесные растения небольшой высоты численно преобладают в исследованном сообществе; наиболее асимметричное распределение стволов по высоте сложилось в ценопопуляции ели. Такую размерную структуру ценопопуляций часто отмечали у древесных видов в таежных лесах различных типов [Воропанов, 1950; Дыренков, 1984; Казимиров, 1971; Коренные ..., 2006; Ставрова, 2007], причем нередко рассматривали ее как свидетельство интенсивных возобновительных процессов [Казимиров, 1971; Бобкова, Бессонов, 2009]. В нашем материале сопоставление размерных классов ели и березы по выявленным диапазонам календарного возраста (см. таблицу) демонстрирует ряд случаев, когда очень старые особи принадлежат к различным малым размерным классам и, наоборот, особи значительно меньшего возраста – к различным более крупным размерным классам. Это означает, что уже на протяжении жизни не одного поколения древесных популяций в сообществе были и есть условия как для быстрого развития деревьев и захвата ими большого объема ресурсов, так и для задержки их развития – очень длительной, однако не препятствующей выживанию.

## Характеристики популяций древесных видов в пойменном ельнике

Высота деревьев, (м)	Береза			Ель			Ивы <i>spp.</i>			Ольха		Рябина		Черемуха		Все виды		
	N* (шт.)	СПП крон (%)	Воз- раст*** (годы)	N (шт.)	СПП крон (%)	Возраст (годы)	N (шт.)	СПП крон (%)	Возраст (годы)	N (шт.)	СПП крон (%)	N (шт.)	СПП крон (%)	N (шт.)	СПП крон (%)	СПП крон (%)	На- копл. ПП полога на той же вы- соте (%)	ПП откры- того неба на той же высоте (%)
1-2	0	0	н/о	26	0,48	39-69	0	0	н/о	0	0	0	0	0	0	0,48	69,53	30,95
3-4	6	0,2	11-23	99	2,92	46-160	0	0	н/о	13	1,58	1	0,13	0	0	4,83	69,05	35,78
5-6	16	3,01	13-112	68	3,53	36-210	<b>8</b>	<b>1,7</b>	н/о	12	1,86	0	0	3	0,11	10,21	64,22	45,99
7-8	6	1,23	39-124	41	3,53	44-139	<b>5</b>	<b>0,43</b>	н/о	1	1,02	0	0	1	0,06	6,27	54,01	52,26
9-10	8	1,34	86-88	<b>40</b>	<b>3,32</b>	<b>90-151</b>	<b>3</b>	<b>2,05</b>	<b>71</b>	0	0	0	0	0	0	6,71	47,74	58,97
11-12	16	1,98	58-102	<b>40</b>	<b>4,41</b>	<b>96-237</b>	<b>1</b>	<b>0,15</b>	н/о	0	0	0	0	0	0	6,54	41,03	65,51
13-14	<b>10**</b>	<b>1,91</b>	<b>77-133</b>	<b>33</b>	<b>3,97</b>	<b>133-217</b>	0	0	н/о	0	0	0	0	0	0	5,88	34,49	71,39
15-16	<b>19</b>	<b>5,1</b>	<b>75-150</b>	<b>22</b>	<b>2,94</b>	<b>97-192</b>	0	0	н/о	0	0	0	0	0	0	8,04	28,61	79,43
17-18	<b>13</b>	<b>5,45</b>	<b>103-159</b>	<b>23</b>	<b>2,45</b>	<b>102-193</b>	0	0	н/о	0	0	0	0	0	0	7,9	20,57	87,33
19-20	<b>6</b>	<b>5,51</b>	<b>176</b>	<b>24</b>	<b>2,91</b>	<b>120-190</b>	0	0	н/о	0	0	0	0	0	0	8,42	12,67	95,75
21-22	<b>2</b>	<b>2,64</b>	н/о	<b>13</b>	<b>1,27</b>	<b>112-144</b>	0	0	н/о	0	0	0	0	0	0	3,91	4,25	99,66
23-24	<b>1</b>	<b>0,14</b>	н/о	<b>1</b>	<b>0,08</b>	<b>172</b>	0	0	н/о	0	0	0	0	0	0	0,22	0,34	99,88
25-26	<b>0</b>	<b>0</b>	н/о	<b>1</b>	<b>0,12</b>	н/о	0	0	н/о	0	0	0	0	0	0	0,12	0,12	100

\*N – число живых стволов на пробной площади, ПП – проективное покрытие (отношение суммы площадей проекций к общей площади участка), СПП – сумма проективных покрытий.

\*\*Жирным шрифтом выделены данные о генеративных деревьях.

\*\*\*Возраст приводится о состоянию на 2011 г.

Анализ размещения деревьев приводит к заключению, что быстрое развитие ели и березы возможно при сочетании высокой освещенности микросайта, в котором они растут, с хорошей дренированностью его субстрата; наиболее благоприятны для роста приствольные повышения буреломных пней и ветровальные бугры. Задержка развития происходит либо в условиях сильного затенения (внутри сомкнутой группы) на дренированном субстрате, либо в условиях переувлажнения в сочетании с подсветкой (на периферии группы, то есть на краю микроповышения, или иногда прямо на поверхности почвы в окне между группами). Жизненное состояние деревьев, развитие которых задержалось, ухудшается, о чем свидетельствует уменьшение их живых крон по относительной протяженности вдоль ствола. Выявлены случаи, когда сомкнутая группа включает очень старое дерево малого размера и, наряду с ним, молодое дерево, превосходящее его по размерам. Это указывает, что угнетенные деревья могут потерять способность ускорить свое развитие при появлении такой возможности (высвобождении ресурсов), в результате чего эту возможность начинают эффективно использовать новые деревья, только начинающие развиваться.

В исследуемом сообществе ресурсом, лимитирующим рост и развитие древесных растений, является не только свет в незатененном пространстве, но и дренированный субстрат. Причиной высвобождения обоих этих ресурсов становится отмирание некоторого числа древесных растений. Анализ возраста ели и березы в разных размерных классах показывает, что продолжительность жизни крупных деревьев в полтора – два раза меньше, чем у угнетенных небольших; таким образом, отмирание крупных деревьев играет, видимо, наиболее существенную роль в смене поколений ценопопуляций и динамике всего лесного сообщества. Однако таких деревьев в сообществе очень мало, и при их отмирании может быть высвобождено небольшое количество ресурсов, поэтому динамика сообщества сводится к локальным флюктуациям. В целом же сообщество прочно стабилизировано в результате того, что в ценопопуляциях массовых лесообразователей, особенно ели, накапливаются угнетенные особи, имеющие возможность, несмотря на обитание в неоптимальных условиях, выживать длительное время. Дополнительным фактором стабилизации становится то обстоятельство, что многочисленные особи ели, задержавшиеся в малых размерных классах, не достигают генеративного состояния и не производят потомство, которое могло бы усиливать флюктуации в сообществе. Вероятно, поражение деревьев патогенами влияет на продолжительность их жизни и может повышать динамичность ценопопуляций и всего сообщества, но для выяснения этого вопроса нужны дальнейшие исследования.

Особый аспект структуры и динамики исследованного пойменного леса – распределение ресурсов между елью и березой. По численности береза уступает ели, однако сравнение этих ценопопуляций по активности захвата света (которую можно оценивать через суммы проекций крон в разных размерных классах) показывает, что крупные деревья березы в сообществе лидируют по этому параметру. Поэтому устойчивая часть ценопопуляции березы в целом контролирует примерно такую же часть территории сообщества (28,5%), что и устойчивая часть ценопопуляции ели (31,9%), несмотря на то, что в ценопопуляции березы накопилось значительно меньше старых угнетенных особей. Выявленная максимальная продолжительность жизни березы в исследованном сообществе несколько меньше, чем у ели (см. таблицу); на этом основании можно заключить, что отмирание деревьев березы более существенно влияет на общую динамику сообщества. Вместе с тем, береза, видимо, не может использовать эту возможность для повышения численности своей ценопопуляции, несмотря на ее более высокую, чем у ели, толерантность к переувлажнению и наличие в сообществе достаточно большой незатененной территории. В условиях этого переувлажненного сообщества береза переходит в генеративное состояние при достижении более круп-

ного размерного класса и при большем возрасте, чем этому виду обычно свойственно в более благоприятных условиях. В связи с такими отклонениями в ее развитии многолетний семенной дождь березы в сообществе тоже должен быть менее интенсивен, чем в других условиях; возможно также, что в связи с ухудшением развития деревьев березы снижена жизнеспособность продуцируемых ими семян.

Таким образом, на основе данных о размерной, возрастной и пространственной структуре ценопопуляций массовых лесообразующих видов можно заключить, что исследованный пойменный ельник сохраняет долговременную стабильность своей структуры в целом, благодаря наличию и проявлению у обоих массовых лесообразующих видов стресс-толерантных свойств: на индивидуальном уровне – длительного выживания при замедлении темпов онтогенеза, на популяционном уровне – снижения интенсивности процессов размножения.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бобкова К.С., Бессонов И.М.** Естественное возобновление в среднетаежных ельниках Европейского Северо-востока // Лесоведение. 2009. № 5. С. 10-16.
- Воропанов П.В.** Ельники Севера. М.–Л.: Гослесбумиздат, 1950. 179 с.
- Гиляров А.М.** Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990. 215 с.
- Дыренков С.А.** Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 173 с.
- Казимиров Н.И.** Ельники Карелии. Л.: Наука, 1971. 138 с.
- Коренные еловые леса Севера:** биоразнообразие, структура, функции. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
- Ставрова Н.И.** Структура популяций древесных растений на разных стадиях восстановительных сукцессий в лесах Европейского Севера России // Актуальные проблемы геоботаники. 3-я Всеросс. школа-конференция. Лекции. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2007. С. 397-407.

# ХИМИЧЕСКИЙ ОБРАЗ ТЕРРИТОРИИ В БИОЛОГИЧЕСКОМ СИГНАЛЬНОМ ПОЛЕ СТЕПНОГО СУРКА (*MARMOTA BOBAK*)

© 2015 Е.А. Ванисова, С.В. Горяинов, Ф.Ю. Нифтуллаев,

О.В. Сорока, Г.А. Калабин, А.А. Никольский

*Российский университет дружбы народов, Москва*

## CHEMICAL IMAGE OF TERRITORY IN BIOLOGICAL SIGNAL FIELD OF STEPPE MARMOT (*MARMOTA BOBAK*)

Elena A. Vanisova, Sergei V. Goryainov, Firudin Y. Niftullayev,

Ol'ga V. Soroka, Gennady A. Kalabin, Alexander A. Nikol'skii

*People's Friendship University of Russia, Moscow*

e-mail: vanhelen@mail.ru

В коммуникативной системе млекопитающих одним из источников информации о территории, с находящимися на ней ресурсами, является биологическое сигнальное поле (далее – сигнальное поле). Основные положения концепции сигнального поля состоят в следующем. Следы жизнедеятельности животных (норы, тропы, скопления помёта и т. п.) создают запахово-зрительный (химико-оптический) образ пространства. Оставляемые в определённых местах многими поколениями животных, эти следы жизнедеятельности образуют матрицу стабильных элементов. Каждое последующее поколения животных использует стабильные элементы как источник информации о территории: перемещаясь в пространстве биогеоценоза, они повторяют траекторию предшествующих поколений [Наумов, 1971, 1973, Наумов и др., 1981]. Этот механизм кодирования и передачи информации предложено называть «экологическим наследованием» [Никольский, 2014]. Экологическое наследование облегчает новым поколениям животных освоение территории, ранее «опробованной» предыдущими поколениями, и способствует реализации видами экологической ниши [Ванисова, Никольский, 2012].

Сигнальное поле, как пространство событий, запечатлённых в стабильных элементах, передаёт информацию по двум сенсорным каналам – зрительному и запаховому. Для млекопитающих запаховый сенсорный канал более существен, чем зрительный, так как именно запахи является для них главным источником информации [Соколов, 1977].

В литературе накоплен большой фактический материал о стабильных элементах, носителях зрительной информации в сигнальном поле, о зрительном образе территории, занимаемой млекопитающими (см., например, [Биологическое сигнальное поле млекопитающих, 2013]). И, напротив, о носителях запаховой (химической) информации, о химическом образе территории, занимаемой млекопитающими, сведения полностью отсутствуют.

Наше сообщение представляет собой первую попытку исследовать, какие химические компоненты могут образовывать стабильные элементы сигнального поля. Мы исходили из того, что химические компоненты стабильных элементов, подобно оптическим элементам, образуют гетерогенную, неравномерно распределённую в пространстве биогеоценоза структуру. В качестве объекта исследования мы использовали территорию поселения степного сурка (*Marmota bobak*), предполагая, что вещества, связанные с жизнедеятельностью сурков, неравномерно распределены по территории поселения. На основании этого предположения мы брали пробы

верхнего слоя почвы: 1) из фона, где оставление запахового следа сурками ничтожно мало, 2) с троп, по которым сурки перемещаются регулярно, оставляя химические следы своего пребывания, и 3) из входа в нору, где вероятность запахового следа сурков очевидна.

Результаты нашей работы показали, что различия по химическому составу между пробами с фона, с одной стороны, и с другой стороны, с троп и входа в нору, не только существуют, но и достаточно велики, чтобы предположить участие определённого класса веществ в формировании матрицы стабильных элементов сигнального поля. Прежде всего, это такие его компоненты, как жирные кислоты и их производные, а также продукты окислительной трансформации жирных кислот (углеводороды, спирты, альдегиды).

Основная задача работы состояла в том, чтобы выявить химические свойства почвенного покрова на семейных участках степного сурка, предположительно несущие информацию в контексте сигнального поля, сформированного многими поколениями сурков. Выбор объекта исследования определялся, прежде всего, наглядностью и относительной простотой интерпретации мест сбора материала. Поселение сурков представляет собой систему нор и троп, которые, собственно, и являются основными стабильными элементами сигнального поля, управляющими траекторией животных. Те и другие легко опознаются визуально (рис. 1) и, как можно предположить, содержат наибольшую, по сравнению с фоном, концентрацию химических веществ, оставляемых сурками в верхнем слое почвы.

Материал собран в пределах участка «Буртинская степь» государственного природного заповедника «Оренбургский» с 24 апреля по 4 мая 2014 г. Пробы отбирали по следующей методике: в матерчатых перчатках одноразовыми пластиковыми ложками собирали образцы почвы с лишней растительности поверхности (глубиной менее 2 см, площадью менее 25 см<sup>2</sup>) и помещали в пластиковые асептические пробирки объемом 15 мл.

Почвенные пробы собраны в 34 точках поселения степного сурка, в экологических центрах 12 семейных участков. Экологические центры отличаются высокой активностью животных: норы хорошо разработаны, бутаны заметно выделяются на местности (рис. 1), регулярно на них появляются сурки, видны свежие следы расчистки нор и свежие экскременты, обычны остатки съеденных сурками растений. Тропы для отбора проб выбирали самые выразительные (рис. 1). Непосредственно у входа в норное отверстие (рис. 2) центральных нор собрано 12 образцов почвы. На тропах в 5 м от этих норных отверстий собрано 11 образцов и 11 образцов собрано с фона, в 30 м от норных отверстий в отдалении от троп и бутанов, где отсутствуют видимые следы жизнедеятельности сурков.

Выбор метода химического анализа определялся возможностью регистрировать преимущественно летучие соединения, содержащиеся в почве, что предположительно составляет основу запаховой коммуникации животных, а также высокой чувствительностью анализатора, позволяющей улавливать вещества в невысоких концентрациях. Этим требованиям отвечает метод газовой хроматографии/масс-спектрометрии (ГХ/МС), сочетающий возможности разделения сложных органических смесей на отдельные компоненты и регистрацию каждого компонента в ультраследовых количествах. Еще одно обстоятельство в пользу выбора этого метода исследования – наличие представительных масс-спектральных баз данных соединений, позволяющих проводить идентификацию в отсутствие стандартов определяемых веществ [Зайкин и др., 2001; Лебедев, 2013].

Химический анализ проб проводили с использованием шприца для твердофазной микроэкстракции (волокно карбоксен / полидиметилсилоксан, 75 мкм). Образец почвы массой 10 г помещали в стеклянную банку, добавляли 50 мкл дейтеропиридина в качестве внутреннего стандарта, запечатывали алюминиевой крышкой с прокладкой. Шприц выдерживали в стеклянной банке при температуре 100°C в течение 30 минут. Десорбцию органических соединений с волокна проводили в течение двух минут в инжекторе хроматографа. Анализ компонентного состава образцов проводился на хромато-масс-спектрометре JMS GCmate II (JEOL, Япония), капиллярная колонка DB-5MS (длина 30 м, внутренний диаметр 0,25 мм, толщина фазы 0,25 мкм, газ-носитель – гелий, скорость газа-носителя 1,5 мл/мин). Режим работы хроматографа: температура инжектора 260°C, начальная температура печи хроматографа – 40°C, затем изотерма в течении 3 мин, после чего нагрев со скоростью 10°C/мин до 290°C, общее время анализа – 28 мин, ввод пробы осуществляли в режиме без деления потока. Режим регистрации масс-спектров: энергия ионизации 70 эВ, температура источника 250°C, сканирование в диапазоне 40-400 Да со скоростью 2 скан/с. Идентификацию компонентов проводили с помощью автоматического программного комплекса AMDIS, входящего в комплект масс-спектральной базы NIST'11, а также на основе характеристичных процессов фрагментации и данных о хроматографических свойствах соединений.

Мы благодарим И.Ю. Баклушинскую (ИБР РАН) за предоставление нам пластиковых асептических пробирок для сбора проб почвы.

На рис. 3 в качестве примера представлены хроматограммы по полному ионному току образцов верхнего слоя почвы, взятые из входа в нору (рис. 3а), с тропы (3б) и из фона (3в). Как видно из рисунка, качественный и количественный состав летучей фракции образцов с участков территории, регулярно посещаемых сурками, сильно отличаются от спектра фоновых участков, которые сурки не посещают, или посещают нерегулярно.



**Рис.1. Участок поселения степного сурка: 1 бутан; 2 – тропа.**

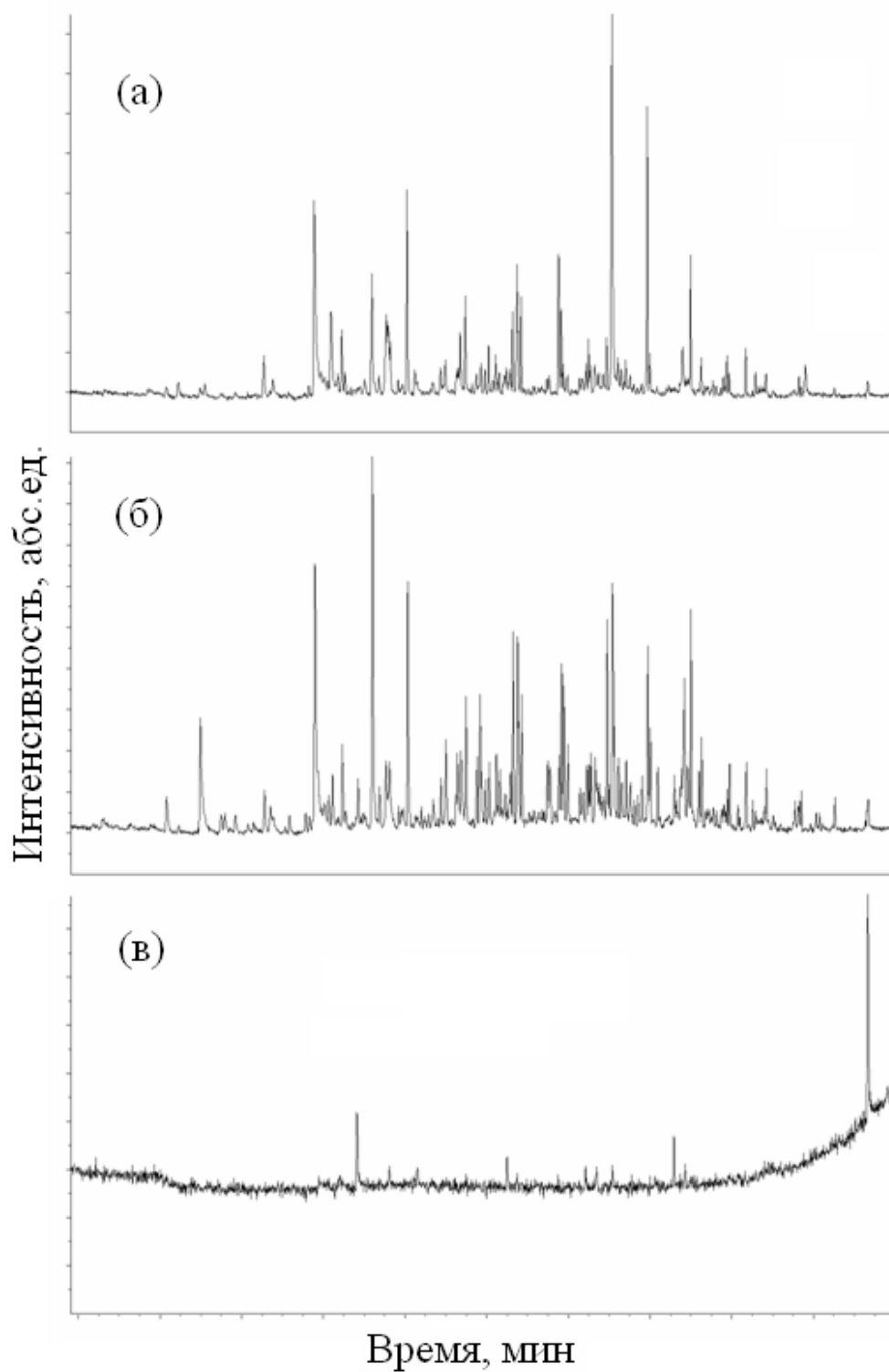


**Рис. 2. Вход в нору сурка. Стрелкой показано место сбора пробы.**

В составе летучей фракции образцов почвы определяется наличие 50-110 компонентов на каждую пробу. *В образцах, взятых с троп и около нор, наблюдается наличие статистически большего количества соединений, чем в фоне.* Среди идентифицированных соединений можно выделить свободные жирные кислоты, нормальные алканы, насыщенные и ненасыщенные углеводороды с разветвленной структурой, насыщенные и ненасыщенные алифатические альдегиды, фурфураль, бензальдегид и спирты. По всей видимости, наличие этих соединений в пробах связано с присутствием свободных жирных кислот и их производных, а также с протеканием процессов их окисления [Chloe, Min, 2006].

Полученные нами результаты показывают, что в местах постоянного пребывания сурков на тропах и около нор накапливаются различные соединения, создавая химический образ территории. Основным источником веществ, оставляемых сурками на поверхности грунта, являются, вероятно, подошвенные железы, известные у многих видов млекопитающих, включая сурков [Соколов, 1977; Шубин, Спивакова, 1993 и др.]. По мнению В.В. Рожнова [2011, с. 125], «секрет подошвенных желез... может играть роль в организации запахового сигнального поля». Аналогичную точку зрения относительно формирования сигнального поля сурков ранее высказывали В.И. Машкин и А.А. Батулин [1993, с. 95]. В будущем целесообразно сравнить химический состав секрета подошвенных желез сурков с химическим составом веществ, обнаруженных на участках территории, регулярно посещаемой сурками.





**Рис. 3. Хроматограммы по полному ионному току образцов верхнего слоя почвы, взятые из входа в нору (а), с тропы (б) и из фона (в).**

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Биологическое сигнальное поле млекопитающих / Под ред. А.А. Никольского, В.В. Рожнова. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 323 с.
- Ванисова Е.А., Никольский А.А.** Биологическое сигнальное поле млекопитающих (к 110-летию со дня рождения профессора Н.П. Наумова) // Журн. общ. биол. 2012. Т. 73, № 6. С. 403-417.
- Заикин В.Г., Варламов А.В., Микая А.И., Простаков Н.С.** Основы масс-спектрометрии органических соединений. М.: МАИК «Наука/Интерпериодика», 2001. 286 с.
- Лебедев А.Т.** Масс-спектрометрия для анализа объектов окружающей среды. М.: Техносфера, 2013. 632 с.
- Машкин В.И., Батулин А.А.** Сурок Мензбира. Киров: НИИОЗ им. проф. Житкова, 1993. 174 с.
- Наумов Н.П.** Уровни организации живой материи и популяционная биология // Журн. общ. биол. 1971. Т. 32, № 6. С. 651-666.
- Наумов Н.П.** Сигнальные (биологические) поля и их значения для животных // Журн. общ. биол. 1973. Т. 34, № 6. С. 808-817.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П. и др.** Социальное поведение песца на острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности // Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука, 1981. С. 31-75.
- Никольский А.А.** Экологическое наследование в биологическом сигнальном поле млекопитающих // Экология. 2014. № 1. С. 70-73.
- Рожнов В.В.** Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 288 с.
- Соколов В.Е., 1977.** Химическая коммуникация млекопитающих // Вопросы териологии. Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 229-255.
- Шубин В.И., Спивакова Л.В.** Кожные железы и запаховое мечение у сурков (*Marmota, Sciuridae*) // Selevinia. 1993. No. 1. С. 69-80.
- Chloe E., Min D.B.** Mechanisms and factors for edible oil oxidation // Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety. 2006. V. 5. P. 169-186.

## ЭВОЛЮЦИОННАЯ СИНЭКОЛОГИЯ И ПРОБЛЕМА БЫСТРОГО СИМПАТРИЧЕСКОГО ФОРМООБРАЗОВАНИЯ

© 2015 А.Г. Васильев, И.А. Васильева, В.Н. Большаков

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург*

### EVOLUTIONARY SYNECOLOGY AND THE PROBLEM OF RAPID SYMPATRIC SPECIATION

**Aleksey G. Vasil'ev, Irina A. Vasil'eva, Vladimir N. Bolshakov**

*Institute of Plant and Animal Ecology of the UB RAS, Yekaterinburg*

e-mail: vag@ipae.uran.ru

В последние годы все шире обсуждаются проблемы диффузной коэволюции биотических сообществ [Thompson, 2006], быстрого симпатрического формообразования [Albertson, Kocher, 2006; Brakefield, 2006; Grant, Grant, 2009; de Graaf et al., 2010] и последствий инвазивных процессов [Sakai et al., 2001; Bertolino, 2013], решение которых позволит оценить вероятность наступления глобального и/или региональных биоценотических кризисов в XXI в., вызванных сочетанием негативных природно-климатических трендов и усиления техногенного воздействия на региональные биоты Земли. В.В. Жерихин [2003], одним из первых обнаруживший глобальный биоценотический кризис на границе среднемелового времени, полагал, что отдаленные признаки наступления глобального биоценотического кризиса отчетливо видны и в наше время. В истории Земли позднее были обнаружены аналогичные примеры проявления глобальных и региональных биоценотических кризисов, сопряженных с быстрой перестройкой и катастрофической сменой биоты: массовым вымиранием одних таксонов и быстрым видообразованием и появлением других. Поскольку опасность наступления глобального биоценотического кризиса высока, многие исследователи прогнозируют, что к середине XXI в. эволюционная экология займет лидирующее положение среди других биологических исследований [Sutherland et al., 2013], которое с начала века занимает молекулярная биология.

Мы, в свою очередь, полагаем, что в самом недалеком будущем среди прочих направлений эволюционной экологии, ведущее место будет принадлежать *эволюционной синэкологии* (ЭС), контуры которой сегодня еще только намечаются. Именно это направление исследований будет нацелено на изучение и моделирование сложнейших аспектов коэволюции сообществ, выяснение механизмов симпатрического видообразования и прогнозирование быстрых перестроек популяций и сообществ. Основной чертой и преимуществом ЭС является двухуровневый популяционно-ценотический подход [Чернов, 2008; Букварева, Алещенко, 2013] к проявлениям сопряженной изменчивости и морфоразнообразия в локальных таксоценах [Васильев и др., 2010]. Поскольку сообщества как таковые в полном объеме изучать сложно, в качестве природных моделей могут быть использованы их фрагменты – таксоцены [Чернов, 2008; Васильев и др., 2010]. Мы определяем *таксоцен* как исторически возникший локальный комплекс таксономически близких видов, выполняющих в сообществе сходные трофические и иные функции. Таксоцен – особый тип таксономически однородной экологической гильдии. Локальные таксоцены представлены ценопопуляциями симпатрических видов, длительное время населяющими обширную территорию/акваторию, а не списком видов. Примерами таксоценов являются сообщества землероек рода *Sorex*, американских дубов, флочки видов цихлидовых рыб Великих Африканских озер и др.

В основе быстрых перестроек сообществ лежат потенциальные возможности видовых компонентов к быстрым адаптивным или инадаптивным морфогенетическим изменениям. В свою очередь, в последние годы доказаны случаи трансгенерационного наследования эпигенетических профилей метилирования и связанных с ним изменений морфогенеза потомков [Jablonka, Lamb, 2010; Bonduriansky, 2012]. Такие приобретенные «наследуемые» трансформации морфогенеза за счет эпигенетических изменений теоретически могут в дальнейшем фиксироваться в геноме и приводить к быстрым перестройкам эволюционного характера [Васильев, Васильева, 2005].

Быстрые морфогенетические изменения хорошо известны. Благодаря искусственному бессознательному и сознательному отбору в историческое время человеком созданы сотни пород собак. Недавними исследованиями с помощью геометрической морфометрии было показано [Drace, Klingenberg, 2010], что морфологическое разнообразие трехмерной формы осевого черепа пород собак (приведенного к одинаковому размеру) занимает в общем морфопространстве, сформированном представителями всех основных таксонов хищных млекопитающих, наибольшее по объему подпространство, которое превышает объем подпространства, занятого остальными представителями отряда Carnivora. Иными словами, рукотворный аналог "морфологической эволюции" в пределах одного вида оказался сопоставим с естественными масштабами эволюции целого отряда, что указывает на огромный потенциал быстрых перестроек морфогенеза.

Массовое внедрение агрессивных инвазивных видов в ценозы, наблюдающееся в последние годы в связи с возрастанием числа и разнообразия транспортных связей в мире и вызывающее вымирание одних и сокращение численности других видов в составе исторически сложившихся естественных природных сообществ, неизбежно приводит к неконтролируемой акклиматизации. Подчеркнем, что процесс акклиматизации представляет собой формирование адаптации видов-интродуцентов к новой ценотической обстановке, связанное с их морфогенетическими изменениями с одной стороны, и с процессами адаптивных перестроек видовых компонентов аборигенных биотических сообществ, обусловленными инвазией чужеродных видов, с другой. Другими словами, это популяционно-ценотические процессы, на которые нацелена эволюционная синэкология.

Адекватной моделью для изучения становления адаптации вида к новой для него абиотической и биотической среде обитания может служить успешная акклиматизация ондатры (*Ondatra zibethicus*) в Евразии. На основе того же метода геометрической морфометрии нами было установлено [Васильев и др., 2014], что всего за полувековой период акклиматизации ондатры на юге и севере Урала и Западной Сибири (1933–1989 гг.) у нее произошли направленные морфогенетические перестройки осевого черепа и нижней челюсти. На первом этапе акклиматизации возникла морфологическая дифференциация географически удаленных северной (п-ов Ямал) и южной (Курганская обл.) популяций. Затем в обеих популяциях произошли параллельные морфогенетические изменения. Поскольку эти изменения оказались почти строго однонаправлены, они указывают на сходное направление адаптивных процессов перестройки морфогенеза ондатры и на севере, и на юге. При этом исходно возникший размах морфологических различий между северной и южной популяциями сохранился, хотя форма осевого черепа и нижней челюсти существенно изменились.

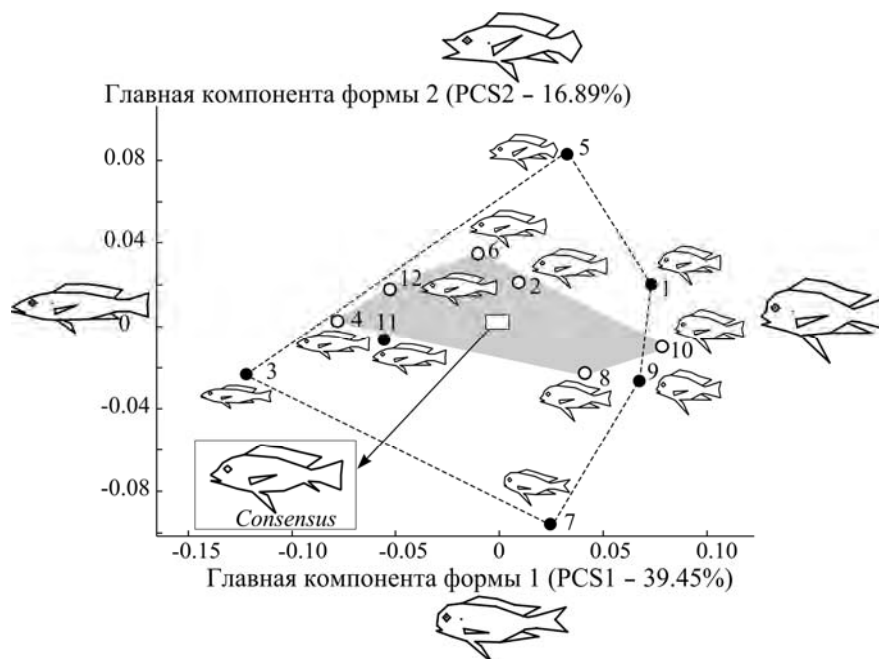
Проявившиеся через полувековой период параллельные перестройки морфогенеза в обеих популяциях можно связать с постепенным встраиванием локальных группировок ондатры в ее новое ценотическое окружение. Таким образом, после фазы быстрого преобразования, позволившей ценопопуляциям вида закрепиться в

локальных сообществах на юге и севере региона, наступил направленный процесс длительной популяционно-ценотической перестройки морфогенеза. Выявленные отдаленные морфологические последствия акклиматизации могут служить примером быстрой направленной микроэволюционной перестройки морфогенеза популяций акклиматизируемого вида в новых для него ценотических условиях. Они также свидетельствуют о том, что локальные северные и южные биотические сообщества оказали на морфогенез ондатры как нового инвазивного вида сходное по направлению ценотическое давление, вызвавшее у интродуцента быстрые параллельные адаптивные морфогенетические перестройки. Таким образом, можно полагать, что феномен давления биотического сообщества на морфогенез ценопопуляций симпатрических видов, приводящий к его быстрой направленной перестройке, является не мифом, а реальностью.

В этой связи для эволюционной синэкологии особый интерес представляет проблема быстрого симпатрического формообразования. Подобные случаи, доказывающие сам феномен, известны для так называемых *флоков* (пучков видов) рыб, в частности, усачей (*Labeobarbus*) оз. Тана в Эфиопии [Mina et al., 1996; de Graaf et al., 2010]. Флок видов африканских усачей *Labeobarbus* очень молод (не старше 15 тыс. лет), имеет монофилетическое происхождение, а его диверсификация обусловлена неоднократными процессами трофической специализации форм в разных биотопах, причем выбор новых биотопов сопровождался изменениями морфологии, связанными с новыми трофическими требованиями. Фенотипические черты рыб разных полувинов (*semispecies*), или как мы готовы их определить, «эковидов» (*ecospecies*), входящих в состав данного флора, устойчиво сохраняются и из поколения в поколение передаются потомкам. Таксоцен, представленный флорой усачей оз. Тана, тем не менее, функционирует как типичное сообщество рыб, где есть хищные, планктоноядные, моллюскоядные, растительноядные и другие специализированные симпатрически возникшие «эковиды». Исследования последних лет показали, что при этом молекулярно-генетическая диверсификация 15 морфологически и экологически дифференцированных представителей флора выражена слабо и с формальных генетических позиций они должны быть отнесены к одному виду [de Graaf et al., 2010]. М.В. Миной и Ф.Н. Шкилем (устное сообщение) было экспериментально установлено, что в общих аквариумах меченые потомки трех разных «эковидов» усачей оз. Тана в течение нескольких лет устойчиво сохраняли исходные морфотипы. Мы предполагаем, что ведущим механизмом устойчивого наследования в данном случае может являться мягкое наследование (*soft heredity*) за счет трансгенерационной передачи измененных эпигенетических профилей [Jablonka, Lamb, 2010; Bonduriansky, 2012]. Поэтому он вполне вероятен как некий эпигенетический механизм быстрых микроэволюционных и эволюционных перестроек морфогенеза популяций и сообществ [Васильев, Васильева, 2005].

Другой пример быстрого симпатрического формообразования – наличие параллелизма морфологических изменений эндемичных флор цихлидовых рыб в озерах Танганьика и Малави и возникновение в этих изолированных озерах морфотипов-двойников – продемонстрирован Альбертсоном и Кочер [Albertson, Kocher, 2006]. С помощью методов геометрической морфометрии мы сопоставили форму тела в двойниковых парах морфотипов из этих озер, используя приведенные авторами изображения 12 видов рыб (6 из них представители оз. Танганьика, 6 – оз. Малави), которые считаются парами сходных, или двойниковых морфотипов. Оцифровку изображений провели по 37 меткам-ландмаркам, характеризующим изменчивость формы тела и головы рыб. Результаты сравнения видов представлены на рисунке. Пары

ординат сходных по морфологии видов-двойников из фlocks разных озер, маркированных смежными нечетным и четным номерами, расположены в морфопространстве наиболее близко друг от друга (за исключением 1 и 2). При этом морфологическое разнообразие представителей оз. Танганьика, обозначенное штриховым полигоном, существенно больше, чем у видов из озера Малави (серый теневого полигон). Ведущей причиной параллельной морфологической диверсификации цихлидовых разных озер в этом примере мы считаем возникающие в данных таксоценах рыб сходные трофические, территориальные и иные взаимодействия, закономерно приводящие к появлению определенных морфотипов рыб, т. е. направленной симпатрической морфологической эволюции под давлением самоорганизующегося сообщества.



**Рис. Геометрическая морфометрия формы тела видов цихлидовых рыб одной трибы, являющихся морфотипами-двойниками, из фlocks Великих Африканских озер – Танганьика (черные кружки, штриховой полигон) и Малави (белые кружки, теневого полигон).**

Морфопространство представителей фlocks разных озер ограничено штриховым и теневого полигонами. Ордината каждого вида на графике сопровождается каркасной конфигурацией, построенной на основе 37 ланмарок. Краевые увеличенные конфигурации рыб соответствуют максимальным и минимальным значениям главных компонент формы (PCS1, PCS2). Консенсусная (усредненная) конфигурация изображена в нижней левой части графика.

Невероятно высокая скорость изменений морфогенеза при формировании упомянутого выше фlocks видов африканских усачей оз. Тана, а также ряда других аналогичных озерных фlocks рыб, может быть обусловлена результатом изменения эпигенетических профилей, корректирующих морфогенез, и их дальнейшим транс-генерационным наследованием. Быстрые эпигенетические изменения, которые в той или иной мере корректируют процесс морфогенеза, теоретически могут подхватываться направленным отбором и впоследствии фиксироваться стабилизирующим отбором (Васильев, Васильева, 2005). Поэтому можно полагать, что симпатрическое формообразование не только имеет место, но и одновременно является своеобраз-

ным аварийным способом ускоренной комплектации сообщества необходимыми функциональными видовыми компонентами. Таким образом, механизм быстрого симпатрического формообразования за счет эпигенетических перестроек и их дальнейшей фиксации вполне реалистичен, обусловлен двухуровневыми популяционно-ценотическими взаимодействиями и является основой дальнейшей направленной и диффузной коэволюции формирующихся в новой среде биотических сообществ.

Работа выполнена при поддержке Программы УрО РАН № 12 "Живая природа" (№ 15-12-4-25) и гранта Президента РФ (НШ-2840.2014.4).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Букварева Е. Н., Алещенко Г.М.** Принцип оптимального разнообразия биосистем. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2013. 522 с.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Синева Н.В.** Отдаленные морфогенетические последствия акклиматизации ондатры в Западной Сибири // Докл. Академии наук (ДАН). 2014. Т. 455, № 4. С. 478-480.
- Васильев А.Г., Васильева И.А.** Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления биоценотического кризиса // Вестн. Нижегород. гос. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биол. 2005. № 1 (9). С. 27-38.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибиряк М.В.** Соотношение морфологического и таксономического разнообразия сообществ грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа на Южном Урале // Экология. 2010. № 2. С. 119-125.
- Жерихин В.В.** Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2003. 542 с.
- Чернов Ю.И.** Экология и биогеография. Избранные работы. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2008. 580 с.
- Albertson R.C., Kocher T.D.** Genetic and developmental basis of cichlid trophic diversity // *Heredity*. 2006. V. 97. P. 211-221.
- Bertolino S.** *Callosciurus squirrels*: worldwide introductions, ecological impacts and recommendations to prevent the establishment of new invasive populations // *Mammal Review*. 2013. V. 43. P. 22-33.
- Bonduriansky R.** Rethinking heredity, again // *Trends in Ecology and Evolution*. 2012. V. 27, No. 6. P. 330-336.
- Brakefield P.M.** Evo-devo and constraints on selection // *Trends in Ecology and Evolution*. 2006. V. 21, No. 7. P. 362-368.
- de Graaf M., Megens H.-J., Samallo J. et al.** Preliminary insight into the age and origin of the Labeobarbus fish species flock from Lake Tana (Ethiopia) using the mtDNA cytochrome b gene // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2010. V. 54. P. 336-343.
- Drake A.G., Klingenberg C.P.** Large-scale diversification of skull shape in domestic dogs: disparity and modularity // *Amer. Naturalist*. 2010. V. 175, No. 3. P. 289-301.
- Grant P.R., Grant R.** The secondary contact phase of allopatric speciation in Darwin's finches // *Proc. National Acad. Sci. USA*. 2009. V. 106. P. 20141-20148.
- Jablonka E., Lamb M.J.** Transgenerational epigenetic inheritance / *Evolution – the Extended Synthesis* / Ed. by Piglucci M., Müller G.B. 2010. P. 137-174.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu.** Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // *J. Fish Biol.* 1996. V. 48. P. 383-404.
- Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S. et al.** The population biology of invasive species // *Annual Rev. Ecol. Syst.* 2001. V. 32. P. 305-332.
- Sutherland W.J., Freckleton R.P., Goodfray H.Ch.J. et al.** Identification of 100 fundamental ecological questions // *J. Ecology*. 2013. V. 101. P. 58-67.
- Thompson J.N.** Mutualistic webs of species // *Science*. 2006. V. 312. P. 372-373.

# ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОТОКСИКОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ РИСКИ

© 2015 Д.Б. Гелашвили

*Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,  
Нижний Новгород*

## POPULATION ECOTOXICOLOGY AND ECOLOGICAL RISKS

**David B. Gelachvili**

*Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod*

e-mail: ecology@bio.unn.ru

Экотоксикология изучает развитие токсических эффектов, проявляющихся при действии загрязняющих веществ на широкий спектр видов живых организмов, включая человека, как правило, на уровне популяций, сообществ или экосистемы в целом, а также судьбу химического вещества в ней. В процессе изучения эффектов химических веществ, присутствующих в окружающей среде, на живые организмы, экотоксикология основывается на уже устоявшихся категориях, понятиях и теоретической базе классической и промышленной токсикологии, биологии, экологии, медицины и применяет их экспериментальные и методические подходы. К сожалению, популяционный уровень экотоксикологических аспектов в этих отраслях знаний изучен не достаточно. Теоретической основой экотоксикологии является учение об *экоотоксичности*, а базовыми проблемами: характеристика *ксенобиотического профиля* среды обитания, вопросы *экоотоксикокинетики*, *экоотоксикодинамики*, *экоотоксикометрии*. Для экотоксикологии интерес представляют молекулы, обладающие биодоступностью, т. е. способные взаимодействовать немеханическим путем с живыми организмами. Часть биодоступных соединений подвергается биотрансформации живыми организмами, участвуя в процессах их пластического и энергетического обмена с окружающей средой, т. е. выступают в качестве ресурсов среды обитания. Другие же, не используются как источники энергии или пластический материал, но способны модифицировать течение нормальных физиологических процессов, это – ксенобиотики.

**Ксенобиотический профиль.** Совокупность ксенобиотиков, содержащихся в окружающей среде и взаимодействующих с биологическими объектами экосистемы составляют ксенобиотический профиль (КБП) биогеоценоза. Ксенобиотический профиль следует рассматривать как один из важнейших факторов внешней среды (наряду с температурой, освещенностью, влажностью, трофическими условиями и т. д.), который может быть описан качественными и количественными характеристиками. Ксенобиотики, содержащиеся в органах и тканях живых существ, являются элементами КБП, поскольку все они рано или поздно потребляются другими организмами (т. е. обладают биодоступностью). Напротив, химические вещества, фиксированные в твердых, не диспергируемых в воздухе и нерастворимых в воде объектах хотя и не обладают биодоступностью, однако являются источниками формирования КБП. Ксенобиотические профили среды, сформировавшиеся в ходе эволюционных процессов, являются естественными. Они различны в разных регионах Земли. Очевидно, что популяции и сообщества организмов, существующие в разных регионах (биотопах), в той или иной степени адаптированы к соответствующим



естественным КБП. Естественный КБП может меняться под воздействием природных и антропогенных факторов, к числу которых относятся химические вещества, накапливающиеся в окружающей среде в результате хозяйственной деятельности человека в несвойственных ей количествах, выступающие в качестве экополлютантов (загрязняющих веществ). Экополлютант, накопившийся в среде в количестве, достаточном для инициации токсического процесса в популяции или биоценозе (на любом уровне организации живой материи), может быть обозначен как экотоксикант. Определение количественных параметров, при которых экополлютант трансформируется в экотоксикант, является насущной проблемой экотоксикологии. При её решении необходимо учитывать, что в реальных условиях на популяцию или биоценоз действует весь ксенобиотический профиль среды, модифицируя при этом биологическую активность отдельного поллютанта. Поэтому в разных регионах, характеризующихся специфическим биоценозами и КБП, количественные параметры трансформации поллютанта в экотоксикант могут быть различны.

**Экотоксикокинетика.** Судьбу ксенобиотиков (экополлютантов) в окружающей среде изучает экотоксикокинетика. В круг ее задач входит рассмотрение источников появления ксенобиотиков; распределение их в абиотических и биотических элементах окружающей среды; превращение ксенобиотика в среде обитания; элиминацию из окружающей среды. Важнейшим элементом экотоксикологической характеристики поллютантов является идентификация их источников. Многочисленные абиотические и биотические процессы в окружающей среде, направлены на элиминацию экополлютантов. Многие ксенобиотики, попав в воздух, почву, воду приносят минимальный вред экосистемам, поскольку время их воздействия мало. Вещества, оказывающиеся устойчивыми к процессам разрушения, и, вследствие этого, длительно *персистирующие* в окружающей среде, как правило, являются потенциально опасными экотоксикантами. Постоянный выброс в окружающую среду персистирующих поллютантов приводит к их накоплению, превращению в экотоксиканты для наиболее уязвимо (чувствительного) звена биосистемы. После прекращения выброса персистирующего токсиканта он еще длительное время сохраняется в среде. К числу веществ, длительно персистирующих в окружающей среде, относятся тяжелые металлы (свинец, медь, цинк, никель, кадмий, кобальт, сурьма, ртуть, мышьяк, хром), полициклические полигалогенированные углеводороды (полихлорированные дибензодиоксины и дибензофураны, полихлорированные бифенилы и т. д.), некоторые хлорорганические пестициды (ДДТ, гексахлоран, алдрин, линдан и т. д.) и многие другие вещества.

Абиотическое разрушение химических веществ обычно проходит с малой скоростью. Значительно быстрее деградируют ксенобиотики при участии биоты (*биотрансформация*), особенно вследствие энзиматического разрушения микроорганизмами (главным образом бактерий и грибов), которые используют их как питательные вещества. В основе биотрансформации загрязняющих веществ лежат процессы окисления, гидролиза, дегалогенирования, расщепления циклических структур молекулы, отщепление алкильных радикалов (деалкилирование) и т. д. Процесс, посредством которого организмы накапливают токсиканты, извлекая их из абиотической фазы (воды, почвы, воздуха) и из пищи (трофическая передача), называется *биоаккумуляцией*. Результатом биоаккумуляции являются пагубные последствия как для самого организма (достижение поражающей концентрации в критических тканях), так и для организмов, использующих данный биологический вид, в качестве пищи по трофическим цепям. Водная среда обеспечивает наилучшие условия для

биоаккумуляции вредных соединений. Склонность экотоксикантов к биоаккумуляции зависит от ряда факторов. Первый – персистентность ксенобиотика, поскольку степень накопления загрязняющего вещества в организме, в конечном счете, определяется его содержанием в окружающей среде. Наибольшей способностью к биоаккумуляции обладают жирорастворимые (липофильные) вещества, медленно метаболизирующие в организме. Жировая ткань, как правило, основное место длительного депонирования ксенобиотиков. Биоаккумуляция может лежать в основе не только хронических, но и отсроченных острых токсических эффектов. В экологически неблагоприятных регионах это может сопровождаться массовой гибелью животных при достижении ими половой зрелости. Стойкие поллютанты могут также передаваться потомству, у птиц и рыб – с содержимым желточного мешка, у млекопитающих – с молоком кормящей матери. При этом возможно развитие эффектов у потомства, не проявляющихся у родителей. Химические вещества могут перемещаться по пищевым цепям от организмов–жертв, к организмам–консументам. Для высоко липофильных веществ это перемещение может сопровождаться увеличением концентрации токсиканта в тканях каждого последующего организма – звена пищевой цепи (*биомагнификация*).

**Экотоксикодинамика** – раздел экотоксикологии, рассматривающий конкретные механизмы развития и формы токсического процесса, вызванного действием экотоксикантов на биоценоз и/или отдельные виды, его составляющие. Механизмы, посредством которых вещества могут вызывать неблагоприятные эффекты в биогеоценозах, многочисленны и, вероятно, в каждом конкретном случае, уникальны. Вместе с тем, они поддаются классификации. Так, можно выделить прямое, опосредованное и смешанное действие экотоксикантов. Прямое действие – это непосредственное поражение организмов определенной популяции или нескольких популяций (биоценоза) экотоксикантом или совокупностью экотоксикантов данного ксенобиотического профиля среды. Опосредованное – это действие ксенобиотического профиля среды на биотические или абиотические элементы среды обитания популяции, в результате которого условия и ресурсы среды перестают быть оптимальными для её существования. Многие токсиканты способны оказывать как прямое, так и опосредованное, т. е. смешанное действие. **Экотоксичность** – это способность данного ксенобиотического профиля среды вызывать неблагоприятные эффекты в соответствующем биоценозе. В тех случаях, когда нарушение естественного ксенобиотического профиля связано с избыточным накоплением в среде лишь одного поллютанта, можно условно говорить об экотоксичности только этого вещества. Неблагоприятные экотоксические эффекты, целесообразно рассматривать на различных уровнях организации живой материи:

- на уровне организма (*аутэкотоксические*) – проявляются снижением резистентности к другим действующим факторам среды, понижением активности, заболеваниями, гибелью организма, канцерогенезом, нарушениями репродуктивных функций и т. д.
- на уровне популяции (*демэкотоксические*) – проявляются гибелью популяции, ростом заболеваемости, смертности, уменьшением рождаемости, увеличением числа врожденных дефектов развития, нарушением демографических характеристик (соотношение возрастов, полов и т. д.), изменением средней продолжительности жизни, культурной деградацией.
- на уровне биогеоценоза (*синэкотоксические*) – проявляются изменением популяционного спектра ценоза, вплоть до исчезновения отдельных видов и появле-

ния новых, не свойственных данному биоценозу, нарушением межвидовых взаимоотношений.

В случае оценки экотоксичности лишь одного вещества в отношении представителей только одного вида живых существ, в полной мере могут быть использованы качественные и количественные характеристики, принятые в классической токсикологии (величины острой, подострой, хронической токсичности, дозы и концентрации, вызывающие мутагенное, канцерогенное и иные виды эффектов и т. д.). Однако в более сложных системах, экотоксичность количественно не измеряется, она характеризуется целым рядом показателей качественно или полуколичественно, через понятия опасность или *экологический риск*.

В зависимости от продолжительности действия экотоксикантов на экосистему можно говорить об *острой* и *хронической экотоксичности*. Острое токсическое действие веществ на биоценоз может явиться следствием аварий и катастроф, сопровождающихся выходом в окружающую среду большого количества относительно нестойкого токсиканта или неправильного использования химикатов. С хронической токсичностью веществ, как правило, ассоциируются сублетальные эффекты. Часто при этом подразумевают нарушение репродуктивных функций, иммунные сдвиги, эндокринную патологию, пороки развития, аллергизацию и т. д. Однако хроническое воздействие токсиканта может приводить и к смертельным исходам среди особей отдельных видов.

**Экотоксикометрия** – раздел экотоксикологии, в рамках которого рассматриваются методические приемы позволяющие оценить (перспективно или ретроспективно) экотоксичность ксенобиотиков. Все виды классических количественных токсикологических исследований в полной мере используются для определения экотоксичности ксенобиотиков. Острая токсичность экополлютантов определяется экспериментально на нескольких видах организмов, являющихся представителями различных уровней трофической организации в экосистеме (водоросли, растения, беспозвоночные, рыбы, птицы, млекопитающие). При оценке экотоксичности необходимо учитывать, что хотя практически все вещества могут вызывать острые токсические эффекты, хроническая токсичность выявляется далеко не у каждого соединения. Косвенной величиной, указывающей на степень опасности вещества при его хроническом действии, является соотношение концентраций, вызывающих острые ( $ЛК_{50}$ ) и хронические (порог токсического действия) эффекты. Если это соотношение менее 10, вещество рассматривается как малоопасное при хроническом воздействии.

**Экологический риск** является специфическим методом экотоксикометрии. Важнейшей характеристикой ксенобиотиков с позиции экотоксикологии является их *экотоксическая опасность*, под которой понимают потенциальную способность вещества в конкретных условиях вызывать повреждение биологических систем (организмов, популяций, сообществ) при попадании в окружающую среду. Потенциальная опасность вещества, определяется его стойкостью в окружающей среде (персистентность), способностью к биоаккумуляции, величиной токсичности для представителей различных биологических видов. Анализ риска включает три взаимосвязанных элемента: оценка риска, управление риском и информирование о риске.

*Оценка экологического риска* – это процесс определения вероятности развития неблагоприятных эффектов со стороны биогеоценозов (включая популяции человека) в результате изменений различных характеристик среды. Величина риска

определяется как произведение величины ущерба  $I$  на вероятность  $W$  события  $i$ , вызывающего этот ущерб:

$$R = I \cdot W_i.$$

Одной из ключевых позиций в алгоритме оценки риска является установление зависимости «доза-эффект». Для беспороговых токсикантов (канцерогенов) рассматривается линейная зависимость, для остальных – пороговых токсикантов – предлагается, что они вызывают негативные последствия, только когда величина дозы превзойдет некоторое пороговое значение. Верхний предел рассчитанного допустимого индивидуального канцерогенного риска принимается равным  $10^{-4}$ . Для токсикантов-неканцерогенов рассчитывается индекс опасности  $HQ$  (от англ. *Hazard Quotient*), определяемый выражением

$$HQ = \frac{m}{H_D},$$

где  $H_D$  – пороговая мощность дозы. Если  $HQ < 1$ , то опасности нет, риска угрозы здоровью нет. Если  $HQ > 1$ , то существует опасность отравления, которая тем больше, чем больше индекс  $HQ$  превышает единицу. Существующие алгоритмы количественной оценки экологического риска разработаны для человеческой популяции и нуждаются адаптации к общеэкологическим задачам.

*Управление риском* – это анализ самой рискованной ситуации, разработка и обоснование управленческого решения, как правило, в форме нормативного акта, направленного на уменьшение риска, поиск путей сокращения риска.

*Информирование о риске* представляет собой процесс распространения результатов определения степени риска для той или иной группы организмов среди специалистов и заинтересованной части населения.

Методология оценки популяционного экологического риска находится в самом начале своей разработки. В подавляющем большинстве случаев её выводы носят качественный, описательный характер. Попытки внедрить методы количественной оценки сталкиваются с серьезными трудностями. Это обусловлено сложностью экосистем, комплексностью воздействия на среду стрессоров (не только химической, но и физической, и биологической природы), недостаточной изученностью характеристик экотоксической опасности огромного количества ксенобиотиков, циркулирующих в природе. Именно поэтому проблемы оценки популяционного экологического риска являются актуальными.

## О ПОПУЛЯЦИЯХ *SCABIOSA ISETENSIS* L.

### В СОКОЛЬИХ ГОРАХ

© 2015 А.А. Головлёв

Самарский государственный экономический университет, Самара

## ABOUT OF POPULATIONS *SCABIOSA ISETENSIS* L.

### IN SOKOLII MOUNTAINS

Aleksey A. Golovlyov

Samara State University of Economics, Samara

e-mail: ecology@samsu.ru

В Самарской области скабиоза исетская *Scabiosa isetensis* L. впервые была найдена К.К. Клаусом в 1852 г. в окрестностях с. Сергиевск [Красная книга..., 2007]. В Сокольных горах этот степной полукустарничек впервые обнаружил Н.С. Щербиновский [1919], проводивший пешеходные экскурсии в южной части этой возвышенности, расположенной между Студёным и Коптевым оврагами и называемой теперь Сорочинскими горами. Многие десятилетия спустя в южной части Сокольных гор, на Лысой горе, скабиоза исетская была установлена В.Н. Ильиной [2013].<sup>1</sup>

Скабиоза исетская – раритетный, условно редкий вид Самарской области со стабильной численностью. Встречается в Предволжье и Заволжье на карбонатных (нередко щебневатых) почвах единичными особями и неплотными группировками в составе сообществ каменистой степи. Цветет со второй половины июня до сентября [Красная книга..., 2007]. Согласно Т.И. Плаксиной [2001], скабиоза исетская – заволжско-казахстанский горностепной полукустарничек, обитающий в пределах Волго-Уральского региона на древнем рельефе в каменистых степях и на меловых обнажениях. По данным региональной Красной книги, скабиоза исетская встречается, главным образом, в центральной и северной части Самарской области (Самарская Лука, Сызранский, Шигонский, Елховский, Исаклинский, Камышлинский, Кинельский, Клявлинский, Красноярский, Похвистневский и Сергиевский районы), а также в Борском районе [Красная книга..., 2007]. В Сокольных горах этот раритетный вид не был показан.

По данным на середину января 2015 г., в Сокольных горах представлены всего два вида семейства Ворсянковые (*Dipsacaceae*): скабиоза бледно-жёлтая *Scabiosa ochroleuca* L., почти повсеместно встречающаяся на травянистых западных и смежных склонах и *S. isetensis* L., известная нам лишь на территории западной части Сокольных гор в двух местообитаниях. Оба местообитания располагаются на открытых, безлесных склонах, прилегающих к крупному Тип-Тявскому оврагу.

Тип-Тявский овраг – глубоковрезанный лесной овраг, начинающийся вблизи от ровной площадки на вершине г. Тип-Тяв и разрезающий западный макросклон Сокольных гор. Почти на всем протяжении Тип-Тявский овраг узкий и круто падающий (особенно в привершинной части) и потому имеющий вид небольшого горного ущелья. Крутые склоны оврага поросли высокоствольным широколиственным лесом и кустарниками, а на тенистом дне оврага развивается густое влаголюбивое высокотравье.

---

<sup>1</sup> Неоднократные попытки обнаружить скабиозу исетскую на Лысой горе, предпринятые автором данной статьи летом 2014 г., окончились безуспешно.

В монографии Е.В. Милановского [1940] приводятся геологическая карта (рис. 41) и геологический профиль (рис. 43), на которых отображена территория Сокольных гор. Судя по геологической карте, Тип-Тявский овраг располагается в полосе размещения пород верхнепермского (казанский ярус) и каменноугольного возраста. На более детальном геологическом профиле показано, что верхняя половина Тип-Тявского оврага сложена породами верхнепермского возраста (казанский ярус) и, ограниченно, нижнепермского возраста, а нижняя половина – породами верхнего и среднего отделов карбона (каменноугольной системы). Возраст палеозойских пород, обнажающихся в Тип-Тявском овраге, составляет сотни миллионов лет. Следовательно, местообитания скабиозы исетской на территории западной части Сокольных гор располагаются в полосе распространения древних рельефообразующих пород, на что указывала Т.И. Плаксина [2001].

Первая популяция скабиозы исетской находится по правую сторону Тип-Тявского оврага (на Горелом склоне), а вторая популяция – по левую сторону этого оврага (на Дыбковом склоне). Прилегающие к лесным (южному и северному) склонам Тип-Тявского оврага безлесные склоны южной и смежной экспозиции заняты сообществами каменистой степи.

В пределах западной части Сокольных гор скабиоза исетская была обнаружена 1 июля 2014 г. на Горелом склоне (рис. 1). Этот ветвистый и хорошо облиственный полукустарничек высотой в десятки сантиметров произрастал выше и ниже тропы на трёх близрасположенных участках каменистой степи, которые в 2010 г. пострадали от антропогенного пожара.



**Рис. 1. Скабиоза исетская на Горелом склоне.**

Как и отмечалось в региональной Красной книге [2007], популяция скабиозы исетской на Горелом склоне располагалась на щебневатых почвах и состояла из обособленно растущих особей и неплотных группировок.

Популяция скабиозы исетской на Дыбковом склоне была найдена 18 июля 2014 г. Данная популяция размещалась в нижней трети Дыбковского склона, на трёх-четырёх крутых щебнистых известняково-гипсовых участках юго-западной и юж-

ной экспозиции. Особи скабиозы исетской произрастали разрозненно или рыхлыми группировками, в соседстве с такими краснокнижными видами, как *Iris pumila* L., *Ephedra distachya* L. (женские особи) и чуть поодаль – *Ferula tatarica* Fisch. ex Spreng., *Tanacetum sclerophyllum* (Krasch.) Tzvel. и др.

Популяции скабиозы исетской осматривались во время маршрута по территории западной части Сокольных гор 29 июля 2014 г., когда особи растений находились на разных стадиях цветения и плодоношения (рис. 2).



**Рис. 2. Скабиоза исетская на Дыбковом склоне.**

В целом, можно сделать предварительный вывод о том, что скабиоза исетская – редкий в Сокольных горах краснокнижный вид, известный в трех популяциях. Вероятно, дальнейшие полевые исследования расширят представление о распространении этого раритетного вида в Сокольных горах.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Ильина В.Н.** Экологическая пластичность флоры урочища «Лысая гора» (Студеный овраг, Красноглинский район г. о. Самара) // Научный диалог. 2013. № 3 (15). С. 43-56.
- Красная книга** Самарской области. В 2-х т. Т. 1. Редкие виды растений, лишайников и грибов. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. 372 с.
- Милановский Е.В.** Очерк геологии Среднего и Нижнего Поволжья. М.; Л.: Гос. науч.-техн. изд-во нефтяной и горно-топливной лит-ры, 1940. 276 с.
- Плаксина Т.И.** Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара: Изд-во «Самарский университет», 2001. 388 с.
- Щербиновский Н.С.** Дневники самарской природы 1916 года / Самарский губернский отдел народного образования. Самара: Типография № 2 Самарского губернского совета народного хозяйства, 1919. 146 с.

**К ГЕОГРАФИИ И ФЕНОЛОГИИ ПОПУЛЯЦИЙ  
COTONEASTER NIGER (WAHLENB.) FRIES  
В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ СОКОЛЬИХ ГОР И СОРОЧИНСКИХ ГОРАХ**

© 2015 А.А. Головлёв<sup>1</sup>, Н.В. Прохорова<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Самарский государственный экономический университет, Самара

<sup>2</sup>Самарский государственный университет, Самара

**TO THE GEOGRAPHY AND PHENOLOGY  
OF POPULATIONS COTONEASTER NIGER (WAHLENB.) FRIES  
AT THE WESRERN PART OF SOKOLII MOUNTAINS  
AND SOROCHINSKIE MOUNTAINS**

**Aleksey A. Golovlyov, Natalia V. Prokhorova**

<sup>1</sup>Samara State University of Economics, Samara

<sup>2</sup>Samara State University, Samara

e-mail: ecology@samsu.ru

Краткая предыстория исследований

Судя по всему, впервые в Сокольных горах кизильник черноплодный *Cotoneaster niger* (Wahlenb.) Fries [*Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt] был найден А.Ф. Флёровым, который называет этот кустарник «*Cotoneaster vulgaris*» [1905, с. 164-165]. Несколько позже кизильник черноплодный (тоже под названием «*Cotoneaster vulgaris*») в Сокольных горах выделил Г.Н. Высоцкий [Неуструев, Правосолов, 1911, с. 165]. Н.С. Щербиновский [1919], проводивший в 1916 г. полевые экскурсии в южной части Сокольных гор, расположенной между Студёным и Коптевым оврагами<sup>1</sup>, кизильник черноплодный не отмечает. В 1979 и 1980 гг. в южной части Сокольных гор В.И. Матвеев и А.А. Устинова совершили учебные ботанические экскурсии со студентами 1-го курса Куйбышевского государственного педагогического института<sup>2</sup>. Однако в краткой статье, опубликованной по результатам полевых экскурсий в Сокольные горы, кизильник черноплодный не упоминается [Матвеев, Устинова, 1995].

Кизильник черноплодный (под названием *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt) включен в региональную Красную книгу как условно редкий вид со стабильной численностью, обитающий на территории Сокольных гор [Красная книга..., 2007]. С.В. Саксонов и С.А. Сенатор [2012] указывают *Cotoneaster niger* (Wahlenb.) Fries в пределах Сокольных гор, основываясь на данных, содержащихся в статье А.Ф. Флёрова [1905].

Первые находки кизильника черноплодного авторы статьи сделали в Сорочинских горах. Поэтому рассмотрим сначала географическое распространение и особенности сезонного произрастания этого раритетного вида в Сорочинских горах, а затем – в пределах западной части Сокольных гор.

<sup>1</sup> Указанная южная часть Сокольных гор теперь называется Сорочинскими горами.

<sup>2</sup> Согласно устной информации, полученной 24 ноября 2014 г. от профессора А.А. Устиновой, в учебных экскурсиях в Сокольных горах участвовала также ассистент О.А. Задульская.



## Сорочинские горы

В Сорочинских горах кизильник черноплодный впервые был найден нами **9 мая 2013 г.** Один из авторов данной статьи, поднимаясь по крутому каменистому северо-западному склону с обнажениями известняковых пород, обратил внимание на необычный кустарник с листьями яйцевидной и эллиптической формы<sup>3</sup>. Отобранные образцы побегов с зелеными листьями позволили однозначно определить родовое наименование кустарника – кизильник. Однако его видовую принадлежность сразу установить не получилось. В конечном итоге оказалось, что это кизильник черноплодный – вид из семейства Розовые (*Rosaceae*),<sup>4</sup> широко распространенный в Евразии, в том числе и на Северном Кавказе, где растет на каменистых склонах и опушках. Под названием «*Cotoneaster melanocarpa* Lodd.» кизильник черноплодный указан в сводке «Деревья и кустарники...» [1967, с. 219].

При последующих посещениях (12, 15 и 21 мая 2013 г.) места *первой находки* кизильника в Сорочинских горах было замечено, что 15 мая на побегах кустарника имелись мелкие цветочные почки, а 21 мая на нем появились первые плоды. По данным на 1 и 2 июня, на кизильнике наблюдались немногочисленные распускающиеся бутоны, розовато-белые цветки, зеленые и единичные розовеющие плоды. Согласно наблюдениям, осуществленным 7 и 9 июня, на кизильнике были отмечены лишь единичные бутоны и цветки. К этому времени на кустарнике уже массово созревали шаровидные плоды – зеленые, желтеющие, розовеющие и краснеющие. По состоянию на 6 августа, плоды на кусте кизильника стали тёмно-фиолетовыми, а многие листья – красновато-буро-коричневыми и подсыхающими. Часть таких листьев уже осыпалась. Абсолютная высота места произрастания кизильника составляет 83 м.

*Вторая находка* кизильника в Сорочинских горах произошла **28 мая 2013 г.** на скальном массиве с пещерой Братьев Греев, где на уступе крутого известнякового склона, ниже скальной тропы, встретился цветущий кизильник черноплодный (рис. 1). Цветение этого кизильника происходило 2 июня, когда на нем были видны распускающиеся цветки, во множестве розовато-белые цветки и зеленые плоды. Меньшее цветение и обильное плодоношение наблюдалось 7 июня. По состоянию на 14 августа, плоды кизильника имели тёмно-фиолетовый (почти чёрный) и красный цвет. В массе зеленых листьев различались листья желтовато-зеленого и коричневатого-красного цвета. Коричнево-красные и зеленовато-желтые листья и редкие черные плоды наблюдались на кизильнике 9 октября (рис. 2), а к 28 октября на нем сохранились отдельные высохшие листья и черные плоды.

Обследование кизильника, произрастающего на скальном массиве с пещерой Братьев Греев, продолжилось в 2014 г. Так, при осмотрах 12 и 15 мая на побегах кустарника наблюдались многочисленные ярко-зеленые листья. По данным на 8 июня, на кизильнике завязалось множество плодов, однако цветение еще полностью не закончилось. Абсолютная высота места произрастания кизильника составляет 85 м.

<sup>3</sup> Кустарники с похожими листьями нам приходилось прежде видеть в аридных котловинах Чечни.

<sup>4</sup> Видовая принадлежность была установлена (по побегам с распускающимися почками, цветками и спелыми плодами, взятым одновременно с нескольких удаленных друг от друга кустарников) проф. Т.И. Плаксиной (Самарский государственный университет) и проф. С.В. Саксоновым (Институт экологии Волжского бассейна РАН), которым авторы выражают признательность.



**Рис. 1. Кизильник черноплодный на западном макросклоне Сорочинских гор в период цветения.**



**Рис. 2. Кизильник черноплодный на западном макросклоне Сорочинских гор в период окончания вегетации.**

*Третья находка* кизильника в Сорочинских горах произошла **7 июня 2013 г.** на крутом безлесном участке западного макросклона, расположенном между полосой терновника и скальным массивом с пещерой Братьев Грехе (ближе к последней). В этот день на раскидистом кусте кизильника, произраставшем на травянистом склоне ниже тропы, наблюдались немногочисленные зеленые, желтеющие и розовеющие плоды. На западном макросклоне Сорочинских гор кизильник черноплод-

ный до 9 июня 2013 г. встречался нам лишь отдельными особями (кустарниками). Начиная с 9 июня, были выявлены как отдельные особи кизильника, так и популяции этого вида.

В этот день (**9 июня 2013 г.**) произошла **четвертая находка** кизильника, образующего популяцию на крутом безлесном западном склоне, в нижней части которого находится скала «Кольцо», а в верхней части – забор элитного комплекса. Популяция занимала участок склона северо-западной экспозиции, находившийся приблизительно в 100-120 м ниже забора. Вокруг наиболее крупного куста кизильника с краснеющими плодами располагалось множество мелких кустов, частично плодоносящих. По состоянию на 17 июня, почти все плоды на этих кизильниках покраснели, а 21 июня наблюдались красные и желтоватые плоды. К 6 августа на кустах наиболее крупного кизильника все еще преобладали зеленые листья, и только некоторые листья приобрели красновато-коричневый цвет. Все плоды имели одинаковую темно-фиолетовую окраску. Во время наблюдения за этой популяцией 9 октября обнаружилось, что основная часть плодов и листьев кизильника уже опали. Оставшиеся плоды слегка подгнили и имели темно-фиолетовый (почти черный) цвет, а листья приобрели желтовато-красный цвет (по краям листьев – темно-бурый цвет).

При посещении этой популяции 20 октября обнаружилось, что кусты кизильника полностью лишились листьев, но сохранили несколько плодов.

**Четвертая популяция** кизильника осматривалась также **15 мая 2014 г.**, когда крупный кустарник находился в стадии бутонизации. Абсолютная высота четвертой популяции кизильника составляет 145-146 м.

Три новые популяции и отдельный куст кизильника были обнаружены **17 июня 2013 г.** В частности, **пятая популяция** кизильника, состоящая из четырех крупных (высотой до 2 м) кустов, встретилась на отрезке прибрежного склона Саратовского водохранилища между Каменной стеной и подножием скального массива с пещерой Братьев Гreve (невдалеке от Каменной стены). Кизильники с редкими зелеными плодами произрастали в лесу, под известняковой скалой, на абсолютной высоте 53 м. **Шестая популяция** кизильника находилась на береговом склоне Саратовского водохранилища на подступах к подножию скального массива с пещерой Братьев Гreve. Данная популяция кизильника состояла из нескольких высоких и мелких кустов без плодов и располагалась также в лесу, под известняковой скалой (покрытой ржавыми пятнами лишайников и населенной особями *Asplenium rutamuraria* L.). Абсолютная высота популяции – 48-49 м.

**Седьмая популяция** кизильника располагались на отрезке береговой полосы Саратовского водохранилища между подножием скального массива с пещерой Братьев Гreve и подножием скального массива Барсук. Кусты кизильника с зелеными плодами произрастали среди нагромождений камней на абсолютной высоте 47-49 м. **Восьмая находка** – корявый, приземистый куст кизильника с зеленоватыми и краснеющими плодами, укоренившийся на прибрежной скале поблизости от подножия скального массива Барсук. Этот куст осматривался нами 8 июня 2014 г., когда на нем были замечены не только листья овально-яйцевидной формы, но и листья продолговато-заостренной формы. С побегов кизильника свешивались незрелые плоды. Во время маршрута, совершенного 14 июля 2014 г., на кизильнике наблюдались матово-красные плоды.

**Девятая находка** кизильника (отдельно растущий куст) произошла **21 июня 2013 г.** на том же участке западного макросклона, расположенном между полосой терновника и скальным массивом с пещерой Братьев Гreve, на котором была сдела-

на третья находка вида. Новый куст кизильника тоже произрастал ниже тропы (но еще ближе к скальному массиву с пещерой Братьев Грехе) на крутом травянистом участке западной экспозиции на абсолютной высоте 101 м. Рядом с кизильником – обрывистые выходы известняков. На побегах кустарника много плодов зеленовато-желтого цвета. Реже встречаются плоды бледно-красного цвета.

**Десятая находка** кизильника (небольшой одиночно растущий куст) произошла **6 августа 2013 г.** на крутом участке западного макросклона между скальными массивами Козерожки и Малые Козерожки (ближе к Козерожкам), после прохождения лесного оврага и небольших известняковых выходов лепёшковидной формы (назовем их «Лепёшка»), выше тропы. На кусте – светло-фиолетовые плоды и зеленые (иногда коричневатые) листья. При посещении этого кизильника 28 августа обнаружилось, что плоды стали тёмно-фиолетовыми. Многие листья на кусте наполовину или по краям приобрели коричневую окраску. Во время маршрута, совершенного 14 июля 2014 г., на кусте этого кизильника созрели красные плоды. Абсолютная высота места произрастания кизильника – 76 м.

**Одиннадцатая находка** кизильника была сделана **14 августа 2013 г.** на левобережном склоне глубокого лесного оврага, в устье которого находится Каменная стена. Одиночный куст кизильника с зелеными листьями не имел плодов и произрастал в лесу среди *Acer platanoides* L. и *Euonymus verrucosa* Scop. В этот же день произошла **двенадцатая находка** кизильника – раскидистый куст с единичными тёмно-фиолетовыми плодами, зелеными и частично буро-коричневыми листьями произрастал под известняковым обнажением на крутом травянистом северо-западном склоне, ниже тропы, перед самым подъемом к скальному массиву Малые Козерожки (если следовать к скалам нижней тропой со стороны Козерожек).

Все находки кизильника черноплодного, совершенные в 2013 г., произошли на западном макросклоне Сорочинских гор, расположенном с левой стороны от Коптева оврага. В 2014 г. кизильник был впервые найден и на правобережном склоне Коптева оврага (в приустьевой части). Так, поднимаясь **4 июня 2014 г.** по грунтовой дороге (проходящей выше дачных участков СДТ «Труд») к развалинам бывшего санатория и далее в посёлок Управленческий, нам встретилась **тринадцатая популяция** кизильника. Крупные кусты кизильника со множеством незрелых плодов произрастали по обеим сторонам грунтовки. При посещении этой же популяции 4 июля 2014 г. с кустов кизильника свешивались матово-красные плоды.

#### Западная часть Сокольных гор

**Первая находка** кизильника черноплодного (отдельный куст) на территории западной части Сокольных гор произошла **23 мая 2013 г.** в верхней части Дыбковского склона, на участке юго-западной экспозиции. Низкорослый не плодоносящий куст кизильника укоренился прямо на тропе, вблизи от небольшого выхода известняка, на абсолютной высоте 245 м.

**Вторая находка** кизильника (большая популяция) была сделана **19 июня 2013 г.** на левой стороне грунтовой дороги при движении в направлении поселка Красная Глинка (после прохождения Тип-Тявского оврага). Крупный не плодоносящий куст кизильника произрастал вдоль подножия крупноглыбовой осыпи, выше находилось несколько мелких кустов. Ещё выше по крутому осыпному склону, вдоль кромки обрыва, 24 июня 2013 г. были замечены заросли кустарников, в том числе кизильника. Нижняя граница данной популяции проходит на абсолютной высоте 207 м.

**Третья находка** кизильника (небольшая популяция) произошла **30 августа 2013 г.** в верхней части Дыбкового склона (если подниматься по этому склону, то справа от тропы). Популяция из нескольких не плодоносящих кустарников с зелеными, начинающими желтеть и приобретать коричневую окраску листьями, занимала крутой травянистый склон западной экспозиции. Кизильники произрастали на участках, расположенных между выходами известняковых пород.

В **2014 г.** на территории западной части Соколых гор были найдены четыре новые популяции кизильника черноплодного. В частности, очередная, **четвертая находка** кизильника (небольшая популяция) произошла **4 сентября** на Сокском склоне. Несколько крупных кустов кизильника с темно-фиолетовыми (реже матово-красными) плодами, зелеными и коричнево-бурыми листьями образовывали популяцию на опушке склона. Сокская популяция осматривалась нами 21 сентября при проведении экологической тропы со студентами 1-го курса Самарского государственного экономического университета, обучающимися по профилю «Туризм». На кизильниках сохранились редкие плоды сизовато-черного цвета, а листья приобрели красновато-коричневую окраску.

**Пятая находка** кизильника (большая популяция) произошла **10 сентября 2014 г.** на безлесном правом склоне безымянного оврага, с вершины которого спускаются глубокие эрозионные борозды. Популяция располагалась в нижней трети склона, ориентированного на запад и юго-запад. На кустах кизильников преобладали зеленые листья и светло-фиолетовые плоды, частично сморщенные. Иногда обнаруживались плоды с красноватым отливом. Кизильники, населявшие уступы обрывистых выходов известняков в юго-западной части склона, имели много желтовато-коричневых листьев.

В тот же день на юго-западном участке Дыбкового склона была сделана **шестая находка** кизильника (популяция). Один куст этой популяции находился на выходах известняковых пород, другие кусты этого растения произрастали по соседству. На всех кустах были светло-фиолетовые плоды, зеленые и желтовато-коричневые листья. **Седьмая находка** кизильника (популяция) произошла в средней части южного (юго-западного) безлесного Дыбкового склона, на котором встретились такие же плодоносящие кусты кизильника, как и в предыдущей популяции.

Во время маршрута, совершенного **19 сентября 2014 г.**, были найдены две новые популяции кизильника на правобережном склоне безымянного оврага, с вершины которого спускаются огромные эрозионные борозды (на этом склоне еще 10 сентября была обнаружена большая популяция кизильника). **Восьмая находка** (небольшая популяция) произошла на западном (северо-западном) участке безлесного склона, недалеко от границы с лесным массивом. В средней части этого склона, на выходах известняковых пород или вблизи от них, произрастали кусты кизильника с темно-фиолетовыми плодами и листьями зеленого и ржаво-коричневого цвета. В верхней половине того же безлесного склона была сделана **девятая находка** (популяция) кизильника, кусты которого располагались в полосе залегания горизонтальных пластов известняковых пород (рис. 3). На этих кизильниках сохранилось немало зеленых листьев, хотя часть листы пожелтела или приобрела коричнево-бурую окраску. Большинство плодов имело светло-фиолетовую окраску. Популяция занимала участки склона западной и юго-западной экспозиции.

**Десятая находка** (популяция) кизильника также произошла 19 сентября на безлесном западном и юго-западном склоне безымянного соседнего отрога (ближе расположенного к территории охотничье-стрелкового комплекса «Вепрь»). Здесь

посреди многочисленных выходов известняков разрозненно произрастали кусты кизильника с зелеными, желтоватыми и коричневыми листьями и почти без плодов.



**Рис. 3. Кизильник черноплодный на известняковом обнажении в западной части Соколых гор в период завершения плодоношения.**

#### Выводы

Таким образом, в 2013-2014 гг. в Сорочинских горах было сделано 13 находок популяций и отдельно произрастающих кустов кизильника черноплодного, а на территории западной части Соколых гор – 10 находок. В целом в Соколых горах – **23 находки**. Общее количество кизильников, достоверно установленных на территории Соколых гор, исчисляется многими десятками разновозрастных особей.

В Соколых горах кизильник черноплодный – расселяющийся вид, который распространяется, в основном, барохорным и орнитохорным способами. Произрастает на открытых, хорошо освещённых солнцем крутых и щебнистых травянистых склонах западной и смежной экспозиции, как правило, рядом с выходами известняковых пород. Предпочитает карбонатный субстрат. Встречается также вдоль границы лесных массивов и безлесных склонов и в составе кустарниковых зарослей, образованных разными видами (чаще всего *Euonymus verrucosa* Scop., *Rosa majalis* Herrm.). Редко встречается на затененных участках под лесом из *Acer platanoides* L. и вдоль грунтовых дорог с редколесьем из *Betula pendula* Roth. Селится как одиночно и рыхлыми группами, так и более-менее плотными группами.

Подытожим результаты двухлетних фенологических наблюдений. В середине мая кизильники обычно находились в стадии бутонизации. В начале третьей декады мая фиксируется появление первых единичных незрелых плодов. В конце мая и в самом начале июня одновременно происходили следующие процессы: завершение распускания цветочных почек, массовое цветение и появление все большего количества незрелых плодов. В конце первой декады июня на кизильниках наблюдались лишь единичные цветочные почки, процесс цветения близился к завершению. В тоже время происходило обильное плодоношение. Преобладали плоды зеленой окраски, однако появились желтеющие, розовеющие и краснеющие плоды. К середине июня почти все плоды покраснели. Плоды зеленого и зеленовато-желтого цве-

та сохранились на кизильниках, растущих в лесу. В июле плоды на кизильниках стали матово-красными и красными, а в первой декаде августа плоды приобрели темно-фиолетовую (иногда светло-фиолетовую) окраску. В первой декаде августа на кустарниках все еще преобладали зеленые листья, однако многие листья приобрели красновато-буро-коричневый цвет, подсохли и отчасти осыпались. Во второй половине августа основная масса плодов стала темно-фиолетовой (почти чёрной), изредка сохранились красные плоды. Листья заметно побурели. В сентябре плоды на кизильниках вполне созрели и приобрели темно-фиолетовый (почти черный или сизовато-черный) цвет, а на нескольких склонах в западной части Сокольных гор плоды на кизильниках имели светло-фиолетовый цвет. К концу месяца листья кизильников стали желтовато-коричнево-красными. Интенсивность листопада возросла. В первой декаде октября на кизильниках сохранялись немногочисленные частично подгнившие черные плоды, зеленовато-желтые, коричнево-красные и желтовато-красные (с темно-бурой окантовкой) листья. Основная масса плодов и листьев осыпалась. К 20 октября на кустарниках оставались лишь единичные черные плоды и высохшие листья.

Отметим, что под тенистым пологом леса, а также на осыпях и скальных участках, кизильники развивались медленнее, чем на безлесных и солнечных участках. В затененных и скальных местообитаниях кизильники либо совсем не обнаруживали плодов, либо их созревание существенно отставало от кизильников, растущих на почвах открытых склонов.

Существованию популяций кизильника черноплодного в Сокольных горах потенциально угрожают степные и лесные пожары, вызванные бесконтрольной антропогенной (по преимуществу туристско-рекреационной) деятельностью на природоохранной территории.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Деревья и кустарники* Северного Кавказа. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. Нальчик: Кабардино-Балкарский НИИ; Кабардино-Балкарский республиканский ботанический сад, 1967. 536 с.
- Красная книга* Самарской области. В 2-х т. Т. 1. Редкие виды растений, лишайников и грибов. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. 372 с.
- Матвеев В.И., Устинова А.А.** Сокольи горы и берег Волги между Студёным и Коптевым оврагами // «Зелёная книга» Поволжья: Охраняемые природные территории Самарской области. Самара: Кн. изд-во, 1995. С. 280-282.
- Неуструев С.С., Прасолов Л.И.** Самарский уезд. Почвенно-географический очерк // Материалы для оценки земель Самарской губернии. Т. 5. Самара: Типография губернского земства, 1911. 376 с.
- Саксонов С.В., Сенатор С.А.** Путеводитель по самарской флоре (1851-2011). Флора Волжского бассейна. Т. I. Тольятти: Кассандра, 2012. 511 с.
- Флёров А.Ф.** Ботанико-географические очерки. Очерк растительности Жигулевских гор // Землеведение. 1905. Т. 12. Кн. 1-2. С. 141-166.
- Щербиновский Н.С.** Дневники самарской природы 1916 года / Самарский губернский отдел народного образования. Самара: Типография № 2 Самарского губернского совета народного хозяйства, 1919. 144 с.

## ДНЕВНЫЕ БАБОЧКИ КАК ОБЪЕКТ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

© 2015 В.В. Горбач

*Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск*  
**BUTTERFLIES AS OBJECT OF POPULATION RESEARCHES**

**Vyacheslav V. Gorbach**

*Petrozavodsk State University, Petrozavodsk*

e-mail: gorbach@psu.karelia.ru

Дневные, или булавоусые чешуекрылые (*Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea*) являются одной из наиболее удобных групп для изучения популяций насекомых. Первые работы появились еще в середине прошлого века [Harding, Green, 1991], немало поспособствовав становлению популяционного подхода в экологии. В качестве моделей бабочек выбирают по нескольким причинам. Во-первых, взрослые особи ведут открытый образ жизни, следовательно, за ними легко наблюдать и при необходимости отлавливать. Гусеницы некоторых видов живут на кормовых растениях группами, которые хорошо заметны и так же доступны для изучения. Во-вторых, не имея территориального поведения, имаго свободно перемещаются, обеспечивая случайность их поимки. Это особенно важно для адекватной оценки численности популяции при использовании методов мечения с повторными отловами [Коли, 1979]. В-третьих, многие из них приурочены к обособленным местообитаниям, имеющим относительно небольшие размеры и ясные границы. Появляется возможность охватить исследованием всю населенную территорию и изучать именно популяции или естественным образом сложившиеся внутривидовые группировки особей, а не популяционные явления на некотором участке непрерывного ареала. И, наконец, в-четвертых, бабочки довольно многочисленны, что позволяет в короткие сроки получать достаточные для полноценного анализа выборки.

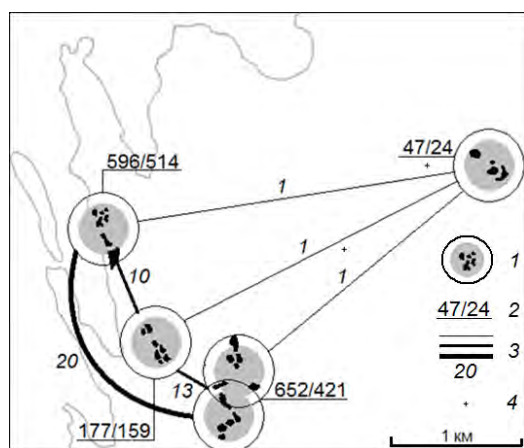
Среди насекомых, пожалуй, нет другой группы, к представителям которой столь успешно были применены методики, отработанные на популяциях наземных позвоночных животных. Начиная с середины прошлого века посредством постановки экспериментов и моделирования, удалось изучить структуру и динамику популяций целого ряда североамериканских и европейских видов бабочек, рассмотреть процессы вымирания и повторного заселения местообитаний, показать значение генетически обусловленных эффектов, межпопуляционных взаимодействий с кормовыми растениями и паразитическими перепончатокрылыми. Первые работы в нашей стране появились всего несколько десятилетий назад. По широте охвата проблемы и глубине поставленных вопросов они вряд ли могут соперничать с публикациями ведущих зарубежных школ, скорее их следует рассматривать в качестве первых более или менее успешных попыток отдельных энтузиастов адаптировать терминологию и обозначить подходы к изучению популяционных явлений у чешуекрылых. Отсутствие деятельного интереса к этой группе у отечественных экологов ведет все к нарастающему отставанию от мирового уровня и, как следствие, создает определенные трудности при разработке и реализации природоохранных стратегий. В частности, результаты изучения популяций чешуекрылых составляют один из краеугольных камней фундамента метапопуляционного подхода [Hanski, 1999], на основе которого уже сейчас удается весьма успешно оценивать жизнеспособность и



прогнозировать динамику популяций краснокнижных видов. Пренебрежительное отношение к бабочкам как к модельному объекту экологических исследований является одной из причин, почему эта концепция в нашей стране не получила ни адекватной оценки, ни достойного развития.

В качестве иллюстрации рассмотрим здесь один из ключевых моментов – способность бабочек к расселению. Это свойство особенно важно для популяций, формирующихся в резко неоднородной среде, так называемых метапопуляций. Пространственная конфигурация этих систем определяется числом и расположением пригодных для жизни местообитаний, дискретных «пятен», а степень общности внутривидовых группировок (субпопуляций) – интенсивностью обмена особями. В тех случаях, когда размер субпопуляций недостаточен для поддержания приемлемого уровня гетерозиготности, иммиграция становится важнейшим условием их выживания. По существу, миграционные потоки и организуют дискретные субпопуляции в единую систему, обеспечивая ее существование в течение длительного времени. Главной характеристикой вида в таких условиях становится его мобильность, способность имаго преодолеть незаселенное пространство.

Сразу следует подчеркнуть, что результаты многочисленных экспериментов с использованием метода мечения, развенчивают укоренившийся в сознании энтомологов миф о якобы низкой способности к расселению у локально распространенных видов. Повторные отловы показывают, что перемещение бабочек на расстояния в несколько сотен метров является рядовым явлением, во многих исследованиях приводятся данные о дистанциях в несколько километров. Примером могут служить результаты одного из наших исследований [Горбач, Кабанен, 2009, рис. 1].



**Рис. 1. Перемещения парусника мнемозины (*Parnassius mnemosyne*) по результатам мечения имаго на Большом Клименецком острове Онежского озера.**

Обозначения: 1 – населенные видом участки (окружностями показаны пределы локальных перемещений бабочек, черным отмечены местообитания); 2 – число меченых особей / число повторных отловов на участке; 3 – число перемещений между участками; 4 – места отловов за пределами участков.

Максимальная дистанция разлета бабочек в эксперименте (13 км) показана для перламутровки *Boloria aquilinoris* [Baguette, 2003]. Дифференциация наблюдаемой активности имаго определяется рядом естественным образом складывающихся условий. Помимо видовой специфичности, это структура ландшафта, которая определяет число, размер и взаимное расположение населенных местообитаний, и численность исследуемой популяции. Поэтому, планируя полевые работы, нужно понимать, что выбранная для эксперимента популяция должна быть более или менее изолирована от других таких же расстоянием или естественными, например, водными преградами, чтобы свести к минимуму неконтролируемые потоки особей. Она не может быть слишком многочисленной, в противном случае придется много времени тратить на мечение, да и отловить каждую особь, попадающую в поле зрения,

будет невозможно. И, наконец, на исследуемой территории должны быть известны все подходящие для существования вида местообитания. Их не должно быть слишком много, и они не должны быть слишком большими, поскольку каждое нужно регулярно, лучше каждый день, посещать и тщательно обследовать при каждом посещении в течение всего периода лета имаго.

Адекватная оценка подвижности имаго чрезвычайно важна для прогнозирования динамики популяций. Уменьшение потока особей с расстоянием традиционно описывают экспоненциальной функцией  $A = b \cdot \exp(a \cdot d)$  [Гилпин, 1989], где  $A$  – частота перемещений,  $d$  – дистанция (км),  $a$  – видоспецифичная скорость убывания интенсивности расселения и  $b$  – мера численности популяции (по числу повторных отловов). Сложность в определении «истинной» скорости связана с тем, что имеющиеся эмпирические данные об индивидуальной активности могут быть описаны множеством статистически значимых регрессионных моделей и, следовательно, параметр  $a$  может меняться в широких пределах. На рис. 2 показаны уравнения, в которых значение скорости варьирует от -1,65 до -13,89.

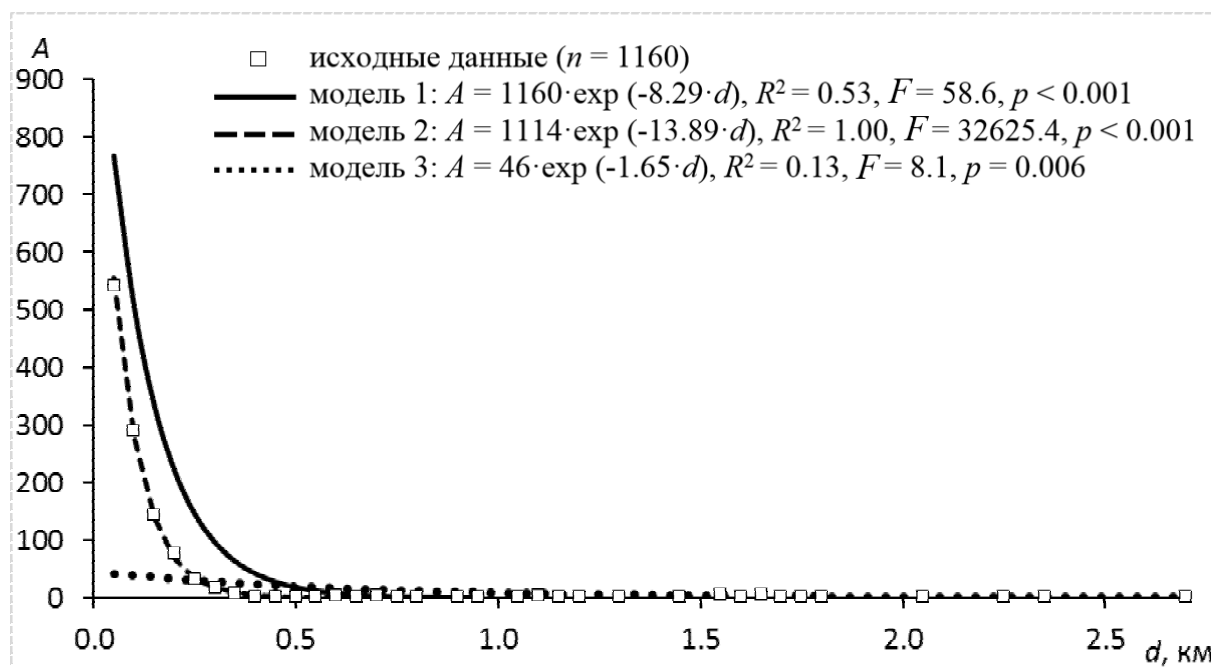


Рис. 2. Наблюдаемые частоты перемещений имаго мнемозины ( $A$ ) от расстояния ( $d$ ) и регрессионные модели их описывающие.

**Модель 1** предсказывает большую по сравнению с реальной интенсивность перемещений на короткие дистанции (766 против 542) и дает заниженную максимальную дистанцию разлета особей (менее 1 км). **Модель 2** хорошо описывает локальные перемещения особей (до 0,5 км, на рис. 1 они показаны окружностями), **модель 3** наиболее адекватно предсказывает максимальную дистанцию перемещений (до 2,7 км). Поскольку экспоненциальная модель не всегда удовлетворяет исследователей, для описания расселения предлагают использовать другие функции, например, логарифмическую [Baguette, 2003], дающую более реальные оценки дальних перемещений бабочек. На самом деле мы имеем дело с более сложными отношениями, чем те, что могут быть выражены посредством простейших регрессион-

ных уравнений. Так, анализ частот в случае с мнемозиной показал, что наблюдаемое распределение образовано обобщением, по крайней мере, двух экспоненциальных распределений, одно описывает локальные, другое – миграционные перемещения особей [Горбач, Кабанен, 2009]. Результирующую частоту всех перемещений бабочек можно выразить уравнением

$$A = A_l + A_m = b_l \cdot \exp(a_l \cdot d) + b_m \cdot \exp(a_m \cdot d),$$

где префиксами *l* и *m* обозначены локальные и миграционные перемещения. Модель с параметрами  $a_l = -14$ ,  $a_m = -1$ ,  $b_l = 1034$  и  $b_m = 29$  адекватна наблюдаемым данным ( $F = 4091$ ,  $df = 1, 52$ ,  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,99$ ). Оценка максимальной дистанции разлета мнемзины в данном случае составляет около 4 км и по мере увеличения численности популяции будет возрастать.

Подобные значения скорости убывания интенсивности расселения получены и для других среднего размера бабочек [Hanski, Kuussaari, 1995]. Между тем, имеющийся опыт показывает, что максимальные дистанции разлета имаго почти всегда оказываются ограничены размером исследуемой территории, а это значит, что, расселяясь бабочки способны преодолевать гораздо большие расстояния, чем те, что дают повторные отловы меченых особей в эксперименте и те, что получены посредством моделирования. Этот тезис подтверждается многочисленными фактами появления «оседлых» видов в десятках и даже сотнях километров от известных мест обитания [Parmesan et al., 1999; Болотов и др., 2013; Liivamägi et al., 2013 и др.]. Установлено, что особи одного и того же вида обладают различными способностями к миграционным перемещениям: расселение регулируется *Pgi*-геном, отвечающим за выработку фермента фосфоглюкозоизомеразы [Watt et al., 1983]. Носители модификации *Pgi-1*, обеспечивающей наиболее быстрое протекание метаболических процессов, чаще попадают в недавно сформировавшихся, чем в исходных популяциях [Mitikka, Hanski, 2010]. В итоге более важным оказывается не способность отдельных особей преодолеть то или иное расстояние, а возможность основать новую колонию (субпопуляцию или популяцию). Для этого необходимы подходящие для существования вида местообитания и достаточное число бабочек, способных достичь и заселить их, оставив жизнеспособное потомство.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Болотов И.Н., Подболоцкая М.В., Колосова Ю.С., Зубрий Н.А.** Современный поток мигрантов и его роль в формировании фаун булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) на морских островах с молодой аллохтонной биотой // Изв. РАН, сер. биол. 2013. № 1. С. 88-98.
- Горбач В.В., Кабанен Д.Н.** Пространственная организованность популяции черного аполлона (*Parnassius mnemosyne*) в условиях Заонежья // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 12. С. 1493-1505.
- Гиллин М.** Пространственная структура и жизнеспособность популяции // Жизнеспособность популяций: природоохранные аспекты. М.: Мир, 1989. С. 158-172.
- Коли Г.** Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
- Baguette M.** Long distance dispersal and landscape occupancy in a metapopulation of the cranberry fritillary butterfly // Ecography. 2003. V. 26, № 2. P. 153-160.
- Ehrlich P. R., Hanski I.** (eds.) On the Wings of Checkerspots: a Model System for Population Biology. Oxford: Oxford Univ. Press, 2004. 371 p.
- Hanski I.** Metapopulation Ecology. N. Y.: Oxford Univ. Press, 1999. 313 p.

- Hanski I., Kuussaari M.** Butterfly metapopulation dynamics // Population Dynamics: New Approaches and Synthesis. London: Academic Press, 1995. P. 149-171.
- Harding P. T., Green S. V.** Recent Surveys and Research on Butterflies in Britain and Ireland: a Species Index and Bibliography. Huntington: Biological Records Centre, 1991. 42 p. URL: [http://nora.nerc.ac.uk/7870/1/Butterflies\\_GB\\_Ireland\\_index\\_biblio.pdf](http://nora.nerc.ac.uk/7870/1/Butterflies_GB_Ireland_index_biblio.pdf).
- Liivamägi A., Kuusemets V., Luig J., Kask K.** Changes in the distribution of Clouded Apollo *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera: Papilionidae) in Estonia // Entomol. Fennica. 2013. V. 24, № 3. P. 186-192. URL: <http://www.entomologicafennica.org/Volume24/EntFenn2013.htm>.
- Mitikka V., Hanski I.** *Pgi* genotype influences flight metabolism at the expanding range margin of the European map butterfly // Annales Zool. Fennici. 2010. V. 47, № 1. P. 1-14. URL: <http://www.sekj.org/PDF/anzf47/anzf47-001.pdf>.
- Parmesan C., Ryrholm N., Stefanescu C. et al.** Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming // Nature. 1999. V. 399. P. 579-583.
- Watt W.B., Cassin R.C., Swan M.S.** Adaptation at specific loci. III. Field behavior and survivorship differences among *Colias Pgi* genotypes are predictable from *in vitro* biochemistry // Genetics. 1983. V. 103. P. 720-739.

# ОСОБЕННОСТИ ГЕПАТОЦИТОВ ЕВРОПЕЙСКОГО КРОТА, РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ И МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ

© 2015 Ю.А. Давыдова, Д.В. Нестеркова, С.В. Мухачева

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург*

## FEATURES OF HEPATOCYTES OF THE EUROPEAN MOLE, BANK VOLE AND WOOD MOUSE

**Yuliya A. Davydova, Dina V. Nesterkova, Svetlana V. Mukhacheva**

*Institute of Plant and Animal Ecology of the UB RAS, Yekaterinburg*

e-mail: davydova@ipae.uran.ru

Печень животных – самая крупная железа пищеварительной системы, выполняющая разнообразные функции, является рутинным органом в исследованиях специалистов разного профиля. В экотоксикологии печень традиционно рассматривают как орган, депонирующий ксенобиотики (в частности, тяжелые металлы), и, следовательно, индицирующий промышленное загрязнение на организменном и популяционном уровнях [Безель, 2006; Ивантер, Медведев, 2007; Мухачева, Безель, 1995; Talmage, Walton, 1991; Sánchez-Chardi et al., 2008 и др.]. Благодаря особенностям микростроения (в том числе, повторяемости печеночных долек и ацинусов во всем объеме органа) – перестройки в тканях печени также используют в качестве гистологических биомаркеров токсического воздействия. При этом чаще рассматривают качественные признаки – наличие/отсутствие вакуолизации гепатоцитов, особенности накопления гликогена и т. д. [Damek-Poprawa, Sawicka-Kapusta, 2003 и др.]. Морфометрические характеристики гепатоцитов приводятся сравнительно редко [Мурзина, 2014; Sánchez-Chardi et al., 2009 и др.]. Для многих видов размерные признаки гепатоцитов не известны. Между тем, именно в гепатоцитах происходит детоксикация вредных веществ, синтез белков плазмы крови, образование и отложение гликогена, жира и витаминов, синтез и выделение желчи в просвет желчных капилляров.

Нами исследованы морфометрические признаки гепатоцитов трех видов мелких млекопитающих, населяющих лесные экосистемы Среднего и Южного Урала. Все три вида – рыжая полевка (*Clethrionomys [Myodes] glareolus* Schreber, 1780), малая лесная мышь (*Apodemus [Sylvaemys] uralensis* Pallas, 1811) и европейский крот (*Talpa europaea* L., 1758) – широко распространены и считаются модельными в экотоксикологии. Для анализа видовых особенностей клеток печени использовали объединенные выборки животных разного пола и репродуктивно-возрастного статуса. Животные отлавливались на разном удалении от медеплавильных комбинатов – Кировградского (КМЗ), Карабашского (КМК), Среднеуральского (СУМЗ) (табл. 1).

Таблица 1.

### Участки исследования и объем материала

Вид	Район исследования	n
<i>C. glareolus</i>	Свердловская область, г. Кировград (1–35 км от КМЗ); Челябинская обл., г. Карабаш (4–32 км от КМК)	31
<i>A. uralensis</i>	Челябинская обл., г. Карабаш (4–32 км от КМК)	21
<i>T. europaea</i>	Свердловская область, г. Ревда (7–30 км от СУМЗ)	26

Для приготовления срезов (толщиной 5-7 мкм) печени использовали фиксацию в 10% формалине или растворе Буэна, заливку парафином и окраску гематоксилином Майера и эозином. Полученные препараты оцифровывали с помощью микроскопа Leica DM1000 LED и цветной цифровой камеры Leica DFC 295 (Leica Microsystems, Германия) при увеличении объектива х63. Измерения проводили с помощью программы для анализа и обработки изображений ImageScore M (Россия).

У каждого животного исследовали морфометрические признаки 100 одноядерных гепатоцитов – измеряли максимальный (*a*) и минимальный (*b*) диаметр ядер и площадь сечения цитоплазмы, затем вычисляли площадь ядер и ядерно-цитоплазматический индекс (ЯЦИ) (табл. 2). ЯЦИ – отношение между площадями цитоплазмы и ядра клетки, важная морфологическая характеристика, позволяющая оценить уровень метаболизма, выявить компенсаторные реакции. Высокий индекс свидетельствует о высокой функциональной активности клетки.

Кроме того, оценивали форму ядер гепатоцитов: отличие сечения ядра от круглой формы рассчитывали по формуле коэффициента сжатия эллипса (эллиптичность):  $k = b/a$ . Для окружности эллиптичность равна 1, при различии диаметров в два раза – 0,5, при максимальной разнице – приближается к нулю.

Для каждого животного на 10 полях зрения (общая площадь 100000 мкм<sup>2</sup>) исследовали «популяционные» характеристики гепатоцитов – паренхиматозную плотность и долю двуядерных гепатоцитов. Паренхиматозная плотность – количество гепатоцитов на единицу площади, признак, свидетельствующий о функциональной активности печеночной ткани в целом. Встречающиеся среди гепатоцитов печени двуядерные и многоядерные клетки рассматриваются как регенераторный резерв, способность компенсировать какое-либо воздействие или поражение. Например, у человека двуядерные гепатоциты в норме могут составлять до 20% от общего числа клеток на единицу площади.

Все измерения проводили в 3-й (периферической) зоне ацинусов (функциональных единиц печени). Считается, что клетки печени, расположенные вокруг центральной вены печеночной доли, хуже снабжаются кислородом и питательными веществами и поэтому более чувствительны к воздействию факторам.

Таблица 2.

**Морфометрические характеристики гепатоцитов  
трех видов мелких млекопитающих**

Вид	Среднее	Ошибка среднего	min	max
1	2	3	4	5
Площадь ядер гепатоцитов, мкм <sup>2</sup>				
<i>T. europaea</i>	17,74	0,94	7,80	25,80
<i>C. glareolus</i>	25,49	0,74	18,60	36,60
<i>A. uralensis</i>	28,23	1,44	19,90	50,40
Площадь гепатоцитов, мкм <sup>2</sup>				
<i>T. europaea</i>	117,66	4,51	74,70	165,30
<i>C. glareolus</i>	201,82	9,30	134,30	320,40
<i>A. uralensis</i>	242,08	7,58	187,00	323,50
Ядерно-цитоплазматический индекс (ЯЦИ)				
<i>T. europaea</i>	0,19	0,009	0,09	0,27
<i>C. glareolus</i>	0,15	0,005	0,10	0,20
<i>A. uralensis</i>	0,14	0,007	0,09	0,20

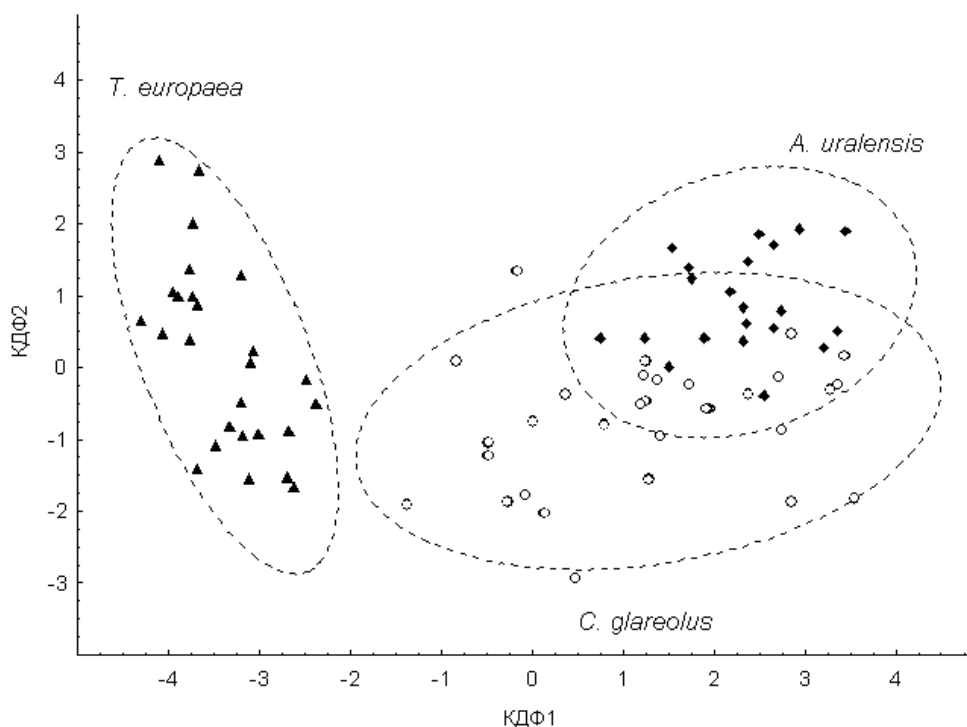
1	2	3	4	5
Эллиптичность ядер				
<i>T. europaea</i>	0,86	0,010	0,76	0,92
<i>C. glareolus</i>	0,93	0,003	0,87	0,95
<i>A. uralensis</i>	0,90	0,004	0,86	0,93
Плотность гепатоцитов на 100000 мкм <sup>2</sup>				
<i>T. europaea</i>	396,0	23,14	245	702
<i>C. glareolus</i>	315,5	15,80	186	506
<i>A. uralensis</i>	271,6	12,62	188	382
Двухъядерные клетки, %				
<i>T. europaea</i>	0,2	0,05	0,00	1,04
<i>C. glareolus</i>	24,8	1,65	7,08	47,23
<i>A. uralensis</i>	31,3	1,26	21,56	41,70

Таблица 3.

### Результаты дискриминантного анализа

Вид	<i>T. europaea</i>	<i>C. glareolus</i>	<i>A. uralensis</i>
<i>T. europaea</i>		49.6*	58.6*
<i>C. glareolus</i>	23.4		7.3*
<i>A. uralensis</i>	33.9	3.9	

**Примечание.** Под диагональю квадрат расстояния Махаланобиса, над диагональю – *F* критерий; \*  $p < 0.0001$ .



**Рис. Расположение видов мелких млекопитающих в плоскости двух первых дискриминантных функций.**

Некоторые из исследованных признаков одинаково коррелированы у всех видов, например, чем выше паренхиматозная плотность, тем меньше площадь гепатоцитов (от  $r = -0.78$  у европейского крота до  $r = -0.88$  у рыжей полевки), значимую положительную корреляцию имеют площади ядра и цитоплазмы. Также у всех видов доля двуядерных клеток не коррелирована ни с одним из исследованных признаков.

По результатам измерений проведен канонический дискриминантный анализ (табл. 3, рис.). В первую каноническую функцию существенный вклад вносят уменьшение ЯЦИ, увеличение площади ядер клеток и количества (доли) двуядерных гепатоцитов, во вторую – уменьшение паренхиматозной плотности. Площадь клеток и эллиптичность ядер гепатоцитов оказались не значимыми для определения видовой (таксономической) специфики печеночной ткани.

Гепатоциты европейского крота сильно отличаются от гепатоцитов грызунов: клетки мелкие, с мелкими сильно вытянутыми ядрами, ЯЦИ и паренхиматозная плотность высокие. В печеночной ткани кротов мало двуядерных гепатоцитов. Наблюдаемые различия, скорее всего, связаны с надвидовой спецификой таксонов (семейств и отрядов) и, в первую очередь, типом питания, отличающихся у грызунов и насекомоядных.

Полученные значения морфометрических и качественных признаков гепатоцитов мелких млекопитающих могут выступать в качестве референтных для исследованных территорий.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований УрО РАН, проект № 15-3-4-28.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Безель В.С.** Экологическая токсикология: популяционный и биоценотический аспекты. Екатеринбург: Изд-во «Гошкин», 2006. 280 с.
- Ивантер Э.В., Медведев Н.В.** Экологическая токсикология природный популяций птиц и млекопитающих Севера. М.: Наука, 2007. 229 с.
- Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н., Немова Н.Н.** Гистоморфологическая структура печени у плотвы (*Rutilus rutilus*) и щуки (*Esox lucius*), обитающих в разных по антропогенной нагрузке озерах // Экология. 2014. № 2. С. 147-153.
- Мухачева С.В., Безель В.С.** Уровни токсических элементов и функциональная структура популяций мелких млекопитающих в условиях техногенного загрязнения (на примере рыжей полевки) // Экология. 1995. № 3. С. 237-240.
- Damek-Poprawa M., Sawicka-Kapusta K.** Damage to the liver, kidney, and testis with reference to burden of heavy metals in yellow-necked mice from areas around steelworks and zinc smelters in Poland // Toxicology. 2003. V. 186. P. 1-10.
- Talmage S.S., Walton B.T.** Small mammals as monitors of environmental contaminants // Rev. Environ. Contam. Toxicol. 1991. V. 119. P. 147-145.
- Sánchez-Chardi A., Marques C.C., Gabriel S.I. et al.** Haematology, genotoxicity, enzymatic activity and histopathology as biomarkers of metal pollution in the shrew *Crocidura russula* // Environ. Pollut. 2008. V. 156. P. 1332-1339.
- Sánchez-Chardi A., Ribeiro C.A., Nadal J.** Metals in liver and kidneys and the effects of chronic exposure to pyrite mine pollution in the shrew *Crocidura russula* inhabiting the protected wetland of Doñana // Chemosphere. 2009. V. 76. P. 387-394.



# ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ХОРОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ГРЫЗУНОВ В КОНТЕКСТЕ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ

© 2015 Н.Л. Добринский

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург*

## THE ELEMENTARY CHOROLOGICAL STRUCTURE OF RODENTS AS INHABITANTS IN A CONTEXT OF POPULATION ECOLOGY

**Nikolai L. Dobrinskii**

*Institute of Plant and Animal Ecology of the UB RAS, Yekaterinburg*

e-mail: [dobrin@ipae.uran.ru](mailto:dobrin@ipae.uran.ru)

Во второй половине XX века всесторонне обосновано понятие популяции как элементарной единицы эволюции [Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Шварц, 1980; Васильев, Большаков, 1994; и др.]. В рамках учения о популяции в этот период проведены комплексные широкомасштабные исследования пространственной структуры модельных видов в ареалах их обитания [Шварц, 1967; Глотов, 1975; Яблоков, 1987; Васильев и др., 2000]. Однако, проблемы структурирования, пространственно-временной организации и функционирования видового населения грызунов на относительно небольших территориях остаются дискуссионными. Причина заключается как в скорости преобразования населения у животных с короткими жизненными циклами особей, так и в сложном композиционном характере взаимодействия отдельных структурных частей населения грызунов даже на небольших территориях размером в несколько гектаров. В этом отношении заслуживают внимания работы в русле «метапопуляционной экологии» [Hanski, 1998]. Во многом сходные, но не тождественные положения и выводы содержатся в целом ряде работ других авторов [Шварц, 1972; Завадский, 1968; Наумов, 1971; Алтухов, 1974; Яблоков и др., 1981]. В связи с этим предпринята попытка синтеза различных точек зрения для локального масштаба. В качестве основы используется элементарный принцип классификации биохорологических единиц в понимании Н.В. Тимофеева-Ресовского как «дальнейшей неделимости без потери прежних свойств» [Тимофеев-Ресовский, Тюрюканов, 1966].

### Материал и методы

Работа основана на результатах длительных непрерывных (с 1983 по 2014 г.) полевых экспериментальных исследований динамики населения грызунов на Среднем Урале. Первичный полевой материал включает детальные данные по мечению и повторным отловам грызунов на двух стационарных неогороженных площадках размером в 1 га каждая. Применяли метод пожизненного мечения. Использовали деревянные ящичные ловушки с качающимся трапом, которые в течение всего периода исследований находились в углах квадратной сетки со стороной 8 м. Отловы проводили сериями по 4-5 сут. с двумя проверками – утром и вечером. На контролируемых территориях в условиях типичных для южной тайги биотопов всегда доминировала рыжая полевка. Поэтому локальные поселения этого вида использованы в качестве модельных объектов. За весь период полевых экспериментов отловлено и помечено 3850 рыжих полевок и зарегистрировано более 13000 заходов животных в ловушки. Для статистического анализа учетных данных применяли стандартные статистические критерии. Полевые эксперименты с применением подкормки проводили круглогодично и непрерывно в течение трех последовательных лет.

## Результаты и их обсуждение

Грызуны являются наиболее ярко выраженными эфемерами и *r*-стратегами [MacArthur, Wilson, 1967] среди млекопитающих. Поэтому главная особенность функционирования их населения заключается в том, что составляющие его особи стремятся на основе наличных ресурсов среды как можно более полно реализовать репродуктивный потенциал в короткие сезоны размножения для компенсации высокой смертности и обеспечения переживания зимних сезонов в состоянии репродуктивной паузы. В эти относительно длительные периоды происходит только массовая гибель особей без пополнения населения. В результате к началу следующего сезона размножения население оказывается сосредоточенным в относительно небольших дискретных «станциях переживания». Так формируются своеобразные элементарные агрегации взрослого населения, которые, по всей вероятности, играют ключевую роль в обеспечении жизнедеятельности населения грызунов.

*Нами была выдвинута следующая гипотеза.* Элементарные агрегации перезимовавших особей могут иметь размер не более 1 га, а главная роль в их формировании принадлежит трофическому фактору. В результате проведения трехлетних полевых экспериментов с подкормкой эта гипотеза неоднократно подтвердилась. Три года подряд на экспериментальной площадке (1 га) в условиях глубокой депрессии численности, наблюдавшейся на окружающей территории, нормально функционировал самостоятельный «островок» населения полевок с достаточно высокой локальной численностью особей. Причем в данном случае его обособленность сохранялась даже в летнее время, так как в окрестностях в весенние периоды не было других скоплений половозрелых особей. Когда таковые имеются в достаточном количестве, сеголетки из разных «станций переживания» во время сезонов размножения, как правило, смешиваются между собой, образуя в разной степени неравномерный континуум населения. Однако к началу каждого следующего сезона размножения население грызунов вновь концентрируется в дискретно расположенных территориальных ячейках, то есть там, где имеются достаточные для выживания зимой кормовые ресурсы. В гетерогенных условиях среды обитания такие ячейки всегда образуют сложную мозаику. Причем неизбежная ежегодная динамика своеобразной «биогеоценотической матрицы» среды приводит к существенному изменению размеров, формы и расположения отдельных ячеек и их комбинаций. Неизменным остается только одно – из года в год к началу размножения население концентрируется в отдельных очагах, которые всегда образуются там, где имеется достаточная кормообеспеченность. На остальной территории происходит массовая, чаще всего поголовная гибель животных в длительные осенне-зимние периоды. Поэтому «эстафету» жизни следующим поколениям передают именно особи из полностью сформировавшихся к весне элементарных территориальных ячеек.

Грызуны отличаются малыми размерами тела и имеют в связи с этим ограниченную способность к дальним перемещениям. Поэтому и элементарные ячейки их населения тоже оказываются небольшими – от одного до нескольких гектаров. Это является необходимым условием для того, чтобы каждая из них функционировала как единое целое на основе тесного взаимодействия особей.

Дальнейшие исследования после окончания полевых экспериментов показали, что вслед за катастрофическим ветровалом леса в 1995 г. в районе исследований на Среднем Урале в результате спонтанного крупномасштабного теперь уже самопроизвольного «природного эксперимента» кормообеспеченность местообитаний

полевков, как и во время постановочных экспериментов, существенно превысила максимально возможные в обычных условиях показатели. Одновременно в возникших обширных вывалах леса кардинально улучшились и защитные условия за счет многократного увеличения количества доступных грызунам убежищ. Взаимодействие этих двух ведущих факторов привело к сочетанному (синергетическому) эффекту по сути сходному с рассмотренным выше, но интенсивность его проявления была намного больше.

В отношении одновременного действия двух ведущих экологических факторов особенно важно то, что население грызунов с 1997 по 2014 г. перешло на особый режим функционирования без сколько-нибудь значительных многолетних колебаний итоговой летней численности. Особенно наглядно этот эффект может быть продемонстрирован на примере данных, полученных в период с 1998 по 2004 г. Показатели абсолютной численности полевков после завершения размножения были нетипично выровненными и уложились в интервал от 63 до 69 экз. на площадке мечения 0,5 га. Только в 2002 г. зафиксирован относительно низкий показатель послерепродукционной численности в 25 экз. В обычных условиях он соответствует среднему уровню плотности населения грызунов – 50 экз. в пересчете на 1 га. Произошло это из-за существенно более позднего проведения отловов в 2002 г. Поэтому выпадающий из общего ряда показатель не включен в дальнейший анализ. После его исключения средняя по 6 годам абсолютная численность рыжей полевки составила  $6667 \pm 068$ , т. е. никаких сколько-нибудь существенных многолетних колебаний послерепродукционной численности рыжих полевков не зафиксировано.

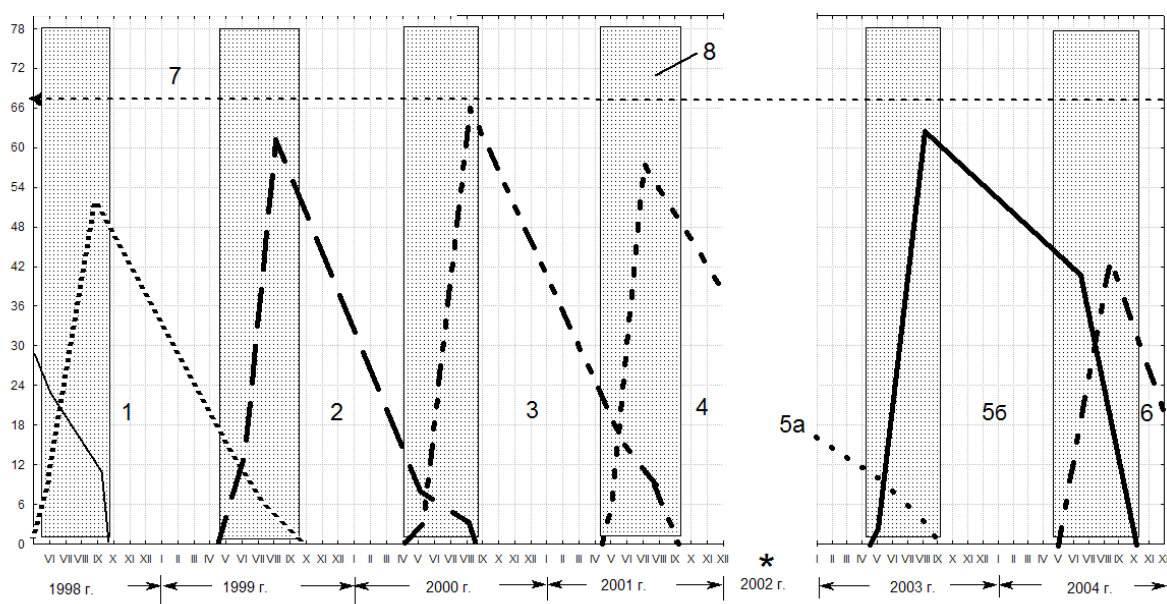
После катастрофического вывала леса, сохранившиеся климаксные таежные биогеоценозы со стабильной «экологической ёмкостью» среды и расположенные на их территории площадки мечения оказались в окружении коренным образом трансформированных и очень благоприятных для грызунов «донорных» местообитаний. Поэтому независимо от специфических условий отдельных лет грызуны из года в год к концу лета полностью заполняли доступную «ёмкость среды» на контролируемых участках. С позиции предлагаемого нами локального подхода можно констатировать, что на их территории формировались и длительное время существовали жизнеспособные, насыщенные и полноценные в функциональном отношении надорганизменные биологические системы открытого типа (первичные базисные ячейки населения) способные при необходимости и к самостоятельному независимому существованию.

Графическое представление полученных результатов с позиции предлагаемой нами концепции элементарной хорологической структуры видовой численности позволяет выделить новые содержательные аспекты (рис.). Прежде всего, появляется возможность отчетливо выделить особые переходные периоды, когда в составе населения присутствуют и перезимовавшие полевки и их потомство – сеголетки. В это время протекает беременность большинства самок. Поэтому по аналогии с организменным уровнем можно сказать, что и на более высоком популяционном уровне каждая элементарная хорологическая ячейка предыдущего года зарождения «беременна» ячейкой следующего года.

После завершения переходных периодов каждый год продолжается формирование новых, хотя и преемственных, но не полностью тождественных локальных группировок – надорганизменных систем. В их составе больше нет полевков прошлого года рождения, то есть они на 100% состоят из новых особей, а, значит, обладают и новыми свойствами. Каждое такое новое небольшое по размерам поселение в силу

локальной (от 0,5 до нескольких гектаров) гетерогенности (мозаичности) природных ландшафтов приобретает уникальные по многим параметрам свойства, которые отличают его от всех других окружающих элементарных поселений. Более того, поскольку экологические условия любого года своеобразны и неповторимы, то и вновь образующееся население грызунов каждый год приобретает специфические местные свойства, которые отличают его от всех предыдущих и от всех последующих элементарных группировок. Другими словами, все основные онтогенетические развитийные процессы у животных из каждой новой ячейки конкретного года зарождения протекают в уникальных условиях среды. Наконец, полный цикл жизнедеятельности элементарных хорологических структур грызунов с позиции развиваемого подхода составляет уже не 1 год и не несколько лет, а целиком укладывается в промежуток времени от 16 до 18 месяцев. Таким образом, локальному пространственному масштабу элементарных ячеек населения грызунов соответствует и адекватный временной интервал их жизнедеятельности. Из этого следует вывод о том, что фундаментальные различия на организменном уровне между видами с *r*- и *K*-стратегиями жизненных циклов особей могут сохраняться и на популяционном уровне.

#### Абсолютная численность, экз.



**Рис. Предлагаемая графическая интерпретация циклов численности грызунов на примере многолетних данных по отловам рыжих полевок на площадке мечения:**  
 1 – 4, 5б, 6 – динамика численности элементарных хорологических ячеек населения грызунов отдельных лет зарождения; 5а – часть нисходящей ветви кривой динамики численности ячейки 2002 г. зарождения; 7 – уровень средней численности;  
 8 – переходные периоды; \* – данные за 2002 г. исключены (пояснения в тексте).

Приведенные выше на примере грызунов свойства элементарных хорологических ячеек видовой популяции позволяют на наш взгляд вполне обоснованно рассматривать их в качестве основы для синтеза различных точек зрения на понятие популяции применительно к локальному (элементарному) уровню и масштабу реального времени в дополнение к эволюционному. Элементарные (только в смысле

дальнейшей неделимости без потери прежних свойств) хорологические единицы населения соответствуют локальному блоку метапопуляционной модели [Hanski, 1998]. Однако в отличие от «локальных популяций» («local populations») они характеризуются необходимым набором строго определенных свойств и в этом отношении не противоречат классическим взглядам отечественных авторов на понятие популяции. Таким образом, на основе объединительной концепции понятие базового обобщающего термина в самом широком смысле может быть сформулировано следующим образом.

*Элементарная хорологическая структурная единица – хорус – целостная, далее неделимая (и/или не делящаяся без потери основополагающих качеств) территориально-пространственная ячейка населения вида, наделенная функциональным единством, генетическим своеобразием и способностью к автономному существованию, по крайней мере, в продолжение нескольких последовательных поколений.*

Необходимо отметить, что такие широко известные понятия как «биотип», «экоэлемент», «темпоральная популяция», «менделеевская популяция», «дем», «парцелла», «мерус», «микрораспространение», «элементарная популяция» характеризуют другие аспекты видовых надорганизменных систем. Расположенные в непосредственной близости и взаимодействующие между собой хорусы могут образовывать динамичные системные наборы, относящиеся уже к более высокому композиционному уровню организации видового населения и другому масштабу времени. На этом основании предлагаемая концепция кроме элементарного охватывает также и композиционный уровень и поэтому применима к длительным интервалам времени в том числе эволюционного масштаба.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю.П.** Популяционная генетика рыб. М: Пищевая пром., 1974. 248 с.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н.** Взгляд на эволюционную экологию вчера и сегодня // Экология. 1994. № 3. С. 4-15.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н.** Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург, 2000. 132 с.
- Глотов Н.В.** Популяция как естественноисторическая структура // Генетика и эволюция природных популяций растений. Махачкала, 1975. С. 17-25.
- Завадский К.М.** Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 403 с.
- Наумов Н.П.** Пространственная структура вида млекопитающих // Зоол. журн. 1971. Т. 50, № 7. С. 965-980.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Тюрюканов А.Н.** Об элементарных биохорологических подразделениях биосферы // Бюл. МОИП, отд. биол. 1966. Вып. 1. С. 123-132.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.** Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.
- Шварц С.С.** Популяционная структура вида // Зоол. журн. 1967. Т. 46, № 10. С. 1456-1469.
- Шварц С.С.** Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Шварц С.С., Гурвич Э.Д., Ищенко В.Г., Сосин В.Ф.** Функциональное единство популяций // Журн. общ. биол. 1972. Т. 33, № 1. С. 3-14.
- Яблоков А.В.** Популяционная биология. М: Высшая школа, 1987. 303 с.
- Яблоков А.В., Баранов А.С., Розанов А.С.** Популяционная структура вида (на примере *Lacerta agilis* L.) // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42, № 5. С. 645-656.
- Hanski I.** Metapopulation dynamics // Nature. 1998. № 396. P. 41-49.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.** The Theory of Island Biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.

# О ВОЗМОЖНОСТИ БЫСТРОЙ ОЦЕНКИ АДАПТИВНОГО ПОЛИМОРФИЗМА В ЕСТЕСТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ МОНОПОДИАЛЬНЫХ ХВОЙНЫХ ДЕРЕВЬЕВ

**В.А. Драгавцев**

*Агрофизический институт, Санкт-Петербург*

## THE POSSIBILITY OF FAST ESTIMATION OF ADAPTIVE POLYMORPHISM IN NATURAL POPULATIONS OF MONOPODIAL CONIFEROUS TREES

**Victor A. Dragavtsev**

*Agrophysical institute, Saint-Petersburg*

e-mail: dravial@mail.ru

*Главные проблемы биологии связаны с системами, и их организацией во времени и в пространстве.*

**Норберт Винер.** Динамические системы в физике и кибернетике // Вестн. АН СССР. 1964. № 7. С. 16.

XXI век многие биологи называют **веком эпигенетики**. «Даже самая отличная генетика может вовсе не реализоваться, если эпигенетика будет неблагоприятной. По образному выражению П. и Д. Медавара, генетика предполагает, а эпигенетика располагает» [Ванюшин, 2004]. В конце XX в. генетикам были известны такие эпигенетические механизмы, как метилирование ДНК и ацетилирование гистонов, приводящие к эпигенетическому (без изменения генов) наследованию новых форм – феномен генотрофов [Durrant, 1962], феномен никотинотрофов [Богданова, Махмудова, 2012] и др. Были известны и другие эпигенетические феномены: дифференциальная активность генов в онтогенезе [Корочкин, 2002], длительные модификации [Драгавцев, Сахаров, 1972], генетическая ассимиляция [Уоддингтон, 1964], миксоплоидия [Юданова, 2004], парамутации [Шабанов, 2006], родительский импринтинг, эпигенетическая детерминация пола, инактивация X-хромосомы [Голубовский, 2000], прионы [Инге-Вечтомов, 2000], «сигнальная наследственность» [Лобашев, 1967]. В 2004 г. были открыты эпигенетические механизмы яровизации [Bastow et al., 2004; Sung, Amasino, 2004], в 2012 г. – эпигенетические механизмы моногамии степных полевков [Химия верности, 2013].

Еще в 1984 г. группой исследователей был обнаружен новый эпигенетический феномен – смена спектра и числа генов, детерминирующих один и тот же количественный признак, при смене лимитирующего фактора внешней среды [Драгавцев, Цильке и др., 1984; Драгавцев, Литун и др., 1984]. В период 1984-2014 гг. на основе тщательного изучения этого феномена была создана *теория эколого-генетической организации количественных признаков* (ТЭГОКП) и развиты 24 новых, селекционно важных следствия из нее [Драгавцев, 1998, Кочерина, Драгавцев, 2008, Драгавцев, 2008, Чесноков и др., 2008, Драгавцев, 2012]. Кроме того, были созданы 9 мощных ноу-хау (know how), позволяющих существенно повысить скорость и эффективность селекционного процесса [Драгавцев, 2013].

*Главное положение ТЭГОКП:* при смене лимитирующего рост и развитие фактора внешней среды меняются спектр и число генов, детерминирующих один и тот же количественный признак (КП). Показано, что признаки «интенсивность транспирации» и «интенсивность фотосинтеза» в течение суток детерминируются поочередно

двумя и тремя разными спектрами генов соответственно [Драгавцев, 2005]. Механизм этого явления сегодня стал вполне очевиден. Известно [Alberts et al., 1994], что общее количество генов, экспрессируемых в клетках человека, около 24000, из которых 11000 экспрессируются в клетках любого типа. Если этот принцип справедлив для растений, то очень легко объяснить результаты следующих опытов. Если два сорта пшеницы – один с геном Lr (устойчивости к бурой ржавчине), другой – без этого гена – высеять рядом и заразить бурой ржавчиной, то у первого сорта только продукт одного гена Lr – фитоантисипин – будет «подпирать» признаки продуктивности, а у второго сорта эти признаки будут развиты слабо (больные растения). При скрещивании этих сортов на фоне бурой ржавчины в поколении F<sub>2</sub> мы получим расщепление по признакам продуктивности 3 : 1 – результат влияния продукта только одного гена, хотя параллельно с ним экспрессируются тысячи других генов. На фоне без ржавчины моногенная детерминация признаков продуктивности исчезает, их наследование традиционно описывается гипотезой полигении. Таким образом, лим-фактор среды «заставляет» влиять на признак продукты тех генов, которые обеспечивают максимальное преодоление негативного действия данного лим-фактора. При смене лим-фактора продукты других генов, имеющиеся в клетке, «выходят на борьбу» с новым «угнетателем».

Г. Кэксер [1963] в докладе на симпозиуме в Бристольском университете в 1959 г. подчеркнул: «Я, конечно, знаю, что вся генетика основана на предположении о высокой точности и воспроизводимости действия генов. Такое ложное предположение могло возникнуть из-за того, что нет никаких доказательств, подтверждающих, что в генетических экспериментах измеряется именно первичное действие генов... Результаты развития могут определяться не генами, а кинетической структурой системы» (с. 61). И далее: «В процессе индивидуального развития (а свойства продуктивности не наследуются, а развиваются в онтогенезе, ВД) гены следует рассматривать не как диктаторов, а скорее как государственных служащих, выполняющих свою работу в рамках определенных традиций» (с. 63).

ТЭГОКП подтвердила позицию Кэксера. Клетку растения можно, образно говоря, сравнить с осажденной крепостью, в которой работают бригады скромных оружейных мастеров (генов). Одна бригада делает винтовки, другая – пулеметы, третья пушки, четвертая – пули и снаряды. Но какие продукты этих оружейников будут применены при обороне крепости – это определяет противник (конкретный лим-фактор среды). Если на крепость наступает пехота – стреляют винтовки, если конница – пулеметы, если танки – то пушки. Блоки генов (бригады оружейников) – это не генералы, отдающие жесткие приказы о том, какой величины должен быть признак продуктивности, а скромные мастера, делающие свой оружейный продукт, который либо «выходит» на борьбу с противником (лим-фактором среды), либо – нет. Это определяется только спецификой противника, т. е. спецификой лим-фактора среды.

*Главные следствия из ТЭГОКП:* возникли гипотезы о механизмах многих феноменов и появились подходы к прогнозированию многих параметров популяций, которые ранее на базе традиционной геноцентрической парадигмы в принципе невозможно было прогнозировать. Рассмотрим природу феномена «взаимодействие генотип – среда» (ВГС). Этот феномен обнаруживает себя только на совокупности генотипов. Если у нас один генотип, то мы можем описывать только феномен модификации в разных средах (природа модификаций до сих пор неясна). ВГС – это смена рангов генотипов в наборе генотипов в разных средах. Если ранги продуктивности сохранились в разных средах, значит ВГС равно нулю. Если ранги сменились, то чем меньше коэффициент ранговой корреляции от одной среды к другой, тем сильнее эффект ВГС.

Традиционная (менделевская), биометрическая и молекулярная ветви генетики в настоящее время не имеют ни одной гипотезы о природе и механизмах ВГС.

С позиций ТЭГОКП механизм ВГС – это смена спектров генов, детерминирующих признак, при смене лим-фактора внешней среды. Пусть мы имеем четыре сорта пшеницы – два были созданы в Саратове на фоне засухи, два в Швеции, на фоне холода. При выращивании этих четырех сортов в Саратове, саратовские сорта выйдут на первое место по продуктивности, шведы «просядут». Но в Тюмени (холодный климат) шведы выйдут на первое место, а саратовские резко снизят продуктивность. Т. е. если мы знаем адаптивные свойства сортов (для этого достаточно знать лим-факторы той зоны, где эти сорта создавались), то мы легко (пока на качественном уровне) можем прогнозировать возникновение феномена ВГС для любой зоны, куда мы собираемся интродуцировать наш набор сортов, надо только знать типичную динамику лим-факторов в этой зоне. За 15 лет наших экспериментов с пшеницей мы сделали десятки таких прогнозов и ни разу не ошиблись.

ТЭГОКП расширивала природу трансгрессий и создала научные методы подбора родительских пар для гибридизации, установила механизм экологически зависимого гетерозиса, объяснила причины смены знаков и величин генотипических корреляций в разных средах и создала методы прогноза корреляций от среды к среде. Установила природу сдвигов доминирования количественных признаков, гомеостаза продуктивности (пластичности сорта). Создала методы управления амплитудой генотипической изменчивости КП и числом генов, «выходящих» на КП.

ТЭГОКП показала, что эколого-генетическая природа сложного, экономически важного КП не может быть описана языками менделевской, биометрической и молекулярной ветвей генетики. Только язык ТЭГОКП строго описывает поведение сложных КП в эволюции и селекции [Драгавцев, 2012]. Элементы ТЭГОКП включены в Международную энциклопедию "Basic Life Science" (New York, Boston, London), а общая суть теории опубликована в "Толковом словаре терминов по общей и молекулярной биологии, общей и прикладной генетике, селекции, ДНК-технологии и биоинформатике" (М.: Академкнига; Медкнига, 2008. Т. 2. С. 308; [Драгавцев, 2008]).

Рассмотрим с позиций вытекающей из ТЭГОКП гипотезы о природе феномена ВГС – смене спектров генов под тем же признаком при смене лим-фактора среды – общеизвестное явление изменчивости линейных приростов по годам у любого хвойного дерева. В пределах ствола приросты варьируют по длине от года к году. Однако и между деревьями в дикой популяции приросты за один и тот же год также варьируют очень сильно. Очевидно, что изменчивость длин приростов в пределах ствола определяется различием лет – холодный год, теплый год, влажный год, сухой год и т. д. А вот различие в приростах между деревьями в один и тот же год, с позиций ТЭГОКП, должно определяться наследственными факторами, например, засухоустойчивости в сухой год, или холодостойкости в холодный год. Если два дерева имеют одинаковую засухоустойчивость, то приросты у них в сухой год должны быть одинаковыми. Если они отличаются по наследственным факторам засухоустойчивости – приросты будут разными.

Хвойные растения не имеют интеркалярных (вставочных) меристем, поэтому величина каждого годичного прироста (в длину или в толщину) фиксируется навсегда и не меняется за всю долгую жизнь дерева. Тогда, утверждает ТЭГОКП, если особь дала в холодный год длинный линейный прирост, это значит, что она несет полигены холодостойкости, которые в холодный год вышли на прирост. Если другая особь дала в засушливый год большой прирост, то она обладает полигенами засухоустойчивости. Для идентификации генетически отличающихся деревьев по разным генетико-физиологическим системам адаптивности достаточно в ряду лет (10 лет, 20 или более) определить по метеоданным, например, самый засушливый и самый холодный годы. Затем приехать в лес, отсчитать от самого верхнего прироста последнего года нужное



число приростов до прироста самого сухого года, и найти деревья, у которых прирост в высоту в сухой год оказался самым длинным. Это – засухоустойчивые генотипы. Этот же алгоритм позволяет найти самые холодостойкие деревья (конечно, работу надо вести при однородной полноте насаждения).

Мы опубликовали этот подход [Драгавцев, 1998]. Проверить справедливость его позволили привитые клоновые плантации сосны обыкновенной, созданные под руководством проф. В.В. Тараканова в Алтайском крае [Зацепина и др., 2014]. Черенки, срезанные с одного дерева, прививали на семенные подвои (несколько десятков подвоев в ряду). Каждый ряд – это отдельный клон, в котором все привои имеют идентичные генотипы. Сегодня этим клоновым плантациям более 30 лет. Следовало ожидать, что приросты любого года будут внутри каждого клона иметь минимальную дисперсию, по сравнению с дисперсией в популяции (фенотипическая дисперсия в популяции состоит из генотипической и экологической компонент изменчивости, в клоне – только экологическая компонента).

Для того, чтобы избежать влияния крупных экологических «пятен» в длинном ряду каждого клона, мы оценивали дисперсию приростов одного года в каждом клоне по нескольким деревьям, стоящим на однородном участке, затем по другой группе деревьев того же клона, и так до конца длинного ряда одного клона. Затем дисперсии усредняли. Усредненные внутриклоновые дисперсии оказались в 4 раза меньше, чем дисперсии приростов одного года в естественной популяции (F-критерий Фишера равнялся 2,4, для 1% уровня значимости).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Богданова Е.Д., Махмудова К.Х.** Эпигенетика мягкой пшеницы. Алматы: Интерлегал, 2012. 106 с.
- Ванюшин Б.Ф.** Материализация эпигенетики или небольшие изменения с большими последствиями // Химия и жизнь – XXI век. 2004. № 2. С. 32-37.
- Голубовский М.Д.** Век генетики: эволюция идей и понятий. СПб.: Vorey Art, 2000. 262 с.
- Драгавцев В.А.** Эколого-генетический скрининг генофонда и методы конструирования сортов с/х растений по урожайности, устойчивости и качеству. СПб.: Изд-во ВИР, 1998. 52 с.
- Драгавцев В.А.** Новый метод генетического анализа полигенных количественных признаков растений. // Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: Изд-во ВИР, 2005. С. 20-35.
- Драгавцев В.А.** Теория эколого-генетической организации количественных признаков // Толковый словарь терминов по общей и молекулярной биологии, общей и прикладной генетике, селекции, ДНК-технологии и биоинформатике" М.: Академкнига; Медкнига, 2008. Т. 2. С. 308.
- Драгавцев В.А.** Уроки эволюции генетики растений // Биосфера. 2012. Т. 4. № 3. С. 251-262.
- Драгавцев В.А.** Как помочь накормить человечество // Биосфера. 2013. Т. 5. № 3. С. 279-290.
- Драгавцев В.А., Литун П.П., Шкель Н.М. и др.** Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений // Докл. АН СССР (ДАН). 1984. Т. 274. № 3. С. 720-723.
- Драгавцев В.А., Сахаров В.И.** К методике статистического анализа длительных модификаций в растительных популяциях. // Журн. общ. биол. 1972. № 6. С. 733-739.
- Драгавцев В.А., Цильке Р.А., Рейтер Б.Г. и др.** Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1984. 230 с.
- Зацепина К.Г., Экарт А.К., Тараканов В.В. и др.** Генетическая изменчивость клоновых и естественных популяций сосны обыкновенной в Алтайском крае // Сб. матер. Всеросс. науч. конф., посвящ. 70-летию Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

- «Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика». Красноярск: ИЛ СО РАН, 2014. С. 544-547.
- Инге-Вечтомов С.Г.** Прионы дрожжей и центральная догма молекулярной биологии // Вестн. РАН. 2000. Т. 70, № 4. С. 299-306.
- Корочкин Л.И.** Биология индивидуального развития. М. Изд-во МГУ, 2002. 264 с.
- Кочерина Н.В., Драгавцев В.А.** Введение в теорию эколого-генетической организации полигенных признаков растений и теорию селекционных индексов. СПб.: Изд-во «Дон Боско», 2008. 86 с.
- Кэксер Г.** Кинетические модели развития и наследственности // Моделирование в биологии. М.: Иностран. лит-ра, 1963. С. 42-64.
- Лобашев М.Е.** Генетика / Изд. 2-е. Л.: Изд-во ЛГУ, 1967. 752 с.
- Уоддингтон К.Х.** Морфогенез и генетика. М.: Мир, 1964. 260 с.
- Химия верности // Газ. «Поиск». 14 июня 2013. № 24. С. 23.
- Чесноков Ю.В., Почепня Н.В., Бёрнер А. и др. Эколого-генетическая организация количественных признаков растений и картирование локусов, определяющих агрономически важные признаки у мягкой пшеницы // Докл. РАН (ДАН). 2008. Т. 418. № 5. С. 1-4.
- Шабанов Д.** Парамутациями не ограничимся // Компьютерра. 22 июня 2006. № 23.
- Юданова С.С.** Миксоплоидия клеточных популяций сахарной свеклы и ее связь с репродуктивными признаками: Дисс. ... канд. биол. наук. СПб.: ВИР, 2004. 126 с.
- Alberts B., Bray D., Lewis R.M. et al.** Molecular Biology of the Cells. N. Y.: Garland Publ., 1994. 369 p.
- Bastow R., Mylue J.S., Lister C. et al.** Vernalization requires epigenetic silencing of FLC by histone methylation // Nature. 2004. V. 427. P. 164-167.
- Durrant A.** The environmental induction of heritable change in *Linum* // Heredity. 1962. V. 17. No. 1. P. 27-61.
- Sung S., Amasino R.M.** Vernalization and epigenetics: how plants remember winter // Curr. Opin. Plant Biol. 2004. V. 7. P. 4-10.

**ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ УСТОЙЧИВОСТИ  
ПАЗИТАРНЫХ СИСТЕМ  
(НА ПРИМЕРЕ ПАЗИТОВ РЫБ)**

© 2015 И.А. Евланов

*Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти*

**POPULATIONAL ASPECTS OF SUSTAINABILITY  
PARASITE SYSTEMS**

**(ON THE EXAMPLE OF FISH PARASITES)**

**Igor A. Evlanov**

*Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, Togliatti*

e-mail: [evlanov.igor@mail.ru](mailto:evlanov.igor@mail.ru)

Паразитология как наука сформировалась в XIX столетии, но активное изучение такого сложного явления как паразитизм, началось в XX в. Несмотря на широкий интерес к проблемам паразитологии, который обусловлен не только её огромным прикладным значением, до сих пор вопрос происхождения паразитических организмов остается наименее изученным [Шульман, Евланов, 1995], что в свою очередь не в полной мере позволяет адекватно рассматривать одну из важнейших параметров паразитарных систем – их устойчивость.

Данное сообщение посвящено не подробному анализу различных взглядов на структуру паразитарных систем, так как они высказывались нами ранее [Евланов, 1993; Добровольский и др., 1995]; наша задача обратить внимание на то, что анализ проблемы устойчивости и стабильности паразитарных систем еще далек от своего решения. Следует отметить, что в начале XXI в., интерес к этой проблеме не заслуженно снизился. Такое явление, в определенной мере, обусловлено тем, что преобладающая часть специалистов паразитологов попытались «втиснуть» все многообразие механизмов регуляции паразито-хозяйинных взаимоотношений, возникающих в различных паразитарных системах, в рамки единого универсального механизма выработки их устойчивости.

В 80-е годы В.Д. Беляковым с сотрудниками при изучении возникновения и распространения антропонозов<sup>1</sup> среди различных групп людей и на различных территориях, впервые были объяснены механизмы саморегуляции эпидемического процесса. Основные положения, лежащие в основе теории саморегуляции паразитарных систем, объясняющие эти механизмы, следующие:

- фенотипическая и генотипическая неоднородность популяций паразита и хозяина по отношению к друг к другу – это материальная основа возникновения и развития эпидемического процесса;
- взаимообусловленная изменчивость биологических свойств взаимодействующих популяций, это результат управляющей роли обратных положительных или отрицательных связей в процессе саморегуляции;
- фазовая перестройка популяций паразита, определяющая неравномерность эпидемического процесса;

---

<sup>1</sup> Антропонозы – инфекционные болезни человека, возбудителями которых являются паразиты, приспособившиеся в процессе эволюции к паразитированию только в организме человека.

- регулирующая роль социальных и природных условий в фазовых преобразованиях эпидемического процесса.

Основные положения этой теории были перенесены на паразитарные системы, образованные эукариотическими животными [Беэр, 1998; Сонин, Беэр, Ройтман, 1999 и др.].

Прежде чем рассматривать популяционные аспекты устойчивости паразитарных систем на примере паразитов рыб, мы хотим обратить внимание на следующие обстоятельства:

1. В рамках ранее указанной теории саморегуляции паразитарных систем, имеются особи, характеризующие различной восприимчивостью к паразитам. Мы считаем, что это справедливое утверждение, которое характерно для паразитов прокариот, не может быть автоматически перенесено на паразитов эукариот. Всем хорошо известно и это широко обсуждается в научной литературе (см., например: <http://www/antiflu.ru/rasshifrovany-nekotorye-mexanizme>) устойчивость бактерий и вирусов к антибиотикам. Паразиты, относящиеся к эукариотам, например моногенеи, трематоды, цестоды и др., не вырабатывают устойчивость к различным медикаментозным средствам, они или погибают от них или их численность резко уменьшается в результате их применения. Таким образом, в природных популяциях рыб, вряд ли существуют особи, которые не заражены теми или иными видами паразитов.
2. Процесс заражения хозяина паразитами эукариотами возможен только в том случае, если существует комплекс экологических факторов, обеспечивающих большую или меньшую инвазированность хозяина как в отдельные сезоны года, так и различные годы.
3. Под термином «устойчивость» организма хозяина к паразитам эукариотам следует понимать способность части популяции рыб в течение определенного времени не только быть средой обитания паразита, но и обеспечивать при этом длительное и успешное функционирование паразитарной системы, находящееся под постоянным действием естественного отбора.
4. Сложность паразитарной системы и стратегии составляющих её подсистем определяет то, что выработка устойчивости носит иерархический характер и одновременно осуществляется на организменном, популяционном и биоценотическом уровнях. Эти процессы тесно связаны между собой: слабая сбалансированность на одном, требует большой нагрузки.
5. Паразитарные системы не могут существовать и нормально функционировать, если гибель хозяина от паразита выше, чем коэффициент его естественной элиминации (смертности).
6. Роль паразитов эукариот, как фактора, способствующему генетическому разнообразию популяции хозяина, по нашему мнению, значительно преувеличена. Стратегия гельминтов направлена на то, чтобы выжить даже в условиях относительно высокой элиминации хозяина по естественным причинам. Именно это позволяет паразиту завершить свой жизненный цикл, что, в конечном счете, и определяет процесс сосуществования всей паразитарной системы.

Проведенные нами исследования шести паразитарных систем типа «рыбы – гельминты» показали, что популяционное функционирование и регуляцию паразито-хозяинных взаимоотношений отдельных подсистем паразит-хозяин.

Процесс перераспределения численности паразитов в популяции хозяина достигается несколькими путями:

- разными типами возрастной динамики поступления (заражения хозяина) паразитов в популяцию хозяина;
- различной функциональной ролью отдельных возрастных групп хозяина в поддержании численности паразитов;
- различной продолжительностью сезонного поступления гельминтов в популяцию хозяина;
- неодинаковой зараженностью рыб разных полов в отдельные сезоны года и на разных этапах онтогенеза;
- отличиями в зараженности рыб одного пола, находящихся на разных стадиях развития половых гонад;
- трофической дифференциацией хозяина, обуславливающей большую или меньшую экологическую обусловленность процесса инвазии паразитами;
- направленностью первичного процесса заражения рыб паразитами, поступление которых в популяцию хозяина связано с его питанием ими;
- дифференциальной зараженностью рыб с различным уровнем сбалансированности генных систем (при этом особи хозяина, характеризующиеся одним и тем же генотипом, в отдельные сезоны года могут быть инвазированы различным количеством паразитов);
- влиянием на формирование половой структуры раздельно половых видов гельминтов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Беляков В.Д., Голубев Д.Б., Каминский Г.О., Тец В.В.** Саморегуляция паразитарных систем. Л.: Медицина, 1987. 240 с.
- Безр С.А.** Проблема устойчивости паразитарных систем // Теоретические и прикладные проблемы гельминтологии. М., ИНПА РАН, 1998. С. 97-107.
- Добровольский А.А., Евланов И.А., Шульман С.С.** Паразитарные системы: анализ структуры и стратегии, определяющей их устойчивость // Экологическая паразитология. Петрозаводск, 1994. С. 3-43.
- Евланов И.А.** Экологические аспекты устойчивости паразитарных систем (на примере паразитов рыб): Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М., 1993. 41 с.
- Сонин М.Д., Безр С.А., Ройтман В.А.** Некоторые биосоциальные аспекты изучения разнообразия паразитических организмов // Взаимоотношения паразита и хозяина. М., ИНПА РАН, 1999. С. 93-100.
- Шульман С.С., Евланов И.А.** Эволюционно-экологические аспекты происхождения паразитизма // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Вторые Люблинские чтения). Тольятти: Интер-Волга, 1995. С. 115-123.

**ВЛИЯНИЕ ОПТИМАЛЬНОГО ПРОМЫСЛА НА ГЕНЕТИЧЕСКОЕ  
РАЗНООБРАЗИЕ И ДИНАМИКУ МЕНДЕЛЕВСКОЙ  
ЛИМИТИРОВАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ:  
ПОСТОЯННАЯ И ПЕРЕМЕННАЯ ДОЛИ ИЗЪЯТИЯ**

© 2015 О.Л. Жданова<sup>1</sup>, Е.Я. Фрисман<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток*

<sup>2</sup>*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,  
Биробиджан*

**THE EFFECT OF AN OPTIMAL HARVEST ON BOTH GENETIC  
VARIETY AND DYNAMIC BEHAVIOR OF MENDELIAN  
LIMITED POPULATION:  
NON-STATIONARY AND STATIONARY STRATEGY OF HARVEST**  
**Oksana L. Zhdanova<sup>1</sup>, Efim Ya. Frisman<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Institute of Automation and Control Processes of the FEB RAS, Vladivostok*

<sup>2</sup>*Institute of Complex Analysis of Regional Problems of the FEB RAS, Birobidzhan*  
e-mail: axanka@iacp.dvo.ru, frisman@mail.ru

К негативным последствиям хозяйственной деятельности человека можно отнести сокращение и фрагментацию среды обитания, что существенно влияет как на видовое разнообразие, так и на генетическое разнообразие внутри вида [Dalglish, Jacobson, 2005]. Например, исследования нескольких микросателлитных локусов показали крайне высокий уровень генетического дрейфа в Центрально-бразильских популяциях пальм *Euterpe edulis* Mart.–Arecaceae [Gaiotto, 1994]. Это один из ключевых видов, т.к. его плоды служат пищей для птиц и грызунов в течение всего года, а, кроме того, активно используются в кулинарии. Проблема утраты генетического разнообразия затрагивает многие виды, и в последние годы с помощью молекулярных методов проводится множество исследований [Avisé, 1998], направленных на определение скорости генетического дрейфа с последующим привлечением внимания специалистов по сохранению биоразнообразия.

С другой стороны, решению задач оптимального управления промысловыми видами посвящено множество работ (например, [Скалецкая и др., 1979; Абакумов, 1993; Srinivasu, Ismail, 2001; Braumann, 2002]). Получены условия существования стационарных стратегий оптимального управления и условия стабильности поведения численности эксплуатируемой популяции. Показано, что во многих ситуациях, когда в отсутствие управления в популяциях может существовать псевдостochasticкий хаотический режим динамики, оптимальное управление объемом и структурой изъятия приводит к стабилизации численности и повышает устойчивость системы (например, [Скалецкая, 1985; Dilão, 2004]). При этом генетика популяции, как правило, не рассматривается. Естественным образом возникает вопрос: возможна ли потеря адаптивного разнообразия вида при оптимальной эксплуатации либо, наоборот, сохранение генетического разнообразия?

В нашей работе мы попытаемся ответить на этот вопрос, рассмотрев весьма простую модельную ситуацию – эволюцию одного адаптивного локуса с двумя вариантами гена (аллелями):  $A$  и  $a$ .

$$\begin{cases} x_{n+1} = \bar{W}_n(x_n, q_n)x_n, \\ q_{n+1} = q_n (W_{AA}(n)q_n + W_{Aa}(n)(1-q_n)) / \bar{W}_n(x_n, q_n), \end{cases} \quad (1)$$

где  $\bar{W}_n(x_n, q_n) = W_{AA}(n)q_n^2 + 2W_{Aa}(n)q_n(1-q_n) + W_{aa}(n)(1-q_n)^2$  – средняя приспособленность популяции в  $n$ -ом поколении;  $x_n$  – численность популяции в  $n$ -ом поколении;  $q_n$  – частота аллеля  $A$  в  $n$ -ом поколении;  $(1-q_n)$  – частота аллеля  $a$  в  $n$ -ом поколении;  $W_{AA}(n)$ ,  $W_{Aa}(n)$ ,  $W_{aa}(n)$  – приспособленности генотипов  $AA$ ,  $Aa$ ,  $aa$  – соответственно, в  $n$ -ом поколении; приспособленности экспоненциально зависят от численности:  $W_{ij} = \exp(R_{ij}(1-x_n/K_{ij}))$ , соответственно каждый генотип характеризует его ресурсный ( $K_{ij}$ ) и мальтузианский ( $R_{ij}$ ) параметры; первый из этих параметров показывает, насколько приспособлен соответствующий генотип к ограниченности ресурсов, второй – скорость размножения каждого генотипа в отсутствие плотностного лимитирования или репродуктивный потенциал. Предполагается, что все генотипы имеют равную приспособленность, если численность популяции равна  $x^*$ .

Условия существования и разрушения генетического полиморфизма модели эволюции лимитированной однолокусной диаллельной менделевской популяции диплоидных организмов (1), а так же результаты исследования ее динамического поведения приведены в [Жданова и др., 2003].

Введем в модель (1) промысел с постоянной долей изъятия  $u$ :

$$\begin{cases} x_{n+1} = x_n \bar{W}_n(1-u), \\ q_{n+1} = q_n (W_{AA}q_n + W_{Aa}(1-q_n)) / \bar{W}_n, \\ \bar{W}_n = W_{AA}q_n^2 + 2W_{Aa}q_n(1-q_n) + W_{aa}(1-q_n)^2. \end{cases} \quad (2)$$

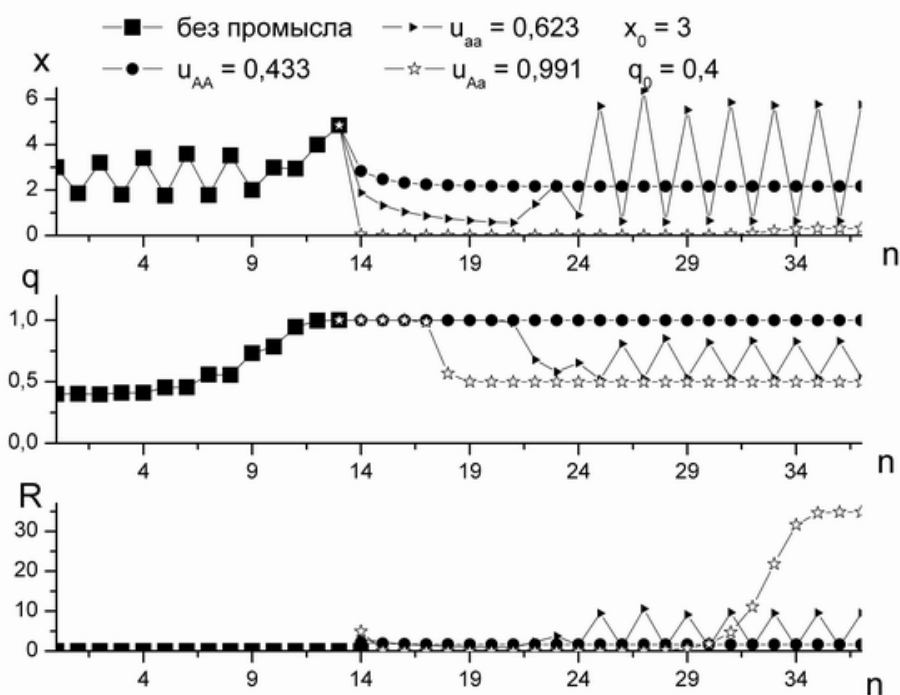
В общем случае,  $u \in [0,1]$ ; произвольный выбор доли изъятия может сопровождаться недоловом или переловом. Под недоловом понимается ситуация, когда эксплуатация слабая, т.е. популяцию можно эксплуатировать более интенсивно, получая при этом больший объем вылова в течение длительного времени. При перелове популяция либо вымирает, либо в ней устанавливается низкий уровень численности, сопровождающийся меньшим объемом вылова, чем тот, который можно было бы получить при менее интенсивной эксплуатации. Под оптимальным промыслом понимают такой уровень изъятия из популяции, который обеспечивает стабильный максимальный «доход» от промысла при условии невырождения популяции. Рассмотрим влияние оптимального промысла на генетическую структуру популяции.

Поскольку модель эксплуатируемой популяции (2), может иметь три стационарные точки: одну полиморфную и две мономорфные; в общем случае существует три доли изъятия:  $u_{AA}$ ,  $u_{aa}$  и  $u_{Aa}$  – оптимизирующие вылов в каждом равновесии соответственно.

Результаты аналитического исследования [Фрисман и др., 2010] стационарных состояний модели эксплуатируемой популяции (2) показывают, что оптимальный промысел с постоянной долей изъятия способен изменить устойчивость стационарных точек модели, что, в свою очередь, может привести не только к смене характера динамического режима системы, но и к существенному изменению генетического состава популяции. Причем если в одних случаях (при небольших репродуктивных потенциалах) оптимальный промысел лишь несколько уменьшает размер популяции,

не изменяя ее динамического режима и генетического состава; то в других (когда присутствуют генотипы с большим репродуктивным потенциалом) последствия промысла могут быть весьма неожиданны, и решающим может оказаться не только выбор доли изъятия, но и начальные параметры популяции. Проиллюстрируем вышесказанное несколькими результатами численного моделирования.

На рис. 1 представлен пример популяции, которая теряет генетическое разнообразие, если ее не эксплуатировать, в зависимости от начальных условий достигается одно из мономорфных равновесий:  $q=0$  или  $q=1$  (рис. 1; популяционные параметры:  $K_{AA}=5$ ,  $K_{Aa}=2$ ,  $K_{aa}=3$ ,  $R_{AA}=1$ ,  $R_{Aa}=6.4$ ,  $R_{aa}=1.6$ , эксплуатация началась после 13 поколения, когда популяционные показатели уже почти достигли стационарного уровня:  $q_{13}=0,99999$ ,  $x_{13}=4,85$ ). В этом случае эксплуатация популяции с наибольшей интенсивностью  $u_{Aa}=0.991$  позволяет сохранить генетическое разнообразие и максимизировать улов  $R=34,81$ , достигается устойчивое полиморфное равновесие  $q=0,498$ ,  $x=0,31$ ; в то время как выбор минимальной доли изъятия  $u_{AA}=0,433$  приводит к вытеснению одного из аллелей и стабилизации изъятия на уровне  $R=1,48$  (при мономорфизме  $aa$ ) или  $R=1,65$  (при мономорфизме  $AA$ ). Эксплуатация популяции с интенсивностью  $u_{aa}=0,623$  приводит к дестбилизации динамики численности, генетического состава и, как следствие, величины изъятия; при этом полиморфизм сохраняется, а средний улов достигает уровня  $R=5,29$ .



**Рис. 1. Сохранение генетического разнообразия в результате промысла; стабилизация динамики.**

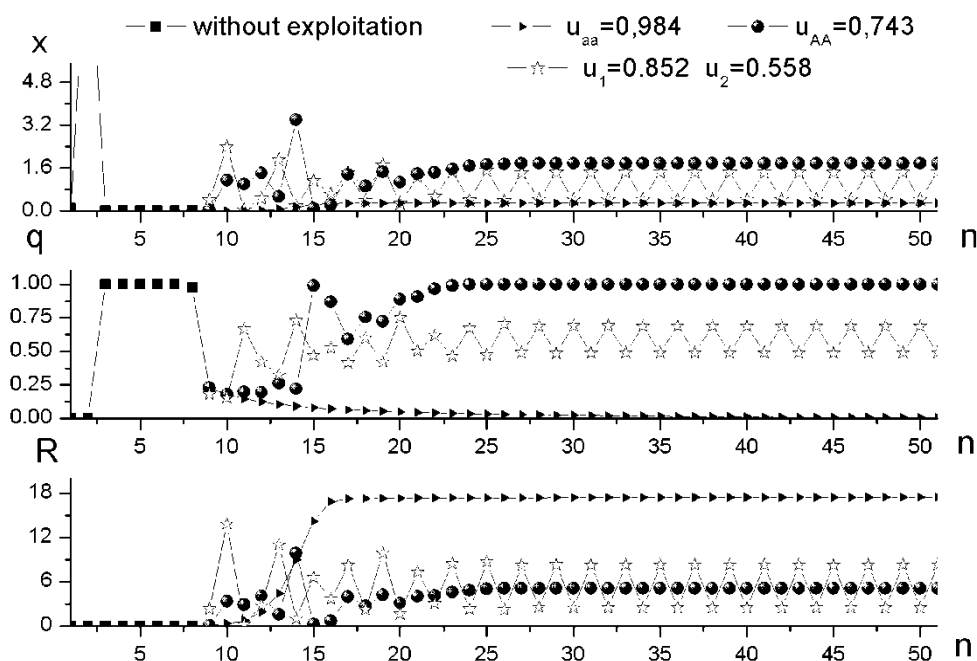
В некоторых случаях, например, когда численность популяции испытывает сильные колебания, представляется нецелесообразным изымать постоянную долю популяционной численности на пиках и спадах; поскольку вылов при депрессии не дает ощутимой прибыли и, кроме того, препятствует скорейшему восстановлению популяции. Предполагая, что система имеет устойчивый 2-цикл, т. е. популяция



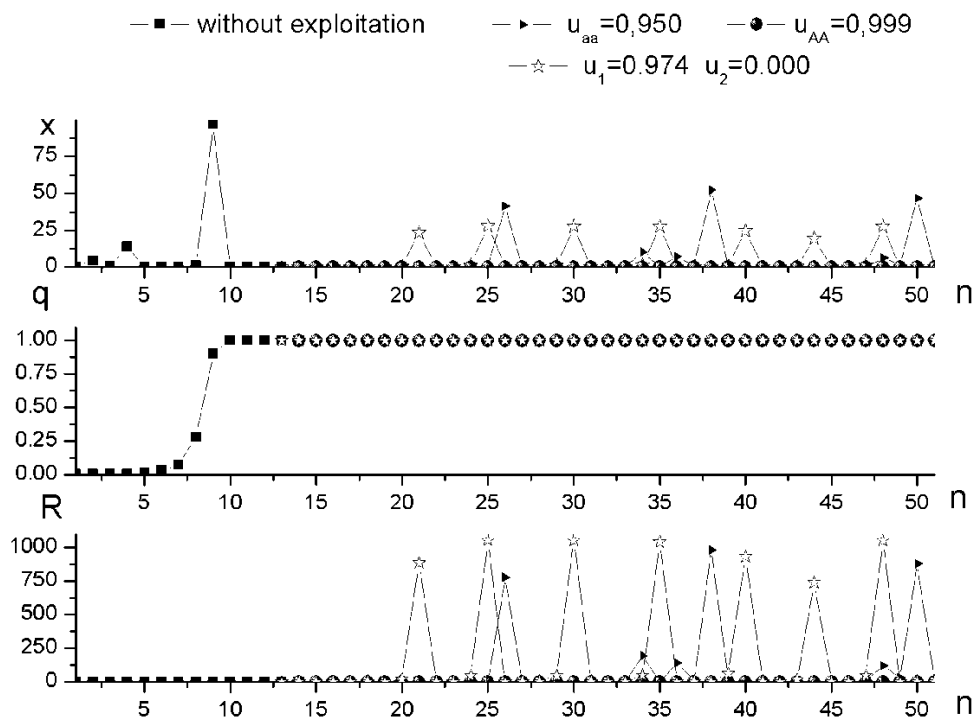
может демонстрировать двухлетние колебания с численностью  $x_1$  и  $x_2$  в четные и нечетные годы, соответственно; рассчитаем две оптимальные доли вылова —  $u_1$  и  $u_2$ . В годы, когда численность популяции минимальна, изъятие будет соответствовать меньшей доле.

На рис. 2 представлен пример популяции, которая теряет свое генетическое разнообразие в результате естественного отбора (параметры популяции:  $K_{AA}=5$ ,  $K_{Aa}=1,5$ ,  $K_{aa}=1,49$ ,  $R_{AA}=2,1$ ,  $R_{Aa}=5,04$ ,  $R_{aa}=5,11$ ,  $x_0=0,1$ ,  $q_0=0,00001$ ; эксплуатация начинается после 8-го поколения). Здесь нет полиморфного равновесия, неэксплуатируемая популяция оказывается генетически мономорфной ( $q=1$ ), динамика численности характеризуется циклом длины два. Можно определить только две доли вылова  $u_{AA}$  и  $u_{aa}$ , которые оптимизируют изъятие в соответствующих генетически мономорфных равновесиях; при этом генетическое разнообразие утрачивается. Применение в этой ситуации стратегии промысла с переменным изъятием (доли вылова  $u_1$  и  $u_2$ ) позволяет сохранить генетическое разнообразие популяции.

На рис. 3 представлен пример популяции, численность которой испытывает резкие колебания, в годы депрессии опускаясь практически до нулевого уровня (популяционные параметры:  $K_{AA}=8$ ,  $K_{Aa}=3,1$ ,  $K_{aa}=3$ ,  $R_{AA}=8$ ,  $R_{Aa}=3,88$ ,  $R_{aa}=3,94$ ,  $x_0=0,1$ ,  $q_0=0,001$ ). Эксплуатация этой популяции не приводит к быстрой стабилизации её динамики. Выбор постоянной доли изъятия  $u_{aa}=0,950$  дает средний объем вылова  $R=78,8$ ;  $u_{AA}=0,999$  -  $R=3,14 \cdot 10^{-8}$ , эксплуатация с переменной долей изъятия  $\{u_1=0,974$  и  $u_2=0,0\}$  позволяет достичь уровня  $R = 174,9$  (усреднение проведено за период 40 поколений эксплуатации). Таким образом, промысел с переменной долей изъятия в этом случае позволяет ускорить восстановление численности популяции в годы депрессии и, как следствие, увеличить совокупный объем изъятия.



**Рис. 2. Сохранение генетического разнообразия в результате промысла с переменной долей изъятия; стабилизация динамики и потеря генетического разнообразия при постоянной доле изъятия.**



**Рис. 3. Эксплуатация популяции, численность которой испытывает резкие колебания.**

Проведенное исследование показывает, что в свободной от эксплуатации популяции за счет ограниченности жизненных ресурсов происходит оптимизация ее генетического состава по ресурсному параметру, т. е. выживают генотипы, наиболее приспособленные к условиям ограниченности жизненных ресурсов. В эксплуатируемой популяции оптимизируется скорость её прироста, и уже в этих условиях фактор ограниченности жизненных ресурсов отступает на второй план, а наиболее приспособленными оказываются генотипы, дающие большее потомство, т. е. обладающие большим репродуктивным потенциалом. Следовательно, оптимальный промысел способен изменить условия естественного отбора и привести не только к изменению динамики численности эксплуатируемой популяции, но и поменять направление генетической эволюции. Причем стратегия промысла с переменной долей изъятия в отдельных случаях оказывается более предпочтительной.

Исследование выполнено при частичной поддержке комплексной программы «Дальний Восток».

#### ЛИТЕРАТУРА

- Абакумов А.И.* Управление и оптимизация в моделях эксплуатируемых популяций. Владивосток: Дальнаука, 1993. 129 с.
- Жданова О.Л., Колбина Е.А., Фрисман Е.Я.* Проблемы регулярного поведения и детерминированного хаоса в математической модели эволюции менделевской лимитированной популяции // Дальневосточный математический журнал. 2003. Т. 4, № 2. С. 289-303.
- Скалецкая Е.И.* Оптимальная стратегия управления эксплуатируемой популяцией с циклически меняющимся параметром // Математическое моделирование в популяционной экологии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 72-80.

- Скалацкая Е.И., Фрисман Е.Я., Шапиро А.П.** Дискретные модели динамики численности популяций и оптимизация промысла. М.: Наука, 1979. 166 с.
- Фрисман Е.Я., Жданова О.Л., Колбина Е.А.** Влияние промысла на генетическое разнообразие и характер динамического поведения менделевской лимитированной популяции // Генетика. 2010. Т. 46, № 2. С. 272-281.
- Avise J.C.** Conservation genetics in the marine realm // J. Heredity. 1998. V. 89. P. 377-382.
- Braumann C.A.** Variable effort harvesting models in random environments: generalization to density-dependent noise intensities // Math. Biosci. 2002. V. 177-178. P. 229-245.
- Dalgleish H.J., Jacobson K.M.A** First assessment of genetic variation among *Morchella esculenta* (Morel) populations // J. Heredity. 2005. V. 96, No. 4. P. 396-403.
- Dilão R., Domingos T., Shahverdiev E. M.** Harvesting in a resource dependent age structured Leslie type population model // Math. Biosci. 2004. V. 189, No. 2. P. 141-151.
- Gaiotto F. A., Grattapaglia D., Vencovsky R.** Genetic structure, mating system, and long-distance gene flow in heart of palm (*Euterpe edulis* Mart.) // J. Heredity. 1994. V. 5. P. 399-406.
- Srinivasu P.D.N., Ismail S.** Global dynamics and controllability of a harvested prey-predator system // J. Biol. Systems. 2001. V. 9, No. 1. P. 67-79.

**О ПРОЯВЛЕНИИ ПОЛИМОРФИЗМА ПО ПРИЗНАКУ STRIATA  
В ПОПУЛЯЦИЯХ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ  
*PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* PALLAS, 1771 (ANURA, AMPHIBIA)  
ЮЖНОГО УРАЛА**

© 2015 Ф.Ф. Зарипова, А.И. Файзулин

*Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти*

**EFFECT OF POLYMORPHISM ON THE BASIS STRIATA  
IN POPULATIONS OF MARSH FROGS *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS*  
PALLAS, 1771 (ANURA, AMPHIBIA) THE SOUTHERN URALS**

**Faliya F. Zaripova, Aleksandr I. Faizulin**

*Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, Togliatti*

e-mail: [faliabio@yandex.ru](mailto:faliabio@yandex.ru), [amvolga@inbox.ru](mailto:amvolga@inbox.ru)

У большого числа представителей рода *Rana* (включая и выделенный в настоящее время род *Pelophylax*) встречаются особи с дорсомедиальной полосой, обозначаемой как морфа или фенотип «striata» [Ищенко, 1978; Hoffman, Blouin, 2000]. Наличие данного признака определяет доминантный аллель диаллельного аутосомного гена, что установлено для озерной *R. ridibunda* [Berger, Smielowski, 1982] и остромордой *R. arvalis* [Щупак, 1977]. Важным моментом при характеристике полиморфизма амфибий является доля особей с фенотипом striata. При обитании земноводных в условиях загрязнения, данные различия могут быть причиной адаптивного преобладания фенотипа striata в популяциях озерной лягушки [Вершинин, 1997; Пескова, 2004].

Цель работы – выявить особенности проявления полиморфизма по признаку striata в популяциях озерной лягушки в условиях Южного Урала, а также выявить особенности аккумуляции тяжелых металлов полосатыми и бесполосыми морфами.

**Материал и методика.** В качестве объектов исследования выбран вид амфибий, устойчивый к антропогенной трансформации местообитаний, эвритопный, населяющий в том числе и урбанизированные территории – озерная лягушка. Анализ полиморфизма проводился путем учета числа полосатых и бесполосых особей в популяции. Оценку антропогенного воздействия проводили по результатам химического анализа проб воды из мест обитания озерной лягушки по содержанию тяжелых металлов (Cu, Zn, Cd, Pb) и других показателей. Анализы проводились атомно-абсорбционным методом на аппарате Contrl A (Германия) в центральной лаборатории Сибайского филиала ОАО «Учалинский горно-обогатительный комбинат», а также в испытательном лабораторном центре филиала ФГУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в РБ» г. Учалы. Анализ состояния биотопов озерной лягушки представлен в таб. 1.

По ранее опубликованным данным о накоплении тяжелых металлов в организме основным загрязнителем является кадмий, аккумулирующийся в печени озерной лягушки [Зарипова и др., 2009]. Анализ накопления в коже меди, цинка, свинца, кадмия выполнен в центральной лаборатории СФ ОАО «УГОК» атомно-абсорбционным методом с расчетом по принятой методике.

**Результаты и обсуждение.** Соотношение доли полосатых и бесполосых особей представлено в табл. 1. Как видно из таблицы, лягушки, обитающие на территории промышленных городов, имеют больше шансов на выживание в водоемах, под-

вергающихся сильным антропогенным воздействиям. Анализ соотношения полосатых и бесполосых особей в двух зонах республики показал высокую долю особей с морфой *striata* в зоне Зауралья (20,6%), а в Предуралье их доля насчитывает 8,8%. На бесполосых особей приходится 17,6 и 53,0% соответственно. Распределение фенотипов среди озерных лягушек можно объяснить географической изменчивостью встречаемости признака «*striata*» в популяциях озерной лягушки.

Таблица 1

**Характеристика местообитаний озерных лягушек по содержанию тяжелых металлов в водоемах для периода исследования и доля полосатых и бесполосых особей**

№	Локалитет	ПДК рыбохозяйственный норматив				n	Морфы	
		по Cu	по Zn	по Pb	по Cd		Striata	Non-striata
<b>Предуралье</b>								
1	Кама	-	-	-	-	16	37,5±12,10	62,5±12,10
2	Затон	<b>76,0</b>	<b>12,3</b>	0,006	<b>16,60</b>	30	65,1±8,70	34,9±8,70
3	Теплое	<b>61,0</b>	<b>7,8</b>	0,04	<b>3,60</b>	28	0	100
4	Баязитово	<b>15,0</b>	<b>3,8</b>	0,002	0,14	12	16,7±10,77	83,3±10,77
5	Алкино	<b>7,0</b>	<b>2,3</b>	0,002	0,04	40	0	100
6	Дема	<b>1,50</b>	0,15	0,090	0,01	16	6,3±6,07	93,8±6,03
7	Локотки	<b>41,0</b>	<b>6,3</b>	0,005	<b>4,40</b>	20	0	100
8	Нагаево	<b>6,0</b>	<b>3,7</b>	0,025	0,50	20	14±7,76	86±7,76
9	Салават	<b>8,0</b>	<b>2,3</b>	0,080	0,08	51	4±2,74	96±2,74
10	Белая	<b>18,0</b>	<b>3,9</b>	0,110	0,20	45	5,0±3,25	95,9±3,25
11	Сабашево	<b>9,0</b>	<b>3,0</b>	0,080	0,02	35	28,0±7,59	72,0±7,59
12	Ишимбай	<b>20,0</b>	<b>5,0</b>	0,370	0,32	19	29,0±10,41	71,0±10,41
13	Колтубанка	<b>17,0</b>	0,61	0,02	0,10	22	9,09±6,13	90,91±6,13
14	Палимовка	0,80	0,42	0,12	0,02	19	0	100
<b>Зауралье</b>								
15	Исяново	<b>9,0</b>	<b>2,6</b>	0,002	0,18	25	15,7±7,28	84,3±7,28
16	Таналык	<b>23,4</b>	<b>44,7</b>	0,061	0,57	31	17,8±6,87	82,2±6,87
17	Казанка	<b>2,6</b>	<b>3,2</b>	0,001	0,06	48	8,6±4,05	91,4±4,05
18	Худолаз	<b>21,3</b>	<b>37,9</b>	0,002	0,60	121	0	100
19	Гадельша	<b>11,0</b>	<b>3,90</b>	0,33	0,20	20	90,00±6,71	10,00±6,71
20	Уртазым	<b>3,0</b>	<b>4,0</b>	-	-	20	85,00±7,98	15,00±7,98

Нами проведен анализ накопления тяжелых металлов полосатыми и бесполосыми особями озерной лягушки в районе исследования (табл. 2). В 4-х популяциях («Теплое», «Алкино», «Локотки», «Худолаз») полосатые особи не обнаружены, в остальных преобладают бесполосые особи, за исключением популяций «Затон», в черте г. Уфа.

По данным табл. 2 видно, у бесполосых происходит наибольшее, за исключением свинца, накопление кадмия, цинка, меди в условиях среднего природного фона и высоко антропогенной трансформации (район г. Салават). В условиях высокого природного фона и техногенного загрязнения водоемов горно-обогатительными предприятиями, для популяции «Худолаз» также у бесполосых особей наблюдается более высокое накопление тяжелых металлов, за исключением цинка – меди, свин-

ца, кадмия. Следует отметить, что в условиях критического загрязнения – выборка из популяции «Таналык», накопление меди и свинца ниже, чем у полосатых особей.

Таблица 2

**Накопление тяжелых металлов в коже озерных лягушек  
(по сухой массе) полосатых и бесполовых морф**

Популяции, морфа			Медь	Цинк	Свинец	Кадмий
Предуралье						
Теплое	Кожа (М)	бесполовые	0,18	1240,46	11,83	11,27
	Вода (мг/дм <sup>3</sup> )		0,061	0,078	0,004	0,018
Затон	Кожа (М)	бесполовые	1032,63	1823,70	20,49	199,07
	Вода (мг/дм <sup>3</sup> )		0,076	0,123	0,0006	0,083
Локотки	Кожа (М)	бесполовые	0,25	837,62	7,43	21,48
	Вода (мг/дм <sup>3</sup> )		0,041	0,063	0,0005	0,022
Белая	Кожа (М)	полосатые	5,83	94,09	0,15	1,32
		бесполовые	11,04	109,97	0,06	1,86
	Вода (мг/дм <sup>3</sup> )		0,018	0,039	0,011	0,001
Зауралье						
Худолаз	Кожа (М)	полосатые	57,97	735,87	8,89	3,77
		бесполовые	81,34	736,32	14,31	48,42
	Вода (мг/дм <sup>3</sup> )		0,021	0,379	0,0005	0,003
Таналык	Кожа (М)	бесполовые	7,51	862,85	5,01	14,98
	Вода (мг/дм <sup>3</sup> )		0,023	0,447	0,008	0,004

По существующим данным у морфы *striata* остромордой лягушки отмечается снижение накопления металлов, кроме железа, что определяет преобладание данной морфы на Урале [Шарыгин, 1980]. Наши данные из табл. 2 показывают, что только накопление кадмия ниже у особей озерной лягушки с морфой *striata* в Предуралье (г. Салават, р. Белая) и Зауралье (г. Сибай, р. Худолаз). Следует отметить, что в условиях Республики Башкортостан – территории с высоким фоновым содержанием в среде меди, цинка и кадмия – в большинстве популяций озерной лягушки преобладают бесполовые особи. Увеличение доли бесполовых особей данного вида характерно для сопредельных с Республикой Башкортостан регионов – в восточных районах Республики Татарстан [Замалетдинов, 2003; 2007] и в Самарской области (окр. пос. Яблоня, Похвистневского района; наши данные).

У полосатых особей остромордых лягушек повышен общий уровень окислительно-восстановительных процессов [Добринский, Малафеев, 1974] и уровень содержания гемоглобина [Ищенко, 1978; Шарыгин, 1980]. Распределение доли полосатых и бесполовых особей связывают с особенностями местообитаний – наличием водно-воздушной растительности (где проявляется криптическое значение дорсомедиальной полосы), а также скорости течения водотока [Лада, 1990].

Таким образом, наши данные подтверждают выводы В.Л. Вершинина [2008] о проявлении адаптационных свойств морфы *striata* у представителей рода *Rana*. При этом наблюдаются географические особенности в распределении полосатых морф озерной лягушки, не связанные с уровнем тяжелых металлов в местообитаниях. В большинстве литературных данных отмечается увеличение доли особей мор-

фы *striata* в условиях антропогенного воздействия городов Урала [Вершинин, 2008]. По нашему мнению, в условиях техногенного загрязнения меньшее накопление тяжелых металлов может свидетельствовать о проявлении адаптивной реакции. По данным С.А. Шарыгина [1980], полосатые особи *striata* остромордой лягушки накапливают, в отличие от бесполосых, в 5 раз меньше стронция – 90, марганца в 3,5 раза, хрома в 5 раз, никеля в 4 раза, олова в 6 раз, цинка в 2,5 раза меньше, за исключением железа, которое полосатые особи накапливают в 2 раза больше. Более низкое накопление данных металлов в организме полосатых особей *R. arvalis* обуславливает высокую встречаемость полосатых особей в Уральском регионе [Шарыгин, 1980].

Наши данные (табл. 2) по озерной лягушке из Предуралья показывают снижение накопления в ряду медь (в 1,9 раз) → кадмий (в 1,4 раза) → цинк (в 1,2 раза), при этом полосатые особи накапливают свинец в среднем в 2,5 раза больше, чем бесполосые. В Зауралье ряд снижения накопления имеет вид: кадмий (в 12,8 раза) → свинец (в 1,6 раз) → медь (в 1,9 раза), цинк накапливается у полосатых и бесполосых на одном уровне.

Для полосатой морфы остромордой лягушки выявлены следующие физиологические особенности. Шварц С.С. и Ищенко В.Г. [1968] указывают на высокую чувствительность особей морфы *striata* у *R. arvalis* к «заморным» явлениям и их более высокую энергоёмкость. Также у сеголетков *R. arvalis* установлено более высокое выделение CO<sub>2</sub> в единицу времени на 1 г массы у *striata* по сравнению с бесполосыми морфами выше в 1,5-2 раза [Добринский, Малафеев, 1974]. Данная особенность обуславливает у них высокую миграционную способность и засухоустойчивость [Ищенко, 1978]. В другой работе [Рункова, 1975] показано, что сеголетки полосатой морфы у остромордой лягушки обладают низкой чувствительностью к тироксину, связанную с исходно высоким уровнем окислительно-восстановительных процессов. В целом отмечено более раннее половое созревание и короткая общая продолжительность жизни у полосатых особей [Леденцов, 1990]. Исследование натриевой проницаемости кожи *R. arvalis* [Вершинин, Терешин, 1999] показало существенное ее снижение (более чем в 3 раза) у полосатых особей по сравнению с бесполосыми. Данные физиологические особенности приводят к усилению легочного дыхания, что обуславливает высокое содержания железа в организме полосатых особей остромордой лягушки [Вершинин, 2008].

Сходный тип наследования позволяет предполагать, что подобные физиологические механизмы характерны и для полосатых особей озерной лягушки. Данные табл. 2 подтверждают более низкое накопление морфами *striata* отдельных видов металлов. С другой стороны, в условиях высокого техногенного и природного уровня территории Республики Башкортостан преобладают популяции, где доля полосатых особей незначительна или они отсутствуют. Данный факт не согласуется с выводами А.С. Шарыгина [1980] о влиянии геохимической провинции Урала на встречаемость в популяции особей с дорсомедиальной полосой. По нашим данным, для Зауралья также отмечается доминирование полосатых особей остромордой лягушки по сравнению с Предуральем [Зарипова и др., 2014].

Исследования выполнены при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований № 14–04–31315 мол\_а.

## ЛИТЕРАТУРА

- Вершинин В.Л.** Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 47 с.
- Вершинин В.Л.** Морфа *Striata* у представителей рода *Rana* (Amphibia, Anura) – причины адаптивности к изменениям среды // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69, № 1. С. 65-71.
- Вершинин В.Л., Терешин С.Ю.** Физиологические показатели амфибий в экосистемах урбанизированных территорий // Экология. 1999. №3. С. 283-287.
- Добринский Л.Н., Малафеев Ю.М.** Методика изучения интенсивности выделения углекислого газа мелкими пойкилотермными животными с помощью оптико-акустического газоанализатора // Экология. 1974. № 1. С. 73-78.
- Замалетдинов Р.И.** Экология земноводных в условиях большого города (на примере г. Казани): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2003. 24 с.
- Замалетдинов Р.И.** Географическая изменчивость цветового полиморфизма зеленых лягушек в Республике Татарстан // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 10. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. С. 61-65.
- Зарипова Ф.Ф., Файзулин А.И., Кузовенко А.Е., Конькова А.М.** Амфибии урбанизированных территорий Республики Башкортостан // Изв. Самар. НЦ РАН. 2014. Т. 16, № 1. С. 148-151.
- Зарипова Ф.Ф., Файзулин А.И., Юмагулова Г.Р.** Содержание тяжелых металлов в печени озерной лягушки *Rana ridibunda* Pallas, 1771 Башкирского Зауралья // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. 2009. № 6. С. 145-146.
- Ищенко В.Г.** Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука, 1978. 148 с.
- Лада Г.А.** О генетическом полиморфизме озерной лягушки в Центральном Черноземье // Материалы 4-го Всесоюз. совещ. «Фенетика популяций». М., 1990. С. 151-152.
- Леденцов А.В.** Динамика возрастной структуры и численности репродуктивной части популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.): Автореф. Дисс ... канд. биол. наук. Свердловск, 1990. 18 с.
- Пескова Т.Ю.** Адаптационная изменчивость земноводных в антропогенно загрязненной среде: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Тольятти, 2004. 36 с.
- Рункова Г.Г.** Опыт применения некоторых методов математического планирования эксперимента в эколого-биологических исследованиях // Математическое планирование эксперимента в биологических исследованиях. Свердловск, 1975. Вып. 97. С. 18-104.
- Шарыгин С.А.** Микроэлементы в организме некоторых амфибий и рептилий и их динамика под влиянием антропогенных факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1980. 24 с.
- Шварц С.С., Ищенко В.Г.** Динамика генетического состава популяций остромордой лягушки // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 1968. Т.73. №4. С. 127-134.
- Щупак Е.Л.** Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки // Информационные материалы института экологии растений и животных. Свердловск: ИЭРиЖ УрО АН СССР, 1977. С. 36.
- Berger L., Smielowski J.** Inheritance of vertebral stripe in *Rana ridibunda* Pall. (Amphibia, Ranidae) // Amphibia-Reptilia. 1982. V. 3. P. 145-151.
- Hoffman E.A., Blouin M.S.** A review of color and pattern polymorphisms in anurans // Biol. J. Linnean Soc. 2000. V. 70, No. 4. P. 633-665.



# ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ: СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

© 2015 Т.Д. Зинченко, В.К. Шитиков

*Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти*

## POPULATION STRUCTURE OF AQUATIC ECOSYSTEMS: STATISTICAL ANALYSIS

**Tatyana D. Zinchenko, Vladimir K. Shitikov**

*Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, Togliatti*

e-mail: tdz@mail333.com

Основной задачей гидроэкологии является исследование структуры взаимодействующих популяций, совместно распределенных в пространстве и времени и находящихся под воздействием изменяющихся факторов окружающей среды. Традиционно биотическая составляющая гидроэкосистем изучается на уровне таксоценозов – совокупностей организмов, составляющих сообщество и объединяемых по принадлежности к некоторому таксономическому рангу (тип, класс семейство, род, вид). В соответствии с экосистемной концепцией многолетние исследования обычно подчиняются главной цели – оценке состояния экосистемы и условий гомеостаза ее основных биотических компонентов (популяций и биоценозов), а также определению роли отдельных видов с учетом всего комплекса трофических, конкурентных и других взаимоотношений на всех структурно-функциональных уровнях [Кожова, Павлов, 1982].

*Популяцию* можно охарактеризовать как группу организмов одного вида, которая представляет собой устойчивую целостность и входит в состав экосистемы как один из ее структурных элементов. Тогда *сообщество* определяется как комплекс большого числа взаимосвязанных популяций разных видов, которые обладают способностью к саморегуляции и самовоспроизведению и локализируются на участке с более или менее однородными параметрами абиотической среды.

*Целостность* популяции определяется протяженностью в пространстве, длительностью существования во времени, генетической общностью и функциональным единством. «Популяция иначе может быть определена как группа особей, вероятность скрещивания которых друг с другом велика...» [Пианка, 1981, с. 110]. Целостность популяции проявляется в её внешних отношениях к ресурсам или другим видам сообщества или биоценоза.

Популяциям, как совокупностям организмов, характерны такие статистические параметры, как мгновенная и динамическая численность, распределение в пространстве, рождаемость, смертность, половая, возрастная, хорологическая и другие структуры. В общем виде обилие популяции в некоторый момент времени ( $N_{i+1}$ ) будет величиной производной от исходной численности ( $N_i$ ), числа рожденных ( $R$ ) и умерших ( $D$ ) особей, а также числа особей иммигрантов ( $I$ ) и эмигрантов ( $E$ ):  $N_{i+1} = N_i + R - D + I - E$ . Наиболее универсальный и информативный показатель – *плотность популяции*, выраженная в биомассе или числе особей на единицу объема или площади ( $г/м^3$ ,  $г/м^2$ ,  $экз./м^3$ ,  $экз./м^2$  и т. п.).

Мгновенная и точечная оценка плотности может производиться методами подсчета на основе сравнительно небольших выборок образцов, взятых в установленных участках водоемов. Адекватная оценка стационарных и динамических па-

раметров популяций зависят как от полноты охвата пространственно-временных условий функционирования сообществ, частоты отбора проб, так и от корректности последующей математической обработки. Все это является непростой задачей, т. к., например, в популяциях с синхронным развитием особей характер изменений численности и биомассы могут резко отличаться во времени и пространстве; возможны «вспышки», т. е. массовое развитие одного вида, и другие малообъяснимые стохастические флуктуации. Выявленный нами массовый вылет имаго нового для науки вида двукрылых из семейства Chironomidae *Tanytarsus kharaensis* в соленой реке Хара с единовременной численностью личинок в несколько десятков тысяч особей на м<sup>2</sup>, может служить примером *реактивации*, объясняемой сезонными климатическими особенностями аридного региона.

*Протяженность* популяции обычно характеризуется областью распространения или *ареалом*. Ареал популяции не остается постоянным во времени: под влиянием совокупности внешних факторов он может смещаться, расширяться, уменьшаться, пульсировать, фрагментироваться. Характерной особенностью организации гидробиологических сообществ является мозаичность, а чаще и «пятнистость» их строения. Поэтому протяженность является, вероятно, наименее определенной из количественных характеристик популяций гидробионтов.

Если допустить совмещение границ ареала с бассейном водотока, то в пределах этого пространства «степень благоприятности» условий для любой популяции окажется неоднозначной. Разработка математических моделей, описывающих пространственную и временную изменчивость популяционной плотности или оценивающих направления перераспределения и миграций гидробионтов, имеет не только теоретическое, но и практическое значение, обеспечивая, например, при анализе динамики чужеродных видов экономически эффективную их продуктивность, рациональное использование водных ресурсов.

Комбинации видов, совместно обитающих в одних биотопах, зачастую определяются не только очевидными трофодинамическими отношениями в сообществе. П. Джиллер [1988, с. 29] отмечал «существование различных типов местообитаний, которые можно сгруппировать в биомы, подразумевает некую форму конвергенции сообществ». Отмечаемые ассоциации совместно обитающих видов зачастую относятся к разным жизненным формам (зоопланктон, мейобентос, макрозообентос, перифитон, нейстон и т. д.) и определяются не только трофическими отношениями в сообществе, но адаптационным характером обитания в микробиотопах, основанных на мутуализме, комменсализме или иных формах протокооперации.

Например, в гипергалинных реках аридных территорий (бассейн оз. Эльтон) выделяются *консорции*, т. е. эволюционно сложившиеся совокупности популяций, которые на некоторых фазах жизненного цикла, находятся в тесных контактных отношениях и взаимно зависят друг от друга через эндобионтную, эпибионтную и экзобионтную формы жизни [Раменский, 1952]. Это позволяет сообществам гидробионтов совместно адаптироваться к специфическим экстремальным условиям обитания. Статистически это выражается в том, что экологические ниши групп видов, имеющих сходные диапазоны толерантности к внешним факторам, но принадлежащих к разным жизненным формам, в значительной степени перекрываются. Так при попарном сравнении матриц дистанций между изучаемыми биотопами, сформированных по видовому составу макрозообентоса, мейобентоса и зоопланктона, мы получили статистически значимые коэффициенты матричной корреляции Мантеля между этими жизненными формами  $R^2 = 0,47 \div 0,64$ .

Несмотря на отдельные удачные попытки моделирования водных экосистем [Меншуткин, 1993; Астраханцев и др. 2003], практическое решение задачи совместного учета воздействия факторов внешней среды и внутриценотических отношений, к сожалению, пока не находит своего воплощения. Принятие гипотезы простой аддитивности свойств природного сообщества и полное игнорирование эффектов межпопуляционных взаимодействий приводят к сомнительным суждениям относительно роли отдельных экологических факторов в функционировании таксоценозов и одночленным уравнениям, имеющим весьма ограниченную научную и практическую ценность [Фёдоров, 2004]. С другой стороны, игнорирование параметров окружающей среды при моделировании внутренних закономерностей отношений между популяциями также не соответствуют объективным законам теоретической биологии и такие модели практически плохо обобщены [Lotka, 1925; Volterra, 1931; Gause, 1934 – цит. по: Розенберг, 2013].

Было бы абсурдным и бессмысленным проводить статистический анализ влияния факторов на каждый вид в отдельности, записывая тысячи уравнений такой связи. Матрицы только парного взаимодействия видов должны состоять из миллионов коэффициентов, которые нужно обосновать экспериментально или расчетным путем. Выходов из этого «проклятия размерности» видится пока немного: а) сосредоточиться на изучении доминирующих таксонов; б) провести скрининг информативных видов-биоиндикаторов; в) создать систему анализа водных экосистем с использованием унифицированных методов. Однако ориентация только на учет крупных таксономических групп не дает понимания истинных процессов, происходящих в экосистеме [Шитиков и др., 2005, 2012; Зинченко, 2011, Особенности пресноводных..., 2011; Шитиков, Зинченко, 2011].

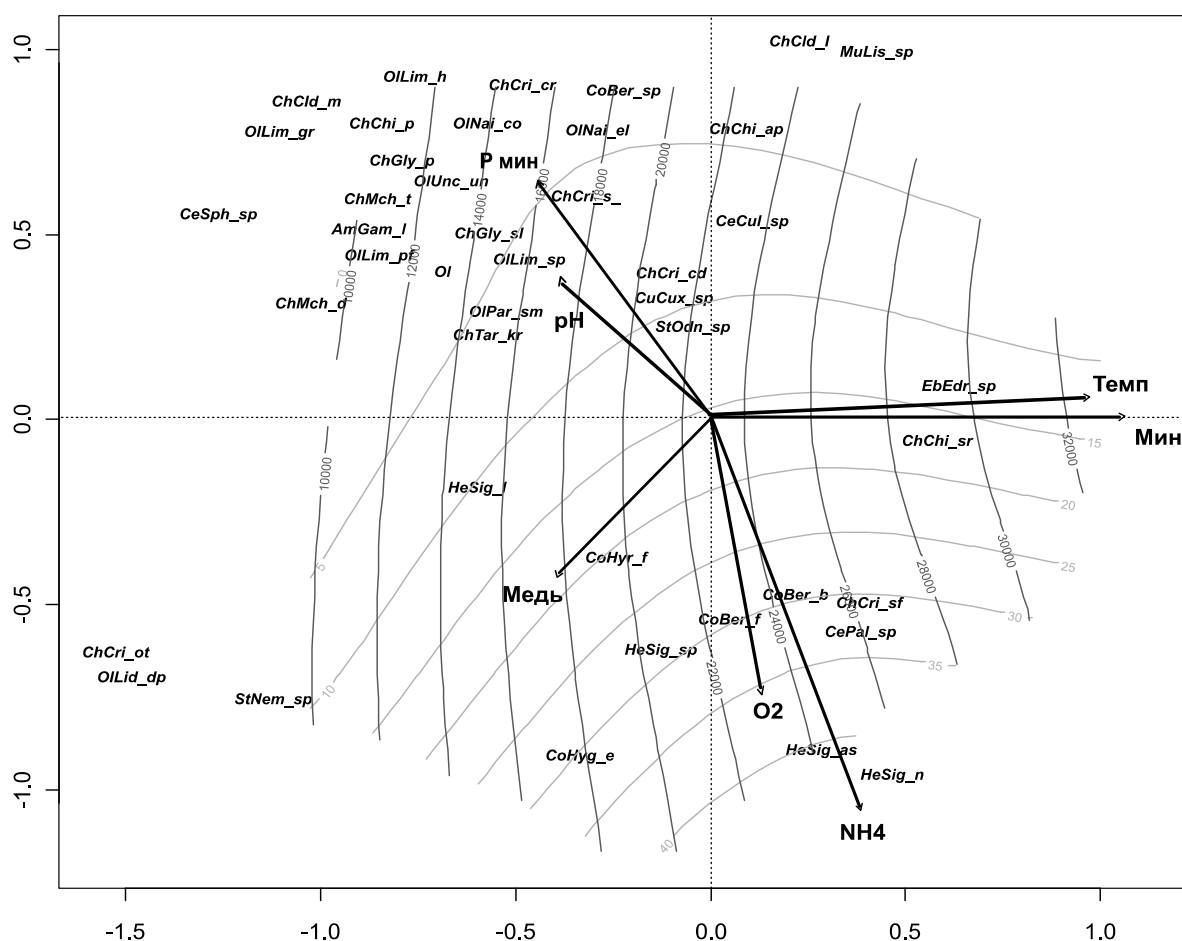
Многолетние исследования сообществ разного типа убеждают нас в необходимости использовать дифференцированный подход к оценке популяционной плотности с позиций экологической роли каждого таксоценоза в сообществе. Здесь главенствует принцип «песочных часов», согласно которому в каждой экосистеме можно выделить «ключевой» (не обязательно доминирующий) компонент и взаимозаменяемые группы. Любое изменение численности ключевой группы приводит к резкому сдвигу метаболизма всей экосистемы. При этом широкая вариабельность плотности части взаимозаменяемых популяций может не оказывать существенного влияния на функционирование сообщества в целом.

Градиенты пространственно-временной изменчивости видовой структуры водных сообществ, как правило, выражаются через некоторую *последовательность смены* экоморф, каждая из которых представляет собой совокупность популяций определенных видов и их ценозов. В общем случае, когда требуется рассмотреть влияние многих факторов на изменение видового состава, причем некоторые из них могут быть зависимыми друг от друга, наиболее эффективно использование методов многомерной ординации [Шитиков и др., 2012]. Такие алгоритмы прямой ординации как *канонический анализ соответствий* (Canonical Correspondence Analysis, CCA) или *неметрическое многомерное шкалирование* (Nonmetric Multidimensional scaling, NMDS) позволяют оптимально проецировать на плоскость («триплот») одновременно векторы гидрохимических параметров и координаты точек, соответствующих станциям наблюдения и показателям обилия видов.

Ниже представлен пример ординационного анализа многолетних данных исследований (2006-2014 гг.) 7 соленых рек Приэльтона [Зинченко и др., 2010]. Для статистической обработки использованы пробы макрозообентоса, взятые в августе (107 проб, 25 станций) с анализом 43 видов и 16 измеренных факторов среды,

включая: рН, придонную температуру воды, биогенные компоненты, ионы металлов, общую минерализацию и др.

Многомерный ординационный анализ проводили методом неметрического шкалирования, выполняющего оптимальное проецирование матрицы гидробиологической съемки на плоскость с координатными осями  $NMDS_1$ – $NMDS_2$  – (рис. 1). Этот метод обеспечивает минимально возможные искажения взаимной упорядоченности видов, представленных матрицей расстояний  $D$  и не требует от исходных данных априорных предположений о характере статистического распределения.



**Рис. 1. Ординационная диаграмма NMDS видового состава макрозообентоса 7 малых рек Приэльтонья на 25 участках;**  
 стрелками и изономами показано влияние факторов среды: минерализация (Мин, изономы темно-серого цвета), содержание в воде аммонийного азота ( $NH_4$ , изономы серого цвета), минерального фосфора (P мин), меди и растворенного кислорода, температуры и рН в придонном слое.

В составе ординационных процедур NMDS пакета *vegan* статистической среды R [Oksanen et al., 2011] предусматривается выполнение следующих действий:

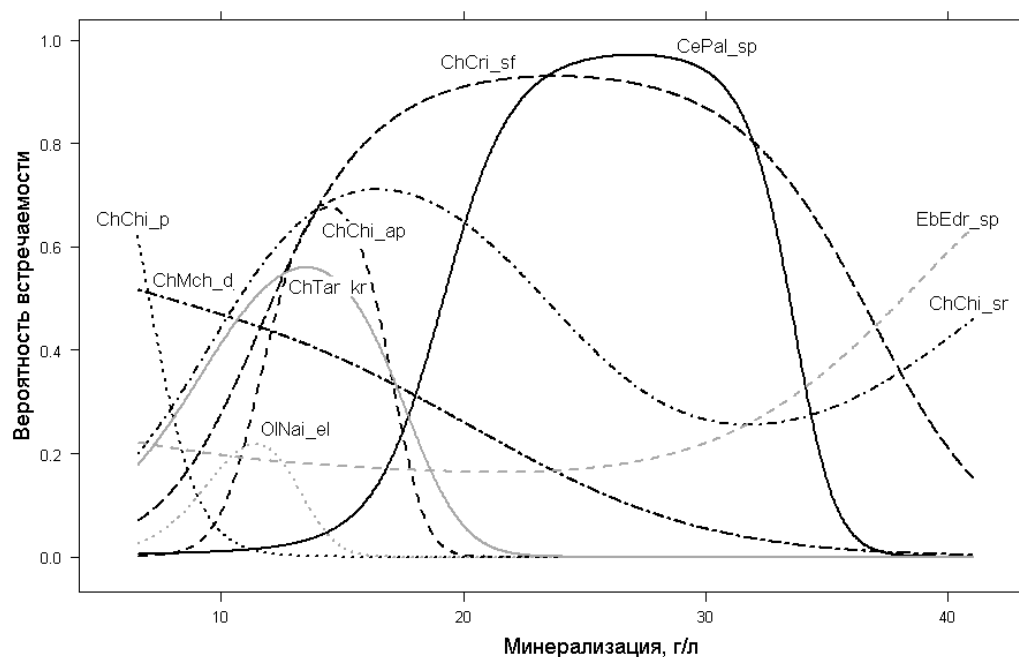
- оценивается наилучшая мера дистанции и рассчитываются расстояния  $d_{ij}$  (в нашем случае – по Брей-Кёртису) между каждой парой станций из 25 в пространстве 43-х видов;

- формируется обобщенная диаграмма в пространстве двух шкал, на которую проецируются местообитания таким образом, чтобы расстояния между парами точек были бы тесно связаны с их экологическим подобием (на рис. 1 не показаны);
- оцениваются координаты точек каждого вида, которые помещаются в центры тяжести распределения их популяционной плотности относительно местообитаний;
- вычисляются корреляционные зависимости между осями ординации и каждым фактором окружающей среды; из центра координат стрелками проводятся дополнительные оси физических градиентов.

Ориентация осей градиентов зависит от силы связи факторов среды с каждой из двух шкал, а длина – от величины квадрата коэффициента корреляции. На рис. 1 показаны только 7 параметров из 16, которые оказались статистически значимыми при  $p < 0.05$ .

Косинус угла между стрелкой, исходящей из начала координат к проекции вида, и стрелкой фактора среды равен коэффициенту корреляции между ними, который может принимать как положительное, так и отрицательное значение. Для более наглядной оценки положения экологического оптимума вида относительно анализируемого физического фактора может быть выполнено автоматическое кусочно-линейное сглаживание результатов моделирования и построение изомов поверхности распределения ведущих факторов в пространстве ординационных осей. На рис. 1 эта операция была выполнена для общей минерализации и содержания аммонийного азота.

Все множество видов, представленное на рис. 2, можно разделить на несколько групп.



**Рис. 2. Кривые распределения частот встречаемости 9 видов макрозообентоса в зависимости от минерализации (г/л), полученные по данным 107 проб из соленых рек Приэльтонья с использованием аддитивных моделей логит-регрессии**

Так, в верхнем левом квадранте располагаются в основном эврибионтные виды хирономид *Chironomus plumosus* (ChChi.p), *Microchironomus deribae* (ChMch.d), *Tanytarsus kharaensis* ChTar.kr) и олигохет *Nais elinguis* (OlNai.el) и др., обитающие при относительно низкой минерализации в условиях дефицита кислорода, но с высокой концентрацией минерального фосфора. В правой верхней части диаграммы располагаются более толерантные к солености виды *Ephydra* sp. (EbEdr.sp), *Chironomus aprilius* (ChChi.ap) и *Dasyhelea* sp. (CeDas.sp). В нижнем правом квадранте локализованы галофильные виды *Chironomus salinarius* (ChChi.sr) *Cricotopus salinophilus* (ChCri.sf), *Sigara assimilis* (HeSig\_as), *Sigara nigrolineata* (HeSig\_n), *Berosus bispina* (CoBer\_b), *Palpomyia* sp. (CePal\_sp), обитающие на биотопах с высоким содержанием растворенного кислорода и аммонийного азота.

Ординация дает общую картину дифференциации видов, но более информативной альтернативой точечным проекциям является построение кривых распределения частот встречаемости каждого *i*-го вида по шкале анализируемого фактора среды в ходе одномерного *прямого градиентного анализа*. Аппроксимация вероятности отклика с помощью обобщенных аддитивных моделей [Зинченко и др., 2014] позволяет уточнить положение экологического оптимума и оценить ширину толерантных интервалов. На рис. 2 показано, как, в зависимости от экологических особенностей видов, меняется характер распределения популяционной плотности по шкале минерализации. Эти функции могут принимать форму асимметричной гауссианы с различной шириной охвата, либо кривых с неопределенным экологическим оптимумом.

Резюмируя вышеизложенное, можно отметить, что общая методика анализа биотических сообществ должна соответствовать степени сложности изучаемого объекта. Для реализации этого должен использоваться соответствующий математический аппарат обработки многомерных данных и планирования эксперимента, не ограничивающийся проверкой локальных гипотез. Несомненно, что получение достоверных выводов по результатам исследований не сводится лишь к формально-математической обработке данных, но предполагает углубленный анализ воздействия факторов с учетом экологических характеристик в плане статистической оценки «дрейфа» каждого показателя и комплекса структурно-функциональных изменений. Отметим, что определение типа «редкости» вида служит первым шагом на пути разработки стратегии по его охране.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ 13-04-10119 и 13-04-00740.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Астраханцев Г.П., Менишуткин В.В., Петрова Н.А., Руховец Л.А.** Моделирование экосистем больших стратифицированных озер. СПб.: Наука, 2003. 363 с.
- Биоиндикация экологического состояния равнинных рек / Под ред. О.В. Бухарина и Г.С. Розенберга. М.: Наука, 2007. 403 с.
- Джиллер П.** Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Зинченко Т.Д.** Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги (атлас). Тольятти: Кассандра, 2011. 258 с.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Выхристюк Л.А., Шитиков В.К.** Разнообразие и структура сообществ макрозообентоса высокоминерализованной реки Хара (Приэльтонье) // Поволжский экол. журн. 2010. № 1. С. 14-30.

- Зинченко Т.Д., Шитиков В.К., Головатюк Л.В.** Модели распределения популяционной плотности видов макрозообентоса по градиенту минерализации на примере малых рек Приэльтонья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 6. Владивосток: Дальнаука, 2014. С. 257-273.
- Кожова О.М., Павлов Б.К.** Экологическое прогнозирование и состояние планктона Байкала // Изменчивость природных явлений во времени. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1982. С. 141-152.
- Менишуткин В.В.** Имитационное моделирование водных экологических систем. СПб.: Наука, 1993. 160 с.
- Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна / Под ред. Розенберга Г.С., Зинченко Т.Д. Тольятти: Кассандра, 2011. 322 с.
- Пианка Э.** Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
- Раменский Л.Г.** О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Бот. журн. 1952. Т. 37, № 2. С. 181-201.
- Розенберг Г.С.** Введение в теоретическую экологию. Тольятти: Кассандра, 2013. Т. 1. 565 с.; Т. 2. 445 с.
- Фёдоров В.Д.** Изменения в природных биологических системах. М.: Спорт и культура, 2004. 368 с.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д.** Анализ статистических закономерностей организации видовой структуры донных речных сообществ // Журн. общ. биол. 2011. Т. 72, № 5. С. 355-368.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С.** Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра, 2012. 257 с.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.** Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения: в 2-х кн. М.: Наука, 2005. Кн. 1. 281 с.; Кн. 2. 337 с.
- Jongman R.H.G., ter Braak C.J.F., van Tongeren O.F.R.** Data Analysis in Community and Landscape Ecology. Wageningen (The Netherlands): Pudoc, 1987. 299 p. [Пер. с англ.: Джонгман Р.Г.Г., тер Брак С.Дж.Ф., ван Тонгерен О.Ф.Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М.: РАСХН. 1999. 306 с.].
- Oksanen J., Blanchet G., Kindt R. et al.** Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-2. 2011. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

**ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ  
ПОЛИФЕНОЛОКСИДАЗЫ В ТОПОЛЕ ДРОЖАЩЕМ  
(*POPULUS TREMULA LINNEAEUS*, 1758) –  
ПРЕДПОЧИТАЕМОМ КОРМЕ БОБРОВ**

**© 2015 Е.М. Иванова, А.В. Емельянов,  
С.А. Комиссаров, С.Е. Синютина**

*Тамбовский государственный университет им. Г.Р. Державина, Тамбов*

**CHARACTERISTICS DISTRIBUTION OF  
POLYPHENOLOXIDASA'S ACTIVITY  
IN THE ASPEN (*POPULUS TREMULA* L.) –  
PREFER FEED OF THE BEAVER'S**

**Evgeniya M. Ivanova, Aleksey V. Emelyanov,  
Sergei A. Komissarov, Svetlana E. Sinjutina**

*Derzhavin Tambov State University, Tambov*

e-mail: ewgenija.s2010@yandex.ru

Введение

Качественный и количественный состав корма бобра является одним из факторов, определяющих интенсивность его размножения [Борисов, 1982]. Среди предпочитаемых кормов наиболее ценными пищевыми качествами обладает тополь дрожащий (осина) (*Populus tremula* Linnaeus, 1758) [Дворникова, 1987, Завьялов, 2002, Горшков, 2004 и др.]. Помимо известной энергетической ценности, осина богата биологически активными веществами, в ней содержится обширный комплекс водорастворимых и жирорастворимых витаминов [Машкова, 1987, Некрасова, 1990]. Уникальной особенностью коры осины является высокая активность фермента полифенолоксидазы (ПФО), гонадотропное действие которого показано в работе С.А. Клочковой [1988]. Этим автором установлены суточные и сезонные колебания активности фермента, а также ее зависимость от фенофазы. Однако, учитывая особую важность изучения данного фермента для бонитировки местообитаний, интерпретации данных по биологии размножения и изменению численности охотничьего и ключевого вида, следует уточнить имеющиеся сведения с применением современных средств аппаратной диагностики.

В результате пилотного исследования, задачей которого было изучение зависимости выбора кормового дерева от активности ПФО, получены неоднозначные результаты [Синютина и др., 2010]. Это определяет необходимость продолжения изучения содержания, распределения и факторов, обуславливающих активность ПФО.

Объекты и методы исследования

Материалы для настоящего сообщения собирались в октябре-ноябре 2011 г. на территории государственного природного заповедника «Воронинский», бобровая группировка которого непрерывно изучается на протяжении 16 лет [Емельянов, 2001, 2004, Емельянов и др., 2008, Емельянов, 2013]. Лабораторные работы выполнены на кафедре биохимии и фармакологии Медицинского института ТГУ им. Г.Р. Державина. Отбор проб производился с деревьев осины (*P. tremula*). Все деревья имели гене-



ративное возрастное состояние, определенное по Т.Я. Ашихминой [2006]. Образцы отбирались из трех локалитетов: I – прикорневого (на высоте 20-80 см, на высоте бобрового погрыза [Дьяков, 1975]); II – стволового (на высоте 4-6 м); III – веточного (с верхних, диаметром не более 7-8 см). С учетом суточной динамики активности фермента [Клочкова, 1988] отбор образцов проводился в дневные часы.

При этикетировании указывались порядковый номер и возрастная категория дерева, шифр локалитета, дата изъятия. Пробы, взятые с одного дерева, складывали в полиэтиленовые мешки. Хранение осуществлялось в холодильной камере при температуре от 0 до -5°C. Активность полифенолоксидазы определяли спектрофотометрическим методом, основанным на измерении оптической плотности продуктов реакции, образовавшихся при окислении пирокатехина с интервалом 60 сек [Методы биохимического..., 1987]. Измерения проводились с помощью спектрофотометра СФ 2000 (Россия) в программе «Кинетика» в течение 60 сек. с шагом в 2 сек. Оптическую плотность измеряли при длине волны 420 нм.

Всего было собрано 97 образцов, из которых 43 было взято с прикорневых участков, 32 из стволовой части деревьев и 22 – с веточной.

#### Экспериментальные результаты и их обсуждение

Результаты исследования основываются на анализе проб с 43 деревьев (табл. 1).

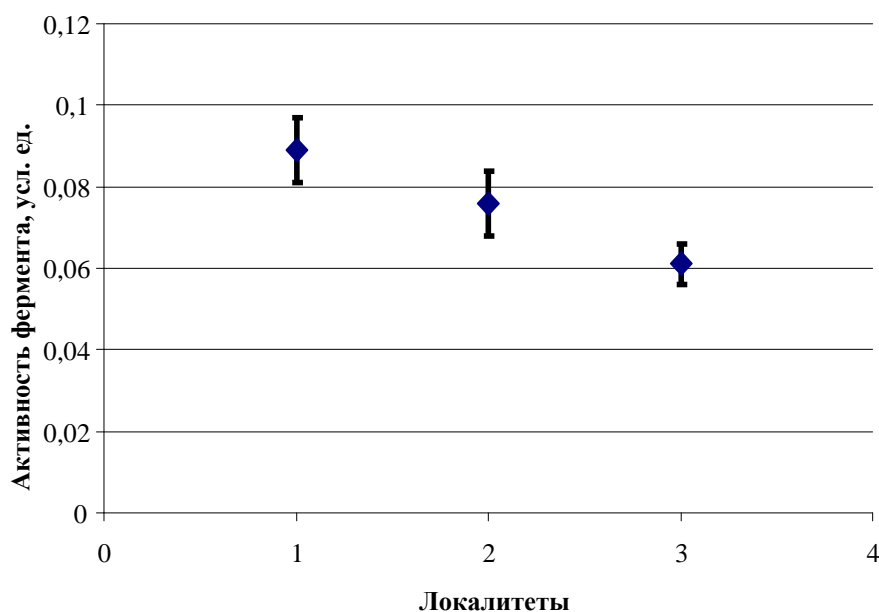
Таблица 1

#### Активность полифенолоксидазы в разных локалитетах, усл.ед.

№ дерева	№ локалитета			№ дерева	№ локалитета		
	I	II	III		I	II	III
1	0,03	0,024	0,04	23	0,06	0,18	0,07
2	0,06	0,04	0,08	24	0,09	-	-
3	0,13	0,07	0,04	25	0,04	0,05	0,06
4	0,11	0,05	0,05	26	0,004	0,03	0,03
5	0,09	-	-	27	0,09	0,09	0,12
6	0,09	-	-	28	0,129	0,08	0,06
7	0,08	-	-	29	0,10	0,06	-
8	0,10	0,10	-	30	0,06	-	-
9	0,06	-	-	31	0,06	0,18	0,10
10	0,13	0,06	-	32	0,03	0,05	-
11	0,03	0,03	-	33	0,17	0,08	0,06
12	0,09	-	-	34	0,09	0,11	0,07
13	0,12	-	-	35	0,19	0,08	0,09
14	0,11	0,04	-	36	0,13	0,06	0,05
15	0,14	-	-	37	0,30	0,17	0,06
16	0,10	0,07	-	38	0,20	0,07	-
17	0,10	-	-	39	0,05	0,03	0,04
18	0,04	0,23	-	40	0,07	0,10	0,05
19	0,05	0,03	-	41	0,06	-	0,04
20	0,14	0,07	-	42	0,08	0,11	0,03
21	0,04	0,03	0,06	43	0,05	0,06	0,07
22	0,03	0,09	0,07				

Величина погрешности свидетельствует о достаточности и однородности анализируемой выборки (рис.). Анализ показал максимальную активность фермента в коре прикорневой зоны дерева, а также снижение по направлению к вышележащим частям дерева.

Статистический анализ данных с помощью критерия Манна-Уитни подтверждает различия между пробами из разных частей дерева (табл. 2).



**Рис. Средняя активность полифенолоксидазы в различных локалитетах**

*Таблица 2*

**Различия активности полифенолоксидазы в локалитетах, U**

Локалитеты	Значение критерия
I-II	$T = 2347,0; P=0$
I-III	$T = 2510,0; P=0$
II-III	$T = 1569,5; P=0,02$

В результате исследования было достоверно установлено снижение активности полифенолоксидазы в коре от I к III локалитету. Это противоречит результатам предыдущей работы [Синютина и др., 2010]. Однако репрезентативный объем выборки позволяет считать полученные в настоящем эксперименте данные достоверными. Это дает основание для формулирования тезиса о необходимости подачи осинового корма из прикорневой части растений при разведении бобров в неволе для стимуляции их размножения. Изучение активности фермента ПФО вносит определенный вклад в понимание закономерностей территориального поведения бобров и причин появления так называемых «закусов» [Кудряшов, 1975, Завьялов, 2009, 2013, Воробьев, 2011, Иванова и др., 2014].

Итоги данной работы следует признать промежуточными и важными для выявления роли осинового древесно-кустарниковых кормов в динамике бобровых популяций и территориальном поведении бобров. Логичным развитием этого направления должно стать работы по выявлению зависимости активности фермента от возраста деревьев, особенностей почв и других характеристик условий произрастания.

Коллектив авторов выражает искреннюю признательность администрации и инспекторскому составу государственного природного заповедника «Воронинский» за помощь в сборе полевого материала.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Ашимихина Т.Я.** Экологический мониторинг: учебно-методическое пособие. М.: Академич. проспект, 2006. 416 с.
- Борисов Б.П.** Некоторые данные о размножении бобра и факторах, влияющие на его численность // Промысловые звери РСФСР (пространственные и временные изменения населения). М.: ЦНИЛ охотничьего хоз-ва и заповед., 1982. С. 191-205.
- Воробьев И.И.** Некоторые особенности маркировочного поведения и дендроактивности бобров (*Castor fiber* L.) на реке Ворона (Тамбовская область) // Исследование бобров в Евразии: сборник научных трудов. Киров: ООО «Альфа-Ком», 2011. Вып. 1. С. 105-113.
- Горшков Д.Ю.** Экология и средообразующая роль бобра в центральной части Волжско-Камского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 26 с.
- Дворникова Н.П.** Динамика популяций и биоценотическая роль речного бобра на Южном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1987. 23 с.
- Дьяков Ю.В.** Бобры Европейской части Советского Союза. М.: Московский рабочий, 1975. 480 с.
- Емельянов А.В.** Опыт мониторинга численности речного бобра в заповеднике «Воронинский» и на прилегающих к нему территориях // Проблемы изучения и охраны биоразнообразия и природных ландшафтов Европы. Владимир, 2001. С. 172-174.
- Емельянов А.В.** Популяционная экология обыкновенного бобра (*Castor fiber* L.) в средней части бассейна р. Ворона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2004. 24 с.
- Емельянов А.В.** Эколого-функциональные основы мониторинга и управления ресурсами бобра обыкновенного (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) в бассейнах средних рек: Автореф. дис. ... доктора биол. наук. Саратов, 2013. 40 с.
- Емельянов А.В., Киреев А.А., Старков К.А. и др.** Итоги изучения бобрового населения ГПЗ «Воронинский» и прилежащих территорий // Вестн. Тамбов. ун-та. Сер.: Естествен. и тех. науки. Вып. 4. 2008. С. 295-301.
- Завьялов Н.А.** Влияние трофической деятельности бобра на состав и структуру прибрежных лесов Дарвинского заповедника // Лесоведение. 2002. № 5. С. 61-66.
- Завьялов Н.А.** Особенности маркировочного поведения и дендроактивности бобров (*Castor fiber* L.) на реке Редья (Новгородская область) // Труды государственного природного заповедника «Рдейский». Великий Новгород, 2009. Вып. 1. С. 187-201.
- Завьялов Н.А.** Многолетняя изменчивость интенсивности маркировки территорий у бобров (*Castor fiber* L.) и формирование биологического сигнального поля // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2013. Т. 118, вып. 5. С. 3-11.
- Иванова Е.М., Емельянов А.В., Шляхтин Г.В.** Роль дендроактивности бобра в системе опосредованной коммуникации. // Матер. науч. конференции «Поведение и поведенческая экология млекопитающих», 14-18 апреля 2014 г. г. Черноголовка. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2014. С. 41.

- Клочкова С.А.** Биологическая ценность растительных кормов речного бобра и ондатры с учетом сезона их размножения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1988. 24 с.
- Кудряшов В.С.** О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // Млекопитающие, численность, ее динамика и факторы, их определяющие. Тр. Окского государственного заповедника. Вып. XI. Рязань, 1975. С. 5-124.
- Машкова А.П., Рыбинская А.П., Туфанова Н.А.** Содержание экстрактивных веществ в коре осины и березы – отходах ЦБП // Матер. отчетной сессии по итогам научно-исслед. работ за 1986 год. Архангельск: АГЛТИ, 1987. С. 88-89.
- Методы биохимического исследования растений / Под ред. А.И. Ермакова. Л.: Агропромиздат, 1987. 430 с.
- Некрасова В.Б., Ланд В.Я.** Промышленная переработка осиновой коры // Тезисы докл. III Всесоюзн. научно-техн. конф. «Химия и использование экстрактивных веществ дерева». Горький, 1990. С. 104-105.
- Синюткина С.Е., Шубина А.Г., Емельянов А.В., Киреев А.А.** Определение активности полифенолоксидазы в осине (*Populus tremula* L.), произрастающей на территории ГПЗ «Воронинский» // Вестн. Тамбов. ун-та. Сер.: Естествен. и тех. науки. 2010. Т. 15, вып. 1. С. 77-78.

# ЕЩЕ РАЗ О ПЕРИФЕРИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ ПОЛИТИПИЧЕСКОГО ВИДА И ИХ РОЛИ В МИКРОЭВОЛЮЦИОННОМ ПРОЦЕССЕ

© 2015 Э.В. Ивантер

*Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск*

## ONCE AGAIN PERIPHERAL POPULATIONS OF A POLYTYPICAL SPECIES AND THEIR ROLE IN MICROEVOLUTIONARY PROCESS

**Ernest V. Ivanter**

*Petrozavodsk State University, Petrozavodsk*

e-mail: ivanter@petsu.ru

Проблема органической эволюции чрезвычайно широка, сложна и многогранна. Она включает в себя множество аспектов, в том числе и кардинальный вопрос о направлениях эволюционного процесса. При этом основное внимание традиционно уделяется прогрессивной морфофизиологической эволюции организмов, усложнению их организации от простого к сложному, тому, что позднее получило название ароморфозов, или морфофизиологического прогресса [Северцов, 1925]. Что же касается так называемого системного прогресса, проявляющегося в прогрессивном усложнении системной организации природы – появлении и усложнении надорганизменных биосистем – от популяций и биоценозов до биосферы в целом, то внимание к этой не менее важной составляющей единого эволюционного процесса остается совершенно недостаточным. Между тем сам эволюционный процесс целиком и полностью протекает не на уровне организма, а в недрах видовых населений (популяций), которые, как известно, и являются элементарными единицами эволюции.

Настоящее сообщение посвящено именно таким микроэволюционным явлениям, протекающим в популяциях мегаареальных политипических видов организмов и одновременно являющимся прямым следствием их сложной пространственной структуры. При этом сама усложненная популяционная организация политипических видов, являясь результатом прогрессивной эволюции, с одной стороны, придает виду требуемую адаптивную устойчивость и функциональную лабильность, а с другой – обеспечивает необходимую микроэволюционную активность, способность к адаптивному преобразованию и широкой экспансии за границы ареала. Согласно современным представлениям [Haldane, 1955; Mayr, 1963, 1970; Тимофеев-Ресовский и др., 1973], размеры, форма и географическое положение ареала отражают обычно не только биологические свойства вида, но и направления и характер его исторического расселения. Этим, а также экологическими особенностями популяции, обусловленными её местонахождением в структуре ареала, определяются величина, конфигурация, плотность и динамика популяционного населения, а также масштаб и характер генетико-автоматических процессов (дрейф, межпопуляционный обмен генами и т. п.).

В географическом центре видового ареала чаще всего располагаются комплексы оптимальных физико-географических и биоценологических условий для особей данного вида. Поэтому именно здесь наблюдается наибольшая средняя плотность населения и максимальные размеры популяционных ареалов и численностей особей в популяциях, а также наибольшая насыщенность различными, в основном доминантными мутациями.

Проведенный нами анализ популяционной организации большого ряда политипических видов млекопитающих и птиц и прежде всего детальное изучение их северных приграничных популяций показало, что на периферии ареала условия для

жизни вида обычно резко ухудшаются, в связи с чем наблюдается проявление мозаичного распределения как самих популяций внутри вида, так и их собственного населения, формирование популяций с относительно небольшими по размерам ареалами и малой численностью особей, а также гораздо чаще происходит характерное изменение наследственной внутри- и межпопуляционной изменчивости. Все это существенно стимулирует протекающие на периферии ареала активные микроэволюционные процессы. У видов, продолжающих активно расселяться в определенном направлении, популяции близ той границы видового ареала, которая расположена в направлении расселения, могут быть достаточно большими как по ареалу, так и по численности особей. Отсюда и особый характер наследственной изменчивости периферических популяций, на что обращал внимание еще Н.И. Вавилов [1935]. На периферии видовых ареалов повышается вероятность формирования относительно небольших и изолированных друг от друга популяций, в связи с чем возрастает и частота выщепления и гомозиготизации рецессивных мутаций.

Периферия видового ареала характеризуется, таким образом, двумя основными особенностями. С одной стороны, уменьшение размеров популяции и увеличение давления изоляции повышает вероятность появления мутаций и полиплоидов и тем самым возникают условия для оживления явлений первичного формообразования. С другой стороны, по периферии видовых ареалов обычно наблюдаются экстремальные для данного вида абиотические и биотические условия среды обитания, что в свою очередь может способствовать возникновению географической изменчивости, характеризующей внутривидовые таксоны, – путем изменения векторов отбора [Тимофеев-Ресовский и др., 1973].

Из работ Дж. Холдейна [Haldane, 1955] и Э. Майра [Mayr, 1963, 1970] известно, а теперь подтверждено более поздними, в том числе и нашими, исследованиями, что давление отбора на периферии не только сильнее, но и отличается по характеру отбора от его давления в центре ареала. Центральные популяции, находясь в наиболее благоприятных для вида экологических условиях, обычно достигают большей численности, регулируемой главным образом зависящими от плотности факторами. В популяциях же с низкой численностью, обитающих в экстремальных условиях периферии ареала, действует главным образом отбор на приспособленность к факторам, не зависящим от плотности. Большую роль в обновлении генофонда периферических популяций играют и характерные для них популяционные волны – резкие и неритмичные перепады численности.

Следует иметь в виду и то обстоятельство, что относительная структурная гомозиготность на периферии ареала создает, согласно работам Г. Карсона [Carson, 1958, 1965], возможность для повышения числа хромосомных рекомбинаций. При этом предполагается, что краевые популяции, обитающие не только в более суровых для вида, но и более колеблющихся условиях, способны, благодаря большему числу хромосом, участвующих в свободной рекомбинации, к лучшей генетической адаптации к новым условиям. Наконец, как отмечал М. Уайт [White, 1959], уменьшение полиморфизма и сбалансированности гетерозигот, которые мы находим в периферических (а особенно в изолированных) популяциях снижает генетический гомеостаз и уменьшает эволюционную инертность этих популяций. Они гораздо более способны ответить на новое и усиленное давление отбора и, следовательно, воспользоваться новыми эволюционными возможностями, чем популяции из «самого сердца» вида. Таким образом, периферия ареала предоставляет видовому населению все три необходимых эволюционных фактора: во-первых, более широкую наследственную изменчивость в виде учащенных мутационных и хромосомных вариаций; во-вторых, усиленный благодаря экстремальной и изменчивой среде пресс естественного отбора; в-третьих, более выраженные и многообразные по форме процессы изоляции. К это-

му следует добавить и характерные для периферии ареалов популяционные волны, ведущие к значительному оживлению генетико-автоматических процессов.

Нами проведен анализ географических особенностей популяционной организации и многолетней динамики численности ряда широко распространенных, политипических видов мелких млекопитающих Палеарктики. В основном это виды, относящиеся к так называемым *r*-стратегам, т. е. организмам с низкой индивидуальной стойкостью, компенсируемой приобретенной в процессе эволюции высокой популяционной стойкостью – сложной популяционной организацией, ведущей к появлению эффективных компенсаторных (авторегуляторных) механизмов популяционной адаптации. Среди них рыжая, красная и темная полевки, лесная мышовка, лесной лемминг, водяная полевка, обыкновенная, малая и средняя бурозубки. Кроме них в анализ включен и ряд охотничье-промысловых видов, таких как белка, ондатра, летяга, заяц-беляк, крот, куница, лось и глухарь, многие из которых представляют *K*-стратегов, т. е. виды с высокой индивидуальной стойкостью и, соответственно, с низкими темпами популяционной динамики и слабой выраженностью компенсаторных популяционных механизмов. Эти исследования подтвердили известное положение о том, что в экологическом центре (оптимуме) видовой ареала плотность популяций не только выше, но и устойчивее, тогда как на периферии она колеблется в широком диапазоне (с большей амплитудой). Для центра ареала характерны относительно регулярные, ритмичные, небольшой амплитуды (не более 15-20 крат) колебания, расположенные в более высоком диапазоне численности, а для периферии – резкие (амплитуда до 100 и более крат) и расположенные в низком диапазоне колебания с нерегулярным рваным ритмом, связанные в основном с соответствующими изменениями экзогенных внешних факторов.

Итак, в условиях пессимума популяция сильно разрежена, не обладает достаточно действенным популяционным контролем и численность ее лимитируется в основном внешними факторами, отличающимися крайним непостоянством и аритмией. Напротив, в зоне оптимума при высокой плотности населения и совершенстве внутренней организации популяция более устойчива и ритмична. Она находится в стабильно благоприятных условиях и вооружена более эффективными механизмами компенсаторной регуляции, приводящей плотность популяции в соответствие с ресурсами биоценоза.

Резкие флуктуации периферических популяций способствуют генетическому обороту (через «популяционные волны») и наряду с ужесточением отбора, специфической перестройкой пространственной, возрастной и генетической структуры, возникновением временных изолятов, сокращением обмена генами, усилением хромосомных рекомбинаций и другими явлениями, создающими предпосылки для быстрого обновления генофонда, обеспечивает эволюционные преобразования, ведущие к завоеванию видом новых территорий, смене экологической ниши, формированию новых популяций и даже видов. О генетических предпосылках этих явлений мы уже говорили. Остается пояснить экологические факторы дополнительной эволюционной активности периферических популяций, связанные с упомянутой выше перестройкой их пространственной и возрастной структуры.

В первом случае речь идет о закономерной смене характера территориального размещения населения с равномерного при высокой численности на неравномерный, мозаичный, формирующий постоянные резерваты и их изоляцию, при снижении численности, а во втором – о компенсаторной перестройке возрастной структуры популяции мелких грызунов, служащей эффективным механизмом авторегуляции численности. К периферии видовой ареала «рассыпается» оптимальный комплекс абиотических и биотических условий существования данного вида, и в связи с этим проявляется мозаичность распределения популяций, формирование неболь-

ших по размерам и численности микропопуляций и характерное изменение наследственной внутри- и межпопуляционной изменчивости. На периферии видовых ареалов, как уже говорилось, повышается возможность формирования относительно небольших и изолированных друг от друга популяций, в связи с чем возрастает вероятность выщепления и гомозиготизации рецессивных мутаций. Этим самым периферия видового ареала может поставлять «кандидатов» для процессов первичного формообразования. Более выражены и гораздо четче и рельефнее проявляются в периферийных зонах видового ареала и такие специфические структурно-популяционные адаптации, как эффект А. Деннеля, упомянутый выше процесс закономерной смены сезонно-возрастных генераций, компенсаторная нейрогуморальная (через стресс) авторегуляция численности и ряд других [Ивантер, 1975, 1985, 2001].

Рассмотренные особенности пространственной дифференциации вида определяют их значение в качестве важных эколого-генетических механизмов микроэволюционного процесса, протекающего по-разному в центре и на периферии видового ареала. Отсюда неоднозначность выполняемых центральными и периферическими популяциями эволюционно-экологических функций. Первые обеспечивают поддержание фенотипической специфичности вида, его места и биоценологических функций в экосистеме, сохранение его экологической и генетической нормы (посредством стабилизирующего отбора, усиления обмена генами, унификации генофонда и т. д.), вторые же составляют эволюционный потенциал и резерв вида и реализуют его тенденции к экспансии за границы ареала и переходу в новую экологическую нишу. Периферические популяции – важнейшие эволюционные форпосты вида. Именно здесь разворачиваются главные эволюционные события, приводящие к адаптивному формообразованию и открывающие пути к дальнейшему расселению вида. Адаптация периферических популяций постоянно находится в стадии становления, и то обстоятельство, что полной приспособленности так и не достигается, определяет постоянную готовность вида к микроэволюционным перестройкам в ответ на изменения среды.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Вавилов Н.И.** Ботанико-географические основы селекции. М.: Сельхозгиз, 1935. 410 с.
- Ивантер Э.В.** Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 247 с.
- Ивантер Э.В.** Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологические и физиологические аспекты. Л.: Наука, 1985. 318 с.
- Ивантер Э.В.** Территориальная экология землероек-бурозубок. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2001. 273 с.
- Северцов А.Н.** Главные направления эволюционного процесса. М.: Изд-во Думнова, 1925. 139 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.** Очерк учения о популяции. М.: Наука 1973. 277 с.
- Carson H.L.** The population genetics of *Drosophila robusta* // Advanced Genetetics. 1958. V. 9. P. 1-40.
- Carson H.L.** Chromosomal morphism in geographically widespread species of *Drosophila* // The Genetics of Colonizing Species. N. Y.: Acad. Press, 1965. P. 87-105.
- Haldane J.B.S.** Populations genetics // New Biology. 1955. V. 18. P. 34-51.
- Mayr E.** Animal Species and Evolution. Cambridge: Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1963. 870 p.
- Mayr E.** Populations, Species and Evolution. Cambridge: Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1970. 457 p.
- White M.J.D.** Speciation in animals // Austral. J. Sci. 1959. V. 22. P. 32-39.



**ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ ВИДА *CHIRONOMUS SALINARIUS* (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) ИЗ СОЛЕННЫХ РЕК АРИДНОГО РЕГИОНА ЮГА РОССИИ**

© 2015 А.Г. Истомина<sup>1</sup>, Т.Д. Зинченко<sup>2</sup>, Л.В. Головатюк<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск

<sup>2</sup>Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти

**POPULATION POLYMORPHISM OF THE SPECIES *CHIRONOMUS SALINARIUS* (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) OF SALINE RIVERS ARID REGION SOUTHERN RUSSIA**

**Albina G. Istomina<sup>1</sup>, Tatyana D. Zinchenko<sup>2</sup>, Larisa V. Golovatyuk<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Institute of Cytology and Genetics of the SB RAS, Novosibirsk

<sup>2</sup>Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, Togliatti

e-mail: aist@bionet.nsc.ru tdz@mail333.com

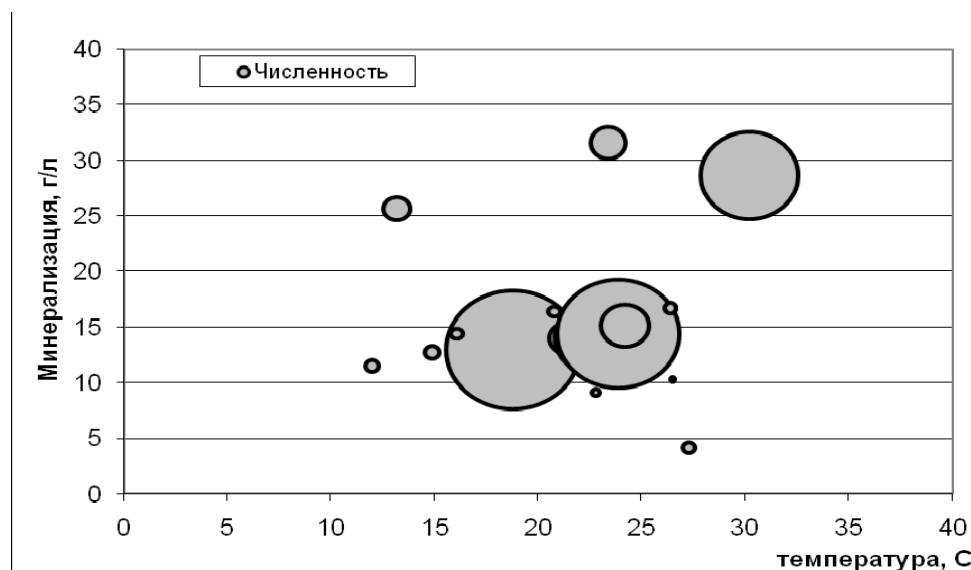
Исследования популяционной динамики палеарктического вида *Chironomus salinarius* Kieffer, 1915 представляет значительный интерес в связи с его широким распространением в странах Евразии [Истомина и др., 2012]. Вид является постоянным компонентом водных экосистем многих ландшафтных регионов мира, обитая в солоноватых озерах, эстуариях, морях и реках. Имаго во время массового вылета выносят в наземные экосистемы значительное количество органического вещества, увеличивая тем самым продуктивность наземных ландшафтов, особенно в низкопродуктивных регионах, таких как тундра или аридные регионы [Ballinger, Lake, 2006; Gratton, Vander Zanden, 2009; Zinchenko et al., 2014]. Наличие в ядрах клеток слюнных желез личинок *Chironomus salinarius* хромосом гигантского размера позволяет достаточно легко выявлять изменения в их структуре.

Несомненно, что в настоящее время кариологические методы дают наиболее точные и надежные результаты определения видовой принадлежности хирономид на стадии личинки, в то время как многие виды этой группы, т. е. группы *salinarius*, практически неразличимы на основе морфологических признаков.

В наших исследованиях соленых рек Юга России (район Приэльтона) личинки группы *salinarius* впервые были идентифицированы как *Chironomus salinarius* на основе анализа их кариотипа и переописания всех фаз метаморфоза – имаго самца, куколки и личинки [Zorina et al., 2014]. Несмотря на предполагаемое пресноводное происхождение вида *Chironomus salinarius* [Хлебович, 1974] его личинки встречаются в водоемах с соленостью до нескольких десятков ‰, что свидетельствует об определенной специализации вида, обитающего в водоемах с высокой минерализацией. В соленых реках, впадающих в гипергалинное озеро Эльтон, нами выявлено более 30 галофильных видов хирономид.

Представляло интерес проследить особенности популяции вида, территориально удаленных от известных по литературным сведениям популяций и обитающих в иной экологической нише: соленые реки бассейна оз. Эльтон с высоким градиентом минерализации от 4,0 до 41,1 г/л. На рис. 1 показана реализованная экологическая ниша *Chironomus salinarius* в пространстве факторов – минерализация и температура воды в придонном слое песчано-заиленных биотопов при обитании личинок в эвтрофных соленых реках Приэльтона. Максимум численности характерен для попу-

ляций из р. Чернавка при солёности 29 г/л и температуре воды 32 °С и в р. Ланцуг с уровнем минерализации 13-15 г/л, при температуре воды 18-25 °С. Область распространения популяций находится в диапазоне солёности вод от 4 до 32 г/л.



**Рис. 1. Распределение численности личинок вида *Chironomus salinarius* в пространстве двух компонент – минерализация и температура в реках бассейна оз. Эльтон (n = 24).**

Известны публикации, в которых приводятся кариологические характеристики популяций *Chironomus salinarius* из различных мест обитания в Западной Германии [Keyl, Keyl, 1959], Болгарии [Михайлова, 1976], районах Причерноморья [Гринчук, 1979]. В этих популяциях были обнаружены различия в спектре и частотах инверсионных последовательностей дисков. Выявленные отличия объясняются «внутривидовой пластичностью вида адаптивного характера в связи с территориальным разобщением отдельных популяций и их приспособлением к обитанию в конкретных условиях среды» [Гринчук, 1979, 1984]. Сравнительно-кариологический анализ личинок из солоноватых водоемов с солёностью от 11 до 31‰ района Причерноморья г. Одессы позволил установить высокое насыщение популяций гетерозиготными инверсиями, что, позволило виду приспособиться к условиям обитания в воде с разным диапазоном солёности. Степень насыщения популяции *C. salinarius* гетерозиготными инверсиями в морской зоне Причерноморья достигает 50%, а оптимальной для жизнедеятельности вида считается солёность 19-24‰ [Гринчук, 1984].

Наши исследования экологических особенностей популяций вида *Chironomus salinarius* Kieffer, 1915 (Diptera, Chironomidae) из 7 солёных рек аридного региона Юга России были связаны с оценкой биоразнообразия и функционирования экосистемы Приэльтонья. В реках Приэльтонья личинки *Chironomus* группы *salinarius* составляют 49-66% от общей численности зообентоса.

Анализ кариотипа и сравнение его с уже известными кариотипами видов родов *Chironomus* позволили идентифицировать вид как *C. salinarius*. Кроме того, идентификация вида была впервые выполнена на основе всех фаз метаморфоза. Изучены структура кариотипа и хромосомный полиморфизм *Chironomus salinarius* Kieffer, 1915 в двух популяциях России (реки Ланцуг и Чернавка) бассейн оз. Эльтон. Уста-

новлено, что кариотип *C. salinarius* имеет гаплоидное число хромосом  $n=4$  (рис. 2А). Как и большинство видов рода *Chironomus*, *C. salinarius* полиморфен. В изученных популяциях полиморфными были хромосомные плечи А, В, Е и G (рис. 2Б).

Было установлено, что доминирующими хромосомными перестройками в природных популяциях рода *Chironomus* являются парацентрические инверсии.

Сравнительный анализ хромосомного полиморфизма с другими популяциями *C. salinarius* показал, что кариофонд *C. salinarius* содержит 16 последовательностей дисков, из них 12 встречены в изученных популяциях соленых рек Приэльтонья, а 4 последовательности дисков найдены в Болгарии, Германии и Украине, но не обнаружены в России. Особенности хромосомного полиморфизма в изученных популяциях связаны с фиксацией в гомозиготе последовательности salB2 и высоким уровнем хромосомного полиморфизма в плече G (38-50% личинок имели гетерозиготную инверсию salG1.2).

При сравнении структуры кариотипа и хромосомной изменчивости *C. salinarius* из изученных популяций и из популяций Германии [Keyl, Keyl, 1959], Причерноморья Болгарии и Украины [Michailova, 1973, 1980, 1989; Гринчук, 1979, 1984] обнаружены различия между популяциями в спектре и частотах инверсионных последовательностей дисков. Гидролого-гидрохимические особенности обитания личинок (глубины, гранулометрический состав донных субстратов, кислородный режим, уровень минерализации, химический состав воды, трофность и другие факторы в разных водоемах) могут привести к отбору разных последовательностей генов в хромосомах, тех, которые обеспечивают максимальную адаптацию хирономид к сложившимся экологическим условиям.

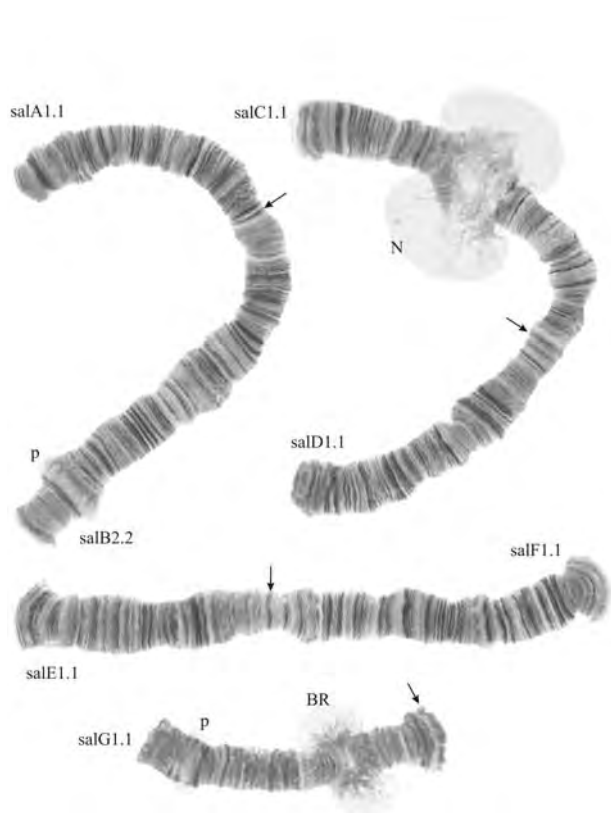


Рис. 2А. Кариотип *Chironomus salinarius*

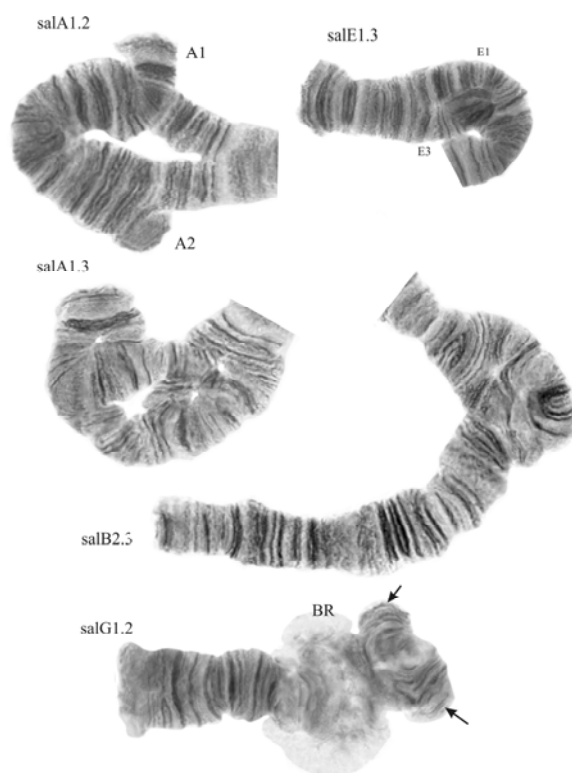


Рис. 2Б. Хромосомный полиморфизм *Chironomus salinarius*

Наличие у видов рода *Chironomus* общих базовых последовательностей дисков позволяет проследить цитогенетическую историю их происхождения [Кикнадзе, 2008]. В настоящее время накоплено достаточное число фактов в пользу того, что наиболее процветающие формы, обладающие спектром приспособительных реакций к факторам среды, как правило, высоко полиморфны.

На уровне генетического аппарата клетки высокий полиморфизм связан с изменением генной активности и увеличением хромосомной изменчивости, т. е. с увеличением числа гетерозиготных инверсий, меняющих порядок генов и тем самым расширяющих приспособительную реакцию вида [Гринчук, 1984]. Очевидна необходимость дальнейших исследований особенностей популяционных различий видов рода *Chironomus* в соленых реках Приэльтона в зависимости от внешних факторов воздействия в условиях градиента минерализации.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ 13-04-10119, 13-04-00740, 14-04-01126 и 15-04-03341.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Гринчук Т.М.** Кариологическое изучение двух видов хирономид (Diptera, Chironomidae) из солоноватого лимана // Кариосистематика беспозвоночных животных. 1979. Л.: ЗИН АН СССР. С. 44.
- Гринчук Т.М.** Кариологическая изменчивость *Chironomus salinarius* Kieff., обитающих в разных экологических нишах // Цитология. 1984. Т. 26, № 6. С.751-754.
- Истомина А.Г., Зинченко Т.Д., Кикнадзе И.И.** Кариотипическая характеристика *Chironomus salinarius* Kieff. (Diptera, Chironomidae) // Евразийский энтомол. журн. 2012. Т. 11. Прил. 2. С. 55-66.
- Михайлова Р.В.** Кариосистематични изследвания на някои представители сем Chironomidae (Diptera, Nematocera) от Болгарского Черноморского крайбрежие и крайбрежияте озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. София, 1976. 38 с.
- Хлебович В.В.** Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука. 1974. 235 с.
- Ballinger A., P.S. Lake.** Energy and nutrient fluxes from rivers and streams into terrestrial food webs // Marine and Freshwater Research. 2006. V. 57. P. 15-28.
- Gratton C., M.J. Vander Zanden.** Flux of aquatic insect productivity to land: comparison of lentic and lotic ecosystems // Ecology 90: 2009. P. 2689–2699.
- Keyl H.-G., Keyl I.** Die cytologische Diagnostik der Chironomiden. I. Bestimmungstabelle für die Gattung *Chironomus* auf Grund der Speicheldrusenchromosomen // Arch. Hydrobiol. 1959. Bd. 56. S. 43–57.
- Michailova P.V.** Untersuchungen über den Chromosomenpolymorphismus bei *Chironomus salinarius* Kieff., *Chironomus valkanovi* Michailova and *Chironomus anchialicus* Michailova (Diptera, Chironomidae) von der bulgarischen Schwarzmeerküste // Zool. Anz., 1973. Bd.191, 5/6, S. 348–364.
- Michailova P.V.** The chromosomal polymorphism of some species of the family Chironomidae, Diptera // Acta Univ. Carolinae - Biologica (Prague). 1980. V. 12, P. 141-149.
- Michailova P.V.** The polytene chromosomes and their significance to the systematics of the family Chironomidae, Diptera // Acta Zool. Fenn. 1989. № 186. 108 p.
- Zinchenko T.D., Gladyshev M.I., Makhutova O.N., Sushchik N.N., Galina S. Kalachova G.S., Golovatyuk L.V.** Saline rivers provide arid landscapes with a considerable amount of biochemically valuable production of chironomid (Diptera) larvae // Hydrobiologia. № 722. 2014. P. 115–128.
- Zorina O.V., Istomina A.G., Kiknadze I.I., Zinchenko T D., Golovatyuk L. V.** Redescription of larva, pupa and imago male of *Chironomus (Chironomus) salinarius* Kieffer from the saline rivers of the Lake Elton basin (Russia), its karyotype and ecology // Zootaxa. 2014. № 3841 (4). P. 528–550.

**ОПЫТ АНАЛИЗА ПОПУЛЯЦИЙ  
CONVOLVULUS ARVENSIS L.  
ИЗ РАЗНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ**  
© 2015 Г.Ш. Карасова, Л.Г. Наумова  
*Башкирский государственный педагогический  
университет им. М. Акмуллы, Уфа*  
**SOME EXPERIENCE OF THE *CONVOLVULUS ARVENSIS* L.  
POPULATIONS ANALYSIS OF DIFFERENT HABITATS**  
**G. Sh. Karasova, Leniza G. Naumova**  
*Akmulla Bashkirian State Pedagogical University, Ufa*  
e-mail: leniza.gumerovna@yandex.ru

Популяционные исследования растений являются развитым современным направлением экологической ботаники [Работнов, 1992; Миркин, Наумова, 2012]. Особый интерес представляет изучение популяций синантропных видов, которые распространились в связи с хозяйственной деятельностью человека [Абрамова, 2012]. В связи с этим актуально изучение популяционной экологии *Convolvulus arvensis* L., который широко распространен в Башкортостане в составе сеgetальных, рудеральных и даже луговых сообществ. *Convolvulus arvensis* является эвритопным видом с R-стратегией [Злобин, 1996, 2009; Жиляев, 2005;].

Целью данной статьи была характеристика биоморфологических особенностей *Convolvulus arvensis* в трех популяциях и оценка виталитета этих популяций.

Исследование было выполнено на территории села Сабырово Зилаирского района Республики Башкортостан в июле-августе 2014 г. Исследовались три популяций из разных местообитаний: огород овощных культур (*популяция I*), картофельное поле (*популяция II*); молодая залежь на месте картофельного поля (*популяция III*).

В каждой из трех популяций в случайном порядке было отобрано по 20 растений. Измерялись три биоморфологических параметра, которые информативно отражают уровень жизнестойкости растений [Злобин, 2009; Наумова, Злобин, 2009]:

- суммарная длина всех побегов;
- длина самого большого побега;
- число листьев на самом большом побеге.

Была проведена статистическая обработка материала: рассчитаны средние арифметические значения, ошибки выборочности и коэффициенты вариации.

Определение виталитета популяций проводилось по методике Ю.А. Злобина [Злобин, 2009; Миркин, Наумова, 2014]: определяется амплитуда варьирования признака, которая делится на три равные части; устанавливается число дат в каждой части; по соотношению представленности растений в этих частях оценивается виталитет популяции. При преобладании мелких растений популяция оценивается как *регрессивная*, при преобладании крупных растений – как *процветающая*. Если преобладают растения среднего размера, популяция называется *равновесной*.

В табл. 1 приведены данные о длине самого большого побега выюнка полевого исследованных популяциях. Величина этого параметра для *популяции 2* (53,7 см) достоверно выше, чем для *популяций 1* (39,1 см) и *популяции 3* (42,8 см). Это свидетельствует о том, что условия для произрастания выюнка на картофельном поле оказались наиболее благоприятными.

**Длина самого большого побега в трех популяциях  
*Convolvulus arvensis***

Статистические параметры	Популяция		
	1	2	3
Среднее арифметическое (см)	39,1	53,7	42,8
Ошибка выборочности (см)	3,6	4,6	4,1
Коэффициент вариации (%)	46,1	42,6	47,9
Минимальное и максимальное значения (см)	17; 80	15; 107	14; 106
Эмпирический интервал вариационного ряда (см)	63	92	92

Уровень вариабельности растений по этому параметру во всех трех популяциях сходный и достаточно высокий – более 40%. Об этом же свидетельствуют и высокие значения эмпирических интервалов вариационных рядов (соответственно, 63, 92 и 92 см).

В табл. 2 показано число листьев на самом большом побеге. По значениям средних арифметических этот параметр оценивается как устойчивый: различия между этими значениями (соответственно, 15,8 см, 17,8 см и 17,5 см) недостоверны. Это свидетельствует о том, что среднее число листьев на побегах в трех изученных популяциях не зависит от различий условий местообитаний.

**Число листьев на самом большом побеге в трех популяциях  
*Convolvulus arvensis***

Статистические параметры	Популяция		
	1	2	3
Среднее арифметическое (см)	15,8	17,8	17,5
Ошибка выборочности (см)	6,5	1,4	1,8
Коэффициент вариации (%)	32,3	40,4	52,0
Минимальное и максимальное значения (см)	8; 27	8; 41	5; 41
Эмпирический интервал вариационного ряда (см)	19	33	36

Тем не менее, по величине коэффициента вариации популяции различаются – соответственно 32,3%, 40,4% и 52,0%. Аналогичный ряд составляют и значения эмпирических интервалов вариационных рядов – соответственно, 19, 33 и 36 см. Причины более высокого значения коэффициента вариации в популяции 3 неясны.

В табл. 3 приведены данные о суммарной длине всех побегов. Этот параметр по значениям средних меняется так же, как и длина самого большого побега: в популяции 2 это значение (531 см) достоверно выше, чем в популяциях 1 (370 см) и 3 (261 см). Однако значения коэффициента вариации – от популяции к популяции изменяются незначительно (соответственно, 67,9%, 61,6% и 59,0%).

В целом уровень вариабельности этого параметра значительно выше, чем длины самого большого побега и числа листьев на нем. Это свидетельствует о том, что суммарная длина побегов особей вьюнка полевого более чутко реагирует на микровариацию условий среды. Эмпирический интервал вариационного ряда для сравниваемых популяций составляет, соответственно, 370, 531 и 261 см.

Суммарная длина всех побегов на растениях в трех популяциях  
*Convolvulus arvensis*

Статистические параметры	Популяция		
	1	2	3
Среднее арифметическое (см)	123,8	223,2	141,5
Ошибка выборочности (см)	16,6	27,5	16,7
Коэффициент вариации (%)	67,9	61,6	59,0
Минимальное и максимальное значения (см)	28; 398	41; 572	24; 285
Эмпирический интервал вариационного ряда (см)	370	531	261

В табл. 4 приведены данные о виталитете изученных популяций. Виталитет оценивался по параметру «суммарная длина всех побегов на растении», как информативно отражающему их состояние. Показаны распределения особей популяций по классам размерности этого параметра.

Таблица 4

Виталитет трех популяций *Convolvulus arvensis*

Популяция	Классы размерности особей (шт.)			Тип популяции по виталитету
	мелкие	средние	крупные	
I	15	7	3	депрессивная
II	11	10	4	депрессивная
III	7	8	10	процветающая

Из табл. 4 очевидно, что в местообитаниях, испытывающих регулярное воздействие человека (огород, картофельное поле), сформировались депрессивные популяции, а на залежи сформировалась процветающая популяция *Convolvulus arvensis*. Таким образом, можно сделать вывод, что изученный вид тяготеет не к сегетальным, а к рудеральным сообществам.

В заключение отметим, что в результате выполненных исследований были подтверждены данные литературы о том, что *Convolvulus arvensis* является пластичным рудеральным видом, который распространен в широком спектре местообитаний – сегетальных и рудеральных. Не случайно, высшая (но не обязательная) единица флористической классификации – дивизион, который объединяет классы синантропную растительность (рудеральной и сегетальной), назван *Convolvulelea arvensis* Kripelova 1952.

В трех изученных популяциях *Convolvulus arvensis* характеризовался достаточно высокими значениями биоморфологических параметров (длина самого большого побега и число листьев на нем, общая длина всех побегов), что свидетельствует о пластичности этого вида, позволяющей ему в разных условиях проявлять высокую жизненность. Однако при определении виталитета популяций выявились различия отношения вида к разным местообитаниям. В сегетальных сообществах (огород, картофельное поле) у вида формируются депрессивные популяции с преобладанием мелких особей. В рудеральном сообществе залежи по виталитету популяция была процветающей (преобладали крупные особи).

Полученные результаты имеют значение для классификации синантропных растительных сообществ.

## ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова Л.М.* Адвентизация растительности Башкортостана // В кн.: Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ; Гилем, 2012. С. 298-303.
- Жиляев Г.Г.* Жизнеспособность популяций растений. Львов, 2005. 304 с.
- Злобин Ю.А.* Структура фитопопуляций // Успехи соврем. биол. 1996. Т. 116, № 2. С. 133-146.
- Злобин Ю.А.* Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы: Университетская книга, 2009. 263 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ; Гилем, 2012. 488 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Краткий энциклопедический словарь науки о растительности. Уфа: Гилем; Башк. энцикл., 2014. 288 с.
- Наумова Л.Г., Злобин Ю.А.* Основы популяционной экологии растений. Уфа: Изд-во БГПУ, 2009. 88 с.
- Работнов Т.А.* Фитоценология / 3-е изд. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1992. 350 с.



**РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА СРЕДИ  
ВИДОВ ASTERACEAE ВО ФЛОРАХ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ  
(В ГРАНИЦАХ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ) И  
СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА**

© 2015 А.С. Кашин, И.С. Кочанова, Н.М. Лисицкая, М.А. Березуцкий  
*Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, Саратов*

**DISTRIBUTION OF GAMETOPHYTIC APOMIXIS IN ASTERACEAE  
SPECIES IN THE FLORAE OF THE LOWER VOLGA REGION  
(THE SARATOV REGION) AND THE  
NORTH-WESTERN CAUCASUS**

**Aleksandr S. Kashin, Irina S. Kochanova,  
Nadezhda M. Lisitskaya, Mikhail A. Berezutskiy**  
*Chernyshevskii Saratov State University, Saratov*  
e-mail: kashinas2@yandex.ru

За последние полвека предпринималось несколько попыток оценки степени распространения апомиктического способа воспроизводства у цветковых [Хохлов и др., 1978; Fryxell, 1957; Hanna, Bachaw, 1987. Carman, 1995, 1997; Noyes, 2007]. За это время список апомиктических видов расширен примерно на 20 родов и чуть более чем на 100 видов. Тем не менее, полученные данные, на наш взгляд, не отражают действительную степень распространения апомиксиса в этой группе растений. Отсутствие простых и надежных методов диагностики является основным препятствием на пути глобального мониторинга популяций по способу семенного воспроизводства. Методики ускоренного анализа структуры мегагаметофита и прилегающих областей семязачатка значительно расширяют возможности цитоэмбриологического метода выявления апомиктических форм, выводя его на популяционный уровень исследования. Важным подспорьем для выявления апомиктических форм растений, в частности, в семействе Asteraceae, для представителей которого характерен исключительно автономный апомиксис, может быть исследование семенной продуктивности при беспыльцевом режиме цветения.

Известно, что семейство Asteraceae – второе, после Poaceae, по обилию апомиктических родов и видов. Число апомиктических родов в этом семействе по J. Carman [1995, 1997] – 28, число апомиктических видов по J. Carman [1995] – 121. В последней сводке R. Noyes [2007] указаны 22 рода семейства Asteraceae, у которых доказан гаметофитный апомиксис, и ещё 16 родов семейства, у представителей которых апомиксис возможен, но на сегодняшний день не вполне доказан.

Основной задачей данной работы был сравнительный анализ частоты встречаемости апомиктических видов во флорах Нижнего Поволжья (в границах Саратовской области) и Северо-Западного Кавказа.

Семенную продуктивность при различных режимах цветения определяли по материалам, собранным в 2003-2012 гг. в популяциях видов семейства Asteraceae, произрастающих в различных районах этих регионов. Выбор видов для исследования осуществлялся случайным образом.

Саратовская область расположена в юго-восточной части Русской равнины с преобладающими высотами от 20 до 200 м н.у.м. По географической широте координаты крайних точек Саратовской области – 50<sup>0</sup> и 53<sup>0</sup> северной широты.

Территория Северо-Западного Кавказа в основной части гористая с преобладающими высотами от 150 до 3000 м н.у.м. Основная масса видов в отношении способности к гаметофитному апомиксису исследована нами в горном поясе региона на высотах от 500 до 2400 м н.у.м. По географической широте координаты крайних точек Северо-Западного Кавказа – 43° и 45° северной широты.

Во флоре Нижнего Поволжья в границах Саратовской области выявлено около 225 видов почти 60 родов семейства [Еленевский и др., 2008]. В работе при сравнительном анализе используются данные по 195 популяциям 124 видов 41 рода семейства, что составляет около 55% видов и около 68% родов от общего числа видов и родов, отмеченных для флоры региона. Во флоре Северо-Западного Кавказа отмечено около 350 видов и чуть более 90 родов Asteraceae [Зернов, 2006]. Из них нами исследовано 99 популяций 87 видов 42 родов, что составляет около 25% видов и 47% родов от общего числа видов и родов, отмеченных для флоры региона.

Частоту апомиксиса выявляли при сравнительном анализе семенной продуктивности при двух режимах цветения: свободном опылении и беспыльцевом режиме цветения. У растений видов Asteraceae, у которых обнаруживались признаки апомиксиса по семенной продуктивности, было проведено цитоэмбриологическое исследование с использованием метода просветления семязачатков [Herr, 1971], модифицированного нами. У растений в каждой из исследованных цитоэмбриологически популяций было проанализировано более чем по 100 семязачатков.

Из всех исследованных видов Asteraceae во флоре Нижнего Поволжья в границах Саратовской области семена в условиях беспыльцевого режима цветения завязались в популяциях 25 видов 13 родов: *Antennaria dioica*, *Artemisia salsoloides*, *Aster bessarabicum*, *Bidens tripartita*, *B. frondosa*, *Chondrilla juncea*, *C. canescens*, *C. latifolia*, *C. graminea*, *Galatella linosyris*, *Hieracium virosum*, *H. largum*, *Jurinea cyanoides*, *J. arachnoidea*, *Inula britanica*, *Lactuca serriola*, *Pilosella officinarum*, *P. praealta*, *P. echioides*, *P. dubia*, *P. proceriformis*, *P. procera*, *Scorzonera ensifolia*, *Taraxacum officinale*, *Tragopogon dubius*. У растений всех этих видов были обнаружены и цитоэмбриологические признаки апомиксиса. При этом гаметофитный апомиксис отмечен впервые для 16 видов (*Aster bessarabicus*, *Bidens tripartita*, *Chondrilla latifolia*, *C. canescens*, *Galatella linosyris*, *Hieracium largum*, *Inula britanica*, *Jurinea cyanoides*, *J. arachnoidea*, *Lactuca serriola*, *Pilosella echioides*, *P. dubia*, *P. proceriformis*, *P. procera*, *Scorzonera ensifolia*, *Tragopogon dubius*) и в 6 родах (*Tragopogon*, *Scorzonera*, *Jurinea*, *Lactuca*, *Inula* и *Galatella*). Таким образом, при исследовании во флоре Нижнего Поволжья в границах Саратовской области растений Asteraceae, гаметофитный апомиксис как способ семенного воспроизводства обнаружен у растений более чем у 20% от числа исследованных видов и около 32% от числа исследованных родов (табл. 1).

Из всех исследованных видов Asteraceae во флоре Северо-Западного Кавказа семена в условиях беспыльцевого режима завязались у растений 5 видов 5 родов: *Carthamus lanatus*, *Inula conyza*, *Leontodon caucasicus*, *Taraxacum stivensii*, *Xeranthemum annuum*. У растений всех этих видов при цитоэмбриологическом анализе получено подтверждение их способности к гаметофитному апомиксису. При этом гаметофитный апомиксис отмечен впервые у *Carthamus lanatus*, *Inula conyza*, *Xeranthemum annuum* и в роде *Xeranthemum*. Таким образом, при исследовании во флоре Северо-Западного Кавказа растений видов Asteraceae гаметофитный апомиксис как способ семенного воспроизводства обнаружен у растений около 6% от числа исследованных видов и около 12% от числа исследованных родов (табл. 1).

Очевидно, что доля апомиктичных видов во флоре Нижнего Поволжья превышает таковую, отмеченную для флоры Северо-Западного Кавказа, более чем в 3 раза, а доля апомиктичных родов – более чем в 2,5 раза.

Таблица 1

**Сравнение широты распространения апомиктов среди представителей Asteraceae Нижнего Поволжья и Северо-Западного Кавказа**

Число или доля таксономических единиц	Регион	
	Нижнее Поволжье в границах Саратовской обл.	Северо-Западный Кавказ
Число исследованных родов, шт.	41	37
Доля исследованных родов, %	67,21	39,78
Число исследованных видов, шт.	113	69
Доля исследованных видов, %	50,22	19,77
Число апомиктичных родов, шт.	13	5
Доля апомиктичных родов, %	31,70	13,51
Число апомиктичных видов, шт.	25	5
Доля апомиктичных видов, %	22,12	7,25
Число родов с признаками апомиксиса, шт	13	9
Доля родов с признаками апомиксиса, %	31,70	24,32
Число видов с признаками апомиксиса, шт	30	9
Доля видов с признаками апомиксиса, %	26,55	13,04

Интересно отметить, что хотя Саратовская область более чем в 3 раза превосходит Северо-Западный Кавказ по площади, но по числу видов, родов и семейств сосудистых растений флоры этих регионов различаются несущественно. Так по числу видов, родов и семейств сосудистых растений флора Саратовской области лишь в 1,1-1,2 раза превосходит флору Северо-Западного Кавказа. При этом семейство Asteraceae представлено в Саратовской области гораздо меньшим числом видов, чем на Северо-Западном Кавказе (более чем в 1,5 раза; табл. 2).

Таблица 2

**Сравнение регионов Нижнего Поволжья (в границах Саратовской обл.) и Северо-Западного Кавказ по площади и флористическому богатству**

Характеристика флоры региона	Регион	
	Нижнее Поволжье в границах Саратовской обл.	Северо-Западный Кавказ
Площадь, кв. км	100 200*	30 000**
Число видов сосудистых растений, шт	Около 2000***	2349**
Число родов сосудистых растений, шт	796***	699**
Число семейств сосудистых растений, шт	129***	138**
Число родов Asteraceae во флоре, шт.	61***	93**
Число видов Asteraceae во флоре, шт.	225***	349**

Примечание: \* – по: [Дёмин, Уставщикова, 2002];

\*\* – по: [Зернов, 2006];

\*\*\* – по: [Еленевский и др., 2008].

Доля исследованных нами видов Asteraceae во флоре Саратовской области примерно на 50%, а доля исследованных родов примерно на треть выше, чем во флоре Северо-Западного Кавказа. Однако случайный выбор популяций видов для исследования позволяет считать, что существенно более высокая доля апомиктических родов и особенно видов среди Asteraceae Саратовской области не связана ни с большей степенью изученности их в отношении способности к апомиксису, ни с меньшей представительностью видов и родов Asteraceae в ней. Скорее всего, эти различия связаны с какими-то иными причинами. Не исключено, что причиной этого является исключительная континентальность климата Саратовской области по сравнению с Северо-Западным Кавказом, территория которого, как известно, располагается на границе умеренного и субтропического климата. Это может свидетельствовать в пользу мнения ряда авторов о том, что апомиктические виды тяготеют к стрессовым условиям обитания.

Во флоре Саратовской области гораздо в большем числе, чем во флоре Северо-Западного Кавказа, представлены такие апомиктические рода как *Chondrilla*, *Pilosella*, *Artemisia* и т. п. Однако, – с одной стороны, – во флоре Саратовской области нами выявлены виды родов, в пределах которых апомиксис обнаружен впервые (*Lactuca*, *Tragopogon*, *Galatella*, *Inula*, *Jurinea* и *Galatella*), – с другой, – обнаружен целый ряд видов, которые во флоре Саратовской области вели себя как апомиктические, в то время как во флоре Северо-Западного Кавказа – как амфимиктические (*Pilosella echioides*, *Tragopogon dubius*, *Inula britanica*), – с третьей, – у растения *Bidens frondosa* в популяции из Саратовской области степень гаметофитного апомиксиса почти в два раза выше, чем в популяции из региона Северо-Западного Кавказа ( $56,3 \pm 10,5$  и  $29,7 \pm 6,2\%$ , соответственно; табл. 3). Это указывает на то, что причиной более высокой доли апомиктических видов и родов во флоре Саратовской области не является более широкое представительство в ней видов из политипических апомиктических родов.

Таблица 3

Сравнительные данные по видам Asteraceae, исследованным во флорах  
Нижнего Поволжья и Северо-Западного Кавказа

№ п/п	Вид	Частота апомиксиса (%)	
		Нижнее Поволжье в границах Саратовской обл.	Северо- Западный Кавказ
<b>Cicorioidea</b>			
1.	<i>Hieracium umbellatum</i> L.	0	0
2.	<i>Lactuca serriola</i> L.	0	0
3.	<i>Lapsana communis</i> L.	0	0
4.	<i>Picris hieracioides</i> L.	0	0
5.	<i>Pilosella echioides</i> (Lumn.) F.Schultz et Sch. Bip.	от 0 до $31,3 \pm 7,2$	0
6.	<i>Sonchus palustris</i> L.	0	0
7.	<i>Tragopogon dasyrhynchus</i> Artemcz.	0	0
8.	<i>T. dubius</i> Scop.	от 0 до $32,2 \pm 4,9$	0
<b>Asteroidea</b>			
1.	<i>Arctium lappa</i> L.	0	0
2.	<i>Bidens frondosa</i> L.	$56,3 \pm 10,5$	$29,7 \pm 6,2$
3.	<i>Carduus acanthoides</i> L.	0	0

4.	<i>Centaurea diffusa</i> Lam.	0	0
5.	<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	0	0
6.	<i>Inula britannica</i> L.	от 0 до 12.5±6.4	0
7.	<i>Senecio grandidentatus</i> Ledeb.	0	0

Существует достаточно устойчивое представление о том, что по сравнению с родственными видами, размножающимися амфимиктично, апомиктичные виды обитают на более высоких широтах [Asker, Jerling, 1992], – с резким возрастанием доли апомиктов по градиенту от средних к высоким широтам [Rosenzweig, 1995], – и на больших высотах [Bierzuchudek, 1985, 1987]. Как следует из вышеизложенного, наши данные при сравнении способности к гаметофитному апомиксису видов семейства Asteraceae противоречат этой закономерности в части преобладания апомиктов на больших высотах. В этой связи по результатам исследования напрашивается вывод о том, что на доле апомиктичных видов и родов в большей мере сказывается, вероятно, широтная поясность или аридность климата, нежели высота над уровнем моря.

Таким образом, доли апомиктичных видов и родов во флоре Нижнего Поволжья превышают таковые, отмеченные для флоры Северо-Западного Кавказа. При этом на доле апомиктичных видов и родов в этих флорах в большей мере сказывается, вероятно, степень аридности климата или широтная поясность, нежели высота над уровнем моря.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Дёмин А.М., Уставщикова С.В.** Географическое положение Саратовской области // Энциклопедия Саратовского края. Саратов: Приволжское кн. изд-во, 2002. С. 7.
- Еленевский А.Г., Буланый Ю.И., Радыгина В.И.** Определитель сосудистых растений Саратовской области. Саратов: ИЦ «Наука», 2008. 248 с.
- Зернов А.С.** Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Товарищество научн. изд. КМК, 2006. 664 с.
- Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г.** Выявление апомиктичных растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978. 224 с.
- Asker S.E., Jerling L.** Apomixis in Plants. L.; Boca Raton et al.: CRC Press, 1992. 298 p.
- Bierzuchudek P.** Patterns in plant parthenogenesis // *Experientia*. 1985. V. 41. P. 1255-1264.
- Bierzuchudek P.** Patterns in plant parthenogenesis // *The Evolution of Sex and its Consequences*. Basel; Boston: Birkhauser-Verlag, 1987. P. 197-217.
- Carman J.G.** Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives // *Apomixis Newsletter*. 1995. No. 8. P. 39-53.
- Carman J.G.** Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory, and polyembryony // *Biol. J. Linn. Soc.* 1997. V. 61. P. 51-94.
- Fryxell P.A.** Mode of reproduction higher plants // *Bot. Rev.* 1957. V. 23, No. 3. P. 135-233.
- Hanna W.W., Bachaw E.C.** Apomixis: its identification and use plant breeding // *Crop. Sci.* 1987. V. 27, No. 6. P. 1136-1139.
- Herr J.M.** A new clearing-squash technique for study of ovule, development in angiosperms // *Amer. J. Bot.* 1971. V. 20, No. 8. P. 785-790.
- Noyes R.D.** Apomixis in the Asteraceae: Diamonds in the Rough // *Functional plant science and biotechnology*. 2007. V. 1 (2). P. 207-222.
- Rosenzweig M.L.** *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge (U.K.): Univ. Press, 1995. 225 p.

# ФЕНОМЕН ОСОБОЙ УСТОЙЧИВОСТИ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ КЛОНАЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

© 2015 М.С. Князев<sup>1</sup>, Н.А. Кутлунина<sup>2</sup>, А.Ю. Беляев<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург,

<sup>2</sup>Уральский федеральный университет им. Первого Президента России  
Б.Н. Ельцина, Екатеринбург,

<sup>3</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

## THE PHENOMENON OF THE SPECIAL STABILITY OF NATURAL POPULATIONS OF CLONAL PLANTS

Mikhail S. Knyasev, Natalia A. Kutlunina, Alexander Yu. Belyaev

<sup>1</sup>Botanical Garden of the UB RAS, Ekaterinburg

<sup>2</sup>Ural Federal University, Ekaterinburg

<sup>3</sup>Institute of Plant and Animal Ecology of the UB RAS, Ekaterinburg

e.mail: belyaev@ipae.uran.ru

У ряда видов клональных растений с помощью молекулярно-генетических методов выявлены факты очень широкого расселения клонов при отсутствии каких-либо явных приспособлений к этому. Примечателен пример стерильного клона гусиного лука покрывальцевого *Gagea spatacea* (Hayne) Salisb., распространённого по всей Центральной Европе. [Pfeiffer et al., 2012]. Репродуктивная стерильность у этого вида (представленного практически одним клоном!), по всей видимости, обусловлена нечетной полиплоидией ( $2n=9x=108$ ). При отсутствии семян его расселение возможно только дочерними луковичками, формирующимися под землей. Однако *Gagea spatacea* распространился на пространстве соизмеримом с ареалами многих видов с нормальным семенным размножением.

Нами выявлен аналогичный феномен у *Gladiolus tenuis* Vieb. [Кутлунина и др., 2010; Кутлунина, Князев, 2012]. Все его популяции восточнее Волги, встречающиеся в степной и лесостепной зонах на протяжении более 800 км, представляют собой один стерильный, триплоидный ( $2n=3x=45$ ) клон, способный размножаться только дочерними клубнелуковичками. Судя по масштабу расселения, занимаемым экотопам, достаточно высокой численности особей, популяции, образуемые этим клоном, обладают не меньшей устойчивостью в ареале, чем тетраплоидные фертильные популяции *Gladiolus tenuis*.

Схожий случай отмечен нами для сердечника трехраздельного *Cardamine trifida* (Lam. ex. Poiret) W.M. Jones [Кутлунина и др., 2012]: на Южном Урале в долине реки Белой на протяжении до 250 км вдоль русла распространился единственный клон с мужской стерильностью. Размножение у него осуществляется подземными клубеньками листового происхождения. При этом клон занимает разнообразные экотопы, свойственные поликлональным популяциям этого вида в других частях ареала.

Распространение пропагул у обсуждаемых видов осуществляется, по всей видимости, за счет различных форм зоохории и гидрохории. Учитывая экологию данных видов и оценивая возможную относительно невысокую скорость расселения, можно предположить, что рассматриваемые клоны существуют в течение многих тысячелетий. Они могут служить интереснейшими моделями для изучения устойчивости популяций-клонов цветковых растений в гетерогенной среде. Исследован-

ные нами образцы растений были отнесены к уникальным очень крупным клонам гладиолуса и сердечника на основе их мономорфности по изоферментным маркерам, сходства по кариологическим и цитозембриологическим характеристикам. Изучение этих клонов с помощью различных методов анализа ДНК позволит, вероятно, выявить возможную мутационную генетическую изменчивость, а также получить другую ценную информацию о природе устойчивости клонов высших растений.

Продемонстрированные случаи значительных миграций отдельных клонов с помощью различных пропагул показывают, что клональные виды растений могут быть удобным модельным объектом для популяционно-генетических исследований, в частности для количественной оценки интенсивности межпопуляционного обмена генотипами. Такие исследования мы провели по трем видам, у которых имеются моноклональные и поликлональные популяции, и вегетативное размножение сочетается со спорадическим семенным размножением. Это следующие виды: тюльпан Биберштейна (*Tulipa biebersteiniana* Agardh. ex Schult. et Schult. fil.), тюльпан приречный (*T. riparia* Knjasev, Kulikov et Philippov), сердечник трёхраздельный (*Cardamine trifida* (Lam. ex. Poiret) B.M. Jones).

Клоны выявляли с помощью изоферментных маркеров. Растения тюльпана и сердечника (луковицы и клубеньки) выкапывали с расстоянием не менее 3-4 м друг от друга, чтобы избежать избыточного сбора образцов из одних и тех же клонов. Выборки растений достаточно полно охватывали соответствующие местные популяции. Приготовление экстрактов для изоферментного анализа, последующий электрофорез белков-ферментов в 6,4 %-ном полиакриламидном геле в трис-ЭДТА-оборотной системе, гистохимическое окрашивание зон ферментной активности проводили по стандартным методикам [Семериков, Беляев, 1995]. Экстракты, приготовленные для анализа, хранили в морозильной камере при  $-80^{\circ}$  C. Были проанализированы 10 полиморфных ферментных систем: ADH – алкогольдегидрогеназа, IDH – изоцитратдегидрогеназа, SkDH – шикиматдегидрогеназа, 6-PGD – 6-фосфоглюконатдегидрогеназа, PGI – фосфоглюкоизомераза, PGM – фосфоглюкомутаза, FDH – форматдегидрогеназа, NADHdh – НАДН-дегидрогеназа, С-EST – колориметрическая эстераза, GOT – глутаматоксалоацетаттрансаминаза. Анализ зимограмм (по 9 системам для тюльпанов и 8 системам для сердечника) для отдельных растений позволил выявить своеобразные сочетания бэндов (окрашиваемых полос) по каждой ферментной системе, которые мы интерпретируем как морфы. Идентичные сочетания морф по исследованным системам у сравниваемых особей (сходный изозимный фенотип) рассматривали как свидетельство принадлежности растений к одному клону (мультилокусному генотипу).

В результате проведенных исследований был выявлен интересный феномен, который получил условное название «эффект тефлоновых популяций». Он состоит в том, что популяции исследованных видов обладают устойчивым и специфическим составом генотипов (клонов). Хотя было показано, что отдельные клоны способны распространяться на значительные расстояния, но лишь однажды – в двух соседних популяциях *Tulipa riparia* – мы отметили наличие одного общего для них клона. Ниже приведем иллюстрирующие этот феномен результаты по каждому виду.

Изучение состава клонов в двух соседствующих популяциях (степной и лесной) тюльпана Биберштейна близ села Туманчино по правобережью р. Белой (Мелеузовский р-н Республики Башкортостан) показало следующее. В лесной популяции имеется единственный клон, который прослеживается на протяжении 0,5 км, то есть он способен широко расселяться. Однако этот лесной клон не был

обнаружен в составе соседней поликлональной популяции на степном участке [Кутлунина, Беляев, 2008]. Соответственно в лесной популяции не обосновался ни один клон из степной популяции. Тюльпан приречный имеет постоянный триплоидный цитотип ( $2n=36$ , а не  $2n=24$  как у *T. biebersteiniana*) [Князев и др., 2001; Куликов, 2005; Кутлунина и др., 2009] и размножается почти исключительно вегетативно с помощью дочерних луковиц, образующихся на концах подземных ежегодно отмирающих столонов. Наличие поликлональных популяций у этого вида свидетельствует о спорадическом семенном размножении. Нами исследовано 4 популяции в бассейне р. Сим (популяции Куряк и Малоюз на левобережных притоках, Старошалашевский и Казаяк – в пойме р. Сим ниже притоков), 3 популяции в долине р. Юрюзань (популяции Илек, Янгантау и Берканташ, расположенные последовательно вниз по течению реки). В большинстве популяций выявлена поликлональная структура (имеется от 3 до 11 генотипов). В популяциях Берканташ и Казаяк было выявлено по одному широко распространённому вдоль русла клону. Некоторые клоны в пределах популяций прослеживались на протяжении 1,5-2 км вдоль русел соответствующих рек. Таким образом, показано, что клоны тюльпана приречного способны к значительным миграциям, однако повторное появление одного из клонов отмечено лишь в соседних популяциях Илек и Янгантау (расположены в 3 км друг от друга в долине р. Юрюзань). Остальные клоны оказались специфичными для соответствующих популяций.

Наиболее подробно популяционно-генетические исследования сердечника трёхраздельного проведены нами на Урале [Кутлунина и др., 2012], где исследованы 2 соседние популяции в долине р. Чусовая (Георгиевская, Лёвинская), 3 популяции в долине р. Сим (две соседние Сим-Куряк и Гребни, и более обособленная популяция Берда); также по трансекте в 105 км вдоль долины р. Белой собран материал в 6 популяциях (Дуги, Ашкарка-2-я, Шулемовка, Маячная, Тимирово, Сатра). Как отмечалось выше, все выборки в долине р. Белой оказались принадлежащими одному клону, отличающемуся полной мужской стерильностью. Этот случай демонстрирует превосходную способность к распространению клонов сердечника трёхраздельного, размножающихся исключительно вегетативно. В то же время, во всех других случаях, например в популяциях по р. Сим или р. Чусовой (в большинстве они поликлональные) мы не отметили повторного (тем более многократного) появления хотя бы одного из клонов в соседних популяциях. Сходные результаты получены другими исследовательскими группами для клональных видов *Bistorta vivipara* [Lundqvist, Andersson, 2001], *Convallaria majalis* [Vandepitte et al., 2010], *Poa bulbosa* L. [Novak, Welfley, 1997]: набор генотипов не повторялся даже у соседних популяций соответствующих видов.

На основе всего изложенного применительно к клональным видам можно сформулировать следующую рабочую гипотезу: внедрение нового клона (генотипа) в стабилизовавшуюся популяцию затруднено, поэтому обмен генотипами между популяциями отсутствует или редок. Этот эффект приводит к тому, что генотипический состав локальных популяций, в подавляющем большинстве случаев оригинален, хотя возможность проникновения чужеродных генотипов из соседних популяций, несомненно, имеется. Наиболее естественное объяснение этому феномену – конкуренция между местными и адвентивными генотипами (клонами). Вероятный механизм «замкнутости популяций» может объясняться вполне очевидным фактором занятости всех приемлемых местообитаний местными клонами. Возможно и более сложное объяснение как результат косвенной конкуренции [Nonnau, Bossuyt, 2005; Nonnau et al., 2006]. Не исключено, что местные клоны вполне адаптированы к



комплексу сопутствующих видов, например местному составу видов и штаммов фитопатогенных организмов, тогда как адвентивный клон адаптирован к несколько иному составу «спутников», а потому будет проигрывать конкуренцию с аборигенными генотипами уже на стадии начального освоения новой территории.

Приведенные примеры генетической «замкнутости» популяций модельных видов клональных растений показывают, однако, что обмен генотипами даже между соседними популяциями может блокироваться рядом неучтенных факторов, выявление которых возможно экспериментальным путем.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г.** Тюльпаны родства *Tulipa biebersteiniana* (Liliaceae) на Южном Урале // Бот. журн. 2001. Т. 86, № 3. С. 109-119.
- Куликов П.В.** Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург; Миасс: Геотур, 2005. 537 с.
- Кутлунина Н.А., Беляев А.Ю.** Генотипическое разнообразие и клоновая структура в популяциях двух близкородственных видов *Tulipa* L. на Южном Урале // Вестн. ОГУ. 2008. № 81. С. 93-98.
- Кутлунина Н.А., Жеребцова М.И., Коцербуба В.В.** Цитогенетическое изучение тюльпанов секции *Eriostemones* (Liliaceae), произрастающих на Южном Урале. // Материалы региональной с международным участием научной конференции «Ботанические исследования на Урале». Пермь: Изд-во «Пермь», 2009. С. 213-215.
- Кутлунина Н.А., Князев М.С., Беляев А.Ю.** Гигантский клон гладиолуса тонкого *Gladiolus tenuis* Vieb. (Iridaceae) в уральской части ареала // Труды Института биоресурсов и прикладной экологии. Вып. 9: V Всероссийская науч.-практ. конф. «Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий», Оренбург, 7-11 июня 2010 г.: сборник статей. Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2010. С. 79-80.
- Кутлунина Н.А., Князев М.С.** Эволюционный потенциал клональных видов: миф или реальность? // Наука в России. 2012. № 4. С. 45-52.
- Кутлунина Н.А., Князев М.С., Зимницкая С.А., Беляев А.Ю.** Генотипическое разнообразие и мужская стерильность *Cardamine trifida* (Brassicaceae) в разных частях ареала // Turczaninowia. 2012. Т. 15, № 2. С. 72-79.
- 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.
- Honnay O., Bossuyt B.** Prolonged clonal growth: escape route or route to extinction? // Oikos. 2005. V. 108. P. 427-432.
- Honnay O., Jacquemyn H., Roldan-Ruiz I., Hermy M.** Consequences of prolonged clonal growth on local and regional genetic structure and fruiting success of the forest perennial *Maianthemum bifolium* // Oikos. 2006. V. 112. P. 21-30.
- Lundqvist E., Andersson E.** Genetic diversity in populations of plants with different breeding and dispersal strategies in a free-flowing boreal river system // Hereditas. 2001. V. 135. P. 75-83.
- Novak S.J., Welfley A.Y.** Genetic diversity in the introduced clonal grass *Poa bulbosa* (Bulbous Bluegrass) // Northwest Science. 1997. V. 71, No. 4, P. 271-280.
- Pfeiffer T., Klahr A., Peterson A. et al.** No sex at all? Extremely low genetic diversity in *Gagea spathacea* (Liliaceae) // Flora. 2012. V. 207. P. 372-378.
- Vandepitte K., Roldán-Ruiz I., Jacquemyn H., Honnay O.** Extremely low genotypic diversity and sexual reproduction in isolated populations of the self-incompatible lily-of-the-valley (*Convallaria majalis*) and the role of the local forest environment // Annals of Botany. 2010. V. 105. P. 769-776

## ТЕХНОЛОГИИ СИСТЕМНОЙ ЭКОЛОГИИ (С ИЛЛЮСТРАЦИЯМИ)

© 2015 А.В. Коросов

*Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск*  
**TECHNOLOGIES OF SYSTEM ECOLOGY (IN PICTURES)**

**Andrei V. Korosov**

*Petrozavodsk State University, Petrozavodsk*

e-mail: korosov@mail.ru

Системная экология в понимании Ю. Одума [1975] представляет собой технологию математического моделирования экологических объектов. Опыт показывает, что построению моделей экологического явления должно предшествовать системное представление экологических знаний [Федоров, Гильманов, 1980; Розенберг, 1984; Иванищев и др., 1989; Меншуткин, 1993; Реймерс, 1994; Краснощеков, Розенберг, 2002 и мн. др.]. Увлечение системными идеями породило широкое разнообразие представлений о предмете «системной экологии» – от применения методов вариационной статистики, моделирования «сложных систем» и системного анализа до простого переименования всех известных экологических (частично и эволюционных) законов, «правил» и принципов – в «системные». Отвечая на вопрос о содержании системной экологии, нам кажется неправомерным определить для нее иной предмет, чем у экологии. Мы убеждены, что системная экология – это «всего лишь» *системная технология получения экологического знания*. Оставив в стороне более простые вопросы математизации экологии, рассмотрим только системную технологию.

О системном способе мышления в последние десятилетия говорят не меньше, чем о теории эволюции, причем все. Системный анализ, системотехника, общая теория систем, системология, системная экология – это только часть новоизобретенных однокоренных терминов. Краткая история системных исследований показала, что за общим понятием «система» – ничего нет. «Вряд ли можно ожидать, чтобы системы... разного характера обладали нетривиальными общими свойствами» [Саймон, 2004, с. 103]. В стремлении сказать нечто новое о мироздании, частные теории систем вынуждены сужать поле зрения и определять свой собственный объект исследования. Тем самым они нарабатывают гносеологические продукты – понятия, выражающие существенные свойства реальных объектов (с тем или иным уровнем абстрагирования). Эти теории практически отходят в сторону от общенаучной методологии, хотя стремятся выдать свои наработки за методологические. Часто они предельно категоричны, скрывая за этим свои противоречия. Например, список «семи и только семи» типов преобразований систем ОТС включает изменения «2. Качества (*Кч*) 3. Отношений (*О*)» [Артюхов, 2009, с. 16], видимо, элементов системы. Недоумение вызывает отрыв качества элемента от его отношения с другими элементами, поскольку, как известно, только во взаимодействии и *проявляются* качества (свойства) объектов: «Свойство – это свернутое отношение» [Перегудов, Тарасенко, 1989; с. 81]. Поскольку критериев разграничения качеств и отношений в не определено, указанное «центральное положение ОТС» очень трудно «интуитивно принять», как это советуется [там же, с. 12]. Противоречия кроются именно в утверждении, что системы реально существуют.

На роль общенаучной методологии, по нашему мнению, может претендовать только системный подход как свод *правил организации мышления* о любых объектах природы. С этой позиции ключевое понятие «система» – это *способ мышления об объектах природы*, «форма представления предмета научного познания» [Агошкова, Ахлибининский, 1998, с. 179], а не «совокупность взаимосвязанных элементов». (В природе – объект, система – в голове, знания – в учебнике.)

В литературе системный подход традиционно представляется сводом довольно большого числа «принципов». Наш анализ проблемы компактного представления системного подхода [Коросов, 2000, 2002, 2008, 2009, 2012] привел к формулировке семи принципов системного мышления, применимых как к исследованию любых объектов предметного и духовного мира, так и рефлексивно к самому системному подходу. Эти семь системных принципов представляют собой формы (приемы) мышления, ориентированные не на оперирование готовыми понятиями (как формальная логика), но на производство новых понятий (и на уточнение старых). По своей сути – это обобщения и парафразы известных положений, переформулированные для поддержания внутреннего единства всех принципов и придания им формы технологических рекомендаций. В рамках экологической дисциплины они призваны структурировать научные экологические проблемы и готовить их для воплощения в форму количественных моделей. Системным можно назвать только сознательное применение системных принципов с конечной целью – построение модели, объясняющей природное явление.

**Принцип системности** – *любой объект природы можно рассматривать как систему* – постулирует, что мы можем изучать любой объект или комбинацию объектов независимо от вида, композиции, структуры, «цельности», «достаточности», «синергичности» и др. приводящих критериев «истинных систем». Система – это образ объекта в нашем сознании, но не самый этот объект. Этот тезис снимает противоречие «система–несистема», временно принимая «системой» объект исследования, а средой – все прочие объекты, не включенные в тематику исследований. Технологический прием состоит в том, чтобы точно и однозначно определить объект исследования. Сделать это сразу невозможно – процесс переопределения и уточнения объекта идет постоянно – но требовать необходимо. В нашем анализе мы рассмотрим термин «соотношение полов в выборке» применительно к островной популяции обыкновенной гадюки [Коросов, 2010]. Этот термин часто звучит в герпетологических работах в таком контексте: «изучали половую структуру популяции, обнаружили отношение самок и самцов 1 : 1».

**Принцип развития** – *дифференциация перерастает в интеграцию путем появления нового уровня иерархии*. Как и прочие принципы системного мышления, принцип развития относится не к процессам развития динамических систем, но к формированию образов объектов окружающего мира в сознании. В соответствии с гегелевской триадой первично простые представления усложняются, знания множатся и со временем утрачивают свои исходные качества (простоту и понятность). Стройность они приобретают в результате синтеза, который, состоит в появлении локальных интеграций, промежуточных надстроек над элементами – внутренних подсистем, новых уровней иерархии знания внутри единого знания. В технологической плоскости этот принцип предписывает в начале работы выполнить как можно более детальную декомпозицию имеющихся элементов информации, затем произвести классификацию и разнести эти компоненты по соответствующим уровням иерархии и местам в блок-схеме, выполняя при этом их объединение (и отбраковку). Строятся

две таблицы декомпозиции статических и динамических компонент и блок-схема, логически связывающая их (на среднем уровне иерархии); это основа для построения количественной модели. Рекомендации по этапам:

1. *положение*: дать первичное определение объекту исследования;
2. *анализ*: построить таблицы декомпозиции и организовать их наполнение материалами (с использованием литературных источников и выполняя новые предметные исследования),
3. *синтез*: сознательно увязывать структуру таблиц декомпозиции статических и динамических компонент и сводить полученные знания в блок-схему, в алгоритм модели и саму модель; сформулировать новую дефиницию объекта исследования.

Литературный анализ [Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Шварц, 1980; Яблочкин, 1987] дал первое приемлемое определение: «Половая структура – это соотношение самцов и самок в разных возрастных группах».

**Принцип целесообразности** – *границы, состав, структура и функционирование системы определяются целью исследования*. Объект природы обращает на себя внимание и становится объектом исследования только потому, что определенным образом проявляет себя (функционирует). Цель рассмотрения объекта может динамично меняться в процессе исследования то сужаясь до элементарных проявлений, то расширяясь на все классы явлений определенного вида; сознательное переопределение целей на каждом шаге работы – важнейший момент системного подхода. Первичная цель – охватить все известные явления, имеющие отношение к термину «половая структура популяции» (позже добавлено: «встречаемость на маршруте»); промежуточные цели – выяснить долю особей определенного возраста, выяснить роль активности особей в их обнаружении и пр..

**Принцип структурно-функциональной организации** – *систему можно описать через описание ее элементов и связей между ними*. Элементы (статические компоненты системы) можно воспринимать как вещественные носители неких измеряемых качеств или представить потоками этих качеств, имеющих простые единицы измерения. На блок-схемах они отображаются стрелками. При этом важно различать сам элемент и его характеристику (самки, самцы – элементы; численность, доли самок и самцов – характеристики). Связи (динамические компоненты системы) могут восприниматься как взаимодействие элементов (элемент-связан\_с-элементом), как процессы преобразования потоков (реализация *отношения преобразования*: поток1-преобразуется\_в-поток2); они не имеют простых единиц измерения (только скоростные) и отображаются на схемах блоками. Направление работы принципа в начале исследования – расширение числа статических и динамических компонент, а в конце – сужение их числа за счет элиминации лишних, которые не увязываются в «систему». Технологические вопросы (в рамках цели и объекта исследования): к каким компонентам отнести данный – к статическим или динамическим, каковы характеристики данного статического элемента, с какими элементами взаимодействует данный элемент, какой динамический компонент соответствует взаимодействию двух статических компонентов, какого статического или динамического компонента не хватает для построения схемы связи взаимодействия. В примере перечень компонентов состоит из терминов: самцы, самки, молодые, взрослые..., активные, неактивные, беременные, на выгуле, погода, маршрут, наблюдатель, биотоп, выборка, популяция...; выживают, погибают, взрослеют, созревают, пребывают, попадают, длится...). Для решения вопроса привлечены данные по выживаемости и активности разнополых разновозрастных особей.

**Принцип иерархичности** – *каждый элемент может быть описан как система (более низкого уровня)*. Предписывает отслеживать отношение включения элементарных статических компонент и динамических компонент в компоненты более высокого уровня иерархии. Уровень иерархии определяется как совокупность непосредственно взаимодействующих компонентов, т. е. как система. Рассматривается иерархия как статических, так и динамических компонент. На основании этого и предыдущего принципов строятся пятиуровневые таблицы декомпозиции статических и динамических компонент, в которые включается вся доступная информация по отношению к объекту исследования. По мере синтеза информации число уровней сводится к трем – система в среде (надсистема), система, компоненты системы (подсистемы). Техническими вопросами становятся следующие: это динамический или статический компонент, из каких субкомпонент состоит данный, в какую компоненту более высокого уровня включен данный (какую надсистему формирует), как этот компонент связан с соседним по уровню иерархии, к тому ли уровню иерархии относится данный? В примере построены иерархии: популяция – самки/самцы – разновозрастные – активные/неактивные – замеченные/незамеченные.

**Принцип эмерджентности** – *взаимодействия элементов системы существенно усиливают некоторые из элементарных свойств, формируя «новые» (в потенции) свойства системы*. Принцип предписывает для описания свойств системы отыскивать «зачаточные» свойств элементов, механизмы их усиления (посредством взаимодействия элементов) и механизм их проявления (посредством взаимодействий в надсистеме). Логический анализ показал, что все свойства объектов природы эмерджентны [Коросов, 2012]. Технология: каковы свойства (функции) объекта исследования (системы), каковы свойства элементов системы, какие взаимодействия порождают системные свойства. Частное свойство особи – быть или не быть на поверхности во время учета, умереть или выжить в течение года; их объединение по всей популяции дает оценки вероятности выживания и встречи.

**Принцип целостности** – *взаимодействия элементов системы существенно ослабляют некоторые из элементарных свойств, обеспечивая эффективное функционирование системы*. Принцип предписывает отыскивать информацию о случаях проявления «свободных» свойств элементов системы при отсутствии «контроля» со стороны системы и выявлять механизмы формирования «системного единства» (процесса проявления системных свойств, ее функции). Технические вопросы: в чем состоит эффективность функционирования системы (как она себя являет и сохраняет), какие свойства элементов могли бы нарушить эффективность функционирования системы, какие взаимодействия элементов ограничивают проявления их возможных свойств. Плодовитость змей ограничена, продолжительность жизни – тоже, это ведет к стабилизации численности и соотношения полов.

Итерационная процедура системного исследования завершается построением блок-схемы, на основании которой можно дать новую или уточненную дефиницию изучаемому явлению и построить количественную модель. Нами получены (Коросов, 2010) закономерности снижения доли самок и самцов с возрастом, зависимости доли активных животных от репродуктивного статуса, сезона, зависимости репрезентативности оценок соотношения двух групп при росте объема выборки. Объединение этих частных моделей приводит к выводу: *соотношение самок и самцов, регистрируемое при полевых учетах, – это величина случайная, которая никак не характеризует реальное соотношение полов в локальной популяции*.

Системная экология – это не свод методов обработки, приемов моделирования, законов и принципов экологии, это *системная технология получения экологического знания*. Системный подход – это свод предписаний для повышения эффективности научных исследований; системная терминология – логические категории, необходимые для анализа и синтеза представлений о явлениях; конечный продукт экологического исследования – это описание обнаруженных зависимостей, закономерностей, законов на языке специальных экологических терминов (для этого не нужны системные термины).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Агошкова Е.Б., Ахлибинский Б.В.* Эволюция понятия системы // Вопросы философии. 1998. № 7. С. 170-179.
- Артюхов В.В.* Общая теория систем: Самоорганизация, устойчивость, разнообразие, кризисы. М.: URSS, 2009. 224 с.
- Иванищев В.В., Михайлов В.В., Тубольцева В.В.* Инженерная экология. Л.: Наука, 1989. 144 с.
- Коросов А.В.* Развитие системного подхода к изучению островных популяций животных (на примере обыкновенной гадюки, *Vipera berus* L.): Дисс. ... докт. биол. наук. Петрозаводск, 2000. 333 с.
- Коросов А.В.* Имитационное моделирование в среде MS Excel (на примерах из экологии). Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2002. 212 с.
- Коросов А.В.* Системы и экосистемы // Уч. зап. Петрозавод. гос. ун-та. Сер. Естеств. и тех. науки. 2008. № 2. С. 58-67.
- Коросов А.В.* Принцип целесообразности и моделирование биосистем // Уч. зап. Петрозавод. гос. ун-та. Сер. Естеств. и тех. науки. 2009. № 7. С. 40-46.
- Коросов А. В.* Экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на Севере (факты и модели). Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 264 с.
- Коросов А. В.* Принцип эмерджентности в экологии // Принципы экологии. 2012. № 3. С. 46–64. DOI: [10.15393/j1.art.2012.1481](https://doi.org/10.15393/j1.art.2012.1481).
- Краснощеков Г.П., Розенберг Г.С.* Экология «в законе» (теоретические конструкции современной экологии в цитатах и афоризмах.). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2002. 248 с.
- Менишуткин В.В.* Имитационное моделирование водных экологических систем. СПб.: Наука, 1993. 160 с.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 742 с.
- Перегудов Ф.И., Тарасенко Ф.П.* Введение в системный анализ. М.: Высшая школа, 1989. 367 с.
- Реймерс Н.Ф.* Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: Журнал «Россия молодая», 1994. 367 с.
- Розенберг Г.С.* Модели в фитоценологии. М.: Наука, 1984. 266 с.
- Саймон Г.* Науки об искусственном. М.: Едиториал УРСС, 2004. 144 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н. В.* Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 281 с.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г.* Экология. М.: Изд-во МГУ, 1980. 464 с.
- Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Яблоков А.В.* Популяционная биология. М.: Высшая школа, 1987. 303 с.

**ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ  
И РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ  
*HERMINIUM MONORCHIS* (L.) R. BR. (ORCHIDACEAE JUSS.)  
НА ЮЖНОМ УРАЛЕ**

© 2015 М.М. Кривошеев<sup>1</sup>, И.В. Суюндуков<sup>2</sup>, М.М. Ишмуратова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Башкирский государственный университет, Уфа,

<sup>2</sup>Сибайский институт (филиал) Башкирского  
государственного университета, Сибай

**DEMOGRAPHIC CHARACTERISTICS AND REPRODUCTIVE  
SUCCESS *HERMINIUM MONORCHIS* (L.) R. BR.  
(ORCHIDACEAE JUSS.) IN THE SOUTH URAL**

**Mikhail M. Krivosheev<sup>1</sup>, I'gis V. Suyundukov<sup>2</sup>,**

**Maiya M. Ishmuratova<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Bashkir State University, Ufa,

<sup>2</sup>Sibai Institute (branch) of the Bashkir State University, Sibai

e-mail: m.m.krivosheev@mail.ru

Качественные характеристики семян редких растений, их разнокачественность и семенная продуктивность должны учитываться при разработке методов культивирования *in vitro* [Ишмуратова, Ткаченко, 2009]. Морфология семян и зародышей орхидей умеренной зоны в последнее время изучается довольно активно [Назаров, 1988, 1989; Кликов, 1998; Куликов, Филиппов, 1998; Андропова, 2003, 2007; Широков и др., 2007; Суюндуков и др., 2009; Кривошеев, Ишмуратова, 2009, 2011, 2013; Виноградова и др., 2003, 2011; Кириллова, 2011; Тетерюк, Паршукова, 2011; Хомутовский, 2012]. Несмотря на это для большинства орхидных умеренной зоны, редко описываются взаимосвязи между внешними факторами и строением семян. Не часто встречаются работы по изучению внутривидовой изменчивости семян в разных условиях обитания.

В данной работе рассмотрены изменчивость размеров семян, семенная продуктивность, а так же некоторые популяционные характеристики *Herminium monorchis*. Эта стеблекорневая орхидея, способная, однако, к вегетативному размножению [Татаренко, 1996], имеет 1 категорию редкости в Красной Книге Республики Башкортостан [2011].

Материал собран в 2012 г в двух ценопопуляциях (ЦП) вида. Описание растительных сообществ проводили согласно общепринятым геоботаническим методикам. При выделении онтогенетических состояний использовали методику Т.А. Работного [1950] и А.А. Уранова [1975] с учетом особенностей орхидных [Вахрамеева, Денисова, 1980]. Семена для изучения были собраны в августе. Изображения семян, полученные с помощью светового микроскопа и фотоаппарата. Фотографии обрабатывали в программе ImageJ. В выборку вошли семена из плодов верхней, средней и нижней части соцветия с 10 особей в каждой ЦП. Из смеси семян из каждого яруса соцветия случайным образом отобраны и изменены по 90 шт. диаспор. Измерены длина и ширина семени и зародыша. При изучении формы семян использовали следующие показатели (полученные путем деления длины семени/зародыша на ширину): индекс семени (ИС), индекс зародыша (ИЗ) и относитель-

ный размер зародыша (ОРЗ, полученный путем деления длины зародыша на длину семени, являющимся показателем объема, занимаемого зародышем в семени).

Выборка для определения процента плодообразования составила 30 особей орхидей. Семенную продуктивность определяли на примере десяти коробочек взятых из средней части соцветия десяти особей орхидей. Подсчет семян проводили по ранее описанной методике с помощью программы ImageJ [Кривошеев и др., 2014]. Условно-реальную семенную продуктивность (УРСП) в пересчете на плод (коробочку) определяли по Е.А. Ходачек [1970, 2000]. Определение РСП проводили путем вычитания доли abortивных семян (с отсутствующим или недоразвитым зародышем) из общего числа семян в расчете на одну особь с использованием доли плодообразования [Левина, 1981]. Долю полноценных семян определяли под световым микроскопом методом сплошного учета 1000 шт. семян на случайно выбранном участке препарата.

Статистическую обработку материала проводили с помощью программ Microsoft Office Excel 2010 и Statistica 7.0. Уровни варьирования признаков приняты по Г.Н. Зайцеву [1973].

ЦП 1 обитает в предгорьях хребта Ирэндък (окрестности д. Басаево) в луговом сообществе класса *Molinio-Arrhenatheretea* R.Тх. 1937 em. R.Тх. 1970 (сопутствующие виды: *Lathyrus pratensis*, *Plantago media*, *Poa pratensis*, *Vicia cracca*, *Filipendula vulgaris*, *Sanquisorba officinalis*, *Rumex confertus*). Эта ЦП характеризуется высокой численностью и плотностью особей (табл. 1)

ЦП 2 обитает в предгорьях хребта Крыкты (окрестности д. Муракаево) в болотном растительном сообществе класса *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* R.Тх. 1937 (сопутствующие виды: *Carex rostrata*, *Comarum palustre*, *Eriophorum polystachion*). Здесь численность и плотность особей невысока.

ЦП 1 впервые описана нами в 2011 г. Здесь *H. monorchis* обитает в нехарактерном для него фитоценозе, часть которого переходит в остепенённый луг, подверженный сенокосу и выпасу, а часть приходится на заболоченный луг. При этом плотность особей возрастает в тех участках фитоценоза, где влажность почвы минимальна. Возрастной спектр ЦП двухвершинный, с максимумами на имматурных и генеративных особях.

Таблица 1

**Демографические характеристики *Herminium monorchis*  
в изученных ценопопуляциях**

ЦП	Местонахождение, фитоценоз	Относительная численность, шт.	Средняя плотность, шт./м <sup>2</sup>	Возрастной состав, %			
				<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>
1	д. Басаево, луговое сообщество	1365	65	3,1	27,9	24,6	44,4
2	д. Муракаево, болотное сообщество	188	21,5	10,1	30,2	29,5	30,2

Возрастной спектр ЦП 2 одновершинный. Здесь преобладают виргинильные и генеративные особи, в сумме составляя около 60 % от всего возрастного состава.



Уровень плодообразования, доля полноценных семян и семенная продуктивность в обоих ЦП довольно высокие (табл. 2). В тоже время особи в ЦП 2 производят в два раза меньше цветков и плодов на побег, чем особи в ЦП 1.

Таблица 2

**Некоторые показатели репродуктивного успеха  
*Herminium monorchis* в изученных ценопопуляциях**

ЦП	Плодообразование, шт., (%)	Доля полноценных семян, %	УРСП плода	РСП, особи	СП ЦП
1	19±4,7 (83,2)	78,4±2,9	420±4,5 (409-433)	5 079	около 3 017 750
2	8±0,6 (60,8)	72,2±4,2	581±57,5 (190-702)	3 380	около 130 000

*Примечание:* УРСП плода – условно-реальная семенная продуктивность, РСП особи – реальная семенная продуктивность, СП ЦП – семенная продуктивность ценопопуляции, ± – ошибка среднего.

Полноценность семян в обоих ЦП примерно равная. Средняя условно-реальная семенная продуктивность плода в ЦП 2 статистически значимо (критерий t) выше, чем в ЦП 1 и характеризуется большими пределами.

В целом, благодаря высокой численности генеративных особей и большей доле плодообразования, репродуктивный успех *H. monorchis* в ЦП 1 превышает этот показатель в ЦП 2.

Размеры семян и зародышей представлены в табл. 3.

Таблица 3

**Размерные характеристики семян и зародышей  
*Herminium monorchis* в изученных ценопопуляциях**

ЦП 1				ЦП 2			
Размер семени, мкм		Размер зародыша, мкм		Размер семени, мкм		Размер зародыша, мкм	
длина	ширина	длина	ширина	длина	ширина	длина	ширина
$\frac{427 \pm 5,8}{14,9}$	$\frac{161 \pm 2,7}{18,7}$	$\frac{170 \pm 3,3}{21,3}$	$\frac{122 \pm 2,4}{21,2}$	$\frac{335 \pm 7,3}{15,3}$	$\frac{142 \pm 3,4}{16,7}$	$\frac{136 \pm 3,9}{20,0}$	$\frac{90 \pm 3,2}{24,9}$

*Примечание:* в числителе приведены среднее значение признака и ошибка среднего (±), в знаменателе указан коэффициент вариации, %.

По размерным показателям семена и зародыши обоих ЦП различаются статистически значимо. Семена и зародыши *H. monorchis* в ЦП 1 крупнее, чем в ЦП 2. При этом уровень изменчивости размеров семян и зародышей в обоих ЦП примерно равный. Большая степень изменчивости (более 20 %) характерна для размеров зародыша.

По аллометрическим показателям семена и зародыши *H. monorchis* в двух ЦП различаются достоверно (недостоверные различия отмечены только для относительного размера зародышей) (табл. 4).

Таблица 4

**Аллометрические характеристики семян и зародышей  
*Herminium monorchis* в изученных ценопопуляциях**

ЦП 1			ЦП 2		
Индекс семени	Индекс зародыша	ОРЗ	Индекс семени	Индекс зародыша	ОРЗ
$\frac{2,7 \pm 0,01}{18,9}$	$\frac{1,4 \pm 0,01}{16,3}$	$\frac{2,6 \pm 0,02}{21,6}$	$\frac{2,4 \pm 0,07}{21,5}$	$\frac{1,6 \pm 0,07}{29,7}$	$\frac{2,5 \pm 0,07}{20,2}$

*Примечание:* ОРЗ – относительный размер зародыша. В числителе приведены среднее значение признака и ошибка среднего ( $\pm$ ), в знаменателе указан коэффициент вариации, %.

В целом форма семян и зародышей вытянутая. Изменчивость формы семян и зародышей средняя в ЦП 1 и высокая в ЦП 2. В тоже время по показателю ОРЗ семена обоих ЦП практически равны.

Таким образом, многочисленная ЦП 1 характеризуется более высоким уровнем репродуктивного успеха. Здесь особи образуют большее число цветков, из которых около 80 % опыляются и образуют плоды. Семена и зародыши в коробочках из ЦП 1 достоверно крупнее таковых из ЦП 2. Уровень изменчивости изучаемых признаков диаспор в обоих ЦП довольно схож и колеблется от среднего до высокого. Необходимо отметить, что, несмотря на большие различия размерных характеристик семян и зародышей *H. monorchis*, параметр ОРЗ в обоих ЦП остаётся схожим, что позволяет отнести этот показатель к таксономическим индикаторам вида.

Несмотря на меньший уровень репродуктивного успеха растений в малочисленной ЦП 2, доля прегенеративных особей здесь выше, чем в ЦП 1. Вероятно, что в условиях болотного фитоценоза выживаемость семенного потомства выше благодаря более стабильным условиям среды.

Известно, что на выполненность семян орхидных влияют различные факторы, среди которых наиболее важным является, пожалуй, размер пыльцевого депозита (как это показано на примере *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichenb. и *Dactylorhiza romana* (Seb. et Mauri) Soo., Кучер, 1998). В тоже время в некоторых работах указывается, что качество семян может снижаться в результате самоопыления или гибридизации (Назаров, 1989; Андропова, 2011). Можно предположить, что одним из факторов, влияющим на морфологические и количественные показатели репродуктивного успеха является число генеративных особей в ЦП, т. е. уровень генетического разнообразия.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект 14-04-31697.

## ЛИТЕРАТУРА

- Андропова Е.В.** К вопросу о причинах формирования некачественных семян у некоторых орхидных умеренных широт // Охрана и культивирование орхидей: Материалы IX Международной научной конференции (Санкт-Петербург, 26-30 сентября 2011 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 14-26.
- Андропова Е.В.** Прорастание семян *Dactylorhiza maculata* S.L. (Orchidaceae) in situ // Бот. журн. 2003. Т. 88, № 5. С. 63-71.
- Андропова Е.В.** О биологическом разнообразии, семенном размножении in vitro и репатриации орхидных // Вестн. Тверского ун-та. 2007. № 7 (35). С. 8-11.
- Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В.** Динамика численности ценопопуляций трех видов из семейства орхидных // Вестн. МГУ, 1980. Сер. 16. Биология, № 1. С. 58-63.
- Виноградова Т.Н., Пегова А.Н., Осипьянц А.И. и др.** Потенциальная всхожесть, индивидуальная и географическая изменчивость семян пальчатокоренника мясокрасного – *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soð. // Биол. вестн. Харьк. нац. ун-та. 2003. Т. 7, № 1-2. С. 64-66.
- Виноградова Т.Н., Рябчевская Е.М., Бойко Л.А.** Оценка потенциальной всхожести семян трех видов башмачков (*Cypripedium*, Orchidaceae) в культуре // Охрана и культивирование орхидей: Материалы IX Международной научной конференции (Санкт-Петербург, 26-30 сентября 2011 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 110-111.
- Ишмуратова М.М., Ткаченко К.Г.** Семена травянистых растений. Особенности латентного периода, использование в интродукции и размножение in vitro. Уфа: Гилем. 2009. 116 с.
- Кириллова И.А.** Некоторые характеристики семян орхидных, произрастающих на северной границе распространения (Республика Коми) // Охрана и культивирование орхидей: Материалы IX Международной научной конференции (Санкт-Петербург, 26-30 сентября 2011 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 210-214.
- Кривошеев М.М., Ишмуратова М.М.** Морфометрические характеристики семян различных жизненных форм орхидных умеренной зоны // Ботанические исследования на Урале. Пермь: ПГУ, 2009. С. 200-202.
- Кривошеев М.М., Ишмуратова М.М.** Особенности морфологии семян орхидных Южного Урала // Охрана и культивирование орхидей: Материалы IX Международной научной конференции (Санкт-Петербург, 26-30 сентября 2011 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 249-253.
- Кривошеев М.М., Ишмуратова М.М.** Эндогенная изменчивость семян и зародышей *Dactylorhiza ochroleuca* (Wüsten. ex Boll) Holub (Orchidaceae Juss.) // Изв. Самар. НЦ РАН. 2013. Т. 15. № 3 (4). С. 1323-1325.
- Кривошеев М.М., Ишмуратова М.М., Суюндуков И.В.** Показатели семенной продуктивности некоторых видов орхидей (Orchidaceae Juss.) Южного Урала, рассчитанные с применением программы ImageJ // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. 2014. № 3. Часть 3, С. 49-57.
- Куликов П.В.** Семенное и микроклональное размножение представителей рода *Cypripedium* L. в культуре in vitro // Бюл. Бот. сада им. И.С. Косенко Кубанского госагроун-та (Краснодар). 1998. № 7. С. 85-87.
- Куликов П.В., Филиппов Е.Г.** О методах размножения орхидных умеренной зоны в культуре in vitro // Бюл. Глав. ботан. сада. 1998. Вып. 176. С. 125-131.
- Кучер Е.Н.** Потенциальная семенная продуктивность крымских орхидей из рода *Dactylorhiza* Nevski. и *Platanthera* Rich. и метод оценки эффективности их опыления // Ученые зап. Симфероп. гос. ун-та. 1998. № 5 (44). С. 18-24.

- Левина Р.Е.** Репродуктивная биология семенных растений: обзор проблемы. М.: Наука, 1981. 96 с.
- Назаров В.В.** Методика подсчета мелких семян и семяпочек (на примере сем. Orchidaceae) // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 8. С. 1194-1196.
- Назаров В.В.** Определение реальной семенной продуктивности у *Dactylorhiza romana* и *D. incarnate* (Orchidaceae) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 5. С. 231-233.
- Работнов Т.А.** Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений // Полевая геоботаника. М.; Л.: АН СССР, 1960. Т. 2. С. 141-149.
- Суюндуков И.В., Кривошеев М.М., Шамигулова А.С.** Некоторые особенности репродуктивной биологии *Orchis militaris* на Южном Урале // Вестн. Оренбур. гос. ун-та. 2009. № 6 (100). С. 168-170.
- Тетерюк Л.В., Паршукова Т.В.** К вопросу о качестве семян орхидных на северном пределе распространения // Охрана и культивирование орхидей: Материалы IX Международной научной конференции (Санкт-Петербург, 26-30 сентября 2011 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 412-415.
- Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7-34.
- Ходачек Е.А.** Популяционные и ценогенетические аспекты изучения репродукции растений в условиях Арктики // Эмбриология цветковых растений (терминология концепции). СПб: Изд-во «Мир и Семья», 2000. Т. III. С. 432-439.
- Ходачек Е.А.** Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 7. С. 995-1010.
- Хомутовский М.И.** Антэкология, семенная продуктивность и оценка состояния ценопопуляций некоторых видов орхидных (Orchidaceae juss.) валдайской возвышенности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2012. 23 с.
- Широков А.И., Крюков Л.А., Коломейцева Г.Л.** Морфометрический анализ изменчивости семян некоторых видов орхидных Нижегородской области // Вестник ТвГУ. 2007. № 8. Вып.4. С. 205-208.

# ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СОСТАВЛЯЮЩАЯ В ИЗМЕНЧИВОСТИ РАЗМЕРНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ПОЛЕВОК

© 2015 Ю.Э.Кропачева, Н.Г.Смирнов, О.А. Пястолова

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург*

## ONTOGENETIC COMPONENT IN SIZE VARIABILITY OF VOLES

**Yuliya E. Kropacheva, Nicolay G. Smirnov, Ol'ga A. Pyastolova**

*Institute of Plant and Animal Ecology of the UB RAS, Yekaterinburg*

e-mail: KropachevaJE@yandex.ru

Среди популяционных характеристик млекопитающих, и мелких грызунов в частности, размерные являются одними из наиболее важных и информативных [Шмидт-Ниельсен, 1987]. Показано [Шварц, 1969; Оленев, 2002, 2014], что среди многих факторов определяющих размеры особей в популяциях цикломорфных грызунов, важнейшим является принадлежность к той или иной сезонной генерации или функциональной группе. Большая часть полевок живет в природе всего несколько месяцев, но календарный и физиологический возраст в разных генерациях может существенно не совпадать [Оленев, 2002]. Перезимовавшие животные, а тем более полевки старше года в ранне-летнем населении представляют собой редкое исключение, а позднее практически отсутствуют. Основная масса рождается весной и в начале лета, они быстро растут и прекращают рост к двум – трем месяцам. Большая их часть, оставив потомство, быстро погибает. Их потомки могут жить значительно дольше, обеспечивая популяции переживание осени и зимы. Иногда эту функцию берет на себя третья генерация. Таким образом, в летней добыче хищников могут быть представлены быстро выросшие представители первой генерации, относительно медленно растущие животные из второй и третьей генераций. При одних и тех же размерах они могут иметь существенно различный календарный возраст. Изучение соотношения размеров, календарного и физиологического возраста возможно в природе на меченых животных или в условиях содержания лабораторной колонии в виварии. Особую сложность представляет задача исследовать не только динамику массы тела, как самый доступный показатель, но и длину тела и его частей. Исследование онтогенетической динамики отношения размеров части и целого обусловлены не только общебиологическим интересом, но и важным практическим аспектом. При изучении палеонтологических материалов исследователи имеют дело с наиболее твердыми частями скелета – зубами. Для полевок это, как правило, первые нижние щечные зубы (моляры). По их размерам палеонтологи реконструируют величину тела животных и используют эти реконструкции в различных научных построениях. В данной работе анализируются закономерности роста размеров тела и коренных зубов двух видов полевок из лабораторной колонии и ряда природных популяций.

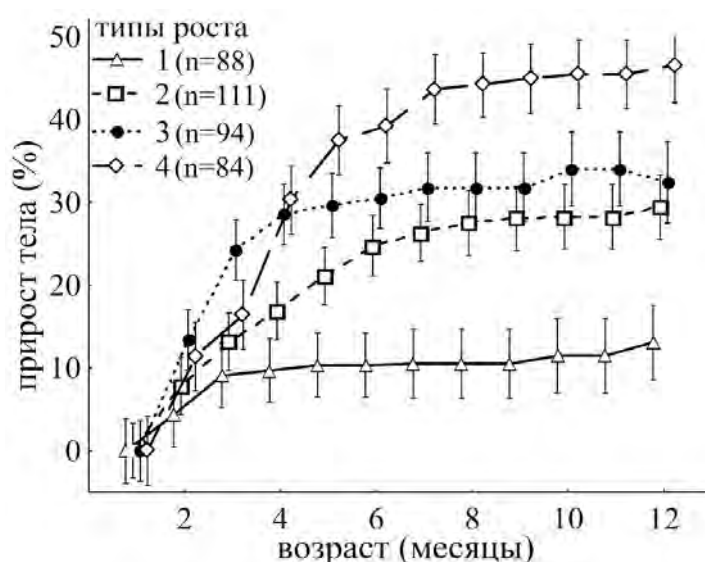
Исследование ростовых процессов тела и  $m1$  проведено на полевках-экономках (*Microtus oeconomus*,  $n = 35$ , количество измерений 377) и узкочерепных полевок (*M. gregalis*,  $n = 17$ , количество измерений 102) из лабораторной колонии. Рост коронки первого нижнего моляра ( $m1$ ) в длину оценивался по прижизненным отпечаткам жевательной поверхности  $m1$  [Оленев, 1980; Кропачева и др., 2012]. Рост тела изучался по ежемесячным измерениям длины тела. Измерения проводились с одного до двенадцати месяцев для полевки-экономки и до шести месяцев для узкочерепной полевки. Оценка параметров роста тела и  $m1$  проводилась при помощи построения индивидуальных логистических кривых. На основе коэффициентов уравнений рассчитаны точки перегиба кривых, которые можно интерпретировать как точки начала замедления роста, ограни-

чивающие период интенсивного роста (Зайцев, 1984; Carmon, 1965). Анализировались продолжительность периода интенсивного роста, определяемая как количество месяцев до точки начала замедления роста, и удельная скорость прироста в этот период, определяемая как отношение прироста за период интенсивного роста (в процентах) к продолжительности этого периода (в месяцах). Вычислены индивидуальные показатели аллометрии [Мина, Клевезаль, 1976, Ищенко, 1967; Шмидт-Ниельсен, 1987].

Онтогенетический анализ соотношений длин тела и зуба проведен с помощью индекса длины зуба [Шварц, 1969]. Исследование связи размеров моляров с размерами черепа и тела у полевок-экономок из природных популяций проведено на коллекциях черепов с Ямала (111 экз.), Полярного (154 экз.), Среднего (111 экз.) и Южного (109 экз.), хранящиеся в музее ИЭРиЖ УрО РАН и любезно предоставленные коллегами. Статистическая обработка данных производилась в программе Statistica 6.0. Сравнения удельной скорости и продолжительности роста тела и моляра проведены с помощью критерия Манна-Уитни. Для оценки вклада возраста в изменчивость размеров использовался однофакторный дисперсионный анализ.

Анализ уравнений кривых роста полевки-экономки показывает, что период интенсивного роста зуба больше, чем тела в среднем на два месяца ( $U = 229$ ,  $p < 0,05$ ). Удельная скорость прироста (% прироста в месяц) тела в период интенсивного роста больше, чем зуба в среднем на 5% ( $U = 48$ ,  $p < 0,05$ ). Коэффициент корреляции между удельными скоростями прироста тела и моляра ( $r_s = 0,38$ ,  $p < 0,05$ ) и процентами их прироста ( $r_s = 0,54$ ,  $p < 0,05$ ) статистически достоверен, а связи между длительностью периодов интенсивного роста тела и моляра не обнаружено. Выделено четыре типа роста тела (рис.) по соотношению удельной скорости прироста и продолжительности периода интенсивного роста:

- медленный непродолжительный ( $< 7,6\%$  прироста в месяц,  $< 3,75$  мес.);
- медленный продолжительный ( $< 7,6\%$  прироста в месяц,  $> 3,75$  мес.);
- быстрый непродолжительный ( $> 7,6\%$  прироста в месяц,  $< 3,75$  мес.);
- быстрый продолжительный ( $> 7,6\%$  прироста в месяц,  $> 3,75$  мес.).



**Рис. Средние значения процента прироста тела в течение двенадцати месяцев у животных с разными типами роста.**

Для зуба удается выделить только медленный продолжительный и быстрый непродолжительный типы роста. Различия в процентах прироста у животных с разными типами роста тела проиллюстрировано на рисунке. Полевки с разными типами роста отличаются средними размерами тела ( $F=43.3$ ,  $p<0.001$ ). Увеличение длины тела в этих группах идет по-разному ( $F=49.3$ ,  $p<0.001$ ). Полевки с медленным и непродолжительным ростом прекратили рост в три месяца и остались мелкими. Животные с прочими типами роста достигли одинаковых размеров к семимесячному возрасту, но по разным траекториям.

У животных с разными типами роста тела индексы длины моляра различаются. При относительном сходстве параметров роста зуба, различия индексов в основном определяются параметрами роста тела.

У полевок в возрасте от одного до трех месяцев наибольшие относительные размеры моляров наблюдаются у животных с быстрым и продолжительным ростом, у животных старше четырех месяцев наиболее крупными относительными размерами моляров обладали полевки с медленным и непродолжительным ростом. Медленно и недолго растущие полевки среди животных с другими типами роста отличаются наибольшим показателем аллометрии (в среднем 0,98), наименьшим коэффициентом корреляции между длинами моляра и тела ( $R = 0,37$ ,  $p < 0,05$ ) и наибольшими значениями индекса длины моляра (у полевок старше четырех месяцев).

Наши данные позволяют оценить направление смещения оценок размера тела по размерам моляров под воздействием двух факторов – индивидуального возраста и типа роста животного. Констатация факта о положительной связи размеров тела и моляра не дает основания проводить индивидуальную количественную оценку размеров тела по размерам  $m1$ . Такая задача возникает при работе с палеонтологическим материалом, когда изолированные зубы зачастую служат единственным источником информации о размерах полевок. Иллюстрацией могут служить расчеты по совокупной выборке из четырех природных локалитетов (Ямал, Полярный, Средний и Южный Урал) и лабораторной колонии ( $n = 537$ ). В однородных по размеру моляра группах разброс значений длин тела достигал 60 мм, а коэффициент корреляции Пирсона между длиной моляра и тела составил 0,58 ( $p < 0,05$ ). В разных географических локалитетах он варьировал от 0,55 до 0,82 ( $p < 0,05$ ).

Поскольку длина моляра относительно длины тела с возрастом уменьшается, обилие молодых животных в выборке приводит к завышению оценки размеров тела и наоборот. К такому же смещению оценки длины тела при реконструкции приводит использование зубов животных с медленным и непродолжительным типом роста, которые имеют более крупные относительные размеры моляров.

Часть изменений размеров жевательной поверхности могут быть вызваны изменением угла ее стачивания по отношению к передней стенке зуба. У полевок-экономок угол стачивания жевательной поверхности варьирует от 57 до 88°. По значению угла стачивания показаны статистически значимые различия между выборками с Ямала, Полярного, Среднего и Южного Урала ( $F = 14,5$ ,  $p < 0,001$ ). Наименьшие значения угла (самая скошенная жевательная поверхность) зафиксированы в выборке со Среднего Урала, максимальные – в выборке Ямала. Различия углов стачивания у современных и ископаемых лесных полевок ранее описаны А.В. Бородиным [1990]. Размеры жевательной поверхности моляров уменьшаются при появлении фасеток боковых стираний. У полевок-экономок из лабораторной колонии длина жевательной поверхности уменьшалась до 7%, у узкочерепных полевок – до 5%. Это функционально обусловленное патологическое образование (как показывают наши работы [Кропачева, 2014; Смирнов, Кропачева, 2015]) широко распространено в природе.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты № 14-04-00120, № 14-04-31335), Президиума УрО РАН (проект № 15-12-4-8).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бородин А.В.** Возрастная структура популяции и морфотипическая изменчивость коренных зубов лесных полевок // Териофауна России и сопредельных территорий (5 съезд Териол. о-ва АН СССР): Материалы всесоюзн. совещ. М. 1990. Т. 1. С. 7-8.
- Зайцев Г.Н.** Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука. 1984. 424 с.
- Ищенко В.Г.** Опыт использования аллометрических уравнений для изучения внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1967. 16 с.
- Кропачева Ю.Э.** Фасетки боковых стираний у представителей семейства полевок (Arvicolinae) // Экология: популяция, вид, среда: Материалы конференции молодых ученых, 14-18 апреля 2014 г. Екатеринбург: Гошицкий, 2014. С. 87-94.
- Кропачева Ю.Э., Смирнов Н.Г.** Распространение фасеток боковых стираний моляров у полевок (Arvicolinae) // Докл. Акад. наук (ДАН). 2015. Т. 460, № 1. С. 115-117
- Кропачева Ю.Э., Смирнов Н.Г., Маркова Е.А.** Индивидуальный возраст и одонтологические характеристики полевки-экономки // Докл. Акад. наук (ДАН). 2012. Т. 446, № 2. С. 234-237.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А.** Рост животных. М.: Наука. 1976. 291 с.
- Оленев Г.В.** Прижизненное определение видовой принадлежности мышевидных грызунов по отпечаткам зубов // Зоол. журн. 1980. Т. 59. Вып. 2. С. 294.
- Оленев Г.В.** Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. 2002. № 5. С. 341-350.
- Оленев Г.В., Григоркина Е.Б.** Функциональные закономерности жизнедеятельности популяций грызунов в зимний период // Экология. 2014. № 6. С. 428-438.
- Шмидт-Ниельсен К.** Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.
- Шварц С.С.** Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск: УФАН СССР. 1969. 199 с.
- Carmon J.L.** The effects of radiation on growth pattern of mice // Growth. 1965. V. 29, № 1. P. 85-95.



**НАБЛЮДАЕМАЯ ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ:  
ДЕТЕРМИНИЗМ И СТОХАСТИКА, ЦИКЛЫ И ХАОС**

© 2015 И.А. Кшнясев, Ю.А. Давыдова

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург*

**OBSERVE POPULATION DYNAMICS:  
DETERMINISM AND STOCHASTICS, CYCLES AND CHAOS**

**Ivan A. Kshnyasev, Yulia A. Davydova**

*Institute of Plant and Animal Ecology of the UB RAS, Yekaterinburg*

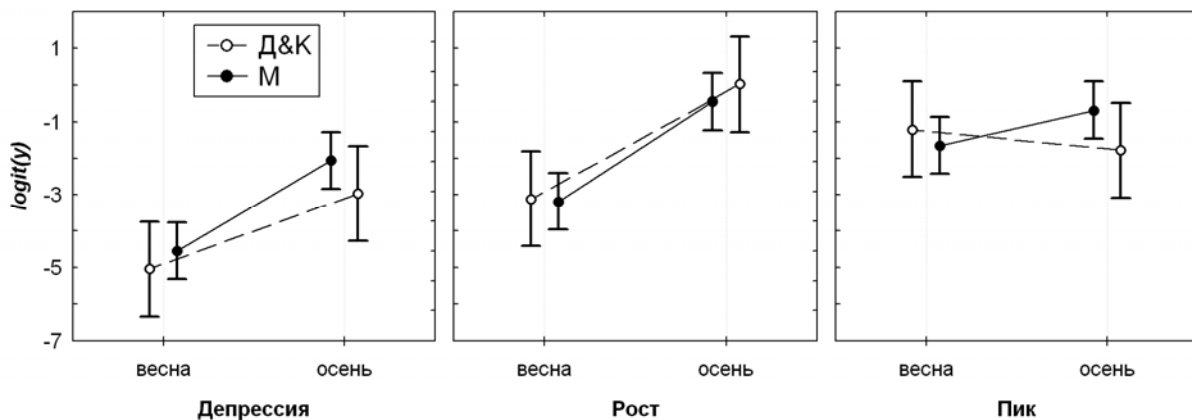
e-mail: kia@ipae.uran.ru

Циклический характер многолетней динамики популяций множества видов животных (насекомых-вредителей, промысловых птиц и млекопитающих, грызунов) интригует как обывателей, так и экологов на протяжении столетий. Вспышки леммингов в Скандинавии были упомянуты в XVI в. [Elton, 1924], иллюстрации колебаний заготовок шкурок зайца и рыси в XIX-XX вв. в Канаде вошли в учебники [Бигон и др. 1989], но идентификация механизмов многолетних циклов, по мнению ряда исследователей [Krebs, 1996; Berriman, 2002; Ginzburg, Colyvan, 2004], до настоящего времени является одной из ключевых проблем популяционной экологии. Одним из ярких примеров интереса, и даже горячих дебатов о потенциальных драйверах циклов, служит динамика популяций мелких млекопитающих (ММ) в бореальных областях, о чем свидетельствует неубывающее число публикаций [Krebs, Myers, 1974; Lidicker, 1988; Norrdahl, 1995; Krebs, 1996; Norrdahl, Korpimaki, 2002; Turchin 2003; Lambin et al., 2002; 2006; Krebs et al., 2010; Brommer et al., 2010; Cornulier et al., 2013; Korpela et al., 2014 и др.]. Предложены десятки гипотез для ее объяснения [Batzli, 1992; Stenseth, 1999; Hanski et al., 2001; Korpimaki et al., 2004; Smith et al., 2006; и др.]. Для формального описания циклической динамики плотности популяций (после линеаризации логарифмированием) применяются линейные модели AR(2) – авторегрессия второго порядка [Bjornstad et al., 1995; Tkadlec, Stenseth, 2001; Кшнясев, 2004; 2014; Cornulier et al., 2013 и др.], AR(IMA)X – авторегрессия с экзогенными переменными [Merritt et al., 2001; Korpela et al., 2014]. Причем, для запаздывающей зависимости от плотности предложена интерпретация: как эффектов трофических взаимодействий с кормовыми ресурсами [см. обзор в Klemola, et al., 2000] или с хищниками [Hanski et al., 1993; Hanski et al., 2001; Klemola et al., 2002; Gilg et al., 2006; Korpimaki et al., 2005; Sundell, Ylonen, 2008; Korpela et al., 2014]; материнским эффектом [Ginzburg, 1998] или плотностнозависимым изменением длины репродуктивного сезона [Batzli, 1999; Smith et al., 2006].

Описание района исследования, стандартных методов учета и статистического анализа, обширную библиографию для экономии мы здесь не приводим (см. приведенную библиографию и [Кшнясев, Давыдова, 2005; 2007; 2008]).

Статистическое моделирование результатов наблюдений («измерений») обычно предполагает, что исследователю известен детерминированный процесс («механизм»), порождающий данные, а измерения сопровождаются неопределенностью лишь вследствие неточности инструмента и «случайных» (не учитываемых) эффектов множества мешающих факторов. В отличие от лабораторных условий (где приборы откалиброваны по эталонам, фиксаналам и пр.) натурные «измерения» содержат как случайную, так и систематическую погрешность, оценить которую

сложно. Более того, зачастую наши результаты измерений доступны лишь в форме индексов (предположительно монотонно пусть и нелинейно зависящих от «истинной» измеряемой величины), а не представляют некоторое «истинное значение» пусть и измеренное с погрешностью. Несомненную ценность представляют долговременные ряды наблюдений, проводимых на стационарных участках, например, особо охраняемых территориях. Поскольку, реальные наблюдения ограничены, то при наличии нескольких источников данных актуально оценить приблизительную неточность наблюдений в задаче оценивания индексов плотности населения наземных мелких млекопитающих, получаемых с помощью стандартных методов учета, например ловушек. Авторы выражают искреннюю признательность Ю.Ф. Марину за предоставленные данные учетов ММ за 1982-2006 гг.



**Рис. 1.** Сравнение результатов (средние и 95% ДИ) учетов ММ Марин Ю.Ф. (М) и Давыдова и Кшнясев (Д&К). 12 лет (24 тура) параллельных наблюдений, два сезона (весна и осень), три фазы популяционного цикла (Депрессия, Рост, Пик); Средний Урал, ВГПБЗ, 1995-2006 гг. ANOVA для зависимых наблюдений.

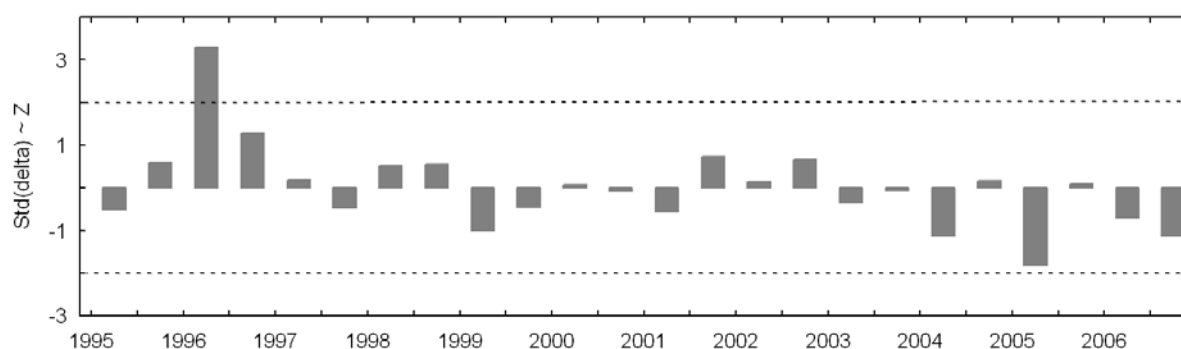
Для оценки возможности «сращивания» двух (Марин Ю.Ф. 1982-2006 гг., по 1 тыс. л-с на учет, и Кшнясев, Давыдова 1995-2014 гг., 200 л-с) временных рядов оценок плотности ММ, в один непрерывный ряд наблюдений, оценили величину возможного систематического смещения (bias) в результатах учетов, выполненных в Висимском заповеднике (ВГПБЗ) двумя группами исследователей за 12 лет параллельных учетов (24 пары наблюдений). Не без удивления (но с удовлетворением!) мы обнаружили что:

- данные могут быть объединены без какой-либо специальной коррекции, систематическая погрешность существенно не отличается от нуля  $\Delta(\text{logit}(y_i)) = 0,25 \pm 0,34$ , или другими словами, 95%ДИ: -0,44–0,95 содержит ноль, а учет источника данных привносит чрезвычайно мало информации,  $R^2 = 0,024$ , табл. 1, рис. 1-2;
- на исследованной территории (расстояние  $\leq 14$  км по прямой), динамику населения ММ можно представить как суперпозицию сезонных и 3-х летних (до 2005(6) г.) популяционных циклов (табл. 1, рис. 1);
- после 2005(6) г. режим динамики характеризуется более выраженной сезонностью и 2-х летней квазипериодичностью (рис. 3).

**Результаты 1- и 3-х факторного ANOVA:  
сравнение (24) параллельных учетов плотности ММ,  
Средний Урал, ВГПБЗ, 1995-2006 гг.**

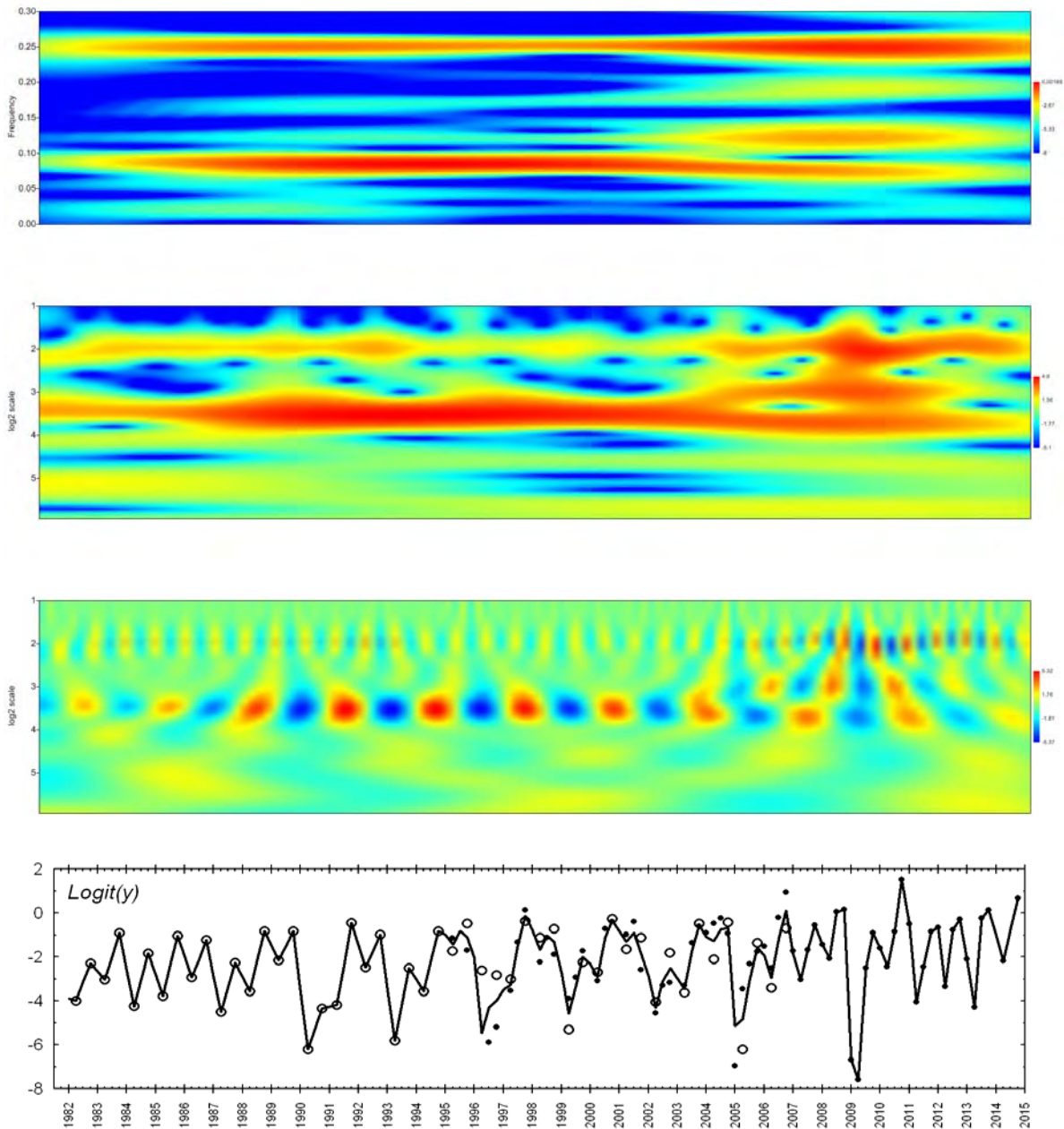
Эффекты	SS	df	MS	F	P≤
<i>Исследователь®</i>	0,77	1	0,77	0,57	0,46
<i>Остаток</i>	31,27	23	1,36		
<b>Сезон</b>	<b>39,00</b>	<b>1</b>	<b>39,00</b>	<b>64,96</b>	<b>2E-07</b>
<b>Фаза</b>	<b>50,15</b>	<b>2</b>	<b>25,08</b>	<b>41,77</b>	<b>2E-07</b>
<b>Фаза×Сезон</b>	<b>16,30</b>	<b>2</b>	<b>8,15</b>	<b>13,58</b>	<b>3E-04</b>
Остаток 1	10,80	18	0,60		
<i>Исследователь®</i>	0,77	1	0,77	0,52	0,48
<i>Сезон×Исследователь®</i>	0,79	1	0,79	0,54	0,47
<i>Фаза×Исследователь®</i>	1,93	2	0,97	0,65	0,53
<i>Фаза×Сезон×Исследователь®</i>	1,89	2	0,94	0,64	0,54
<i>Остаток 2</i>	26,65	18	1,48		

Зависимая переменная – логит преобразованный индекс плотности ММ, ® – фактор зависимых наблюдений, «Фаза» и «Сезон» – перекрестные факторы.



**Рис. 2. Стандартизированные разности (логит преобразованных индексов плотности ММ) результатов параллельных учетов. Только весной 1996 г. ( $Z > 3$ ), т. е. на следующий год после катастрофического вывала леса (1995), нарушенные участки имели более высокую плотность населения ММ.**

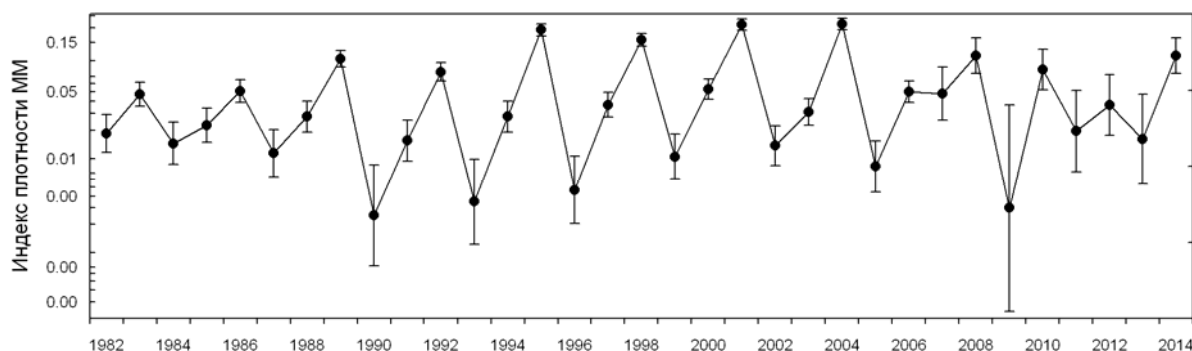
Недостаток обычного Фурье-анализа (обеспечивающего точную оценку периодов гармоник) – потерю информации о временной локализации в случае их не постоянного присутствия, преодолевается использованием аппарата вейвлетного анализа. Так, вейвлетные шкалограмма и спектр (рис. 3) не только показывают временную локализацию периодических компонент, но и свидетельствуют о не стационарности квазипериодических составляющих: так, примерно после 2006(7) г., квазитрехлетняя периодичность сменяется (удвоенной?) квазидвухлетней, и более выраженной становится сезонная компонента. Оценки автокорреляционных функций (АКФ), частных АКФ и параметров AR2 для двух частей ряда (не приведены), так же показывают существенное изменение автоковариационной структуры исследуемого ряда [Кшняев, 2014].



**Рис. 3.** Динамика плотности населения (логит шкала) ММ в ВГПБЗ – нижняя панель. Кружки – учеты Марина Ю.Ф. (2 раза в год, весна и осень), точки – наши учеты (3-4 учета в год), линия – результат объединения данных (1995-2006:  $r_s = 0,79$ ,  $t_{22} = 6,0$ ). Остальные панели (снизу вверх): шкалограмма, вейвлетный спектр и оконное преобразование Фурье.

Мы использовали плотность ММ весной (рис. 4), т. е. когда население состоит из перезимовавших животных, для оценки параметров модели роста «популяции» с не перекрывающимися поколениями:  $X_{t+1} = a + RX_t / [1 + (X_t/K)^\beta]$ . Модель хорошо воспроизводит часть ряда с 3-х летними циклами ( $r_{1986-2005} = 0,81$ ), дает разумные оценки параметров, например реализованной кратности прироста –  $R = 5,1$  (95%ДИ 3,5-6,7). Параметр  $a$  интерпретируется как: нижний порог плотности, нали-

чие убежищ (или предел чувствительности метода учета?) или даже просто как аддитивный «шум» – следствие миграции ММ, и стабилизирует 3-х летние циклы. При удалении его из уравнения динамики, модель, даже с фиксированными параметрами, демонстрирует сложное – «хаотическое» поведение. Высокие же значения (5-16) параметра  $\beta$  (при фиксированном  $R$ ), так же скорее стабилизирует циклы. Заметим, что сверхкомпенсация ( $\beta > 1$ ) – симптом, очевидно, не столько конкуренции, сколько хищничества – во все годы наблюдений (с 1995 по 2007 гг.) с высокой численностью ММ весной (и предшествующей осенью) в учетах отмечены мелкие куньи [Kshnyasev, Davydova, 2010]. Подобная модель (содержащая на 1 параметр меньше) была предложена именно для описания динамики системы «хищник–жертва» с двумя репродуктивными группами у хищника [Maynard Smith, Slatkin, 1973], однако в классическом руководстве [Бигон и др., 1989, гл. 6] интерпретируется лишь в контексте конкуренции. Заметим, что при своей простоте, «прозрачной» экологической интерпретации и возможности эмпирической калибровки, модель способна генерировать (при изменении параметров во вполне ограниченных пределах) богатый спектр динамического поведения – от равновесия до циклов и хаоса. Для более адекватного описания наблюдаемых данных, более естественным будет интерпретация параметров не как фиксированных «констант», измеряемых с неизбежной погрешностью, а как реализацию случайных величин, и характеризовать в стохастических терминах.



**Рис. 4. Интервальная оценка (отрезки – 95% ДИ) плотности населения ММ весной (логит шкала!). Средний Урал, южная тайга, ВГПБЗ, 1982-2014 гг. Более широкие ДИ после 2006 г. отражают меньшее промысловое усилие.**

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.** Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989., т.1. 667 с.
- Кшнясев И.А.** Изменение режима динамики популяций мелких млекопитающих: диагностика и симптомы, улики и главные подозреваемые. (Экологический детектив: наброски) // Математические модели в теоретической экологии и земледелии. СПб.: АФИ, 2014. С. 88-92.
- Кшнясев И.А., Давыдова Ю.А.** Динамика плотности и структуры популяций лесных полевок в южной тайге // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 1 № 9. С. 113-123.
- Berryman A. (ed.)** Population Cycles: the Case for Trophic Interactions. N. Y.: Oxford Univ. Press. 2002. p.

- Cornulier T. and 20 other.** Europe-wide dampening of population cycles in keystone herbivores // *Science*. 2013. № 340. P. 63-66.
- Elton C.** Periodic fluctuations in number of animals: their causes and effects // *Br. J. Exp. Biol.* 1924. № 2. P. 119-163.
- Ginzburg L., Colyvan M.** *Ecological orbits: how planets move and populations grow*. N. Y.: Oxford Univ. Press, 2004. 166 pp.
- Korpela K. and 9 other.** Predator–vole interactions in northern Europe: the role of small mustelids revised // *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* 281: 2014. 2119.
- Kshnyasev I.A., Davydova Yu.A.** Bewertung der Verzögerung der Anzahl von Mauswiesel *Mustela nivalis* (Linnaeus, 1766) nach der Zunahme der Dichte von Kleinsäugetieren // *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung*, 2010. Bd. 35. P. 231-235.
- Maynard Smith J., Slatkin M.** The stability of predator-prey systems // *Ecology*. 1973. V. 54. P. 384-391.
- Ranta E., Lundberg P., Kaitala V.** *Ecology of Populations*. N. Y.: Cambridge Univ. Press, 2006. 373 p.
- Royama T.** *Analytical Population Dynamics*. L.: Chapman and Hall, 1992. 380 p. (Ser.: Population and Community Biology Series [Book 10]).
- Turchin P.** *Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton (NJ): Univ. Press, 2003. 450 p.

**ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *SEDUM ACRE* L.  
(*CRASSULACEAE* DC.) В РЕДКИХ СООБЩЕСТВАХ  
ПЕТРОФИТНЫХ СТЕПЕЙ МЕСЯГУТОВСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ**

© 2015 М.В. Лебедева, С.М. Ямалов, Л.М. Абрамова

*Ботанический сад-институт УНЦ РАН, Уфа*

**THE CHARACTERISTIC OF *SEDUM ACRE* L. (*CRASSULACEAE* DC.)  
COENOPOPULATIONS IN RARE PETROPHYTIC STEPPES  
COMMUNITIES OF MESYAGUTOVO FOREST-STEPPE**

**Maria V. Lebedeva, Sergei M. Yamalov, Larisa M. Abramova**

*Botanical Garden-Institute of Ufa Scientific Centre of the RAS, Ufa*

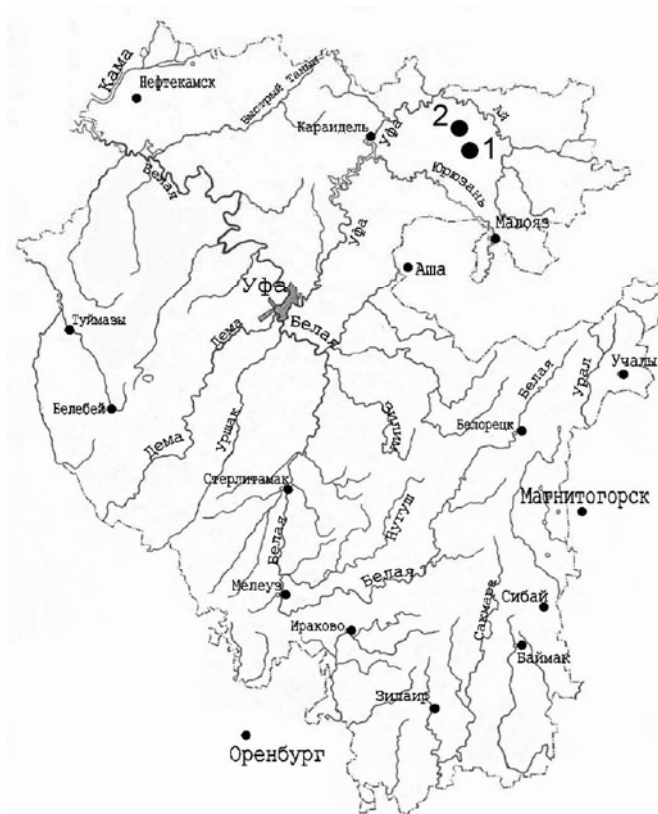
e-mail: lebedevamv@mail.ru

Семейство *Crassulaceae*, в состав которого входят малораспространенные в умеренном климате листовые суккуленты, в последние годы вызывает значительный интерес исследователей [Гончарова, 2006]. На Южном Урале исследования видов семейства немногочисленны [Ишмуратова, 2006, Лебедева, 2009] и освещают лишь некоторые особенности биологии и экологии отдельных его представителей [Лебедева, Абрамова, 2010, Лебедева и др., 2013].

Очиток едкий (*Sedum acre* L.) – травянистый хамефит, ползучий вегетативный малолетник с тонкошнуровидным ползучим и ветвистым корневищем, образующий небольшие клоны, называемые латками. Корни придаточные, тонкие, светло-бурые. Листья очередные, 3-6 мм длиной, сидячие, мясистые. Вегетативные побеги до 5 см высотой с черепитчато расположенными листьями, генеративные 4-15 см высотой, листья расставлены. Цветки ярко-желтые, собраны в дихазальных соцветиях, лепестки линейно-ланцетные. Плод – многолистовка. Цветет в июне-июле [Горбачевская и др., 2000, Флора, 2001]. Является ценным медоносом, используется в качестве декоративного и лекарственного растения, в связи с чем, работы по его изучению долгое время носили исключительно прикладной характер. Популяционные исследования данного вида представлены только в отдельных регионах России [Бабак, 2010], на Южном Урале в пределах Республики Башкортостан (РБ) – ранее не проводились.

В РБ данный вид распространен повсеместно в лесной и лесостепной зонах [Определитель..., 1989], однако крупных популяций, чаще всего, не образует и существенной роли в сообществах не играет. Вид, как правило, приурочен к трем типам местообитаний – скальные выходы, каменистые склоны и песчаные поймы рек. На сегодняшний день одна из самых больших из известных популяций *S. acre* локализована на каменистых склонах двух гор-останцов рифового происхождения, так называемые шиханы: г. Большая Тастуба (абсолютная высота 403,7 м н.у.м) и г. Гладкая (абсолютная высота 364,6 м н.у.м) (рис. 1). Горы относятся к группе т. н. Месягутовских шиханов, расположенных в пределах Месягутовской лесостепи на северо-востоке РБ. Они представляют собой одиночные горы (куполообразной, гантелевидной формы или формы небольших хребтов), возвышающиеся над выровненной местностью на 200-300 м. Все они имеют одинаковое геологическое строение и сложены пермскими известняками. На известняковых обнажениях Месягутовских шиханов *S. acre* входит в состав уникальных эндемичных сообществ пет-

рофитных степей, которые на Южном Урале больше нигде не встречаются и имеют высокую природоохранную значимость [Ямалов и др., 2011].



**Рис. 1. Локализация ЦП исследованных *S. acre***  
1 – ЦП «г. Тастуба», 2 – ЦП «г. Гладкая»

В настоящей работе представлены результаты анализа двух ценопопуляций (ЦП) *S. acre* в редких сообществах петрофитных степей гор Большая Тастуба и Гладкая.

Исследования были проведены в 2014 г. Для определения основных популяционных характеристик: плотности и онтогенетического состава – на трансекте закладывалось 25 пробных площадок размером 1 м<sup>2</sup>. При определении возрастной структуры ценопопуляций, согласно стандартным критериям [Ценопопуляции..., 1988], учитывались следующие возрастные состояния: проростки (р), ювенильные, имматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g1), среднегенеративные (g2), старые генеративные (g3), сенильные (s). Диагнозы возрастных состояний вида разработаны Т.В. Бабак [2005]. Определен индекс возрастности Iв [Уранов, 1975], индекс эффективности Iэф [Животовский, 2001] ценопопуляций, на основании значения которых определен тип ЦП по критерию Δ и ω («дельта-омега»). Определены основные морфометрические показатели особей среднегенеративного возрастного состояния: количество вегетативных и генеративных побегов, их высота, диаметр цветка, диаметр клона-латки. Варьирование признаков оценивалось с использованием коэффициента вариации [Зайцев, 1984]

Фитоценотическая приуроченность вида оценивалась на основании геоботанических описаний из базы данных травяной растительности Южного Урала [Yamalov et al., 2012].



Изученные ценопопуляции очитка приурочены к эндемичным сообществам петрофитных степей ассоциации *Minuartio krascheninnikovii* – *Festucetum pseudovinae* Yamalov et al. 2011. Сообщества приурочены к верхним частям склонов южной, юго-западной и юго-восточной экспозиций, с крутизной склона 10-20°. Каменность субстрата невысокая, составляет от 5 до 15 %. Особенностью сообществ является присутствие видов бедных песчаных субстратов: *Antennaria dioica*, *Phlox sibirica*, *Viola rupestris*, *Sedum acre*, которые, видимо, являются реликтами некогда имевших здесь место сосновых лесов и их опушек.

Плотность особей в ЦП «г. Тастуба» составляет  $97,9 \pm 12,1$  шт/м<sup>2</sup>, в ЦП «г. Гладкая» –  $94,1 \pm 17,1$  шт/м<sup>2</sup>.

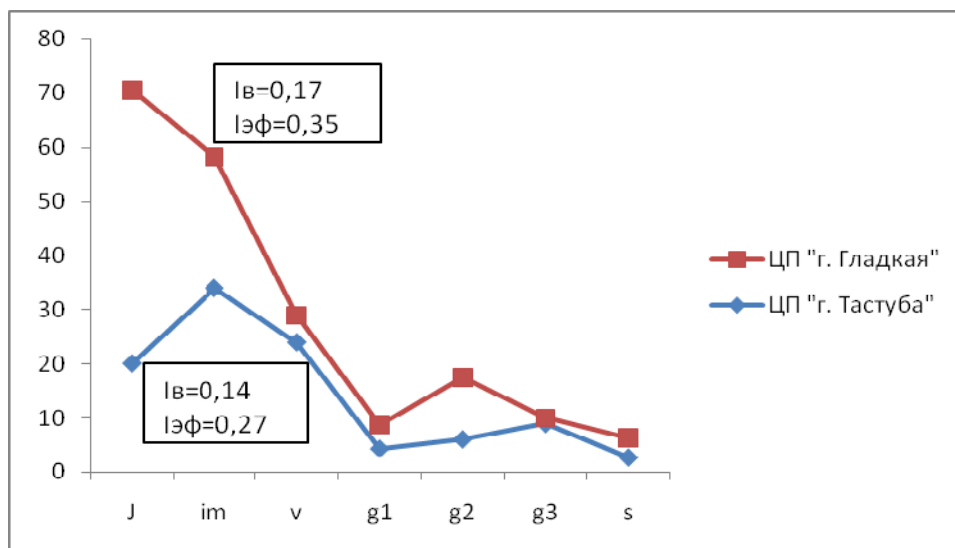


Рис. 2. Онтогенетические спектры ЦП *S. acre* Месягутовских шиханов.

Возрастные спектры изученных ценопопуляций (рис. 2) являются полночленными, правосторонними со значительным преобладанием ювенильных или имматурных особей. Кроме того, локальный максимум отмечается на средне- или старогенеративных особях.

Особь среднегенеративного возрастного состояния представляют собой разросшиеся куртины-латки. Основные морфометрические параметры приведены в таблице.

Таблица

**Основные морфометрические параметры среднегенеративных особей *S. acre* в ЦП Месягутовских шиханов**

Признак	ЦП "г. Тастуба"		ЦП "г. Гладкая"	
	М±m	Сv,%	М±m	Сv,%
Количество побегов, шт.	127,1 ±12,3	52,2	123,9±13,4	54,2
из них генеративных, шт.	59,1±9,2	84,0	61,6±6,2	50,0
Высота ген побега, см	4,4±0,2	26,5	4,8±0,2	18,4
Высота вег побега, см	2,3±0,1	25,5	2,4±0,2	32,0
Диаметр латки, см	13,6±0,5	19,2	15,1±0,8	25,0
Диаметр цветка, см	1,2±0,1	13,4	1,3±0,1	19,9

Примечание: М – среднее, m – ошибка среднего, Сv – коэффициент вариации.

Межпопуляционные различия изученных параметров невелики. Высокое варьирование демонстрируют показатели количества побегов. Размерные характеристики особей также различаются незначительно, в пределах нормы реакции вида.

Таким образом, ЦП *Sedum acre*, локализованные в редких петрофитных степях Месягутовских шиханов – гор Большая Тастуба и Гладкая, являются молодыми, полночленными со значительным преобладанием ювенильных или имматурных особей, что свидетельствует о хорошем возобновлении в благоприятных для вида условиях произрастания. Межпопуляционные различия данных ЦП невелики.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бабак Т.В.** Оценка состояния ценопопуляций очитков (Crassulaceae DC.) на Севере // Изв. Коми НЦ УрО РАН. 2010. № 2. С. 25-31.
- Бабак Т.В.** Биология и экология видов рода *Sedum* L. s.l. таежной зоны Европейского Северо-Востока России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2005. 21 с.
- Горбачевская О.А., Жмылев П.Ю., Шинковская К.А.** Очиток едкий: номенклатура, систематическое положение и изменчивость // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 2000. Вып. 14. С. 101-111.
- Животовский Л.А.** Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3-7.
- Зайцев Г.Н.** Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
- Ишмуратова М.М.** Родиола ирмельская на Южном Урале. М.: Наука, 2006. 252 с.
- Лебедева М.В.** Эколого-фитоценотическая характеристика, биологические особенности и интродукция видов семейства Crassulaceae DC на Южном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2009. 29 с.
- Лебедева М.В., Абрамова Л.М.** К экологии перспективных для городского фитодизайна видов рода *Hylotelephium* H. Ohba на Южном Урале // Сибирский экол. журн. 2010. Т. 17, № 6. С. 963-968.
- Лебедева М.В., Ямалов С.М., Широких П.С., Абрамова Л.М.** Сравнительная характеристика экологии видов семейства Crassulaceae DC. на Южном Урале // Изв. Самар. НЦ РАН. 2013. Т. 15. № 3 (4). С. 1344-1348.
- Определитель высших растений Башкирской АССР / Ю.Е. Алексеев, А.Х. Галеева, И.А. Губанов и др. М.: Наука, 1989. 375 с.
- Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7-35.
- Флора Восточной Европы. Т. X. СПб.: Мир и семья; Изд-во СПХФА, 2001. 670 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
- Ямалов С.М., Баянов А.В., Мартыненко В.Б. и др.** Эндемичные ассоциации петрофитных степей палеорифов Южного Урала // Растительность России. 2011. № 19. С. 117-126.
- Yamalov S., Muldashev A., Bayanov A. et al.**, Database meadows and steppes of South Ural // Biodiversity and Ecology. 2012. № 4. P. 291.

## ПАМЯТИ АЙМО КААРЛО КАЯНДЕРА (1879-1943)

© 2015 Ю.В. Линник

*Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск*

## MEMORY AIMO KAARLO CAJANDER (1879-1943)

**Yuri V. Linnik**

*Petrozavodsk State University, Petrozavodsk*

e-mail: Yulinnik@yandex.ru



1. Это русский или финский ботаник? Т.А. Работнов пишет о А.К. Каяндере: «*период интенсивной научной деятельности продолжался у него только с 1903 по 1913 годы*» [Работнов Т.А. История фитосоциологии. М., 1995. С. 52]. Финляндия тогда была частью Российской империи. Как и Польша. Поэтому Пачоский и Каяндер – часть русской науки. Оба много работали на русском пространстве. А.К. Каяндер сделал выдающиеся открытия, изучая поймы наших рек – в движении с Запада на Восток это Кемь, Онега, Лена. Почему А.К. Каяндер так рано оставил геоботаническую стезю? Его увлекала государственная деятельность. Он возглавлял Лесной департамент Финляндии – потом стал президентом Финской академии наук – руководил несколькими министерствами – и вот пик его карьеры: А.К. Каяндер – председатель Совета министров независимой Финляндии.

Широкий русский простор давал А.К. Каяндеру богатейший материал для сравнений. Это подвинуло его к типологическим исследованиям. Он заметил, что на Русском Севере и в Сибири есть ассоциации-близнецы, абсолютно схожие по всем признакам кроме одного: доминирующие виды у них пусть и близкие друг другу, но всё же разные. В Европе это ель обыкновенная – в Сибири ель сибирская. В Европе двукосточник – в Сибири бекмания. Такие ассоциации А.К. Каяндер назвал *викарирующими* (викариус по латыни – замещающий). Разрыв между ареалами огромен, тогда как сходство разительное. А.К. Каяндер открыл явление конвергенции на фитосоциологическом уровне. В 1918 г. Г. Гамс назовет географически-замещающие ассоциации *изоценозами*. Очень точный термин! Он указывает на системный изоморфизм ассоциаций. Они образуют нечто подобное гомологическим рядам – их классификации можно придать вид периодической таблицы. Впервые явление номогенеза выявлено в надорганизменных измерениях.

А.К. Каяндер первым осознал, что поймы рек крайне выигрышны для фитосоциологических исследований – паводки каждый год разнятся друг от друга; поэтому поймы особо мобильны, изменчивы. Приуроченная к ним растительность перенимает от них это качество. Варьируются условия. Варьируется и флора. Но в переменах всегда есть порядок. Он повторяется, воспроизводится. А.К. Каяндер показал: в чередова-

нии пойменных ассоциаций наличествует закономерность – она задаётся двумя факторами. Это высота над уровнем воды – и это интенсивность отложения наилка. В этом году всё по-новому. Но мы видим, что растения образуют регулярную многозвенную цепь, знакомую нам по прежним исследованиям. Эту цепь А.К. Каяндер назвал *серией*. Она синонимична понятию *экологического ряда*. Серию можно сравнить со спектром. Любая призма покажет один и тот же порядок цветов. Нечто подобное мы имеем и в фитосоциологии.

А.К. Каяндер близок С.И. Коржинскому в понимании автогенеза. Или эндодинамической эволюции. Не столь влияние среды, сколь внутренняя активность – и прежде всего конкурентная борьба – ведут к тому, что серия всегда выстраивается по некоему алгоритму. Она кажется запрограммированной. Но программа задаётся изнутри.

А.К. Каяндер обессмертил своё имя классификацией лесов. Что положить в её основу? Если древесный ярус, то помехой тут станет широкий экологический диапазон видов, его составляющих. В самом деле, сосна или ель могут образовывать группировки с самыми разными деревьями, в самых разных экологических условиях – они будут ненадёжной опорой при систематизации. Осознав это, А.К. Каяндер обращает внимание на нижние ярусы – почвенный, травяной, кустарничковый. Экологический диапазон тут резко сужается. Не лучше ли привязать классификацию к видам этих ярусов? Размытый фокус тогда может обрести резкость – с типом леса мы будем увязывать 1-2 вида, как бы маркирующих данное местообитание. Пусть таким индикаторным растением будет вереск. Так и запишем: *Callunamun* – *СТ*. Теперь в качестве индикатора выступает черника. Отсюда обозначение: *Myrtillusmun* – *МТ*. Очень точные метки!

Вот сукцессионный ряд, установленный А.К. Каяндером для поймы Лены: песчаные отмели → заросли ив → внедрившиеся в них кустарники: шиповник, смородина, жимолость → березняки → ельники → елово-лиственничные леса. Такое следование по ранжиру имеет силу закона. Природа любит и разнообразие, и регулярность. Слышите гармонию сфер? Это её зелёная аранжировка.

2. В 2009 г. в г. Уссурийске Л.Ю. Острошенко защитила диссертацию на тему «Ресурсы лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi*) в Приохотье: естественное и искусственное возобновление». Краткая справка: 40% наших лесов – это лиственница. Она представлена разными видами. Среди них первенствует лиственница Каяндера – на неё приходится почти половина соответствующих насаждений: 48%. Лиственница Каяндера – самое северное дерево: она переступает Полярный круг. Её высота достигает 30 м, толщина – 1 м. Морозостойкость лиственницы Каяндера не знает себе равных. Это долгожитель. Известны 800-летние деревья.

Теперь перейдём – резко и контрастно – в другую сферу.

1939 г. СССР домогается от Финляндии территориальных уступок – речь идёт то о нескольких островах на Балтике, то о части Карелии. Финляндия отвергает притязания. 3.10.1939 г. она заявляет о своём нейтралитете. Обстановка накаляется. 6.10.1939 г. правительство Финляндии принимает решение о концентрации войск на Карельском перешейке. 26.11.1939 г. «Правда» обрушивается на главу финского правительства – появляется статья с характерным названием: «Шут гороховый на посту премьер-министра». Советы устраивают провокацию в Майниле. Это повод для объявления войны. Она начнётся 30.11.1939 г. На другой день – 1.12.1939 г. – правительство Финляндии уйдёт в отставку.

Руководил этим правительством Аймо Каарло Каяндер. Тот самый, в честь которого известный систематик Г. Майр в 1906 г. назвал дерево, главенствующее в наших лесах. За что такая честь? Молодой геоботаник А.К. Каяндер – в будущем министр обороны Финляндии и трижды её премьер-министр, на чью долю выпало при-

нять удар сталинских войск – внёс колоссальный вклад в изучение и севернорусских, и сибирских лесов.

А.К. Каяндер родился в 1879 г. Отец его заведовал школой, преподавал естествознание. Он поддерживал интерес мальчика к лесу. В 1901 г. А.К. Каяндер заканчивает Хельсинкский университет. Его дарования были столь очевидны, что Российская Академия наук доверяет 22-летнему учёному проведение сложнейшей экспедиции, которая прошла участок Лены от Качуга до низовьев.

Сегодня над этой экспедицией стоит ореол легенды. В Якутске ей посвящают конференции, где встречаются российские и финские специалисты.

А.К. Каяндер спускался по Лене вместе с помощниками на небольшом баркасе. Остановки делались через каждые 30-40 км, в лес углублялись на 10-15 км. А.К. Каяндер глубоко прочувствовал *душу* или *характер* ленской тайги. Именно здесь он получил импульс для создания своей гениальной типологии лесов. В 1926 г. А.К. Каяндер прочитал в Тарту студентам-геологам цикл лекций «Сущность и значение типов лесов», где в качестве иллюстрации использует свои сибирские впечатления: «*Так, в Восточной Сибири на р. Лене, в девственном лесу мы находим сосновые леса на более или менее сухих южных склонах, еловые насаждения в свежих и влажных долинах, в то время как остальные лесные почвы заняты преимущественно лиственницей*».

Уже тогда А.К. Каяндера заинтересовало значение пирогенных – то есть связанных с пожарами – факторов в развитии леса. Он констатировал: в лесах Лены везде были пожары – они вызывались молниями. Но вот экспедиция оказалась на о. Аграфены. Овеянный мифами и поверьями, он находится в дельте Лены. К своему удивлению и радости А.К. Каяндер не нашёл здесь следов огня. Ему предстал абсолютно первозданный лиственный лес. Необычную форму этого леса учёный обнаружил на острове Тит-Ары. Это 72<sup>0</sup> северной широты – экстремум для тайги. Заповеднейшее место! Его надо было беречь как зеницу ока. Но вот ирония судьбы: в 1943 г. – это год смерти А.К. Каяндера, – сюда сослали пленных финнов. Редкостные деревья – все *Larix cajanderi* – были вырублены подчистую.

А.К. Каяндер любил Россию. Как политический лидер, он последовательно проводил миролюбивый курс, старясь отвести конфликт с СССР. Впечатления ранней молодости, связанные с изучением российских лесов, предопределили всю его судьбу. Известный лесовод М.Е. Ткаченко, ставший прообразом профессора Вихрова в романе Л.М. Леонова «Русский лес» пишет следующее: «*В начале текущего столетия А.К. Каяндер работал в лесах Севера России и Сибири, непосредственно сталкиваясь с местными жителями лесных районов, с нашим народом – этим первым типологом леса*». Где-нибудь на Кемии или Онеге А.К. Каяндер вполне мог услышать такое народное выражение: «*брусняжная сосна*». Как это похоже на его номенклатуру! В обоих случаях характер леса увязывается с травяным покровом. Это главное в типологии А.К. Каяндера.

**РЕПРОДУКТИВНЫЕ АДАПТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ В  
ЭВОЛЮЦИОННО-МОРФОЛОГИЧЕСКИХ  
ПРЕОБРАЗОВАНИЯХ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ**  
© 2015 М.М. Магомедмирзаев, З.А. Гусейнова  
*Горный ботанический сад ДНЦ РАН, Махачкала*  
**THE REPRODUCTIVE ADAPTIVE STRATEGIES IN THE  
EVOLUTIONARY-MORPHOLOGICAL  
TRANSFORMATIONS OF PLANTS**  
**Magomedmirza M. Magomedmirzaev, Ziyarat A. Guseinova**  
*Mountain Botanical Garden of the DSC RAS, Makhachkala*  
e-mail: guseinovaz@mail.ru

За последние десятилетия в эволюционной экологии утвердилось направление исследований, охватывающих те три существенные особенности живых организмов, которые обозначены А.А. Любищевым [1968, с. 7] как «1) исключительная сложность и гетерогенность; 2) исторический момент в развитии органических форм и 3) примат проблемы приспособления». В этом направлении целью исследований становится самовоспроизводство организмов со всеми их особенностями, развитие и функционирование органов воспроизводства, их отношение к «производителям» и носителям потомства. Оно получило название проблемы **адаптивных стратегий** и разрабатывалась преимущественно зоологами на своих объектах [Пианка, 1981]. Исходной позицией в анализе популяций, ведущей к представлениям об адаптивных стратегиях, является так называемая «основная теория динамики популяций, в которой важнейшая роль отводится «мальтузианскому параметру» или врожденной видоспецифичной или истинной скорости естественного увеличения численности популяции. Репродуктивное нарастание численности осуществляется через *r*-отбор, а при достижении предельной плотности популяции воспроизводятся организмы с рациональными способами утилизации вещества и энергии на жизнеспособное потомство в условиях конкуренции (*K*-отбор). Виды – представители биоценозов (биогеоценозов, экосистем) распределяются по преобладающей стратегии выживания – через *r*- или *K*-отбор, что и обозначается как их адаптивная стратегия. Широкое распространение получило понятие «репродуктивное усилие» для обозначения вещественно-энергетических расходов организмов на воспроизводство поколений.

В нашей стране основное значение приобрели исследования в области «поведения» разных видов растений в процессе динамики и сукцессии сообществ-ценотипов, впервые отмеченные Л.Г. Раменским [1938]. Ценотипы растений – *V* (виоленты, силовики), *P* (пациенты, выносливцы), *E* (эксплеренты, заполняющие), получили интерпретацию как «жизненные стратегии» в работах Т.А. Работнова [1975]. Они имеют такое же содержание, как и «типы стратегий» Грайма [Graim, 1979] – конкурентной (*C*), стресс-толерантной (*S*) и рудеральной (*R*), и отражены в синтетической модели «эколого-ценотических стратегий» [Миркин, 1985]. Необходимо отметить, что работы по «жизненным стратегиям» сыграли важную роль в становлении современной популяционной биологии растений [Magomedmirzaev, 1989].

Значительный сдвиг в теории адаптивных стратегий растений произошел на пути исследования их **конструкций**. Возникли понятия «принцип адекватной конструкции организма» [Рашевский, 1968], «принцип оптимальной конструкции» [Розен, 1969]. Преобладающее значение приобрели подходы, выявляющие стратегии по вещественно-энергетической цене осуществления функций, в особенности по распределению ресурсов (оцениваемых по энергии и/или массе) между вегетативными и генеративными частями растений в соответствии с их конкурентными и репродуктивными функциями [Harper, 1977]. Различие адаптивных стратегий наиболее явственным образом выражается, например, в резком увеличении относительной массы репродуктивных частей от общей биомассы растений у однолетников, что обычно связывается с переходом от **K**-отбора к **r**-отбору при эволюционном преобразовании многолетних растений в однолетние.

В мире семенных растений «входом» и «выходом» конструкций организмов как систем являются генетические программы развития, заключенные в двух типах носителей – семенах и почках, вернее – их меристемах. Поэтому, хотя по самому определению семенных растений, можно было бы рассматривать только семена, существование обширной группы растений с почками-носителями генетической информации (в том числе корневыми, стеблевыми, листовыми и «цветочными» в форме луковичек) заставляет учитывать их как обязательный компонент системного анализа. Не случайно, что в успешно развиваемых исследованиях **архитектурных моделей** растений [Halle et al., 1978] главное внимание обращается на стратегию меристематической активности и ее распределение, т. е. на морфогенетические характеристики побега как элемента строения растения: продолжительность жизни меристем и результат ее дифференциации. По продолжительности жизни выделяются детерминантные меристемы, т. е. завершающиеся генеративным органом, и недетерминантные, «открытые», а по результату их дифференциации – образующие генеративные побеги или вегетативные, ортотропные или плагиотропные и т. д.

По отношениям семян и почек в развитии растений, смене поколений в эволюционных преобразованиях, по размещению и свойствам носителей генеративных органов в период наступления соответствующей фазы, была проведена **типизация проявлений адаптивных стратегий** [Магомедмирзаев, 1977]. Она была детализирована в недавней монографии [Магомедмирзаев и др., 2013], которая обобщает также современное состояние разработки проблемы адаптивных стратегий растений.

Так, среди 6 выделенных типов (1) **Монокарпический** «индивидуалистический» тип, у которого семена являются единственными носителями программ онтогенезов при смене поколений и адаптивных популяционных преобразованиях и основными акцепторами метаболических потоков в индивидуальном развитии. Почки являются только элементами онтогенеза и средством реализации программы развития (морфогенеза) генотипической единицы популяции («генеты») до образования семян и отмирают после семеношения. Сюда относятся все монокарпико-однолетники, двулетники (малолетники) и многолетники, у которых ди- или полицикличность развития побегов связаны с пороговыми эффектами в изменении гормональных и метаболических продуктов, необходимых для детерминации меристем с образованием генеративных органов (пример – высокогорный подушковидный низкозонтничник бесстебельный, *Chamaesciadum acaule* (Vieb.) Voiss.). У (2) **Поликарпического**, «модулярного» типа не только семена, но и почки потенциально являются носителями программ онтогенезов при смене поколений и колонизации территорий, а также акцепторами вещественно-энергетических потоков в индивиду-

альном развитии. Почки закладываются повторно и образуют «модули»–побеги, завершающие цикл своего развития образованием генеративных органов или метаморфизированных элементов. По размещению и свойствам носителей генеративных органов в период наступления соответствующей фазы выделяются типы: 3) **Дискретный**, 4) **Блочный**, 5) **Аллогамный** и 6) **Автогамный**. Все они характеризуют становление репродуктивных – *r*- и *K*-стратегий, связанное с иерархическими уровнями конструкции особей-элементов популяций, оцениваемых по семенной (или почечной) продуктивности. К таким уровням относятся:

- биосистема отношений органов воспроизводства **особи** – семян и почек, с двумя основными типами – монокарпическим и поликарпическим;
- биосистема отношений вегетативных и генеративных органов **побега** с двумя типами – дискретным и блочным;
- биосистема отношений генеративных органов разных **генеративных органов** разных особей в популяции с двумя основными типами – аллогамным и автогамным.

В онтогенезе системы формируются в той же последовательности. *r*-стратегия репродукции семян характерна преимущественно для монокарпических растений с дискретной конструкцией побегов и автогамным оплодотворением. *K*-стратегия присуща поликарпикам, но может возникнуть у монокарпиков с блочным размещением генеративных органов или в иных комбинациях.

Изучение указанных отношений в пределах отдельных семейств дает представление об огромном многообразии переходов от *K*- к *r*-типам стратегий, реализуемых с участием биосистем разного уровня организации в популяциях. Так, в роде *Helianthemum* Mill. сем. *Cistaceae* Juss. переход от многолетников к однолетникам сопровождается сменой эколого-географического ареала (от горно-предгорных к равнинно-степным и полупустынным в Дагестане), уменьшением числа генеративных побегов на особь, числа коробочек на побег и увеличением числа семян на коробочку и его изменчивости; сокращением продолжительности цветения и возникновением переходного полиморфизма по окраске семян [Магомедмирзаев, 1976; Гусейнова, 1978]. В этом же направлении эволюции жизненных форм заметно отчетливое обособление собственно генеративной сферы («тактика концентрированного удара») у однолетников и такое же обособление во времени в пределах генеративной сферы побегов по раскрытию цветков и семеобразованию.

В семействе бобовых (*Fabaceae* Lindl.) хорошо прослеживаются различия типов строения побега у общеизвестных клевера (*Trifolium* L.) и люцерны (*Medicago* L.) по дискретному и блочному типам. Важный критерий оптимизации популяционных процессов при смене типов стратегий – изменение типов или вариантов конструкции основного элемента строения особи – годовичного побега или модуля. Наиболее оптимальной признается такая конструкция побега-модуля, при которой вещественно-энергетические ресурсы распределяются по времени на две фазы (вегетативная → генеративная) и при этом пространственно (вертикально) подразделены на морфологически обособленные части. Таков «**дискретный тип**» конструкции побега, характерным примером которого может служить побег с детерминантным типом развития (*Trifolium*, *Poa*, *Epilobium*...), но им не ограничивается. Другой тип конструкции – «**блочный**», у которого фазы развития вегетативных и генеративных органов совпадают (совмещаются в пространстве) на значительной протяженности прохождения генеративной фазы, так что фитомеры побега представляют собой «блоки» с участием функционально разных элементов. Выделяются



два варианта блочного типа: гомохронный (*Medicago*, *Vicia*, *Galium* и др.) и гетерохронный, при котором генеративные и вегетативные элементы в блоках образуются и функционируют со значительным перерывом во времени (*Lonicera*, *Euonymus*, *Tilia*...).

Родовые комплексы *Trifolium* и *Medicago* были изучены с позиции адаптивных стратегий, в том числе с многолетними экспериментами [Магомедмирзаев с соавт., 1989, 1990; Магомедмирзаев, Гусейнова, 1996]. Их результаты также подытожены в указанной выше монографии. Здесь проявились различия, связанные с типами организации побегов. У монокарпиков при дискретном типе легче осуществить концентрированное перераспределение ресурсов и сократить жизненный цикл в соответствии с сезонной динамикой экологических факторов. При блочном типе внутри блоков складываются отрицательные коррелятивные отношения между элементами – потребителями вещества и энергии, растягивается период семеношения. По-видимому, не случайно, что эфемеры и эфемероиды–геофиты в большинстве своем имеют дискретный тип организации побега. У тех же видов *Helianthemum* переход от многолетников с блочным типом побегов сопровождается образованием дискретного типа побегов у однолетников.

У видов *Medicago* эволюционно-морфологические преобразования не сопровождаются столь радикальными и четкими изменениями в структуре семенной продуктивности и типах конструкции побегов. У монокарпиков сохраняется блочное размещение кистей, но они сильно сдвинуты к апикальной части, резко снижена ветвистость. Однако весьма важны другие тенденции, связанные с внутривидовыми отношениями – **аллогамным** и **автогамным** типами репродуктивных стратегий. Изучение 35 видов люцерны на самофертильность показало, что все многолетники (15 видов) являются аллогамными, хотя в их популяциях могут быть выделены единичные линии с преимущественной автогамией, в то время как большая часть из проверенных 20 видов-однолетников являются автогамными [Коваленко и др., 1987]. Более того, потенциальная семенная продуктивность у однолетников уменьшается из-за уменьшения числа семян на боб. Эволюционные особенности в *K*- и *r*-стратегиях у *Medicago* можно объяснить его принадлежностью к сем. *Fabaceae*, представители которого обладают очень характерными признаками: почти всеобщим распространением твердосемянности и столь же всеобщей симбиотической азотфиксацией. Твердосемянность создает предпосылки для формирования семенных банков, служащих источником восстановления численности популяций в благоприятные годы. Поэтому даже однолетники *Fabaceae* не обладают характерной для *r*-стратегов способностью к массовому заселению свободных экологических ниш за счет высокой плодовитости. Их стратегия близка к *L*-стратегии, описанной для ряда пустынных растений [Уиттекер, 1980].

Таким образом, структурно-морфогенетические преобразования особей и их элементов – побегов-модулей, дополненные механизмами размножения, создают предпосылки к многообразию реальных путей эволюции по *K–r*-типам репродуктивных стратегий.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Гусейнова З.А. Об устойчивости элементов семенной продуктивности популяций в связи с эволюцией жизненной формы в роде *Helianthemum* Adans. // Проблемы эволюционной и популяционной генетики. Махачкала: Изд-во ДагФАН СССР, 1978. С. 71-77.

- Коваленко В.И., Ибрагимова С.С., Шумный В.К. и др.** Трипинг и эволюция системы размножения видов рода *Medicago* L. // Сельскохозяйств. биол. 1987. № 8. С. 35-40.
- Любищев А.А.** Проблемы систематики // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1968. С. 7-29.
- Магомедмирзаев М.М.** О переходном полиморфизме природных популяций у растений (на примере *Helianthemum salicifolium* (L.) Mill.) // Журн. общ. биол. 1976. Т. 37, № 5. С. 679-690.
- Магомедмирзаев М.М.** Фенетическая типизация адаптивных стратегий растений // Фенетика популяций. М.: Наука, 1997. С. 101-126.
- Магомедмирзаев М.М., Гусейнова З.А.** Об адаптивных стратегиях интродуцируемых видов окультуренной люцерны // Интродукционные ресурсы горного растениеводства. Махачкала: РИП Госкомпечати РД, 1996. С. 120-132.
- Магомедмирзаев М.М., Гусейнова З.А., Алибегова А.Н., Магомедова С.М.** Проблема адаптивных стратегий растений. Махачкала: Наука–Дагестан, 2013. 300 с.
- Магомедмирзаев М.М., Дибиров М.Д., Гусейнова З.А.** Эколого-генетические параметры выживаемости и кустистости растений люцерны // Сельскохозяйств. биол. 1990. № 5. С. 21-26.
- Миркин Б.М.** Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.
- Пианка Э.** Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Работнов Т.А.** Изучение ценологических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» растений // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1975. Т. 80, № 2. С. 5-17.
- Раменский Л.Г.** Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 619 с.
- Рашевский Н.** Модели и математические принципы в биологии // Теоретическая и математическая биология. М.: Мир, 1968. С. 48-66.
- Розен Р.** Принцип оптимальности в биологии М.: Мир, 1969. 215 с.
- Уиттекер Р.** Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 136 с.
- Уоддингтон К.** Морфогенез и генетика. М.: Мир, 1964. 260 с.
- Grime J.P.** Plant Strategies and Vegetation Processes. Chichester etc.: Wiley, 1979. 371 p.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B.** Tropical Trees and Forests: An Architectural Analysis. Berlin et al.: Springer, 1978. 441 p.
- Harper J.L.** Population Biology of Plants. London: Academic Press, 1977. 892 p.
- Madomedmirzaev M.M.** Population biology of plants // Sov. Sci. Rev. F. Physiol. Gen. Biol. 1989. V. 4. P. 37-89.

**ГИСТОПАТОЛОГИИ ЖАБР У РЫБ Р. ПОЗИМЬ  
(УДМУРТСКАЯ РЕСПУБЛИКА)**

© 2015 А.К. Минеев

*Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти*

**HISTOPATHOLOGY OF GILLS OF THE FISHES OF THE POZIM  
RIVER (REPUBLIC UDMURTIA)**

**Aleksandr K. Mineev**

*Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, Togliatti*

e-mail: mineev7676@mail.ru

Различные биохимические и патофизиологические нарушения могут быть выявлены у различных видов водных организмов, однако показатели физиологического состояния рыб чаще используются в диагностике последствий токсичного загрязнения вод в силу следующих причин. Рыбы являются типичными представителями водных экосистем и занимают верхнюю ступень в трофической системе водоемов. Они имеют длинный жизненный цикл, поэтому могут информативно отражать как последствия хронического загрязнения вод, так и стрессовые условия в периоды, предшествующие исследованиям [Моисеенко, 2009]. Представляя высший трофический уровень пресноводных сообществ, рыбы, как последнее звено в пищевой цепи, накапливают значительные количества токсикантов и принимают на себя основную тяжесть техногенной нагрузки, что приводит к сокращению их численности, ухудшению качественных показателей их популяций и замене длиннопериодических видов с продолжительным эмбриогенезом на малоценные короткоцикловые с коротким эмбриональным периодом [Решетников и др., 1982; Экология рыб..., 2006; Селюков, 2012].

Жабры рыб являются тем органом, который постоянно контактирует непосредственно с окружающей средой, и от ее качества напрямую зависит состояние тканевых структур данного органа и особи в целом. Жаберная дуга рыб в норме состоит из хрящевого основания пронизанного веной и артерией. От хрящевого основания отходят жаберные тычинки, состоящие из хряща и соединительной ткани, а так же жаберные *лепестки первого порядка* – филаменты, содержащиеся внутри кровеносный сосуд. На поверхности филамента располагаются два ряда жаберных *лепестков второго порядка* – ламелл; каждый такой лепесток содержит кровеносный капилляр, в котором и происходит процесс газообмена. Жаберные лепестки 1-го и 2-го порядка покрыты мембраной покровного эпителия.

Более ранними исследованиями доказано, что при загрязнении воды тяжелыми металлами у рыб на жабрах образуются опухоли и язвы, а сами жабры редуцированы и имеют бледную окраску [Volotova, Konovalov, 2003]. Одинаковые дегенеративные изменения жаберных лепестков второго порядка (ламелл): увеличение числа хлоридных клеток, некротические процессы, поражения жаберного эпителия (гиперплазия клеток) зафиксированы у рыб при воздействии загрязнителей различной природы, таких как нимакс (препарат на основе растительного сырья) [Lazaras Asha et al., 2004] и нитрат свинца (неорганический загрязнитель) [Parashar Ram Sanehi, Banerjee Tarun Kumar, 2002]. Органические загрязнители, в частности – линдан ( $\gamma$ -НСН), вызывает в жабрах рыб расширение кровеносных сосудов, гиперплазию и отслоение эпителия ламелл, их укорочение (недоразвитие), слияние или нек-

роз [Ortiz, Gonzalez de Canales, 2003]. Подобные нарушения в строении жабр нами зафиксированы у рыб из р. Позимь, что свидетельствует об определенном уровне ее загрязнения.

Исследования морфофизиологического состояния жаберного аппарата двух видов рыб – плотвы и уклей, осуществлялись нами в 2012 г. на р. Позимь в районе г. Ижевска. Методом патолого-анатомического анализа и последующих гистологических исследований было изучено морфофизиологическое состояние жаберного аппарата 54 особей плотвы и 52 особей уклей, среди которых 72,22% и 82,69%, соответственно, имели различные патологии жаберного аппарата (табл. 1). По стандартной гистологической методике были изготовлены 106 серийные гистологические препаратов для последующего описания и классификации обнаруженных патологий жабр.

Основу популяций плотвы и уклей из загрязненных участков р. Позимь составили особи с различными гистопатологиями жабр, что свидетельствует о сильном хроническом воздействии комплекса неблагоприятных факторов (в первую очередь – загрязнений) на рыб данного водоема.

Таблица 1.

**Встречаемость особей с гистопатологиями жабр  
среди плотвы и уклей р. Позимь**

Виды рыб	Число обследованных особей, экз.	Доля особей без патологий жабр, %	Доля особей с патологиями жабр, %
Плотва	54	27,78±6,15	72,22±6,15
Уклея	52	17,31±5,29	82,69±5,29

Река Позимь – приток р. Вятки, приток Куйбышевского водохранилища третьего порядка, протекает через городскую черту г. Ижевск и испытывает значительную антропогенную нагрузку. В р. Позимь поступают сточные воды машиностроительных, сельскохозяйственных предприятий и аэропорта. Вода реки относилась к 4 «А» классу качества (грязная вода, УКИЗВ – 4,48). Кислородный режим в 2011-2012 гг. был благоприятным (среднегодовое содержание составило 10,6 мг/л). В ряд характерных загрязняющих веществ вошли медь, цинк, азот аммонийный, фенолы, железо общее, легкоокисляемые органические вещества по величине БПК<sub>5</sub>, органические вещества по величине ХПК, повторяемость концентраций которых выше ПДК составила 50-100%. Среднегодовые концентрации меди составили 6 ПДК, цинка – 2 ПДК, железа общего, азота аммонийного, фенолов, органических веществ (по величине ХПК) – 1,3–1,7 ПДК. Концентрации легкоокисляемых органических веществ (по величине БПК<sub>5</sub>) достигали уровня ПДК.

Максимальные концентрации меди достигали 7 ПДК, азота аммонийного и железа общего – 4 ПДК, азота нитритного и цинка – 3 ПДК, фенолов – 2 ПДК, легкоокисляемых органических веществ по величине БПК<sub>5</sub> и органических веществ по величине ХПК – 1,6 ПДК. По сравнению с 2010 годом качество воды реки в 2011-2012 гг. по комплексному показателю не изменилось. Следует отметить, что среднегодовое содержание азота аммонийного в воде уменьшилось от 3 до 1,6 ПДК, азота нитритного от 1,3 ПДК до значения менее ПДК, возросло среднегодовое содержание меди с 5 до 6 ПДК, цинка от значения менее ПДК до 2 ПДК. Водность ре-

ки в 2011г. составила 85% от средней многолетней и была ниже водности в 2010 г. [О состоянии..., 2012, 2013].

В данных экологических условиях у плотвы и уклей из этого водоема, являющегося притоком Куйбышевского водохранилища третьего порядка, обнаружено двенадцать типов гистопатологий жабр, всего на два типа меньше чем у рыб из самого водохранилища. В р. Позимь встречаемость рыб с дисплазией ламелл более чем в два раза превысила таковую в Куйбышевском водохранилище и составила 66,67% особей среди плотвы и 69,23% среди уклей (табл. 2).

Таблица 2.

**Встречаемость плотвы и уклей с различными типами гистопатологий жаберного аппарата среди обследованных рыб из р. Позимь – притока Куйбышевского водохранилища с сильным уровнем антропогенной нагрузки**

Тип патологии жабр	Встречаемость особей с различными типами патологий жабр, %	
	плотва	уклея
1. Искривление ламелл	29,63±6,27	42,31±6,92
2. Искривление филамента	-	9,62±4,13
3. Инфильтрация ламелл	22,22±5,71	13,46±4,78
4. Инфильтрация филамента	-	11,54±4,49
5. Дисплазия ламелл	66,67±6,48	69,23±6,46
6. Дисплазия филамента	11,11±4,32	-
7. Отслоение эпителия ламелл	-	17,31±5,29
8. Разрастание покровного эпителия ламелл	7,41±3,59	-
9. Отсутствие ламелл	3,70±2,59	5,77±3,27
10. Раздвоение филамента	-	1,92±1,92
11. Срастания ламелл	27,78±6,15	23,08±5,90
12. Срастания филаментов	9,26±3,98	15,38±5,05

Доля особей с такой патологией как срастание ламелл в р. Позимь была больше чем в Куйбышевском водохранилище в 4-5 раз, и составляла 27,78% среди плотвы и 23,08% среди уклей. Встречаемость рыб с инфильтрацией ламелл, отслоением эпителия ламелл и отсутствием ламелл практически не отличается от таковой среди рыб Куйбышевского водохранилища, что также является подтверждением значительной антропогенной нагрузки на экосистему р. Позимь.

Среди обнаруженных гистопатологий жабр только один тип – разрастание покровного эпителия ламелл, можно отнести к морфофизиологическому преобразованию адаптационного типа, направленного на защиту жаберной ткани от негативных внешних воздействий [Лепилина, Романов, 2005], но число таких рыб среди обследованной плотвы невелико (7,41%), а среди уклей их совсем не встречено. Остальные одиннадцать типов гистопатологий жабр, зафиксированные у рыб из р. Позимь, являются необратимыми, характерными для популяций рыб обитающих в условиях хронического сублетального или резкого летального уровня загрязнения. Подобные патологии (отслоения эпителия, инфильтрации клеток крови в ткань, деформации и дисплазии ламелл и филаментов) характерны для организмов находящихся на стадии истощения, когда все адаптационные ресурсы (энергетические за-

пасы организма, защитные иммунные реакции, активные процессы детоксикации и т. д.) уже использованы. На стадии истощения организма любые морфо-физиологические изменения, произошедшие ранее при сублетальных негативных воздействиях и имеющие адаптационный характер, усиливаются и приобретают ярко выраженную форму и необратимый характер, так как баланс между процессами регенерации и дегенерации тканей и органов сдвигается в сторону дегенерации.

Таким образом, интенсивность встречаемости рыб с различными типами гистопатологий жабр напрямую зависит от уровня антропогенной нагрузки на изучаемый водоем и не зависит от видовой принадлежности особей. Результаты исследований жабр рыб из р. Позимь позволяют констатировать, что представители ихтиофауны длительное время испытывает хроническое воздействие комплекса антропогенных факторов (в том числе – различного рода загрязнений), что отрицательно отразилось на качественных характеристиках их популяций. Об этом свидетельствует невысокая встречаемость здоровых особей среди обследованных рыб. При сохранении подобного уровня воздействия отрицательных факторов среды, мы считаем возможным не только дальнейшее ухудшение качественных показателей популяций плотвы и уклей в данном водоеме, но и снижение их численности.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Лепилина И.Н., Романов А.А.** Гистоморфологические нарушения у волжской стерляди в современных экологических условиях // Экология. 2005. № 2. С. 157-160.
- Моисеенко Т.И.** Водная экотоксикология: монография. М.: Наука, 2009. 400 с.
- О состоянии и об охране окружающей среды в Удмуртской Республике в 2011 г.: Государственный доклад. Ижевск. // Под ред. А.Н. Кокорина. Сарапул: Сарапульская типография, 2012. 246 с.
- О состоянии и об охране окружающей среды в Удмуртской Республике в 2012 г.: Государственный доклад. Ижевск. // Под ред. А.Н. Кокорина. Сарапул: Сарапульская типография, 2013. 274 с.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др.** Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоёма: монография. М.: Наука, 1982. 248 с.
- Селюков А.Г.** Морфофункциональные изменения рыб бассейна средней и нижней Оби в условиях возрастающего антропогенного влияния // Вopr. ихтиологии. 2012. Т. 52, № 5. С. 581-600.
- Экология рыб Обь-Иртышского бассейна / Под. ред. Д.С. Павлова, А.Д. Мочака. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 596 с.
- Bolotova N.L., Kononov A.F.** Morpho-pathologic analysis of zander (*Stizostedion lucioperca* L.) in Beloe Lake // 28 Congress of International Association of Theoretical and Applied Limnology, Melbourne, 2001. Pt. 3 / Int. Ver. Theor. und angew. Limnol. 2003. V. 28. Pfrt. 3. P. 1609-1612.
- Lazaras Asha D., Mishra P.K., Khasdeo K.** Histopathological study of neomax induced gills of *Rasbora daniconius* // J. Exp. Zool. India. 2004. V. 7, № 2. P. 361-364.
- Ortiz J.B., Gonzalez de Canales M.L., Sarasquete C.** Histopathological changes induced by lindane ( $\gamma$ -HCH) in various organs of fishes // Sci. mar. 2003. V. 67, № 1. P. 53-61.
- Parashar Ram Sanehi, Banerjee Tarun Kumar.** Toxic impact of lethal concentration of lead nitrate on the gills of air-breathing catfish (*Heteropneustes fossilis* (Bloch)) // Ver. Arh. 2002. V. 72, № 3. P. 167-183.

# РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МОЛЛЮСКОВ-ВСЕЛЕНЦЕВ РОДА *DREISSENA* РЕКИ БОЛЬШОЙ ИРГИЗ

© 2015 Р.А. Михайлов

*Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти*

## DISTRIBUTION OF ALIEN MOLLUSKS GENUS *DREISSENA* OF RIVER BOLSHOI IRGIZ

**Roman A. Mikhaylov**

*Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, Togliatti*

e-mail: roman\_mihaylov\_1987@mail.ru

В середине XX в., во многих частях Земного шара начались перемены, связанные с проникновением в естественные и искусственные экосистемы, чужеродных видов из других регионов [Дгебуадзе, 2011]. В том числе эти изменения произошли и в группе Mollusca [Carlton, 1992]. Зарегулирование Волги в этот период привело не только к изменению Волжского бассейна, но питающих её притоков. Созданные гидрологические сооружения привели к созданию экологических коридоров для видов из Волжских водохранилищ.

Целью исследования является выявить современное распространение моллюсков-вселенцев рода *Dreissena* в реке Большой Иргиз

Река Б. Иргиз является левым притоком Волгоградского водохранилища (рис.). Её общая длина составляет 675 км с площадью водосбора – 24 000 км<sup>2</sup>. Исток реки расположен на отрогах Общего Сырта, сильно петляя по широкой долине среди распаханной степи [Атлас земель..., 2002; Папченков, Щербаков, Лапиров, 2003].

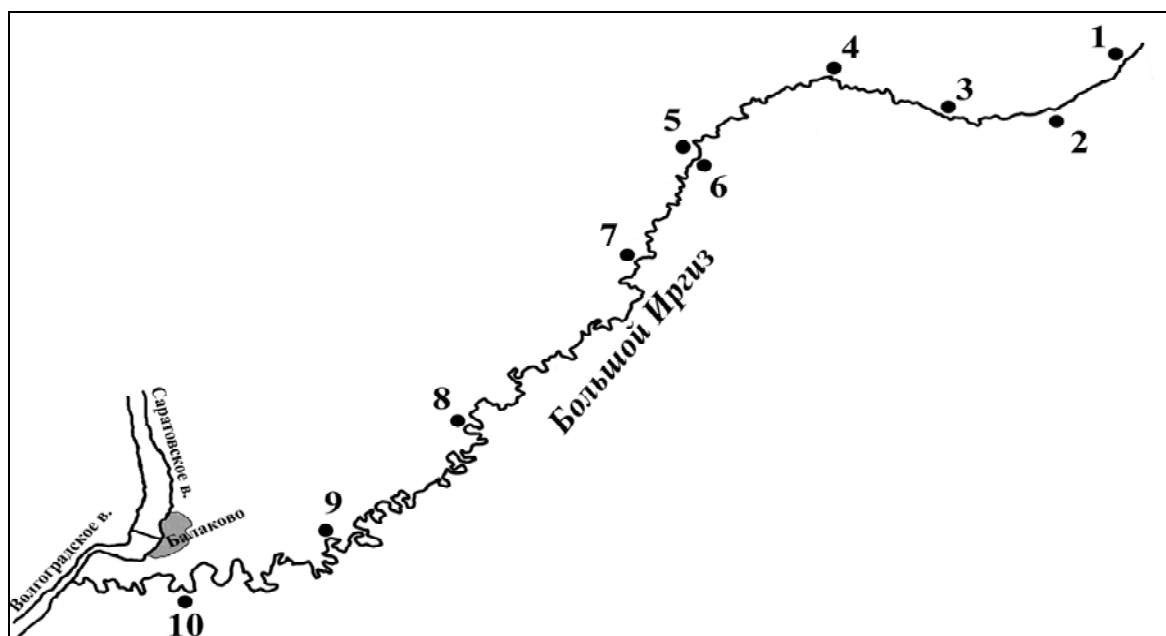


Рис. Карта-схема района исследований р. Б. Иргиз с указанием станций сбора проб: 1 – с. Хасьяново, 2 – с. Украинка, 3 – с. Августовка, 4 – с. Большая Глушица, 5 – Пестравское водохранилище, 6 – с. Пестравка, 7 – с. Яблонный Гай, 8 – г. Пугачев, 9 – с. Сухой Отрог, 10 – с. Малая Быковка.

Материалом для данной работы послужили собранные материалы автором в р. Б. Иргиз июле 2014 г. Всего было собрано и обработано 20 качественных и количественных проб от истока до устья. Пробы отбирали согласно общепринятым методикам [Жадин, 1960; Руководства..., 1992].

Одним из факторов способствующих расселению дрейссены в р. Б. Иргиз стало зарегулирование её в 60-х годах XX столетия и созданием Большеглушицкого, Пикелянского, Поляковского, Таловского, Михайло-Овсянского, Тепловского и других водохранилищ, объемом более 1 млн. м<sup>3</sup> [Денисов, Соловьева, 2006].

По данным П.И. Антонова [2001] в 1981 г. *D. polymorpha* проникла на 340 км от устья реки, а в 1997 г. – еще выше по течению и была обнаружена в 438 км от её устья, в районе с. Канаевка. Другого представителя данного рода обнаружено не было.

Во время экспедиции нами был обнаружен моллюск-вселенец *D. polymorpha* в районе с. Августовка. В 152 км выше с. Канаевка, где он был зарегистрирован ранее [Антонов, 2001]. Это указывает о расширение ареала моллюска в реке. Его количественные показатели на этом участке были не высоки: численность вида составляла 38 экз./м<sup>2</sup>, биомасса 6,42 г/м<sup>2</sup>. Максимальный возраст был 5+, что позволяет говорить о возможном проникновении вида в верхнее течение реки в конце 2000 гг. Субстратом для их прикрепления служили древесные остатки. Выше этой станции данный моллюск нами не обнаружен.

Ниже по течению *D. polymorpha* была отмечена нами на всех исследуемых станциях. Также вид зарегистрирован в одном из созданных на реке водохранилищ – Пестравском, расположенном в среднем течении р. Б. Иргиз, в районе села Пестравка, его численность составляла 191 экз./м<sup>2</sup> с биомассой 86,66 г/м<sup>2</sup>. Максимальный возраст вида был 5+. Субстратом для них служили моллюски семейства Unionidae, а так же живые и мертвые раковины представителей своего вида, образуя друзы.

Непосредственно ниже Пестравского водохранилища по течению реки количественное развитие вида было выше, чем в самом водохранилище и было максимальным для всего водотока: численность – 492 экз./м<sup>2</sup>, биомасса – 367,57 г/м<sup>2</sup>. Максимальный возраст особей составлял 6+. Субстратом для их прикрепления служили: камни, древесные остатки, представители семейства Unionidae, а так же живые и мертвые раковины представителей своего вида. Такое развитие возможно связано с гидрологическими условиями, созданными ниже водохранилища (невысокая скорость течения, высокая прозрачность, большое количество биогенных и органических веществ смываемых с водохранилища), приводящие к массовому скоплению этих видов ниже плотины.

При исследовании моллюсков-вселенцев в р. Б. Иргиз, нами был обнаружен другой представитель данного рода – *D. bugensis* [Andrussov, 1847]. Он обнаружен в районе г. Пугачев, с численностью 86 экз./м<sup>2</sup> и биомассой 7,75 г/м<sup>2</sup> Максимальный возраст особей был 3+. В реку предположительно вид проник в начале 2010 гг. Прикреплены они были к камням лежащим на дне. *D. polymorpha* найденная на этой станции, имела более высокие показатели численности 377 экз./м<sup>2</sup> и биомассы 117,47 г/м<sup>2</sup>.

В районе с. Сухой Отрог, расположенного ниже по течению, количественное развитие этих двух видов имело уже другое соотношение: по численности на этой станции доминировал моллюск *D. bugensis* – 464 экз./м<sup>2</sup>. Численность *D. polymorpha*



была немного ниже и составляла 324 экз./м<sup>2</sup>. Однако по показателям биомассы на данном участке доминировал моллюск *D. polymorpha* – 462,53 г/м<sup>2</sup>, биомасса *D. bugensis* была ниже и составляла 382,60 г/м<sup>2</sup>. Возраст моллюсков обоих видов был приблизительно одинаковым – 5+. Это связано с тем, что этот вид заселяется позже *D. polymorpha*, однако в связи с меньшей требовательностью к условиям обитания [Roe, MacIsaac, 1997; Stoeckmann, 2003], развивается значительно быстрее. В дальнейшем, возможно, это может привести к смене доминанта в биоценозе путем вытеснения *D. polymorpha*, как это произошло в водохранилищах Волги [Антонов, 2008; Яковлева, Яковлев, 2010].

По результатам исследования можно сделать выводы, что чужеродный моллюск понто-каспийского комплекса *D. polymorpha* увеличил свое распространение на 152 км выше по течению реки от ранее регистрируемого участка. В реке впервые зарегистрирован другой моллюск-вселенец понто-каспийского комплекса – *D. bugensis*.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Антонов П.И.** Экология моллюска *Dreissena polymorpha polymorpha* (Pallas) малых рек Самарской области // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы. Тольятти: ИЭВБ РАН. 2001. С. 13.
- Антонов П.И.** Биоинвазийные организмы в водоемах Средней Волги // Самарская Лука. 2008. Т. 17, № 3 (25). С. 500-517.
- Атлас земель Самарской области / Под редакцией Л.Н. Порошина. М.: Федеральная служба геодезии и картографии России. 2002. 99 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю.** 10 лет инвазий чужеродных видов в Голарктике // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2011. [http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2011\\_1/2011\\_preface.pdf](http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2011_1/2011_preface.pdf).
- Денисов Д.Е., Соловьева В.В.** Бассейн реки Большой Иргиз: история изучения биоразнообразия и перспективы гидробиологического мониторинга // Степи Северной Евразии. Матер. IV Междунар. симпозиума. Оренбург: ИПК «Газпромпечатъ», 2006. С. 230-233.
- Жадин В.И.** Методы гидробиологического исследования. М.: Высш. шк., 1960. 188 с.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А.** Современная фауна и количественные показатели инвазивных беспозвоночных в зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2010. № 2. С. 97-111.
- Carlton J.T.** Introduced marine and estuarine molluscs of North America: an end-of-the-20th-century perspective // J. Shellfish Research. 1992. V. 11. № 2. P. 489-505.
- Roe S.L., MacIsaac H.J.** Deepwater population structure and reproductive state of quagga mussel (*Dreissena bugensis*) in lake Erie // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1997. V. 54. P. 2428-2433.
- Stoeckmann A.M.** Physiological energetics of Lake Erie dreissenid mussels: a basis for the displacement of *Dreissena polymorpha* by *Dreissena bugensis* // Can. J Fish Aquat Sci. 2003. V. 60. P. 126-134.

**ЦЕНОПОПУЛЯЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ  
TULIPA RIPARIA KNJASEV, KULIKOV ET PHILIPPOV  
НА ЮЖНОМ УРАЛЕ**

© 2015 Л.В. Мухаметшина<sup>1</sup>, М.М. Ишмуратова<sup>1,2</sup>, Э.З. Муллабаева<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Башкирский государственный университет, Уфа

<sup>2</sup>Башкирский государственный природный заповедник,

Бурзянский район, с. Старосубхангулово

<sup>3</sup>Сибайский институт (филиал) Башкирского  
государственного университета, Сибай

**CENOPOPULATION CHARACTERISTICS  
TULIPA RIPARIA KNJASEV, KULIKOV ET PHILIPPOV  
IN SOUTH URAL**

Leila V. Muhametshina<sup>1</sup>, Maiya M. Ishmuratova<sup>1,2</sup>, Elvira Z. Mullabaeva<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Bashkir State University, Ufa

<sup>2</sup>Bashkir State Nature Reserve, Burzyansky District, p. Starosubkhangulovo

<sup>3</sup>Sibai Institute (branch) of the Bashkir State University, Sibai

e-mail: tulipan87@mail.ru

Проведение популяционных исследований редких видов является одним из основных направлений при разработке стратегий их охраны [Ишбирдин, Ишмуратова, 2009]. На территории Республики Башкортостан (РБ) произрастают три вида из рода *Tulipa*: т. понижающий (*Tulipa patens* Agardh ex Schult. et Schult. fil.), т. Биберштейна (*T. biebersteiniana* Schult. Et Schult. fil.) и т. приречный – (*T. riparia* Knjasev, Kulikov et Philippov). Два из них включены в Красную книгу Республики Башкортостан [2011]: *Tulipa patens* включен с категорией редкости II – «виды, сокращающиеся в численности», *T. biebersteiniana* – с категорией редкости III – «редкий вид». Исследования *T. riparia* начаты нами в 2012 г. [Мухаметшина и др., 2013, Мухаметшина и др., 2014а,б]. На территории Южно-Уральского государственного природного заповедника (ЮУГПЗ) (Республика Башкортостан, Белорецкий район), с 2012 г. совместно с научными сотрудниками заповедника ведется мониторинг одной ценопопуляции (ЦП) *T. riparia* [Мухаметшина и др., 2014а,в].

Цель данной работы – провести сравнительное изучение особенностей биологии, включающее исследование эколого-фитоценотической приуроченности, популяционных характеристик и изменчивости морфологических признаков *Tulipa riparia* на Южном Урале. Исследования проводили в полевые сезоны 2013-2014 гг. на территориях Архангельского, Баймакского и Белорецкого районов РБ. Изучено 3 ценопопуляции (ЦП) *T. riparia*.

Согласно общепринятым методам [Ценопопуляции..., 1988] изучены численность, плотность, возрастной спектр. Соотношение вегетативного и семенного размножения рассматривали согласно классификации Е.А. Ходачек [1970, 2000]. Типы самоподдержания ценопопуляций приведены по классификации Л.А. Жуковой [1995]. Оценка экологических условий местообитаний ценопопуляций проведена по составу видов в растительных сообществах с использованием экологических шкал Л.Г. Раменского с соавт. [1956]. При этом учитывалось отношение видов к степени увлажненности, богатства и засоленности почв. Анализ структуры изменчивости признака и групп признаков, оценивали по соотношению общей (коэффициента вариации – CV, %) и согласованной (усредненной по признаку квадрат коэффициента корреляции – R<sub>ch</sub>) изменчивости [Ростова, 2000].

Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета программ STATISTICA 8.0 и MS EXCEL 2007. Кластерный анализ проводили по методу полной связи (Statistics – mult/exploratory – cluster – k - mean) [Statsoft Inc., 2007].

*Tulipa riparia* впервые описан на Южном Урале в 2001 году [Князев и др., 2001], выделен из *T. biebersteiniana* по некоторым морфологическим признакам (относительно крупный габитус, цветки розово-лиловой окраски) и триплоидности. Вид характеризуется стерильностью. Размножается бесполом способом (луковицами, формирующимися на плагиотропных столонах). Длина stolona 15-25 см. Согласно проведенным исследованиям, в условиях Южного Урала *T. riparia* произрастает на пойменных лугах в сообществах класса *Molinio-Arrhenatheretea* R.Тх. 1937 em. R.Тх. 1970 на местообитаниях с влажнолуговым увлажнением и небогатыми почвами [Мухаметшина и др., 2014а,б]. По соотношению вегетативного и семенного размножения вид характеризуется как вегетативно-мобильный. Самоподдержание ЦП осуществляется исключительно вегетативным путем.

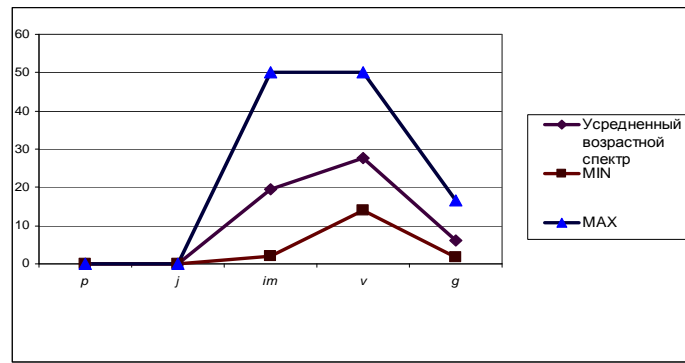
Численность и средняя плотность особей в ЦП относительно низкие – от 200 до 1000 шт. и от 22,0 до 56,7 шт/м<sup>2</sup>, соответственно. Усредненный возрастной спектр одновершинный, неполночленный (отсутствуют проростки и ювенильные особи) с высокой долей виргинильных и низкой долей генеративных особей. Зона спектра широкая в иматурных и виргинильных возрастных состояниях (табл.; рис. 1). Наличие такого усредненного возрастного спектра у вида отражает отсутствие семенного размножения. Например, в возрастном спектре ЦП 1 и 3 присутствуют генеративные растения (более 40%), однако отсутствуют проростки и ювенильные особи [Мухаметшина и др., 2014а,б].

Таблица

**Ценопопуляционные характеристики  
*Tulipa riparia* Кнжасев, Куликов et Philippov  
на территории Республики Башкортостан**

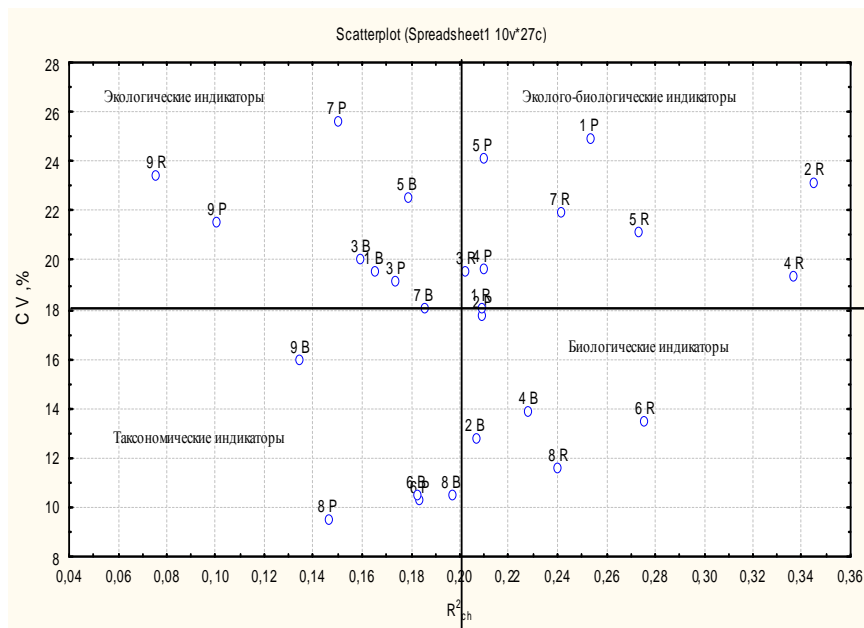
Ценопопуляция (номер, локалитет)	Численность, шт.	Средняя плотность, шт/м <sup>2</sup>	Возрастной спектр, %					Биотоп	Характер и степень антропогенного воздействия
			<i>p</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>		
1. Баймакский район, с. Куянтаево	≈500	22,0	0,0	0,0	5,4	50,4	44,2	пойма реки Сакмара	выпас, сильная
2. Архангельский район, д. Азово	≈200	26,0	0	0	50,0	50,0	0	пойма реки Инзер	выпас, слабая
3. Белорецкий район, ЮУГПЗ	≈1000	56,7	0	0	11,8	79,4	8,8	пойма реки Инзер	нет

Для *T. riparia* выявлен средний и высокий уровни межпопуляционной изменчивости морфологических признаков. Средний уровень изменчивости имеют длина репродуктивного побега (18,2 %) и ширина первого листа (20,2 %). Для остальных признаков (длина и ширина второго листа, ширина первого листа, длина и ширина внешних и внутренних долей околоцветника) характерны высокие уровни изменчивости (CV=21,1-35,4 %). Такие же закономерности отмечены при рассмотрении внутривидовой изменчивости [Мухаметшина и др., 2014а,в].



**Рис. 1. Усредненный возрастной спектр *Tulipa riparia* Knjasev, Kulikov et Philippov на Южном Урале**

В анализ соотношения общей (коэффициент вариации – по оси ординат) и согласованной (коэффициент детерминации – по оси абсцисс; рис. 2) изменчивости системы «репродуктивный побег» *T. riparia* включены 9 морфологических признаков вегетативных и репродуктивных органов: высота репродуктивного побега, длина и ширина первого листа, длина и ширина второго листа, длина внешних долей околоцветника, ширина внешних долей околоцветника, длина и ширина внутренних долей околоцветника.



**Рис. 2. Соотношение общей и согласованной изменчивости морфологических признаков системы «репродуктивный побег» видов рода *Tulip* L.**

По оси абсцисс – согласованная изменчивость ( $R^2_{ch}$ ),  
по оси ординат – общая изменчивость (CV, %).

*Примечание:* P – морфологические признаки *Tulipa patens*; B – *Tulipa biebersteiniana*; R – *Tulipa riparia*. Морфологические признаки: 1 – высота репродуктивного побега, 2 – длина первого листа, 3 – ширина первого листа, 4 – длина второго листа, 5 – ширина второго листа, 6 – длина внешних долей околоцветника, 7 – ширина внешних долей околоцветника, 8 – длина внутренних долей околоцветника, 9 – ширина внутренних долей околоцветника.

Показатели морфологической структуры цветка (длина и ширина внешних и внутренних долей околоцветника) попали в группы экологических, эколого-биологических и биологических индикаторов. Попадание признаков в разные инди-

каторные группы, по-видимому, является следствием отсутствия семенного размножения у растений, что привело к тому, что признаки цветка у данного вида, в отличие от *T. biebersteiniana* и *T. patens* [Мухаметшина и др., 2014б], потеряли свойственную для других исследованных энтомофильных видов автономность, (генотипические индикаторы; рис. 2).

Параметры вегетативной сферы у видов, такие как высота репродуктивного побега, длина и ширина первого и второго листьев являются экологическими, эколого-биологическими и биологическими индикаторами. При этом высота репродуктивного побега, длина и ширина второго листа у *T. riparia* отнесены к эколого-биологическим индикаторам, т. е. это сильно варьирующие признаки с высоким уровнем детерминации, отражающие в комплексе адаптацию к определенным условиям произрастания [Мухаметшина и др., 2014].

Таким образом, усредненный возрастной спектр вида отражает способ его размножения. Особенности структуры изменчивости морфологических признаков репродуктивных и вегетативных органов *T. riparia* определяются способом размножения (исключительно вегетативное размножение).

*Благодарности.* Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ, проект № 14-04-31697 мол\_а.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Жукова Л.А.** Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М.** Некоторые направления и итоги исследования редких видов флоры Республики Башкортостан // Вестн. Удмурд. ун-та. 2009. Вып. 1. С. 59-72.
- Князев М.С., Куликов П.В., Филлипов Е.Г.** Тюльпаны родства *Tulipa biebersteiniana* (Liliaceae) на Южном Урале // Бот. журн. 2001. Т.86, №3. С. 109-119.
- Красная книга Республики Башкортостан: в 2-х т. Т. 1: Растения и грибы. Уфа: Медиа-Принт, 2011. 384 с.
- Мухаметшина Л.В., Ишмуратова М.М., Муллабаева Э.З.** Демографическая характеристика видов рода *Tulipa* L. на Южном Урале // Изв. Самар. НЦ РАН. 2013. Т. 15, № 3 (4). С. 1398-1401.
- Мухаметшина Л.В., Ишмуратова М.М., Муллабаева Э.З.** Изменчивость морфологических признаков видов рода *Tulipa* L. на Южном Урале // Изв. Самар. НЦ РАН. 2014а. Т. 16, № 5 (3). С. 1-4.
- Мухаметшина Л.В., Муллабаева Э.З., Ишмуратова М.М.** Структура изменчивости морфологических признаков видов рода *Tulipa* L. на Южном Урале // Перспективы развития и проблемы современной биологии: Матер. III (V) Всероссийской молодежной конференции с участием иностранных ученых (10-14 ноября 2014 г., г. Новосибирск). Новосибирск: Изд-во «Академиздат», 2014б. С. 109-110.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А.** Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 471 с.
- Ростова Н.С.** Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: Изд. СПб. ун-та, 2002. 308 с.
- Ходачек Е.А.** Популяционные и ценотические аспекты изучения репродукции растений в условиях Арктики // Эмбриология цветковых растений (терминология концепций). СПб.: Мир и Семья, 2000. Т. III. С. 432-439.
- Ходачек Е.А.** Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 7. С. 995-1010.
- Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии. М.: Наука, 1988. 184 с.
- Statsoft Inc., STATISTICA Data Analysis Soft System, Version 8.0, www. Statsoft.com.2007.
- Frank D, Klotz S.** Biologisch – oecologische Daten zun Flora den DDR / Halle; Wittenberg: Martin-Luter- Univ., 1990. 167 s.

**РЕПРОДУКТИВНЫЕ ПОТЕРИ В ПОПУЛЯЦИЯХ  
РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ: РОЛЬ ПЛОТНОСТИ  
НАСЕЛЕНИЯ И ВОЗРАСТА САМКИ**

© 2015 С.В. Мухачева, В.С. Безель

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург*

**REPRODUCTIVE LOSSES IN POPULATIONS OF THE BANK VOLE:  
IMPORTANCE OF POPULATION DENSITY AND FEMALE'S AGE**

**Svetlana V. Mukhacheva, Victor S. Bezel**

*Institute of Plant and Animal Ecology of the UB RAS, Yekaterinburg*

e-mail: msv@ipae.uran.ru

Способность природных популяций мышевидных грызунов оперативно реагировать на разнообразные изменения условий обитания является важнейшим свойством животных этой группы, обеспечивающим их высокую экологическую пластичность. Адаптационные перестройки достигаются за счет изменений в демографической и пространственной структуре населения, интенсивности миграционных потоков и процессов воспроизводства.

В качестве модельных объектов популяционных исследований на протяжении последних десятилетий активно используются лесные полевки. Обобщая огромный фактический материал, накопленный к настоящему времени по различным аспектам их репродукции как в природных, так и в лабораторных условиях, можно сделать вывод о множестве факторов, её детерминирующих [Амантаева, 1974; Башенина, 1975; Европейская..., 1981; Ивантер, Якимова, 2010; Мухачева, 2001; Попов, 1960; Тупилова, Коновалова, 1971; Buchalczyk, 1970; Martell, Fuller, 1979; Gustafsson, Batzli, 1985; Hansson, Henttonen, 1985 и др.]. При этом одни факторы оказываются значимыми для вида в целом, другие действуют на уровне популяции, третьи – незначимы вовсе. Так, на примере рыжей полевки показано, что в естественных условиях плодовитость может зависеть как от внешних (уровня численности, положения в ареале, сезона, погодных условий, защитно-кормовых свойств местообитаний), так и внутренних (возраста и состояния самой самки) факторов. Однако приводимые факты свидетельствуют о неоднозначной реакции животных на одни и те же воздействия. Часто такие результаты получаются из-за использования для анализа параметров репродукции неадекватной выборки.

Цель работы – проанализировать основные показатели репродукции рыжей полевки, полученные на массовом материале, собранном по единой методике на одних и тех же ключевых участках в течение длительного периода наблюдений; оценить влияние возрастной специфики и уровня численности населения на реализацию репродуктивного потенциала.

**Материалы и методы**

В работе использованы материалы многолетних (1990-2014 гг.) исследований популяций рыжей полевки в пихтово-еловых лесах Среднего Урала, расположенных на значительном (20-35 км) удалении от крупных источников промышленного загрязнения. Отлов проводили в мае–сентябре одновременно на 3 ключевых участках методом ловушко-линий. Давилки устанавливали в линию (25 штук через 5-7 м; 2-3 линии на участок) на 3-5 суток с однократной проверкой. Отработано более 20 тыс. ловушко-суток, отловлено 1845 рыжих полевок, в том числе 256 размножающихся самок.

Добытых животных подвергали стандартному зоологическому обследованию. К размножающимся относили всех беременных и лактирующих самок, а также особей со следами размножения. Подсчитывали количество имплантированных (ЭИ) и жизнеспособных (ЭЖ) эмбрионов, а также плацентарных пятен (ПП) в матке, желтых тел беременности (ЖТБ) – в яичниках. В зависимости от репродуктивно-возрастного статуса животных относили к группе прибылых или перезимовавших. Для характеристики репродукции (в расчете на 1 самку) использовали:

- потенциальную плодовитость (количество ЖТБ);
- фактическую плодовитость (количество ЭЖ);
- общие эмбриональные потери (разность между числом ЖТБ и ЭЖ), % от потенциальной плодовитости;
- доимплантационные потери (разность между числом ЖТБ и ЭИ), % от потенциальной плодовитости;
- постимплантационные потери, или резорбцию (разность между числом ЭИ и ЭЖ), % от потенциальной плодовитости;
- долю самок с эмбриональными потерями;
- число выводков.

Для анализа зависимости показателей репродукции от репродуктивно-возрастного статуса самки и уровня численности использовали ковариационный анализ. Значимость коэффициентов оценивали по *F*-критерию, значимыми считали различия при  $p < 0,05$ .

Средние показатели плодовитости (потенциальной и фактической) рассчитывали с использованием данных по всем самкам, у которых были зарегистрированы желтые тела и/или эмбрионы. Для получения адекватных оценок величины эмбриональных потерь и ковариационного анализа выборка ( $n = 98$ ) ограничивалась только особями, у которых одновременно были зарегистрированы как желтые тела, так и эмбрионы. Самок с полным срывом беременности из анализа исключали. Относительную численность животных (экз. на 100 ловушко-суток) рассчитывали отдельно для каждого ключевого участка по результатам соответствующего тура отлова.

## Результаты и обсуждение

На исследованных участках потенциальная плодовитость самок ( $n = 221$ ) менялась в диапазоне от 3 до 12 ЖТБ и составляла в среднем  $6,54 \pm 0,09$ . Значения фактической плодовитости, оцененные по количеству ЭЖ ( $n = 103$ ), варьировали в интервале от 2 до 9, достигая в среднем  $6,04 \pm 0,14$ . При этом размер выводка, оцененный по числу ПП, был значимо ниже ( $t = 2,41$ ;  $p = 0,02$ ) и составлял в среднем  $5,67 \pm 0,08$ . В расчете на 1 самку приходилось в среднем  $1,6 \pm 0,02$  выводков ( $n = 347$ ) за сезон.

Для комплексной оценки всех репродуктивных показателей использовали только ограниченную выборку ( $n = 98$ ). Поскольку вклад самок разных возрастов в популяционную численность неодинаков, основные показатели репродукции были рассчитаны дифференцировано с учетом возраста особей (табл. 1). Количество ЖТБ, ЭИ и ЭЖ у прибылых самок оказалось существенно ниже, чем у перезимовавших зверьков. В то же время среднее число выводков и размер эмбриональных потерь у полевок разных возрастов не отличались.

Общие эмбриональные потери составляли в среднем 8-10%. При этом размах колебаний этого показателя у отдельных самок чрезвычайно велик – от 0 до 100%, т. е. полного срыва беременности (этих особей из расчета исключили). Гибель зародышей происходила на разных стадиях внутриутробного развития. Ведущая роль в

структуре эмбриональных потерь принадлежала доимплантационной смертности, на которую приходилось около 80%. На ранних этапах эмбрионального развития потери встречались у 1/3 самок и могли достигать 2/3 от количества оплодотворенных яйцеклеток. Гибель эмбрионов в постимплантационный период регистрировали гораздо реже – примерно у 10% самок, на нее приходилось в среднем менее 20 % (не превышала 25% общего числа эмбрионов у отдельных особей). Животные, у которых гибель эмбрионов отмечалась на обоих этапах эмбриогенеза, были немногочисленны (менее 3% от общего числа размножающихся самок).

Таблица 1.

**Репродуктивные характеристики самок рыжей полевки**

Исследуемый параметр	Репродуктивно-возрастная группа	
	Перезимовавшие	Прибылые
Анализируемая выборка	62	36
Количество выводков на 1 самку	$1,52 \pm 0,07$ 1–3	$1,53 \pm 0,10$ 1–2
Количество желтых тел беременности*	$7,20 \pm 0,20$ 3 – 12	$6,09 \pm 0,16$ 5 – 9
Количество имплантированных эмбрионов*	$6,56 \pm 0,18$ 2 – 9	$5,71 \pm 0,19$ 4 – 8
Количество живых эмбрионов*	$6,41 \pm 0,18$ 2 – 8	$5,62 \pm 0,18$ 4 – 8
Общие эмбриональные потери, %	$9,9 \pm 1,9$ 0 – 67	$7,5 \pm 2,0$ 0 – 50
Доимплантационные потери, %	$7,7 \pm 1,9$ 0 – 67	$6,2 \pm 1,9$ 0 – 50
Постимплантационные потери, %	$2,2 \pm 0,9$ 0 – 25	$1,3 \pm 0,7$ 0 – 17
Доля самок с доимплантационными потерями, %	30,6	27,8
Доля самок с резорбированными эмбрионами, %	11,3	8,3
Доля самок с до- и постимплантационными потерями одновременно, %	1,6	2,8

*Примечание:* в числителе – среднее арифметическое  $\pm$  ошибка среднего, в знаменателе – минимальное и максимальное значение, \* – значимые отличия средних ( $p < 0,05$ ).

Использованный нами вариант ковариационного анализа позволил учесть влияние на показатели репродукции внутренних (репродуктивно-возрастной статус самки) и внешних (уровень общей численности) факторов. Результаты представлены в табл. 2 и рис. 1.

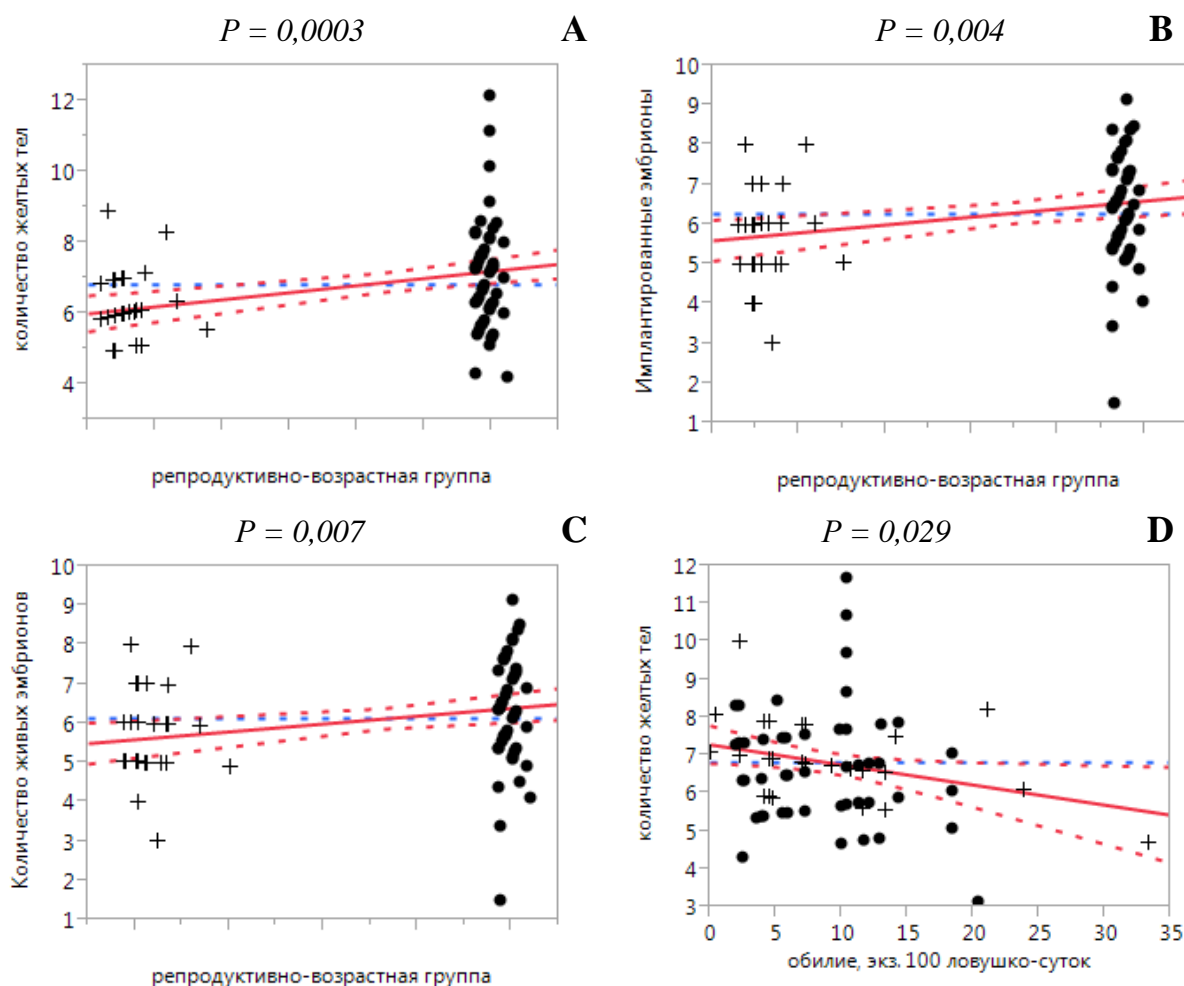
Связь репродукции с возрастом размножающихся самок проявляется в показателях потенциальной и фактической плодовитости (рис. 1, А-С): перезимовавшие самки более плодовиты ( $p = 0,0003–0,007$ ). Полученные результаты хорошо согласуются с литературными данными об увеличении плодовитости рыжей полевки с возрастом. Так, показано [Buchalczyk, 1970], что в лабораторной колонии максимальное число детенышей в выводке имели самки в возрасте от 7 до 12 месяцев, в более ранний период (3-5 месяцев) и после 15 месяцев показатели резко падают. По данным Н.В. Башениной [1975] отличия в плодовитости перезимовавших самок и сеголеток варьируют от 0,02 до 0,8-0,9 эмбриона на самку, при этом оптимальный возраст, когда полевки демонстрируют максимальную плодовитость, составляет от 9 до 15 месяцев.



Таблица 2.

**Величина эффектов для репродуктивных показателей самок рыжей полевки (по результатам ковариационного анализа)**

Репродуктивный показатель		Уровень численности	Возраст самки	Взаимодействие факторов
Количество желтых тел беременности, экз.	<i>F</i>	4,945	25,515	2,886
	<i>p</i>	<b>0,029*</b>	<b>0,0003*</b>	0,093
Общее количество эмбрионов, экз.	<i>F</i>	2,513	8,921	3,604
	<i>p</i>	0,116	<b>0,004*</b>	0,061
Количество живых эмбрионов, экз.	<i>F</i>	2,562	7,665	4,299
	<i>p</i>	0,113	<b>0,007*</b>	<b>0,041*</b>
Общие эмбриональные потери, %	<i>F</i>	0,596	0,498	0,405
	<i>p</i>	0,442	0,482	0,526
Доимплантационные потери, %	<i>F</i>	0,887	0,192	0,064
	<i>p</i>	0,349	0,662	0,800
Постимплантационные потери (резорбция), %	<i>F</i>	0,105	0,454	0,871
	<i>p</i>	0,747	0,502	0,353
Количество выводков на 1 самку	<i>F</i>	3,406	0,008	4,070
	<i>p</i>	0,068	0,977	<b>0,047*</b>



**Рис. 1.** Зависимость репродуктивных показателей от репродуктивно-возрастного статуса самок (А, В, С) и локальной численности популяции (D). Черные кружки – перезимовавшие самки, «+» – размножающиеся сеголетки.

В ряде исследований приводятся данные о возрастных отличиях эмбриональной смертности, которая с возрастом самки увеличивается [Попов, 1960; Амантаева, 1974; Vuchalczyk, 1970]. Наши данные не выявили значимых различий в размере эмбриональных потерь, однако на уровне тенденции можно констатировать более высокую эмбриональную смертность (как до-, так и постимплантационную) у перезимовавших самок (табл. 1).

Показано, что при увеличении локальной численности животных потенциальная плодовитость полевков снижается (рис. 1, D). На размер выводков и их количество оказывает влияние сочетанное действие факторов ( $p < 0,05$ ). Среди зоологов широко распространено мнение о связи величины выводка и плотности популяции. Иногда это положение удается подтвердить, иногда – нет. Так, К. Nakata [1984] обнаружил изменения размера выводка в зависимости от фазы динамики численности в популяциях красно-серой полевки: максимальные размеры выводков отмечались на фазе роста, минимальные – при депрессии численности. По данным Э.В. Ивантера и А.Е. Якимовой [2010] у рыжей полевки величина выводка находится в обратной зависимости от уровня весенней плотности. В то же время другие исследователи [Тупикова, Коновалова, 1971, Европейская..., 1981; Martell, Fuller, 1979] не обнаружили у лесных полевков связи размера выводка с численностью популяции. Похожая ситуация наблюдалась в Швеции: в циклических северных популяциях связь была, в южных нециклических – отсутствовала [Gustafsson, Batzli, 1985; Hansson, Henttonen, 1985].

#### Выводы

Таким образом, процессы воспроизводства в природных популяциях мелких млекопитающих в значительной мере определяются репродуктивно-возрастной структурой и численностью популяции, а также взаимодействием этих факторов. Это значит, что при любом виде антропогенного воздействия благополучие популяции будет зависеть не столько от прямого влияния на репродукцию, сколько от опосредованного влияния антропогенных факторов на качество среды обитания данного вида. Это относится, прежде всего, к химическому загрязнению среды, когда наблюдаемые изменения в репродукции пытаются объяснить исключительно прямым токсическим воздействием на эти процессы без учета вызванной теми же факторами трансформации среды обитания и связанных с этим изменений популяционной структуры.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований УрО РАН (проект № 15-12-4-26) и гранта РФФИ (проект № 13-04-01229).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Амантаева Р.А.* Возрастные изменения плодовитости и эмбриональной смертности у рыжих полевков (*Clethrionomys glareolus*) // Зоол. журн. 1974. Т. LIII, вып. 12. С. 1865-1868.
- Башенина Н.В.* Руководство по содержанию и разведению новых в лабораторной практике видов мелких грызунов. М: Изд-во МГУ, 1975. 75 с.
- Европейская рыжая полевка. М.: Наука. 1981. 352 с.
- Ивантер Э. В., Якимова А.Е.* Численность и экологическая структура населения мелких млекопитающих // Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. С. 170-195.

- Попов В.А.** Млекопитающие Волжско-Камского края. Насекомоядные, рукокрылые, грызуны. Казань: АН СССР, 1960. 468 с.
- Тупикова Н.В., Коновалова Э.А.** Определитель возраста лесных полевок в южнотаежных лесах Вятско-Камского междуречья // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1971. Вып. 10, С. 145-171.
- Buchalczyk A.** Reproduction, mortality and longevity of the bank vole under laboratory conditions // Acta Theriol. 1970. V. 15, No. 10. P. 153-176.
- Gustafsson T.O., Batzli G.O.** Effects of diet and origin of animals on growth and reproduction of *Clethrionomys glareolus* // Ann. Zool. Fenn. 1985. V. 22. P. 273-276.
- Hansson L., Henttonen H.** Regional differences in cyclicity and reproduction in *Clethrionomys* species: are they related // Ann. Zool. Fen. 1985. V. 22. P. 277-288.
- Martell A.M., Fuller W.A.** Comparative demography of *Clethrionomys rutilus* in taiga and tundra in the low Arctic // Can. J. Zool. 1979. V. 57, No. 11. P. 2106-2120.
- Nakata K.** Factors affecting litter size in the red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*, with special emphasis on population phase // Res. Pop. Ecol. 1984. V. 26, No. 2. P. 221-234.

# ПРИРОДНЫЕ МИКРОБНЫЕ СООБЩЕСТВА: ГЕТЕРОГЕННОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ. СИМБИОТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ

© 2015 Н.В. Немцева

*Институт клеточного и внутриклеточного симбиоза УрО РАН, Оренбург*

## NATURAL MICROBIAL COMMUNITIES: HETEROGENEITY OF POPULATIONS. SYMBIOTIC INTERACTIONS

**Natalia V. Nemtseva**

*Institute for Cellular and Intracellular Symbiosis of the UB RAS, Orenburg*

e-mail: nemtsevanv@rambler.ru

Экология в классических традициях изучает взаимодействия живых организмов и их сообществ между собой и с окружающей средой. При этом исследователи принимают во внимание адаптивный характер этих взаимоотношений [Геккель, 1866; Benson, 2000]. В состав экосистемы, помимо многоклеточных животных или растений включены популяции микроорганизмов, которые обладают высокой пластичностью и способны быстро реагировать на воздействие окружающей среды.

В соответствии с концепцией, сформулированной в середине прошлого столетия акад. Н.Д. Иерусалимским, к микроорганизмам, как и к многоклеточным организмам, применим термин «популяция». Фундаментальной основой популяционной адаптации организмов любого уровня являются исходная гетерогенность и функциональная разнокачественность особей в популяции. Достижения в области микробиологии и эволюционной биологии в конце XX в. привели к пониманию, что микроорганизмы, не смотря на пространственную обособленность и фенотипическую гетерогенность, также как и высокоорганизованные многоклеточные организмы характеризуются наличием интегральных свойств, а также способностью влиять на характеристики окружающей среды [Shapiro, 1998].

**Гетерогенность популяции.** По принятой многими микробиологами классификации микроорганизмы относят ко всем трем доменам жизни – Archaea, Bacteria, Eucarya. Их природные, полуприродные и искусственные популяции, как любые сложные системы характеризуются динамикой, структурой и системными свойствами: гетерогенностью, формированием субпопуляций по типу микроколоний, матов, островков, коллективным поведением [Shapiro, 1995].

Использование различных методических подходов привело к формированию взгляда на популяцию бактерий с позиции надорганизменного уровня [Олескин и др., 2000]. Этому способствовали возможность изучения клеток с помощью проточной цитометрии [Kell et al., 1991], открытие универсальной природы химических сигналов бактерий и введения понятия *quorum sensing* (чувство кворума), а также накопление данных об архитектонике бактериальных колоний и формирование концепции биопленки [Davey, O'Toole, 2000; Li, Tian, 2012].

Бактерии способны координировать свое социальное поведение плотностнозависимым образом путем производства сигнальных молекул (QS). Принято считать, что в однородной среде и при высокой плотности клеток, QS синхронизирует клетки популяции для выполнения в унисон коллективных социальных задач. Продолжительное время считалось, что сигнальная коммуникация осуществляется внутри вида, специфичность и сила биологического ответа зависит от химической структуры самой сигнальной молекулы [Mehta et al., 2009]. Однако в ряде работ отмечено явление *cross-talk communication*, т. е. перекрестный QS, который способен как активировать, так и ингибировать работу зависимых целевых генов в бактериальных ассоциациях

[Гостев и др., 2010; Williams, 2007]. Этот процесс обеспечивает взаимодействие популяций разных видов.

Показано, что в результате формирования макромолекулярных комплексов, регуляторных сетей, бактериальная популяция воспринимает сигналы среды и реагирует на них, запуская те или иные механизмы физиологической адаптации. Эти процессы, в конечном итоге, приводят к запуску одной из стратегий выживания, нацеленную на фенотипическую или генотипическую гетерогенность [Kubiak, 2011; Morikawa et al., 2010].

Разнообразие организмов внутри популяций повсеместно является защитным механизмом при нестабильности условий среды. Этот принцип испытан как в наземных, так и в водных экосистемах. В дальнейшем, возникающая в результате накопления мутантов, неоднородность популяции становится материалом для естественного отбора и адаптивной эволюции. Особенно ярко это прослеживается в экосистемах с экстремальными условиями жизни, например в водоемах с высоким уровнем минерализации.

В ряде работ обсуждается запуск специализированных программ распределения клеток популяции по фенотипам, который «предвосхищает» неблагоприятное действие среды. Примером могут служить особые клетки – персистеры, образующиеся в стационарной фазе роста популяции [Costerton et al., 1999]. Эта субпопуляция, составляющая 1-5% от всей клеточной массы, метаболически не активна, но в присутствии летальных для остальных клеток факторов, обеспечивают выживание материнской популяции. Речь идет об альтруистическом поведении бактерий. Оно выражается в том, что, часть клеток, жертвуя своим процветанием в текущих условиях, обеспечивает выживание популяции при внезапном воздействии неблагоприятных факторов [Бухарин и др., 2005].

В итоге совместных исследований молекулярных биологов и популяционных генетиков понятие «популяция» закрепилось и для микробиологических объектов. Популяция микроорганизмов, представляющая собой фактически клон потомков одной клетки, тем не менее, является гетерогенной структурой. Она содержит отдельные клональные группы клеток, отличающиеся особенностями структуры генома, что обуславливает изменения морфологических, физиологических и биохимических свойств этих клеток [Нетрусов и др., 2004; Магданова, Голясная, 2013]. С фундаментальной точки зрения оценка гетерогенности бактериальной популяции создает представление о некоторых свойствах бактерий, характерных для целой популяции, но не для отдельных клеток [Stamatakis M., 2009]. Представление о популяции как одновидовой структуре стало классическим и используется во всех экологических и эволюционных учениях [Яблоков, Юсуфов, 1989; Шварц, 1980; Гиляров, 1990].

Однако в природе микроорганизмы редко встречаются в чистой культуре, скорее, они существуют как члены обширных микробных сообществ. Популяции микроорганизмов вступают друг с другом в сложные конкурентные или кооперативные взаимоотношения. Природные популяции организмов представляют собой популяции хозяев с их симбионтами.

**Симбиотические взаимодействия.** 135 лет назад А. де Бари определил «симбиоз» как «сообщество неродственных организмов, живущих вместе», имея в виду всю палитру межорганизменных взаимоотношений. В современной биологии под симбиозом понимаются отношения, традиционно трактуемые как мутуализм, комменсализм и паразитизм.

Основы современной симбиологии – науки о симбиозах и теории симбиогенеза – учения об эволюционном преобразовании организмов путем симбиоза двух или более различных в филогенетическом отношении организмов были разработаны выдающи-

мися российскими учеными А.С. Фаминциным, К.С. Мережковским и М.Б. Ко-зо-Полянским. Показано, что симбиозы присутствуют на клеточном, популяционно-видовом и биоценотическом уровнях организации жизни. Их рассматривают как надорганизменные системы, свойства которых не являются простой суммой свойств отдельных организмов, а каждый партнер в системе приобретает новые функции, которые не может осуществлять самостоятельно [Проворов, Тихонович, 2014].

Структурно-функциональные и молекулярные механизмы симбиотических адаптаций обеспечили целостность формируемых комплексов (холобионтов), которые по степени целостности приближаются к унитарным организмам [Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2008]. В результате заселения различных частей органов или тканей макроорганизма формируется специфический «микросимбиоценоз». При этом отмечены этапы последовательного усложнения морфологического и функционального соподчинения компонентов микросимбиоценоза с макросимбионтом [Проворов, 2001; Бухарин, 2006].

Для симбиотических систем, характерно длительное, специфическое взаимодействие между партнерами, формирование макропартнером специализированных морфологических структур (специфических экологических ниш), в которых происходит размножение, накопление микросимбионтов, где они выполняют свою основную метаболическую функцию [Проворов, 2001; Douglas, 1994]. Ряд исследователей отмечают, что в формировании конкретной системы может участвовать более двух партнеров, и характер взаимодействия между компонентами в таких симбиозах, по видимому, носит более сложный ассоциативный характер [Олескин и др., 2000]. В современной трактовке ассоциативные системы не предполагают высоко специализированных, облигатных связей между партнерами, принадлежащим, в том числе, и к разным царствам (растения, животные, грибы, бактерии). При этом в ассоциации при взаимодействии партнеров временной параметр не имеет определяющего значения [Емцев, Чумаков, 1988].

В последнее десятилетие в связи со сменой парадигмы появилось понятие «ассоциативный симбиоз», представляющий трехвекторную систему, включающую макропартнера (хозяина), стабильного доминантного симбионта и ассоциативные микросимбионты с разнонаправленными воздействиями, определяющими формирование, стабильность существования и продуктивность системы в целом [Бухарин и др., 2007]. Явление ассоциативного симбиоза широко изучается в мире растений, животных и у человека. Изучение структурных особенностей симбиотической системы позволило выявить ее компоненты, это, прежде всего, макропартнер – хозяин (человек, животные, растения, микроорганизмы) – своеобразный центр организации формирования специализированных сообществ организмов; стабильные доминантные микросимбионты с их мутуалистической направленностью в отношении хозяина и, наконец, ассоциативные микросимбионты, поддерживающие или разрушающие симбиоз [Бухарин и др., 2007, 2014].

**Ассоциативный симбиоз гидробионтов.** Это явление представляет значительный интерес, поскольку гидробиоценозы расселены на значительной части нашей планеты. В природных водоемах подобные сообщества автохтонных микроорганизмов образуются и существуют за счет симбиотических связей бактерий друг с другом, а также с простейшими и водорослями. Используя терминологию ассоциативного симбиоза, в гидробиоценозах в качестве хозяина чаще всего выступают протисты или водоросли. При этом симбионты могут располагаться внутри хозяина по типу эндосимбиоза, или осуществлять внеклеточные контакты – эктосимбиоз. Такие ассоциации могут быть как постоянными, так и временными. В последнем случае партнеры, сохраняя способность к автономному существованию, осуществляют интенсивную цир-

куляцию партнеров в системах «хозяин–микросимбионт». При этом симбионты наделяют хозяина возможностью процветания в специфической окружающей среде за счет приобретения дополнительных свойств. Кроме того, симбионты могут способствовать изменению среды непосредственно вокруг организма-хозяина, обеспечивая его адаптацию к условиям окружения, что имеет ценность в экстремальных условиях [Проворов, Тихонович, 2014].

В природных водных сообществах прослеживаются связи, сформированные по типу ассоциативного симбиоза. Описаны сложные иерархические взаимоотношения, складывающиеся по типу ассоциативного симбиоза в альгоценозе среди сообщества дистантно живущих микроскопических автотрофных организмов по популяционно-коммуникативному сценарию. При этом ассоциативные связи определяются наличием основного партнера или хозяина (Chlorophyta), стабильных доминантных микропартнеров (Euglenophyta, Dinophyta, Bacillariophyta, Chrysophyta), представленных группой взаимозаменяемых симбионтов, и сопутствующих ассоциативных микросимбионтов (Cyanophyta, Xantophyta) [Бухарин и др., 2010].

Каким образом формируются симбиотические ассоциации и как симбионты определяют правильность локализации в теле хозяина?

Исходя из эволюционной теории, можно предсказать, что хозяин получит меньше выгоды от симбиотической ассоциации, если его микросимбионты будут конкурировать друг с другом. Поэтому выбор должен быть в пользу ассоциации с ограниченным разнообразием микробных симбионтов и, следовательно, более сниженной конкуренцией [Frank, 1996].

Эта теория была подтверждена экспериментально на моделях различного уровня. Показано, что разнообразие симбионтов обеспечивается не только окружающей средой, но и самим хозяином [Martens et al., 2003; McCann, 2003]. Поверхностные молекулы бактерий (экзо-, липополисахариды, циклические  $\alpha$ -глюканы) обеспечивают диалог микросимбионтов с защитными силами хозяев. В свою очередь, рецепторы тканей хозяина обеспечивают специфическое узнавание партнеров [Бухарин, Перунова, 2014]. Пространственные и генетические структуры хозяина способны направленно увеличивать свой адаптивный потенциал, регулируя состав и метаболическую активность микросимбионтов на основе обратных связей.

При изучении природных сообществ с позиций ассоциативного симбиоза одним из сложных моментов являются критерии, с помощью которых возможно определение их структурных и функциональных особенностей. Иными словами, должны быть определены способы, позволяющие различать макропартнера (хозяина), а также доминантные, ассоциативные и не ассоциативные компоненты. Это требует дополнительных исследований и разработки новых подходов.

Дальнейшее изучение на развитых и развивающихся моделях животных микроорганизмов симбиоз поможет выявить, насколько широко применимы эти темы среди сообществ природных микроорганизмов. Разработка новых модельных систем перспективна для понимания фундаментальных принципов ассоциативных симбиозов, которые происходят и вокруг нас.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бухарин О.В., Гинцбург А.Л., Романова Ю.М., Эль-Регистан Г.И.* Механизмы выживания бактерий. М.: Медицина, 2005. 367 с.
- Бухарин О.В., Лобакова Е.С., Немцева Н.В., С.В. Черкасов.* Ассоциативный симбиоз. Екатеринбург: УрО РАН. 2007. 264 с.
- Бухарин О.В., Немцева Н.В., Яценко-Степанова Т.Н.* Оценка взаимоотношений симбионтов фитопланктонного сообщества // Экология. 2010. № 1. С. 17-21.

- Бухарин О.В., Перунова Н.Б.** Микросимбиоз. Екатеринбург: Уро РАН, 2014. 260 с.
- Гиляров А.М.** Популяционная экология. М.: МГУ, 1990. 191 с.
- Гостев В.В., Сидоренко С.В.** Бактериальные биопленки и инфекции // Журн. инфектологии, 2010. Т. 2, № 3. С. 4-15.
- Емцев В.Т., Чумаков М.И.** Критерий ассоциативности для бактерий, находящихся в диатрофномбиозе с небобовыми растениями // Микробиология, 1988. Т. 50, № 3. С. 93-101.
- Иерусалимский Н.Д.** Основы физиологии микробов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 245 с.
- Магданова Л.А., Голясная Н.В.** Гетерогенность как адаптивное свойство бактериальной популяции // Микробиология. 2013. Т. 82, № 1. С. 3-13.
- Нетрусов А.И., Бонч-Осмоловская Е.А., Горленко В.М. и др.** Экология микроорганизмов. М.: Академия, 2004. 272 с.
- Олескин А.В., Ботвинко И.В., Цавкелова Е.А.** Колониальная организация и межклеточная коммуникация у микроорганизмов // Микробиология, 2000. Т. 69, № 3. С. 309-327.
- Проворов Н.А., Тихонович И.А.** Генетические и молекулярные основы симбиотических адаптаций // Успехи совр. биол. 2014. Т. 134. № 3. С. 211-226.
- Шварц С.С.** Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г.** Эволюционное учение. М.: Высш. шк., 1989. 318 с.
- Balaban N.Q., Merrin J., Chait R. et al.** Bacterial persistence as a phenotypic switch // Science. 2004. V. 305, No. 5690. P. 1622-1625.
- Benson K.R.** The emergence of ecology from natural history // Endeavour. 2000. V. 24, No. 2, P. 59-62.
- Costerton J.W.; Stewart P.S.; Greenberg E.P.** Bacterial biofilms: A common cause of persistent infections // Science. 1999. V. 284. P. 1318-1322.
- Davey M.E., O'Toole G.A.** Microbial biofilms: from ecology to molecular genetics // Microbiol. Mol. Biol. Rev. 2000. V. 64. P. 847-867.
- Frank S.A.** Genetics of mutualism: the evolution of altruism between species // J. Theor. Biol. 1994. V. 170. P. 393-400.
- Kell D.B., Ryder H.M., Kaprelyants A.S.** Quantifying heterogeneity: flow cytometry of bacterial cultures // Antonie van Leeuwenhoek. 1991. V. 60. P. 145-158.
- Kubiak J.Z.** Cell Cycle in Development. Heidelberg (Germany): Springer, 2011. 588 p.
- Li Y.H., Tian X.L.** Quorum sensing and bacterial social interactions in biofilms // Sensors. 2012. № 12. P. 2519-2538.
- Martens E.C. Lowe E.C., Chiang H. et al.** Recognition and degradation of plant cell wall polysaccharides by two human gut symbionts // PLoS Biol., 2011. № 9. e1001221.
- McCann J., Stabb E.V., Millikan D.S., Ruby E.G.** Population dynamics of *Vibrio fischeri* during infection of *Euprymna scolopes*. Appl. Environ. Microbiol. 2003. V. 69, No. 10. P. 5928-5934.
- Mehta P., Goyal S., Long T. et al.** Information processing and signal integration in bacterial quorum sensing // Mol. Syst. Biol. 2009. № 5. P. 325.
- Morikawa K., Ohniwa R.L., Ohta T. et al.** Adaptation beyond the stress response: cell structure dynamics and population heterogeneity in *Staphylococcus aureus* // Microbes Environ. 2010. V. 25, No. 2. P. 75-82.
- Shapiro J.A.** The significances of bacterial colony patterns // Bioessays. 1995. V. 17. No. 7. P. 597-607.
- Shapiro J.A.** Thinking about bacterial populations as multicellular organisms // Annu. Rev. Microbiol. 1998. V. 52. P. 81-104.
- Stamatakis M.** Stochasticity and Cell Population Heterogeneity in an Artificial *lac* Operon Genetic Network. Houston (Texas): ProQuest, 2009. 195 p.
- Williams P.** Quorum sensing, communication and crosskingdom signalling in the bacterial world // Microbiology. 2007. No. 153. P. 3923-3938.
- Zilber-Rosenberg I., Rosenberg E.** Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution // FEMS Microbiol Rev. 2008. V. 32, No. 5. P. 723-35.



**НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ МОНИТОРИНГА  
ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *TULIPA GESNERIANA* L.  
В САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ**

© 2015 Н.А. Петрова, И.В. Шилова, А.С. Кашин

*Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, Саратов*

**SOME RESULTS OF CENOPOPULATIONS MONITORING**

***TULIPA GESNERIANA* L. IN SARATOV REGION**

**Nadezda A. Petrova, Irina V. Shilova, Aleksandr S. Kashin**

*Chernyshevskii Saratov State University, Saratov*

e-mail: [nasch-1@yandex.ru](mailto:nasch-1@yandex.ru)

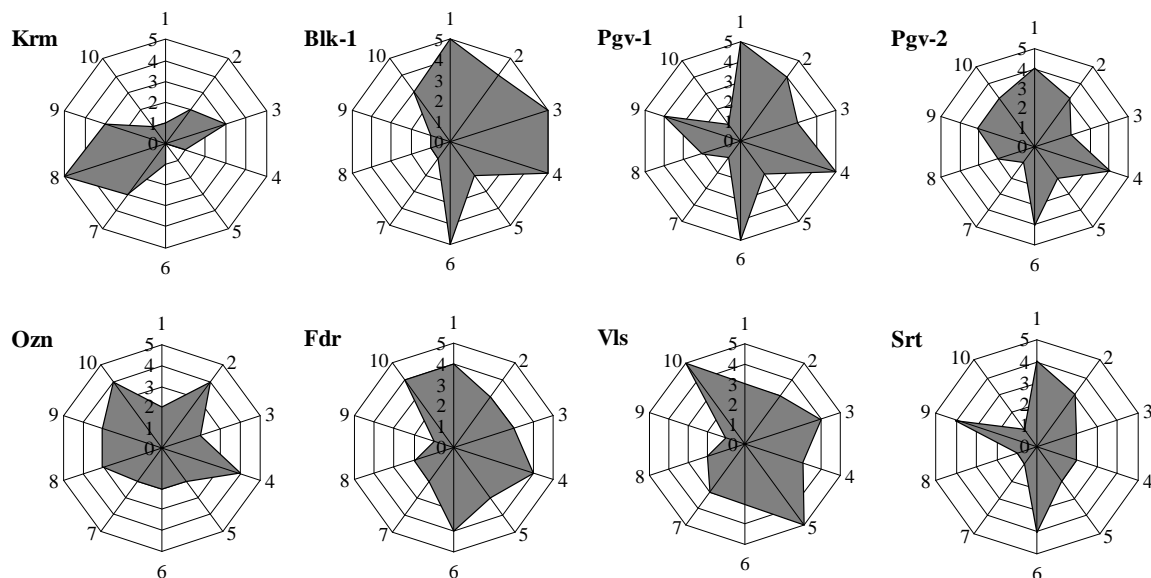
*Tulipa gesneriana* L. (= *T. schrenkii* Regel) [Мордак, 1990] занесён в Красную книгу РФ [Литвинская, 2008] как вид, сокращающийся в численности. На территории Саратовской области вид находится под угрозой исчезновения, включён в региональную Красную книгу [Худякова, Давиденко, 2006]. В конспекте флоры региона [Еленевский и др., 2008] отмечено, что в Правобережье вид очень редок; в Левобережье известен из ряда районов. В настоящее время в Левобережье вид встречается редкими локальными популяциями, на случайно уцелевших от поднятия целины участках. В Правобережье нам известны единичные ценопопуляции (ЦП) в Вольском, Красноармейском, Хвалынском [Серова, Березуцкий, 2008] районах и в окрестностях г. Саратова.

В 2013-2014 гг. проведено исследование 17 ЦП в 14-ти районах Саратовской области и одной ЦП в Палласовском районе Волгоградской области. В каждой ЦП проводили геоботаническое описание, изучение онтогенетической структуры и плотности. Экологическая оценка местообитаний по растительному покрову проведена В.И. Гориным с использованием экологических шкал [Раменский и др., 1956; Горин, Болдырев, 2013] по оригинальной компьютерной программе. Название видов приведены по сводке С.К. Черепанова [1995]. Измерение морфометрических параметров особей велось по общепринятым методикам [Воронов, 1973; Заугольнова и др., 1988; Злобин и др., 2013]. Всего в анализе в 2013 г. использовали 255, в 2014 – 522 цветущих особей.

Для оценки состояния ЦП весь диапазон каждого признака организма или популяции разбивался на пять классов с одинаковым объёмом в линейной шкале; затем каждому классу присваивался балл; наименьший балл соответствовал худшему состоянию биосистемы. Данный наглядный метод работы с набором признаков описан рядом авторов [Злобин, 1989; Заугольнова и др., 1993]. Способы ранжирования величин при построении балловых шкал разработаны и подробно описаны [Зайцев, 1983].

Исследованные ЦП обитают в условиях умеренно переменного увлажнения, в большинстве случаев сухостепного, в отдельных случаях среднестепного и полупустынного (таблица). Почвы чаще всего – каштановые и тёмно-каштановые, богатые, иногда – слабо солончаковатые и редко – довольно богатые. Влияние выпаса – слабое, но в отдельных сообществах – умеренное и даже сильное. Травяной покров зачастую неравномерный, проективное покрытие его в разных ценозах колеблется от 25 до 100%. Доминируют чаще всего *Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Poa bulbosa*, *Tanacetum achilleifolium*, реже – *Elytrigia repens*. В 13-ти из 18-ти исследованных сообществ среди доминантов – *T. gesneriana*. В одном сообществе господствуют сорно-рудеральные виды *Alyssum desertorum* и *Bromus japonicus*.

В 2013 г. наилучшее развитие организмов по большинству параметров отмечалось в ЦП *Blk-1* (рис. 1). Однако популяционные признаки здесь выражены незначительно. Минимальные значения организменных признаков отмечены в ЦП *Krm*, немного большие – в *Srt* и *Ozn*. На основе учета популяционных показателей наилучшим в 2013 г. следует признать состояние ЦП *Krm*. Остальные ценопопуляции заняли промежуточное положение.



**Рис. 1. Оценка признаков *Tulipa gesneriana* L. в баллах, 2013 год.**

Организменные признаки: 1 – высота растения; 2 – длина нижнего листа; 3 – ширина нижнего листа; 4 – длина листочка околоцветника; 5 – ширина листочка околоцветника; 6 – длина побега. Популяционные признаки: 7 – плотность растений на единицу площади; 8 – плотность генеративных растений; 9 – доля генеративных особей; 10 – доля ювенильных особей. Условные обозначения как в таблице.

Наилучшее развитие особей в 2014 г. отмечено в ЦП *Nvz*, *Alg* и *Krm-V*, то есть в более южных районах исследованной территории, несколько удалённых от северной границы ареала (рис. 2). При этом наилучшие популяционные показатели отмечены в ЦП *Nvz*. ЦП *Drg* занимает промежуточное положение по организменным признакам, однако популяционные показатели выражены хорошо. В 2014 г. в ряде ЦП произошло ухудшение состояния. В ЦП *Krm* снизились значения популяционных признаков. В ЦП *Blk-1*, *Pgv-1*, *Pgv-2* и *Srt* снизились численность и размеры особей. Из описанных только в 2014 г. наименьшими значениями признаков характеризовалась ЦП *Prl*.

Исследования подтверждают наблюдения ряда авторов [Парфёнов, 1979; Хмелёв, 1998], что популяции, находящиеся ближе к границе ареала в большей степени подвержены воздействию антропогенных и метеорологических факторов.

Таблица.

Характеристика ценопопуляций *T. Gesneriana*

№ популяции по полевому журналу и местонахождение	Условное обозначение	Тип почвы, субстрат	Трофность почвы; увлажнение, переменность увлажнения; пастбищная дигрессия	Доминанты травостоя	Общее проективное покрытие, %
5. Красноармейский р-н, окраина с. Ахмат	Kgm	меловой субстрат	довольно богатая – богатая; средне-сухостепное, умеренно-сильно переменное; слабая	<i>Tulipa gesneriana</i> + <i>Centaurea marschalliana</i>	50
9. Балаковский р-н, окр. с. Б. Кушум	Blk	каштановая	богатая; сухостепное, умеренно переменное; умеренная - слабая	<i>Stipa lessingiana</i> + <i>Festuca valesiaca</i> + <i>Elytrigia repens</i>	90
11. Пугачевский р-н, ООПТ «Тюльпанная степь у с. Максютово»	Pgv-1	тёмно-каштановая	довольно богатая; сухостепное, умеренно переменное; слабое - умеренное	<i>S. lessingiana</i> + <i>F. valesiaca</i>	90
12. Пугачевский р-н, ООПТ «Тюльпанная степь у с. Максютово»	Pgv-2	темно-каштановая	богатая; сухостепное, умеренно переменное; умеренная - сильная	<i>F. valesiaca</i> + <i>S. lessingiana</i>	50
13. Озинский р-н, севернее с. Непряхино	Ozn	каштановая солонцеватая	богатая; сухостепное, умеренно переменное; слабая	<i>T. gesneriana</i> + <i>F. valesiaca</i> + <i>E. repens</i>	>25
14. Федоровский р-н, ООПТ «Иваново поле»	Fdr	каштановая	богатая; сухостепное, умеренно переменное; слабая - умеренная	<i>S. lessingiana</i> + <i>T. gesneriana</i>	90
15. Вольский р-н, окр. с. Нижняя Чернавка	Vls	черноземо-видная	богатая; сухостепное, умеренно переменное; слабая - умеренная	<i>F. valesiaca</i> + <i>Koeleria cristata</i> + <i>T. gesneriana</i>	75
16. Саратовский р-н, северная окр. г. Саратова	Srt	тёмно-каштановая	богатая; среднестепное, умеренно переменное; умеренное	<i>Alyssum desertorum</i> + <i>Bromus japonicus</i>	50
66. Ровенский р-н, окр. пос. Лиманный	Rvn	каштановая	слабо солончаковатая; сухостепное, умеренно переменное; слабая	<i>Poa bulbosa</i> + <i>Tanacetum achilleifolium</i> + <i>E. repens</i> + <i>T. gesneriana</i>	90

68. Энгельсский р-н, окраина с. Красноармейское	Eng	каштановая	слабо солончаковатая; среднестепное, умеренно переменное; слабая	<i>P. bulbosa</i> + <i>Galatella villosa</i> + <i>A. tortuosum</i> + <i>T. gesneriana</i>	70-90
70. Палласовский р-н, окр. с. Коршуновка	Pls	каштановая	богатая; полупустынное, умеренно переменное; умеренная	<i>P. bulbosa</i> + <i>T. achilleifolium</i> + <i>T. gesneriana</i>	90
71. Александрово-гайский р-н, окр. хут. Тюлюнёв.	Alg	лугово-каштановая	слабо солончаковатая; сухостепное, умеренно переменное; умеренная	<i>P. bulbosa</i> + <i>F. valesiaca</i> + <i>T. gesneriana</i>	90
72. Новоузенский р-н, окр. с. Куриловка	Nvz	каштановая	слабо солончаковатая; сухостепное, умеренно переменное; умеренная	<i>S. lessingiana</i> + <i>T. gesneriana</i> + <i>P. bulbosa</i> + <i>E. repens</i>	100
73. Дергачевский р-н, окр. с. Дергачи	Drg	тёмно-каштановая	богатая; сухостепное, умеренно переменное; слабая	<i>F. valesiaca</i> + <i>P. bulbosa</i> + <i>T. gesneriana</i> + <i>T. achilleifolium</i>	70-90
75. Перелюбский р-н, окр. с. Богдановка	Prl	тёмно-каштановая	богатая; сухостепное, умеренно переменное; слабая	<i>S. lessingiana</i> + <i>P. bulbosa</i> + <i>Serratula erucifolia</i> + <i>Artemisia santonica</i> + <i>T. achilleifolium</i> + <i>T. gesneriana</i>	70
77. Балаковский р-н, окр. с. Б. Кушум	Blk-2	каштановая	богатая; среднестепное, умеренно переменное; слабая	<i>S. lessingiana</i> + <i>P. bulbosa</i> + <i>F. valesiaca</i> + <i>A. austriaca</i> + <i>Astragalus testiculatus</i> + <i>T. gesneriana</i> + <i>Ferula caspica</i>	95
78. Советский р-н, окр. с. Степное	Svt	каштановая	слабо солончаковатая; сухостепное, умеренно переменное; умеренная	<i>F. valesiaca</i> + <i>P. bulbosa</i> + <i>A. santonica</i> + <i>G. villosa</i> + <i>S. erucifolia</i> + <i>A. testiculatus</i> + <i>T. gesneriana</i>	70-90
79. Красноармейский р-н, ур. «Лесная ширь»	Krm-V	каштановая	довольно богатая; сухостепное, умеренно переменное; слабая	<i>F. valesiaca</i> + <i>T. achilleifolium</i> + <i>A. austriaca</i>	90

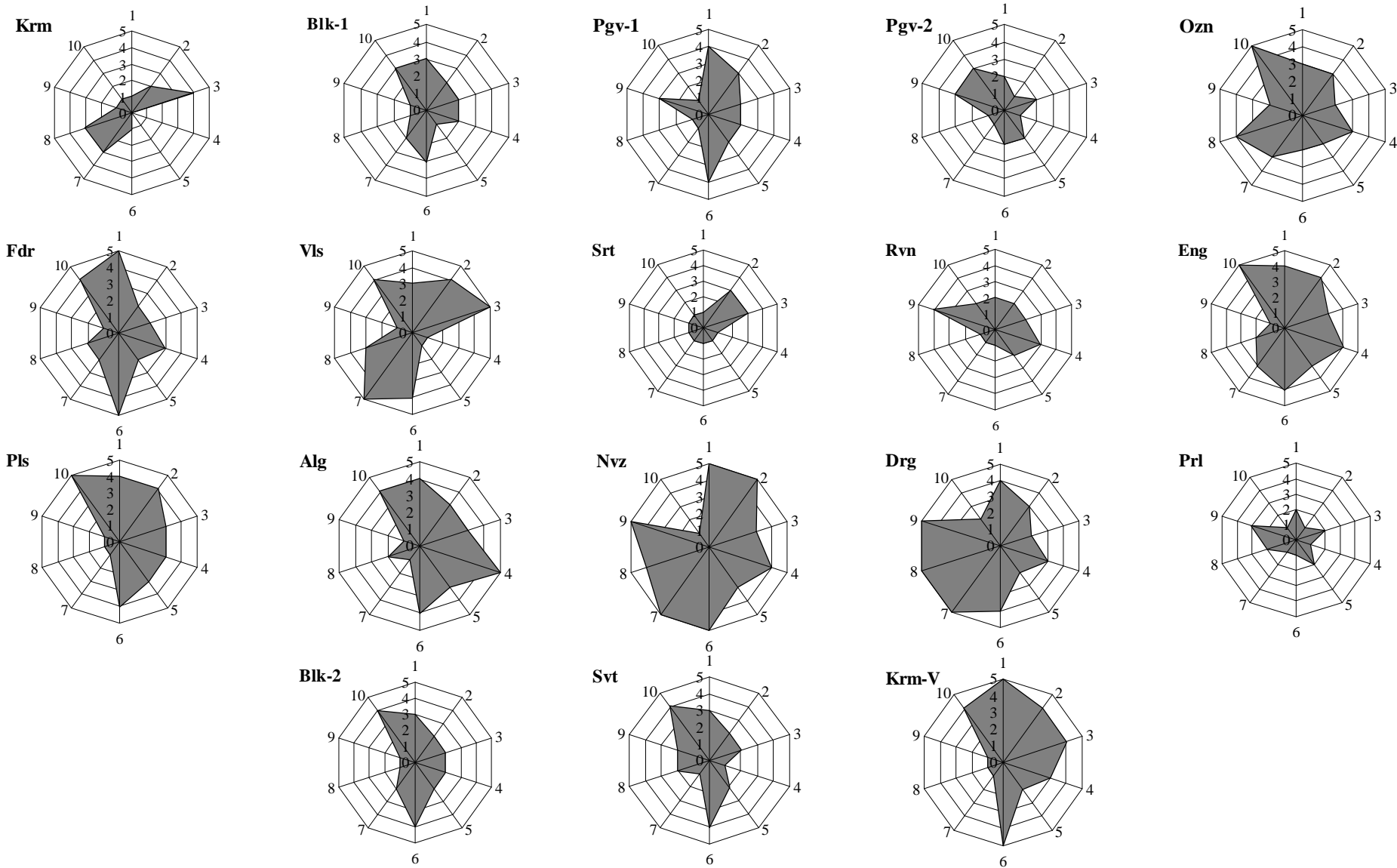


Рис. 2. Оценка признаков *Tulipa gesneriana* L. в баллах, 2014 г.

## ЛИТЕРАТУРА

- Воронов А.Г.** Геоботаника. Учеб. пособие для ун-тов и пед. ин-тов. Изд. 2-е, испр. и доп. М.: Высшая школа, 1973. 384 с.
- Горин В.И., Болдырев В.А.** Расширение шкал Раменского. Дополнение шкал данными по экологии видов флоры Саратовской области. Saarbrücken, Deutschland: LAP LAMBERT Academic Publ., 2013. 62 с.
- Зайцев Г.Н.** Оптимум и норма в интродукции растений. М: Наука, 1983. 216 с.
- Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.В.** Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений. // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1993. Т. 98, вып. 5. С. 100–108.
- Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С. и др.** Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 184 с.
- Злобин Ю.А.** Принципы и методы изучения ценологических популяций растений Казань: Изд-во Казанского университета, 1989. 146 с.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А.** Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.
- Литвинская С.А.** Тюльпан Шренка – *Tulipa schrenkii* Regel. // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Гл. ред.: Ю.П. Трутнев и др.; Сост. Р.В. Камелин и др. М. Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 333–334.
- Мордак Е.В.** Что такое *Tulipa schrenkii* Regel и *T. heteropetala* Ledeb. (Liliaceae)? // Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1990. Т. 27. С. 27–32
- Парфёнов В.И.** Современная антропогенная динамика флоры и растительности Припятского Полесья // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 10. С. 1377–1389.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А.** Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
- Серова Л.А., Березуцкий М.А.** Растения национального парка «Хвалынский» (Конспект флоры). Саратов: Изд-во «Научная книга», 2008. 194 с.
- Хмельёв К.Ф.** Некоторые методологические аспекты изучения инвариантности популяций и экосистем Русской лесостепи // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 1. Йошкар-Ола, 1998. С. 69–73.
- Худякова Л.П., Давиденко О.Н.** Тюльпан Геснера – *Tulipa gesneriana* L. // Красная книга Саратовской области. Саратов: Изд-во Торгово-промышленной палаты Саратовской области. 2006. С. 81.
- Черепанов С.К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб: Мир и семья, 1995. 992 с.

**СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ *STIPA PENNATA* L. НА СЕВЕРНОЙ  
ГРАНИЦЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ  
(СВЕРДЛОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

© 2015 Е.Н. Подгаевская, Н.В. Золотарева

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург*

**CONDITION OF *STIPA PENNATA* L. POPULATIONS AT THE  
NORTHERN LIMIT OF ITS OCCURRENCE (SVERDLOVSK REGION)**

**Elena N. Podgayevskaya, Natalia V. Zolotareva**

*Institute of Plant and Animal Ecology of the UB RAS, Yekaterinburg*

e-mail: enp@ipae.uran.ru, nvp@ipae.uran.ru

*Stipa pennata* L. – редкий вид, включенный в Красную книгу РФ [2008], в области основного распространения подвергающийся уничтожению в связи с распашкой степных участков и неумеренным выпасом. Все это определяет важность изучения и сохранения популяций вида в условиях его экстразональных местообитаний. В пределах бореальной зоны на территории Свердловской области вид находится на значительном удалении от своего ареала и является реликтом. Цель наших исследований – изучить возрастную структуру краевых популяций *S. pennata* на Урале.

Ковыль перистый – широко распространенный степной вид, встречающийся от Средней Европы до Восточной Сибири, обилен в луговых степях лесостепной зоны, также встречается во всех подзонах степной зоны, отмечен в пустынной зоне [Носова, 1973, Ломоносова, 1990]. Ранее самые северные местонахождения *S. pennata* на Урале по данным Л.М. Носовой [1973] находились в Красноуфимском и Кунгурском районах, в настоящее время наиболее северное местонахождение известно с территории Свердловской области – Новожиловская гора по р. Тагил 58°20' с.ш. [Князев и др., 2012].

Основные местонахождения вида сосредоточены в пределах лесостепной зоны, которая представлена двумя фрагментами – западным (Красноуфимская лесостепь) и восточным (фрагмент лесостепи Зауралья), также ковыль перистый встречается в подзонах предлесостепных сосново-березовых лесов и южной тайги. Местонахождения *S. pennata* сконцентрированы в горной и предгорной частях Уральского хребта, где он произрастает на склонах южных экспозиций по сопкам и крутым берегам рек, сложенным карбонатными, основными и ультраосновными горными породами. Как в лесостепной, так и в лесной зоне *S. pennata* отмечен в широком спектре фитоценозов: в петрофитных вариантах луговых степей, из которых наиболее обычны типчаково-мордовниковая, петрофитноразнотравно-типчаковая, в разнотравно-пустынноовсецовых, в разнотравно-клубничных остепненных лугах и зарослях степных кустарников с доминированием ракитника русского, вишни степной, спиреи городчатой; в качестве доминанта ковыль перистый выступает в разнотравно-перистоковыльных и клубнично-таволгово-перистоковыльных степях.

Геоботанические описания фитоценозов выполнялись по стандартной методике в естественных границах. При исследовании популяций вида использованы общепринятые методические разработки [Глотов, 1998; Животовский, 2001; Жукова, 1995; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений., 1976]. Основной счетной единицей служила особь, у постгенеративных особей – партикула. Для оценки жизненно-

сти популяций по размерному спектру особей рассчитывали индекс виталитета популяций (IVC) [Ишбирдин, Ишмуратова, 2004].

Нами были исследованы 3 популяции ковыля перистого: самая южная **Златоустовская** – в сообществе разнотравно-перистоковыльной степи, находится в Красноуфимской лесостепи у с. Новый Златоуст Артинского района; самая северная **Леневская** – в сообществе пустынноовсецово-перистоковыльно-мордовниковой степи, расположена в северной части южной тайги у д. Новые Кривки Режевского района по правому берегу р. Нейва ниже устья р. Бол. Леневка, промежуточная **Уктусская** – в сообществе разнотравно-перистоковыльной степи – в южной части южной тайги, в окр. г. Екатеринбург, на Уктусских горах. Таким образом, исследованы популяции ковыля перистого в широтном градиенте, охватывающем две природные зоны, крайние популяции удалены друг от друга на 160 км в меридиональном направлении и на 240 км в направлении с юго-запада на северо-восток. Местонахождение *Stipa pennata* у д. Новые Кривки можно рассматривать как наиболее северное для Урала, где ковыль перистый еще играет роль доминанта в сообществах, сложенных степными видами и произрастает на относительно большой площади, занимая верхние и средние части крутых щебнистых склонов. В то время как в местонахождении по р. Тагил, удаленном еще на 60 км к северу, вид становится ценофобным, отмечен в виде малочисленной группы особей не на склоне, а у его подножья, т. к. именно в этом локальном экотопе создаются благоприятные условия в отношении минерального питания и зимовки [Князев, 2011].

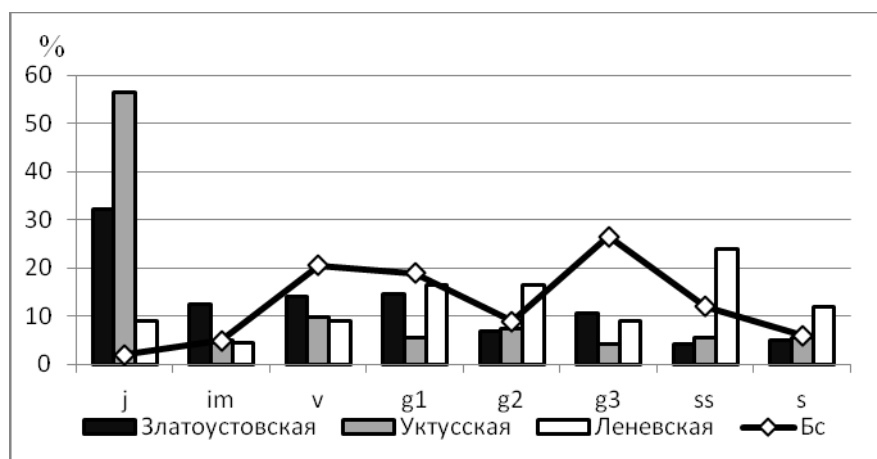
Все исследованные популяции ковыля располагаются на крутых склонах южной экспозиции, в бореальной зоне это определяется экстразональными условиями, создающимися в таких экотопах, а на территории Красноуфимской лесостепи – высокой степенью трансформации растительного покрова. При продвижении к северу в местообитаниях *S. pennata* наблюдается сокращение площади фитоценоза и увеличение крутизны склона в ряду: Златоустовская – (225 м<sup>2</sup>, 20°) – Уктусская (100 м<sup>2</sup>, 20°) – Леневская (70 м<sup>2</sup>, 38°). В этом ряду отмечено также снижение проективного покрытия от 30% в Златоустовской до 15% в Леневской популяции. Индекс доминирования существенно не изменяется и составляет для Златоустовской популяции 0,29, а для Уктусской и Леневской популяций по 0,21. Все это свидетельствует о сохранении видом своей ценотической роли.

Исследованные популяции нормальные полночленные. По классификации «дельта-омега» [Животовский, 2001] Златоустовская и Уктусская популяции относятся к молодым, с высокой долей подроста и индексами восстановления и замещения (таблица 1). Леневская популяция – переходного типа, с бимодальным возрастным спектром имеет абсолютный максимум на субсенильных особях и низкими индексами восстановления и замещения и более высоким индексом старения. Рассчитанный нами ранее базовый онтогенетический спектр (БОС) ковыля перистого на северной границе ареала левосторонний с подъемом на ювенильных и виргинильных особях – j (28,3): im (14): v (16,3): g<sub>1</sub>(10,1): g<sub>2</sub>(7,6): g<sub>3</sub>(9,3): ss (8,7): s (5,6) [Подгаевская, Золотарева, 2013], существенно отличается от бимодального для европейских популяций, где максимумы отмечаются на старых генеративных и виргинильных группах [Заугольнова, 1994].

Возрастные спектры всех изученных нами популяций отличаются от базового спектра европейских популяций (рис. 1). Для Златоустовской и Уктусской популяций характерны спектры левостороннего типа с преобладанием особей прегенеративной группы, которые существенно отличаются от БОС европейских популя-



ций и отражают особенности произрастания вида на границе ареала. Наибольшие отличия наблюдаются у Леновской популяции, возрастной спектр которой хотя и бимодальный, но отличается преобладанием особей постгенеративной группы. Леновская популяция как наиболее северная находится в условиях, которые способствуют накоплению старых партикул за счет быстрой дезинтеграции постгенеративных особей и одновременно недостаточное пополнение молодыми особями.



**Рис. 1. Возрастные спектры популяций *Stipa pennata* на территории Свердловской области.**

Примечание: Бс – базовый спектр европейских популяций по Л.Б. Заугольной [1994].

Оценка жизненности по размерному спектру особей показала, что в наиболее благоприятных условиях произрастания находится Златоустовская популяция ( $IVC=7,75$ ). Для Уктусской и Леновской популяций отмечены более низкие показатели  $IVC$ : 2,12 и 0,93 соответственно. Таким образом, градиент ухудшения условий роста *Stipa pennata* на территории Свердловской области ориентирован с севера на юг и составляет ряд популяций: Златоустовская – Уктусская – Леновская.

Таблица 1.

**Демографическая характеристика популяций *Stipa pennata* на территории Свердловской области**

Популяция	Преген / ген / постген, %	max абс./ доп.	М, шт./м <sup>2</sup>	Ив	Из	Ис	Тип ЦП (Δ; ω)
Леновская	22,4 / 41,8 / 35,8	ss / g1, g2	6,7	0,35	0,29	0,36	переходная (0,55; 0,54)
Уктусская	71,4 / 17,4 / 11,2	j / v	16,1	0,8	2,5	0,11	молодая (0,23; 0,28)
Златоустовская	58,7 / 32,2 / 9,1	j / g1	14,3	0,65	1,42	0,09	молодая (0,32; 0,40)

Таким образом, на северной границе ареала популяции *Stipa pennata* находятся в стабильном состоянии. Однако, возрастная структура краевых популяций существенно отличается от онтогенетических спектров в основной части ареала и имеет два варианта развития:

- в результате слабой дезинтеграции постгенеративных растений и одновременно активным семенным возобновлением формируется левосторонний спектр;
- в результате быстрой дезинтеграции субсенильных особей и слабом семенном возобновлении в популяции происходит накопление старых партикул и формирование максимума в старой части онтогенетического спектра.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ и Правительства Свердловской области, проект № 13-04-96057

#### ЛИТЕРАТУРА

- Глотов Н.В.** Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1998. С. 146-149.
- Жукова Л.А.** Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 223 с.
- Заугольнова Л.Б.** Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб, 1994. 70 с.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М.** К оценке виталитета ценопопуляций *Rhodiola irtemelica* Boriss. по размерному спектру // Учен. зап. НТГСПА: Материалы VI Всерос. популяционного семинара. Нижний Тагил, 2004. С. 80-85.
- Князев М.С.** Скальная растительность долины р. Тагил (доклад) // Научно-практическая конференция «Современное состояние и перспективы развития ООПТ Урала». Нижний Тагил, 2-4 декабря 2011 г.
- Князев М.С., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н.** Реликтовые фрагменты лесостепи в Зауралье // Бот. журн. 2012. Т. 97, № 10. С. 28-44.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: КМК, 2008. 855 с.
- Ломоносова М.Н.** Семейство *Stipa* L. – Ковыль // Флора Сибири. В 14 т. Новосибирск: Наука, 1990. Т. 2. С. 222-230.
- Носова Л.М.** Флоро-географический анализ северной степи европейской части СССР. М.: Наука, 1973. 187 с.
- Подгаевская Е.Н., Золотарева Н.В.** Особенности возрастного спектра *Stipa pennata* L. на северной границе ареала // Интеграция ботанических исследований и образования: традиции и перспективы: Труды Международной научно-практической конференции, посвящённой 125-летию кафедры ботаники (Томск, 12-15 ноября 2013 г.). Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2013. С.157-158.
- Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7-33.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976, 217с.

**ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ  
КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ  
У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ**

© 2015 В.П. Путенихин

*Ботанический сад-институт УНЦ РАН, Уфа,*

**ECOLOGICAL-GEOGRAPHIC VARIABILITY OF QUANTITATIVE  
TRAITS OF GENERATIVE ORGANS IN SCOTS PINE  
IN THE SOUTH URALS**

**Valery P. Putenikhin**

*Botanical Garden-Institute of Ufa Scientific Centre of the RAS, Ufa,*

e-mail: vpp99@mail.ru

На основе фенотипического анализа лесных древесных растений С.А. Мамаевым [1973] разработано представление о формах и уровнях внутривидовой изменчивости. Выделяется несколько иерархических форм изменчивости: эндогенная (различия между метамерными органами в пределах организма), индивидуальная (между особями в пределах внутривидовых групп), экологическая (между группами особей из разных в экологическом отношении местообитаний), географическая (между совокупностями особей в меридиональном или широтном ряду), гибридогенная (между особями разных видов в зоне контакта ареалов) и другие. Географическая (эколого-географическая) изменчивость отражает хорологическую дифференциацию вида на географические расы и популяции и поэтому может быть определена как межпопуляционная.

На территории нашей страны на протяжении многих лет проводились и проводятся фенотипические исследования хозяйственно-ценных лесообразующих пород. Значительное внимание при этом уделяется изменчивости морфологических признаков генеративных органов, поскольку они имеют важное таксономическое и филогенетическое значение. Крупные работы в плане изучения эколого-географической изменчивости и популяционной структуры выполнены с сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) [Правдин, 1964; Мамаев, 1973; Особенности..., 1984; Санников, Петрова, 2003; Видякин, 2004; Милютин и др., 2013 и др.]. При этом показано, что в пределах ареала сосны обыкновенной эколого-географическая вариабельность морфологических признаков проявляется весьма отчетливо. На территории Южного Урала (включая Башкирское Предуралье и Зауралье) исследования в этом направлении проведены нами [Путенихин, 2000, 2009]. В настоящем сообщении в обобщенном виде приводятся полученные в ходе работы результаты.

Реализована 4-уровневая иерархическая система выборок: 1) естественно-исторические участки сосны обыкновенной (20 районов обитания), 2) пробные площади в районах обитания (от 1 до 8 на район обитания, всего 43), 3) деревья на пробных площадях (30 деревьев), 4) генеративные органы с каждого дерева (15-20 шишек) [Мамаев, 1973; Путенихин, 2000]. Изучены 16 абсолютных и относительных количественных признаков зрелых шишек и семенных чешуй, а также масса 1000 штук семян.

Большинство изученных признаков характеризуются низким уровнем эколого-географической изменчивости ( $CV < 12\%$ ) по шкале С.А. Мамаева [1973]; очень

низкой вариабельностью ( $CV < 7\%$ ) выделяются ширина закрытой шишки, ширина чешуи, длина основания апофиза и некоторые другие (табл.). В сравнении с уровнем индивидуальной изменчивости [Путенихин, 2000] вариабельность признаков в географическом разрезе выражена слабее.

Таблица

**Эколого-географическая изменчивость генеративных органов сосны обыкновенной на Южном Урале**

Признак	Значения признаков			CV, %
	$X_{\text{ср}}$	$X_{\text{мин}}$	$X_{\text{макс}}$	
Длина закрытой шишки, мм	39,70±0,448	34,4	46,3	7,41
Длина от основания до наиболее широкого места закрытой шишки, мм	10,95±0,193	9,29	14,7	11,55
Ширина закрытой шишки, мм	20,52±0,174	18,0	23,1	5,57
Число семенных чешуй	64,14±0,746	55,4	76,6	7,08
Число рядов чешуй (парастих)	6,89±0,067	5,89	8,26	6,39
Длина чешуи, мм	20,57±0,227	17,9	23,8	7,25
Ширина чешуи, мм	9,59±0,095	8,85	11,2	6,50
Расстояние от основания чешуи до линии ее наибольшей ширины, мм	8,00±0,117	6,80	10,6	9,62
Длина основания апофиза (щитка), мм	7,54±0,071	6,44	8,97	6,18
Ширина основания апофиза, мм	7,33±0,078	5,80	8,40	6,99
Толщина апофиза, мм	2,76±0,055	2,06	3,49	13,07
Масса 1000 семян, г	5,860±0,0743	4,083	7,114	8,34
Относительная длина шишки	0,276±0,028	0,228	0,340	8,17
Относительная ширина закрытой шишки	0,519±0,0062	0,425	0,624	8,22
Относительная ширина чешуи	0,468±0,0058	0,392	0,543	8,68
Относительная длина чешуи	0,393±0,0052	0,326	0,470	8,65
Относительная ширина основания щитка	0,979±0,0117	0,863	1,250	8,34

Сравнение с лиственницей Сукачева показывает [Путенихин и др., 2004], что сосна обыкновенная в своем южноуральском ареале по абсолютным признакам генеративных органов варьирует несколько меньше, чем лиственница на территории всего Урала (что естественно), тогда как по относительным признакам наблюдается обратное соотношение. Таким образом, полученные результаты могут свидетельствовать о достаточно значительных фенотипических различиях южноуральских районов обитания сосны обыкновенной, особенно по высоко наследуемым относительным признакам [Путенихин и др., 2004, 2005; Khalil, 1984; Beaulieu, Simon, 1995; Matziris, 1998].

Данное заключение подтверждается также сравнением значений коэффициентов вариации и размаха изменчивости с литературными данными [Правдин, 1964; Мамаев, 1973]. Так, показатели географической изменчивости некоторых хвойных видов Урала характеризуются величиной коэффициента вариации 6-13% для количественных признаков шишек, 6,7-15,8% – для массы семян [Мамаев, 1973]. Следовательно, эколого-географическая вариабельность сосны обыкновенной на Южном

Урале (5,6-13,1%) выражена почти в такой же степени, как и у других хвойных видов, распространенных на более обширных территориях.

Рассмотрим особенности варьирования некоторых параметров генеративных органов сосны обыкновенной в районе исследований. Средние и предельные значения признаков приведены в таблице. Первое, на что мы обращаем внимание, это увеличение длины шишек в районах Башкирского Предуралья (до 40,3-46,3 мм) по сравнению с горно-уральскими местообитаниями (34,4-39,7 мм). Самые короткие шишки (34,4 мм в среднем) отмечены на верхней границе распространения сосны в центральной части Южного Урала, где отдельные деревья имеют среднюю длину шишек 28,9 мм (наиболее мелкие шишки в кроне – 24,5 мм).

По ширине шишек такой закономерности не прослеживается, если не считать увеличения этого параметра (до 22-23,2 мм) лишь в двух предуральских районах Бугульминско-Белебеевской возвышенности. Более того, в равнинных предуральских насаждениях и на Уфимском плато отмечаются довольно узкие шишки (18,8-20,3 мм) в сравнении с сосняками основной части горной территории (19,8-21,6 мм). Можно указать еще на возрастание числа чешуй в районах Бугульминско-Белебеевской возвышенности и на увеличение длины чешуй (до 23,8 мм при обычной для региона ширине) в равнинных районах и на Уфимском плато. Наименьшая масса семян (4,083-4,745 г) зафиксирована в высокогорных выборках, наибольшая – на Бугульминско-Белебеевской возвышенности (до 7,114 г), характер изменчивости в других выборках довольно хаотичен.

Уже обнаруженные выше особенности соотношения длины и ширины шишек и их структурных элементов проступают при рассмотрении изменчивости относительных признаков еще более ясно. Например, относительная ширина шишек в равнинных предуральских районах, а также на Уфимском плато существенно меньше (0,425-0,466) по сравнению с другими выборками (0,481-0,624); значения относительной ширины чешуи сравнительно выше на Бугульминско-Белебеевской возвышенности в Предуралье (0,518-0,543).

В целом, параметры генеративных органов в районе исследований соответствуют промежуточным значениям между северными (шишки мельче) и южными (шишки намного крупнее) регионами евразийского ареала сосны обыкновенной [Правдин, 1964]. В уральской части ареала также имеет место тенденция увеличения крупности генеративных органов в южном направлении (от 29-31,5 мм в приполярных регионах до 36-38 в центральных и южных) [Мамаев, 1973]. Таким образом, наши данные для Южного Урала и Приуралья (средняя длина шишек 39,7 мм) подтверждают эту закономерность. Вариабельность массы семян практически полностью укладывается в размах изменчивости, установленный ранее для всего уральского региона (4-7 г) [Мамаев, 1973], соответствуя более высоким показателям подзона южной тайги и сосново-березовых лесов (5,6-7 г).

Были проанализированы также корреляционные отношения признаков с факторами среды. Достоверные прямолинейные (прямые и обратные), средние по силе корреляционные связи с географической широтой местности выявлены лишь для длины шишки и чешуи, толщины апофиза и четырех относительных признаков. Они свидетельствуют об увеличении указанных абсолютных параметров при одновременном уменьшении относительных в направлении от южной оконечности региона к северным районам. Как мы установили выше, увеличение абсолютных размеров шишек и некоторых других структурных элементов происходит не в пределах гор-

ной полосы, а за счет предуральских насаждений, действительно расположенных в северной половине района исследований.

Лишь масса семян и два относительных признака обнаруживают зависимость криволинейной формы (достоверны корреляционные отношения, но не стандартные коэффициенты корреляции) от географической долготы. С высотой местности над уровнем моря криволинейно связаны ширина основания апофиза и масса семян; обратная прямолинейная связь выявляется для длины шишки и чешуи (уменьшение параметров вверх по высотной трансекте), прямая прямолинейная – для относительных признаков. Масса семян коррелирует также с годовой суммой осадков и суммой активных температур, значения ряда относительных признаков (отношения ширины и длины шишек, а также чешуй) возрастают с увеличением влагообеспеченности районов и уменьшаются с усилением термического фактора.

Таким образом, лишь небольшая часть признаков проявляет зависимость слабой или средней степени от условий среды (т.е. климальная изменчивость выражена незначительно), следовательно, наблюдаемое эколого-географическое варьирование в большей степени может быть обязано другим причинам, например, специфическим особенностям сосны обыкновенной в различных районах обитания, формирующимся на основе внутривидовой популяционной дифференциации.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Видякин А.И.** Популяционная структура сосны обыкновенной на востоке Европейской части России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2004. 22 с.
- Мамаев С.А.** Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae*). М.: Наука, 1973. 284 с.
- Милютин Л.И., Новикова Т.Н., Тараканов В.В., Тихонова И.В.** Сосна степных и лесостепных боров Сибири. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2013. 127 с.
- Особенности формирования популяции сосны обыкновенной. М.: Наука, 1984. 128 с.
- Правдин Л.Ф.** Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 191 с.
- Путенихин В.П.** Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Красноярск, 2000. 48 с.
- Путенихин В.П.** Популяционная структура, сохранение генофонда и селекционное улучшение хвойных видов на Южном Урале // Биоразнообразие растений на Южном Урале в природе и при интродукции: Тр. Бот. сада-института Уфимского НЦ РАН к 75-лет. образования. Уфа: Гилем, 2009. С. 229-274.
- Путенихин В.П., Фарукишина Г.Г., Шигапов З.Х.** Лиственница Сукачева на Урале: изменчивость и популяционно-генетическая структура. М.: Наука, 2004. 276 с.
- Путенихин В.П., Шигапов З.Х., Фарукишина Г.Г.** Ель сибирская на Южном Урале и в Башкирском Предуралье (популяционно-генетическая структура). М.: Наука, 2005. 180 с.
- Санников С.Н., Петрова И.В.** Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2003. 247 с.
- Beaulieu J., Simon J.-P.** Variation in cone morphology and seed characters in *Pinus strobus* in Quebec // Can. J. Bot. 1995. V. 73. P. 262-271.
- Khalil M.A.** Genetics of cone morphology of Black spruce (*Picea mariana* Mill. B.S.P) in Newfoundland, Canada // Silvae Genet. 1984. Bd. 33, N 4/5. S. 101-109.
- Matziris D.** Genetic variation in cone and seed characteristics in a clonal seed orchard of Aleppo pine grown in Greece // Silvae Genet. 1998. Bd. 47, N. 1. S. 37-41.

**ЗИМОСТОЙКОСТЬ И ЖИЗНЕННОЕ СОСТОЯНИЕ  
*PINUS SIBIRICA* DU TOUR В ГОРОДЕ УФЕ**

© 2015 К.В. Путенихина

*Ботанический сад-институт УНЦ РАН, Уфа,*

**WINTER HARDINESS AND VITAL STATUS OF  
*PINUS SIBIRICA* DU TOUR IN UFA CITY**

**Karina V. Putenikhina**

*Botanical Garden-Institute of Ufa Scientific Centre of the RAS, Ufa,*

e-mail: vpp99@mail.ru

Первые деревья кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в г. Уфе были посажены в начале XX века, однако до настоящего времени они не сохранились [Путенихин, 2007]. В 1938 г. группа деревьев была высажена в дендропарке Башкирской лесной опытной станции [Рябчинский, Халфина, 1973].

В Уфимском ботаническом саду на данный момент имеются 3 участка кедра сибирского разного возраста. Первый из них, представленный 9 деревьями, был заложён в 1944 г. саженцами 3-летнего возраста [Сахарова, 1961]; на сегодняшний день их биологический возраст составляет 74 года. Второй участок, включающий 3 дерева, создан в 1991 г. посадкой 13-летних крупномерных саженцев; возраст их на сегодня – 36 лет. Наконец, третий участок основан в 2003 г. под названием «Кедровая роща»: были посажены 25 саженцев 7-летнего возраста, и таким образом возраст их в настоящее время составляет 21 год. По соседству с Ботаническим садом на территории санатория «Зеленая роща» имеется группа деревьев кедра сибирского посадки примерно 1964 года, возраст деревьев на данное время – около 54 лет.

В течение 2013-2014 гг. нами проводилась оценка зимостойкости и жизненного состояния деревьев, произрастающих в Ботаническом саду и на территории санатория «Зеленая роща». Зимостойкость оценивали по шкале, предложенной Главным ботаническим садом Академии наук [Древесные растения..., 1975], жизненное состояние – по шкале В.А. Алексеева [1989].

В таблице 1 приведены габитуальные параметры деревьев на исследуемых участках. Можно отметить, что 74-летние деревья в Ботаническом саду характеризуются небольшой высотой для данного возраста, но при этом обладают достаточно типичным показателем диаметра ствола. В санатории «Зеленая роща» деревья, возраст которых на 20 лет моложе, имеют близкие значения высоты и диаметра. Интересно, что 36-летние деревья в Ботаническом саду (см. табл. 1) также характеризуются относительно небольшими для своего возраста размерами (4,6 м по высоте и 8,3 см по диаметру). Медленно растут также молодые деревья: их высота в 21-летнем возрасте составляет в среднем 1,8 м. По таксационным показателям кедр сибирский в г. Уфе уступает, например, кедру, растущему в зеленой зоне г. Красноярск [Браилова, Калинин, 2012] или кедру в культурах Среднего Поволжья [Лесные культуры, 2014].

Все исследованные деревья по итогам зимы 2013-2014 гг. характеризуются баллом зимостойкости I (табл. 2) – подмерзание побегов не зафиксировано даже у отдельных деревьев с ослабленным жизненным состоянием (см. ниже). Это свидетельствует о хорошей устойчивости кедра сибирского к условиям зимы, в том числе к сильным морозам в условиях г. Уфы и Башкирского Предуралья.

Таблица 1

## Участки кедров сибирского в г. Уфе

Местонахождение	Возраст, лет	Число деревьев	Н, м	Д, см
Ботанический сад	74	9	12,4±0,27	30,8±0,373
Санаторий «Зеленая роща»	54	18	11,6±1,25	27,8±1,24
Ботанический сад	36	3	4,6±0,71	8,3±2,05
Ботанический сад	21	25	1,8±0,07	1,7±0,15

По показателю относительного жизненного состояния все участки кедров сибирского за 2 года наблюдений характеризуются как здоровые (ОЖС больше 80%), в том числе участок на территории санатория «Зеленая роща», где выявлено 27,8% ослабленных и сильно ослабленных деревьев (см. табл. 2).

Таблица 2

## Зимостойкость и жизненное состояние кедров сибирского различного возраста в г. Уфе в 2013-2014 гг.

Местонахождение (возраст)	Зимостой- кость	Категории жизненного состояния деревьев*, %			ОЖС**
		Здор.	Осл.	Сил/осл.	
Ботанический сад (74 года)	I	88,9	11,1	-	96,7
Санаторий «Зеленая роща» (54 года)	I	72,2	11,1	16,7	86,7
Ботанический сад (36 лет)	I	100,0	-	-	100,0
Ботанический сад (21 год)	I	80,0	20,0	-	94,0

*Примечание.* \* Категории жизненного состояния: Здор. – здоровые деревья, Осл. – ослабленные, Сил/осл. – сильно-ослабленные; \*\* ОЖС – относительное жизненное состояние.

Следует отметить, что группа деревьев в «Зеленой роще» произрастает на южной стороне от санаторного корпуса в условиях высокой солнечной инсоляции, достаточно сильной сухости воздуха и почвы. Что касается участка 21-летнего возраста в Ботаническом саду, то к числу растений с ослабленным жизненным состоянием отнесены те экземпляры, которые характеризуются замедленным ростом, изреженной кроной, явлениями хлороза хвои и меньшей продолжительностью ее жизни, а также «перевершиниванием» ствола (сменой лидера) в предыдущие годы. Вместе с тем, следует ожидать, что жизненность некоторых из этих молодых деревьев в будущем может улучшиться. Как и в нашем случае, в ряде работ отмечается, что кедр сибирский, произрастающий в условиях городских посадок и лесных культур, характеризуется, наряду с высокой биопродуктивностью, хорошей сохран-



ностью и здоровым состоянием [Игнатенко, 1988; Братилова, Калинин, 2012; Лесные культуры, 2014].

Таким образом, по итогам наблюдений за 2013 и 2014 гг. деревья кедр сибирского различного возраста в условиях г. Уфы характеризуется как зимостойкие и в целом здоровые по своему жизненному состоянию.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В.А.** Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51-57.
- Братилова Н.П., Калинин А.В.** Оценка биопродуктивности плантационных культур кедровых сосен в зеленой зоне Красноярска. Красноярск: Сибирск. гос. техн. ун-т, 2012. 132 с.
- Древесные растения Главного Ботанического сада АН СССР / П.И. Лапин, М.С. Александрова, Н.А. Бородин и др. М.: Наука, 1975. 547 с.
- Игнатенко М.М.** Сибирский кедр (биология, интродукция, культура). М.: Наука, 1988. 160 с.
- Лесные культуры. Ч. 1. Сосна кедровая сибирская в Среднем Поволжье / Н.В. Еремин, А.А. Калегин, В.М. Михеев, С.Н. Бродников. Йошкар-Ола: Поволжск. гос. технол. ун-т, 2014. 144 с.
- Путенихин В.П.** Цивилизация деревьев: научно-популярные очерки о природе. Уфа: Информреклама, 2007. 140 с.
- Рябчинский А.Е., Халфина Л.И.** Итоги фенологических наблюдений за древесными и кустарниковыми породами в дендропарке Башкирской ЛОС за 1954-1967 гг. // Сб. тр. по лесному хозяйству. Уфа: Башкир. кн. изд-во, 1973. Вып. IX. С. 78-88.
- Сахарова А.С.** Изучение интродуцируемых древесных растений методом биологического анализа // Дикорастущие и интродуцируемые полезные растения в Башкирии. Уфа, 1961. Вып. 1. С. 205-222.

# ПОЛОВОЗРАСТНЫЕ ПИРАМИДЫ И УСТОЙЧИВОЕ РАЗВИТИЕ (К ВОПРОСУ О ГЕОДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СИТУАЦИИ)

© 2015 Г.С. Розенберг

*Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти*

## AGE-SEX PYRAMID AND SUSTAINABLE DEVELOPMENT (THE QUESTION OF GEODEMOGRAPHIC SITUATION)

Gennady S. Rozenberg

*Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, Togliatti*

e-mail: genarozenberg@yandex.ru

Поводом для написания этой заметки послужили два научных исследования [Heinsohn, 2003; Семёнов и др., 2012].

Книга немецкого социолога и демографа Г. Хейнзона "Сыновья и власть над миром: Роль террора в расцвете и упадке народов" [Heinsohn, 2003] сразу стала бестселлером и после своего выхода переиздавалась уже не менее десяти раз (хотя перевода на английский язык пока так и не появилось; укажу лишь на большое интервью Хейнзона в переводе на английский язык с датского [Heinsohn, 2007]). При этом, книга вызвала диаметрально противоположные эмоции: она либо «возносилась» на вершину социально-экономического знания (например, немецкий философ П. Слоутердаijk [Peter Sloterdijk] считает, что эта книга не менее важна и значительна, нежели "Капитал" Карла Маркса; см.: [Вольский, 2009; Моргулис, 2011]), либо низвергалась на самое дно (см. сугубо отрицательную рецензию на эту книгу британского социолога Г. Шерборна [Sherborn, 2009, p. 141], который, переходя на личности, даже подчеркивает, что «научная репутация Хейнзона среди немецких ученых его собственного поколения, согласно неформальному опросу, ничтожна – "нулевая", как выразился один коллега»).

В книге Хейнзон дал объяснение явлению, породившему, в какой-то степени, непредвиденную и необъяснимую волну терроризма и насилия, которая обрушилась в настоящее время на наш мир, назвав это явление «злонамеренным или грубым [gröberem] демографическим приоритетом молодежи», «молодежным бумом [пузырём] – youth bulge» в возрастной структуре населения, описываемой половозрастными пирамидами. Для обоснования этого явления Хейнзон предложил «индекс приоритета молодежи» (ИПМ) – отношение количества мужчин в возрасте 40-44 года к мальчикам в возрасте от 0 до 4 лет. Демографический «сбой» (это понятие он использует для характеристики тех стран, которые окажутся неспособными сопротивляться притоку молодежи из других стран) происходит тогда, когда на каждых 100 мужчин в возрасте 40-44 года приходится меньше, чем 80 мальчиков в возрасте от 0 до 4 лет. В Германии это соотношение равно 100 / 50 (кстати, в России это соотношение пока 100 / 92), а в секторе Газы – 100 / 464 [Heinsohn, 2003, S. 36; Фрумкин, 2007]. Можно говорить о том, что Германия, фактически, «готова к сдаче» таким странам, как Афганистан (100 мужчин / 403 мальчика), Сомали (100 / 364) или Ирак (100 / 351).

Как уже отмечалось, свои выводы Хейнзон строит на графическом анализе половозрастных пирамид, имеющих вид столбиковой диаграммы. Для каждой страны пирамида имеет свои особенности. В целом для пирамиды развитых стран ха-

рактерно неширокое основание (низкая доля детей) и достаточно широкая вершина (высокая доля пожилых). Для пирамиды развивающихся стран, напротив, характерно очень широкое основание и узкий верх.

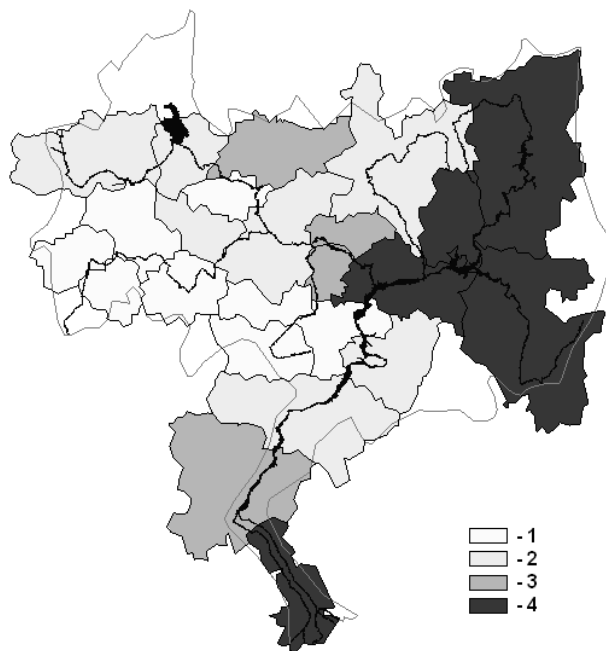
Таким образом, по-Хейнзону, насилие имеет тенденцию происходить в тех обществах, где юноши от 15 до 29 лет составляют больше 30% от общего населения. При этом причины насилия – религия, национализм, марксизм, фашизм, то есть во имя чего оно вершится, – оказываются вторичными и несущественными. На 2003 г. в мире было 67 стран с демографическим приоритетом молодёжи, в 60 из них уже происходил либо массовый геноцид, либо шла гражданская война [Heinsohn, 2003, S. 36]. В странах с таким «молодежным пузырем – youth bulge» молодые мужчины стремятся истребить друг друга или погибнуть в агрессивных войнах, пока не установится баланс между их амбициями и количеством приемлемых позиций, существующих в их обществе. Так, в таких арабских странах, как Ливан (150 000 погибших в ходе гражданской войны между 1975 и 1990 гг.) или Алжир (200 000 убитых в аналогичной войне в период между 1999 и 2006 гг.), «уровень резни понизился только тогда, когда показатели рождаемости в этих странах упали с семи детей на одну женщину до менее чем двух. Сражение остановлено, потому что больше не рождались новые воины» [Хейнзон, 2009].

Хейнзон делает, казалось бы, парадоксальный вывод: экономическая и гуманитарная помощь странам со «злокачественным демографическим приоритетом молодёжи» не может предотвратить войны, социальные волнения, террор или массовые убийства. Наоборот, в некоторых случаях эта материальная помощь, предоставляемая с самыми лучшими намерениями, является причиной насилия. Иными словами, насилие есть предсказуемый и неизбежный результат в тех случаях, когда молодые люди сыты и живут в обществе, где их слишком много и где они негодуют на это самое общество, поскольку понимают, что оно не в состоянии их востребовать.

При анализе «возрастного состава населения» принято выделять три основные группы – дети (0-14 лет), взрослые (15-64 года) и пожилые (65 лет и старше). В структуре населения планеты соотношение «дети : взрослые : пожилые» выглядит как 34 : 58 : 8. Для России эти группы несколько отличны: дети (0-15 лет), взрослые (мужчины 16-59, женщины 16-54 года) и пожилые (мужчины старше 60, женщины – 55 лет). При этом соотношение этих групп таково (на 1 января 2010 г. [Демографический..., 2010]): 16,1 : 62,3 : 21,6. К сожалению, половозрастные пирамиды для отдельных областей и республик России, если и существуют, то «труднодоступны»; поэтому для наших оценок воспользуемся некоторыми «поправочными коэффициентами». Так, в целом по России, группа мальчиков 0-4 года получается умножением численности группы всех детей 0-15 лет на 0,18, а группа мужчин 40-44 года получается из группы взрослых (мужчины 16-59, женщины 16-54 года) умножением на 0,05. В результате таких арифметических действий получаем следующую картину распределения ИПМ (напомним еще раз: отношение количества мужчин в возрасте 40-44 года к мальчикам в возрасте от 0 до 4 лет) по Волжскому бассейну (рис.).

Интерпретация полученных результатов требует привлечение значительного объема дополнительной информации, однако, в первом приближении, можно сказать, что значения ИПМ меньше или равные 1 достигаются в территориях с высокой миграционной активностью (Астраханская область) и национальных республиках (Башкортостан, Татарстан, Удмуртия); высокое значение этого показателя в Пермском крае требует дополнительных исследований. Максимальное значение индекса отмечено для Москвы (100 : 74), Тульской (100 : 80) и Московской облас-

тей (100 : 81); скорее всего, социально-экономический уклад жизни в столице и близлежащих к ней регионах не способствует достижению высоких показателей деторождаемости. И последнее замечание. Когда Хейнзон говорит о демографическом «сбое» при достижении соотношения (100 : 80), следует учитывать и общую продолжительность жизни (в частности, мужского населения), которая в России ниже, чем например, в Германии на 15-17 лет; таким образом, «100» для мужчин России в возрасте 40-44 года это несколько меньше, чем «100» для Германии.



**Рис. Распределение индекса приоритета молодежи по территории Волжского бассейна**

1 – от 80 до 85; 2 – от 85 до 90; 3 – от 90 до 95; 4 – более 100.

Исследование Е.А. Семёнова с соавторами [2012, с. 30, рис. 1] позволяет взглянуть «глазами Хейнзона» на геодемографическую ситуацию отдельного региона страны – Оренбургской области:  $ИПМ_{1989} = (100 : 166)$  и  $ИПМ_{2009} = (100 : 92)$ . Таким образом, можно констатировать, что к концу существования СССР в Оренбургской области была весьма не простая демографическая ситуация, связанная с заметным превалированием молодежи (не последнюю роль в этом играла и миграция из соседних республик). Социально-экономическое развитие региона в последующие 20 лет *положительно сказалось на изменении ИПМ*, «приведя» его в норму.

Превалирование молодежи (естественно, в разумных пределах), само по себе, неплохо, если она обеспечена работой и достойной жизнью. Для территории Волжского бассейна была рассчитана корреляция ИПМ и индекса развития человеческого потенциала [Доклад о развитии..., 2010; Костина и др., 2014]; этот коэффициент оказался достоверным, но незначительным ( $r = 0,41$ ). Отсюда можно сделать вывод: либо такой проблемы для России просто нет, либо в России, что, скорее всего, отсутствует (или распределена по стране без учета возникновения такого «молодежного пузыря») «инфраструктура» поддержания качества жизни подрастающего по-

коления. Изменение ИПМ в Оренбургской области за последние 20 лет в лучшую сторону свидетельствует о том, что в отдельном регионе можно создать такую инфраструктуру.

Наконец, рассмотрим связь индекса приоритета молодежи с её агрессивностью, о чем пишет Хейнзон. Коэффициент корреляции этого показателя с коэффициентом экологической преступности (на население от 14 лет; [Королёва, Сулова, 2007, с. 58-59; Розенберг, 2009, с. 360-362]) оказался положительным, достоверным и значимым (правда, также не очень высоким) –  $r = 0,43$ . По коэффициенту экологической преступности можно сделать вывод, что большее число экологических правонарушений фиксируется в «водно-браконьерской» Астраханской области и на севере бассейна (последнее связано, скорее всего, с незаконной порубкой деревьев и кустарников [Розенберг, 2009, с. 362]). Здесь затруднительно сделать вывод о том, вносит ли какую-нибудь лепту в такого рода «экологическую агрессивность» демографический «сбой», но можно сказать, что «криминологическая картина экологической преступности и эффективности борьбы с ней не позволяет прогнозировать улучшения экологической ситуации в стране» [Королёва, Сулова, 2007, с. 62].

Многие демографы заявляют, что делать прогнозы только по общей численности населения Земли (страны, региона) – не корректно; следует учитывать половую и возрастную структуры, распределение по регионам – все, как принято при классических демэкологических исследованиях (об этом писали и мы [Розенберг и др., 1997]). Предложенный Г. Хейнзоном индекс приоритета молодежи может стать (и уже становится) важным параметром и серьёзным регулятором общей численности населения, а через это – существенным показателем устойчивого развития территории. Но следует согласиться и с оппонентами Хейнзона, которые критикуют его за попытки «предупредить нас, что за пределами современного евро-американского мира скопилось слишком много рассерженных молодых людей, – и в первую очередь, слишком много молодых мусульман» [Sherborn, 2009, p. 138]. Хотя подтверждением этому могут служить и такие показатели индекса приоритета молодежи для российских территорий с «повышенной агрессивностью» – Чеченской республики (100 : 205) и Республики Дагестан (100 : 145). Но не всё так просто в «демографическом мире».

Прежде всего, заметим, что «уровень агрессивности» населения той или иной территории связан не только с численностью, населяющей её молодежи. В военном плане численность населения страны мало, что значит в современную эпоху высокотехнологичного оружия. Можно смело предполагать, что в наши дни демографические тенденции с большей вероятностью скажутся в экономической области. И, тем не менее, «страхи перед рассерженными молодыми людьми не следует воспринимать как иррациональную паранойю» [Sherborn, 2009, p. 144]. Молодежи свойственен максимализм и она, в самом деле, может стать предвестником социальных перемен; однако их направление будет определяться не демографическими параметрами, а, скорее, политической борьбой. Дети современного «молодежного пузыря» живут в бедных странах с дефицитом образовательных мощностей, способных обеспечить им желаемый статус.

Устойчивое развитие цивилизации нельзя достигнуть «дергая» только за одну «верёвочку» (в нашем случае, – демографическую). Именно на пути системного использования всех наших знаний о структуре и функционировании социо-эколого-экономических систем и следует ожидать успехов в теоретическом осмыслении, методическом обеспечении и практической реализации принципов устойчивого развития.

## ЛИТЕРАТУРА

- Вольский В.** Демографический материализм // 2009. [http://volsky.us/demographic\\_materialism.html](http://volsky.us/demographic_materialism.html) (обращение 01.03.2012 г.).
- Демографический ежегодник России. 2010: Стат. сб. М.: Росстат., 2010. 525 с.
- Доклад о развитии человеческого потенциала в Российской Федерации 2010. Цели развития тысячелетия в России: взгляд в будущее. М.: UNDP Россия, 2010. 152 с.
- Королёва М.В., Сулова Н.В.** Обеспечение исполнения экологического законодательства органами прокуратуры // Использование и охрана природных ресурсов в России: Информ.-аналит. бюл. 2007. № 1 (91). С. 51-62.
- Костина Н.В., Розенберг Г.С., Хасаев Г.Р., Шляхтин Г.В.** Статистический анализ индекса развития человеческого потенциала (на примере Волжского бассейна) // Изв. Саратов. ун-та. Сер. Химия, биология, экология. 2014. Т. 14, вып. 3. С. 54-70.
- Моргулис М.** Демографический сбой, или континент проигравших // 2011. <http://www.invictory.org/library/post-1664-impact.html> (обращение 07.03.2012 г.).
- Розенберг Г.С.** Волжский бассейн: на пути к устойчивому развитию. Тольятти: ИЭВБ РАН; Кассандра, 2009. 477 с.
- Розенберг Г.С., Краснощеков Г.П., Гелаишвили Д.Б.** Мальтус, Циолковский, Котляков и проблемы устойчивого развития и народонаселения // Вестн. ДВО РАН. 1997. № 2. С. 8-12.
- Семёнов Е.А., Герасименко Т.И., Ахметов Р.Ш.** Современная геодемографическая ситуация в Оренбургской области // Изв. Оренбург. отд. РГО. 2012. № 6 (39). С. 29-35.
- Фрумкин С.** Континент проигравших, или злокачественный приоритет молодёжи (о демографической ситуации в Европе) // Сайт общества «Дом Януша Корчака в Иерусалиме». 2007. <http://www.jerusalem-korczak-home.com/np/mir/np161.html> (обращение 07.03.2012 г.).
- Хейнзон Г.** Будет ли в Палестине мир? 2009. <http://baznica.info/article/budet-li-v-palestine-mir> (обращение 07.03.2012 г.).
- Heinsohn G.** Söhne und Weltmacht: Terror im Aufstieg und Fall der Nationen. Zürich: Orell Füssli Verlag AG, 2003. 190 S.
- Heinsohn G.** Interview: A continent of losers (translation from Danish into English by Lars Hedegaard) // Tidsskriftet Sappho. 2007, May. <http://www.sappho.dk/interview-a-continent-of-losers.htm> (обращение 04.03.2012 г.).
- Sherborn G.** NATO's Demographer // New Left Review. 2009, March-April. No. 56. P. 136-144. <http://newleftreview.org/?view=2775> (обращение 07.03.2012 г.).

# СПЕЦИФИЧНОСТЬ ЛИПИДНОГО КОМПЛЕКСА МЕМБРАН ХЛОРОПЛАСТОВ ГАЛОФИТОВ С РАЗЛИЧНОЙ СТРАТЕГИЕЙ НАКОПЛЕНИЯ СОЛЕЙ

© 2015 О.А. Розенцвет, В.Н. Нестеров, Е.С. Богданова,  
*Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти*

## SPECIFY OF THE PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF HALO- PHYTES WITH DIFFERENT STRATEGIES SALT TOLERANCE

**Olga A. Rozentsvet, Victor N. Nesterov, Elena S. Bogdanova**  
*Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, Togliatti*  
e-mail: olgarozen55@mail.ru

Исследование биологии видов на популяционно-онтогенетическом уровне, их экологических реакций в конкретных эколого-ценотических условиях и связи с соответствующим уровнем и типом метаболизма важно для понимания приспособления растений к условиям существования [Larcher, 2003].

подавляющее большинство существующих высших растений являются гликофитами и выдерживают лишь слабое засоление (0,2-0,4 % от сухой массы почвы). В отличие от гликофитов, галофиты эволюционно приспособлены к существованию в условиях высоких концентраций солей в среде [Sai Kachout et al., 2009, Amiri et al., 2010]. Отдельные виды способны накапливать соли в фотосинтетических органах (эугалофиты), другие – выделять избыток соли на поверхность листьев (криногалофиты) или исключать проникновение солей через корневую систему (гликогалофиты) [Flowers, Colmer 2008].

Фотосинтетический аппарат (ФА) играет одну из ключевых ролей в адаптации растений к засолению среды, что связано с необходимостью сохранения функциональной активности фотосинтетических систем (ФС) в условиях солевого стресса и участием пластидного генома в регуляции состава белков и проницаемости мембран. Субъединицы ФА, включая ФС I, ФС II, цитохром *b<sub>6</sub>f* и комплекс АТФаз, локализованы в мембранах тилакоидов [Joyard, 2010]. Основными структурообразующими элементами мембран тилакоидов являются полярные глицеролипиды (ГЛ), главным образом, моно- и дигалактозилдиацилглицерин (МГДГ и ДГДГ), сульфоллипид (СХДГ) и фосфатидилглицерин (ФГ). Эти липиды принимают участие в образовании гран, поддерживают функции Chl- протеиновых комплексов, сопрягающего комплекса АТФаз и специфических ферментов [Jahns et al., 2009], обеспечивают контакт светособирающего комплекса (ССК) с реакционным центром ФС [Wada, Murata 2009]. В отношении солеустойчивости растений показано, что увеличение доли ненасыщенных жирных кислот (ЖК) в составе мембранных липидов, или увеличение отношения линолевой/линоленовой ЖК способствует адаптации ФС II к солевому стрессу [Sui et al., 2010]. Есть сведения об участии СХДГ в обеспечении солеустойчивости некоторых галофитов [Ramani et al., 2004]. В наших предыдущих исследованиях установлено, что разные стратегии солеустойчивости дикорастущих галофитов обеспечиваются специфичным составом мембранообразующих липидов [Rozentsvet et al., 2014].

В настоящей статье показана специфичность липидного комплекса хлоропластов дикорастущих галофитов с разной стратегией накопления солей.

Объектами исследования выбраны *Salicornia perennans* Willd. из семейства *Chenopodiaceae*, *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze из семейства *Plumbaginaceae*, *Artemisia santonica* L. из семейства *Asteraceae*.

Растительный материал отбирали в третьей декаде июня 2013 г. в первой половине дня в дельте р. Большая Сморогда (природный парк «Эльтонский»).

Эугалофит *S. perennans* относится к растениям галосуккулентного типа, содержание воды в тканях надземной части составляло более 90 % от сырой массы. Два других вида представляют ксерофитный тип (содержание воды в листьях – 78 и 75 %, соответственно). Содержание натрия в наземной части растений соответствовало стратегии галотолерантности, а именно – большее количество хлорида натрия (140 mg/g сухой массы) обнаружено в побегах эугалофита *S. perennans*, что превышало этот показатель у *A. santonica* и *L. gmelinii* в 3 раза. *S. perennans* является одним из самых солеустойчивых растений в мире и может выдерживать концентрацию хлористого натрия в среде свыше 1000 mM, накапливая up to 50 % of DW в надземных органах [Ушакова и др. 2005]. Растения *L. gmelinii* способны регулировать содержание натриевых и кальциевых солей, выделяя их избыточное количество через специальные железки. В отличие от первых двух видов в гликогалофитном типе растений (*A. santonica*) поглощение солей из почвы ограничивается за счет низкой проницаемости мембран клеток корня [Flowers, Colmer, 2008].

Содержание липидов фракции, обогащенной хлоропластами, представлено в табл. 1. Доминирующими в количественном плане являются МГДГ, ДГДГ и СХДГ. В меньшем количестве присутствовали фосфолипиды (ФЛ) (менее 35%). Хлоропласты *S. perennans* отличались большим содержанием ГЛ (~ 4 раза) по сравнению с хлоропластами *L. gmelinii* и *A. santonica*. Для *A. santonica* и *L. gmelinii* было характерно более низкое содержание ФГ в сравнении с *S. perennans*.

Таблица 1.

**Содержание липидов во фракции обогащенной хлоропластами (мкг/г сух. м.) в листьях исследуемых галофитов**

Липиды	Виды		
	<i>S. perennans</i>	<i>L. gmelinii</i>	<i>A. santonica</i>
МГДГ	3022±239	737±55	686±52
ДГДГ	2109±163	507±37	484±48
СХДГ	522±44	332±23	210±20
ФГ	413±33	138±14	48±4
ФХ	1413±98	502±46	113±8
ФЕ	196±11	28±0	40±3
ФИ	65±0	55±2	24±0
ФК	478±32	115±5	40±2
Стерины	185±9	217±14	77±8
Сумма	8403	2631	1722

Другие ФЛ являются структурными компонентами нефотосинтезирующих мембран и могут входить в состав внешней мембраны хлоропласта. Доминирующим среди ФЛ был фосфатидхолин (ФХ) (7-19% от суммы липидов, выделенных из фракции хлоропластов). Содержание минорных компонентов ФЛ, таких как



фосфатидилэтаноламин (ФЭ), фосфатидилинозит (ФИ) и фосфатидная кислота (ФК), составляло 6-9% от общего содержания липидов. В небольшом количестве (2–8 %) обнаружены также свободные стерины.

Анализ данных липидного комплекса показал, что большее количество тилакоидных липидов соответствует эугалوفиту *S. perennans*. Известно, что суперкомплекс ФС II/ССК II локализован в гранах, а комплексы PSI и АТРа3 – в строме тилакоидов [Albertsson, 2001]. Кроме того, известно, что единственным фосфорсодержащим компонентом липидов в составе мембран тилакоидов, является ФГ, который отвечает за олигомеризацию пептидов ССК. Большее количество ФГ в липидах хлоропластов *S. perennans* свидетельствует о разной архитектонике тилакоидов (размерам, диаметру тилакоида) галофитов с разной стратегией солеустойчивости.

Другие ФЛ являются структурными компонентами нефотосинтезирующих мембран и могут входить в состав внешней мембраны хлоропласта. Доминирующим среди ФЛ был фосфатидихолин (ФХ) (7-19% от суммы липидов, выделенных из фракции хлоропластов). Обычно ФХ является преобладающим типом липидов непластидных мембран, но минорным компонентом липидов мембран хлоропластов [Joyard et al., 2010]. Если учесть, что хлоропласты выделялись по единой методике, то разница в содержании этого типа ФЛ, может быть связана с видовыми особенностями и говорить о том, что более большому содержанию ФХ и ФЛ должны соответствовать более объемные хлоропласты.

Наличие стеринового компонента в мембранах способствует большей структурированности мембран и меньшей их проницаемости, а также большому сродству некоторых белков со стерин-обогащенными доменами мембран [Белугин и др., 2010]. Большее их количество выявлено у криногалофита *L. gmelinii*.

Как и следовало ожидать, состав ЖК липидов фракции, обогащенной хлоропластами, отличался высоким содержанием ненасыщенных ЖК, таких как C<sub>18:2n6c</sub> и C<sub>18:3n3</sub>, которые в наибольшей степени содержались в липидах *A. santonica* (табл. 2). Относительное содержание мононенасыщенной ЖК C<sub>18:1n9c</sub> было одинаковым у *L. gmelinii* и *A. santonica* – (4%), у *S. perennans* меньше – 2,8 %. Из насыщенных ЖК в количественном отношении доминировала ЖК C<sub>16:0</sub> 16,3 % у *A. santonica*, 19,7% у *S. perennans* и 23,4 % у *L. gmelinii*. Индекс ненасыщенности ЖК липидов для *L. gmelinii*, *S. perennans* и *A. santonica* составил 156, 176 и 184, соответственно. Несмотря на близкий состав ЖК, величина ИН у *A. santonica* была несколько выше в сравнении с другими видами. Следует отметить, что в растениях, содержащих большее количество стеринов, выявлен более низкий индекс ненасыщенности ЖК.

## Выводы

Таким образом, общее количество липидов меняется в ряду *S. perennans* > *L. gmelinii* > *A. santonica*, то есть в ряду уменьшения галофильности, а структурированность мембран обеспечивается повышенным содержанием стеринов или увеличением доли насыщенных ЖК. В целом полученные данные показывают, что, адаптация ФА дикорастущих галофитов с разной стратегией стратегия соленакопления наряду с анатомической структурой листа, поддерживается и ультраструктурой ФА, обеспечиваемого специфичным составом липидов.

**Состав жирных кислот липидов фракции, обогащенной  
хлоропластами, в листьях галофитов**

Жирные кислоты, %	Виды		
	<i>S. perennans</i>	<i>L. gmelinii</i>	<i>A. santonica</i>
<16:0	2,2±0,2	3,5±0,1	1,9±0,1
16:0	19,7±1,8	23,4±1,5	16,3±1,2
16:1	1,6±0,1	1,1±0,1	1,7±0,1
17:0	0,2±0		0,3±0
17:1	1,3±0,1	1,2±0	0,3±0
18:0	1,8±0,1	1,9±0,1	2,3±0,2
18:1	2,8±0,2	4,5±0,2	4,1±0,2
18:2	17,0±1,6	17,2±1,3	18,0±0,9
18:3	44,8±2,3	37,8±1,6	46,0±3,1
другие	8,6±0,5	9,4±0,8	9,1±0,9
ин	176	156	184

## ЛИТЕРАТУРА

- Белугин Б.В., Жесткова И.М., Трофимова М.С.** Сродство РІР-аквапоринов к стерин-обогащенным доменам плазмалеммы клеток этиолированных проростков гороха // Биол. мембраны. 2010. Т. 27. С.394-403.
- Ушакова С.А, Ковалева Н.П., Грибовская Т.В. и др.** Влияние интенсивности ФАР, засоления и типа азотного питания на рост растений *Salicornia europaea* // Физиология растений. 2006. Т. 53, № 6. С. 886-894.
- Albertsson P.** A quantitative model of the domain structure of the photosynthetic membrane // Trends Plant Science. 2001. V. 6, No. 8. P. 349-358.
- Amiri B., Assareh M.H., Jafari M. et al.** Effect of salinity on growth, ion content and water status of glasswort (*Salicornia herbacea* L.) // Caspian J. Environmental Sci. 2010. V. 8, No. 1. P. 79-87.
- Larcher W.** Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Group. Berlin: Springer-Verlag, Ins., 2003. 513 p.
- Flowers T.J., Colmer T.D.** Salinity tolerance in halophytes // New Phytologist. 2008. V. 179, № 4. P. 945-963.
- Joyard J., Ferro M., Masselon C. et al.** Chloroplast proteomics highlights the subcellular compartmentation of lipid metabolism // Progress in Lipid Research. 2010. V. 49, No. 2. P. 128-158.
- Ramani B., Zorn H., Papenbrock J.** Quantification and fatty acid profiles of sulfolipids in two halophytes and a glycophyte grown under different salt concentrations // Z. Naturforsch. 2004. № 59. P. 835-842.
- Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Bogdanova E.S.** Membrane-forming lipids of wild halophytes growing under the conditions of Prieltonie of South Russia // Phytochemistry. 2014. No. 105. P. 37-42.
- Sai Kachout S., Ben Mansoura A., Jaffel K. et al.** The effect of salinity on the growth of the halophyte a *Triplex hortensis* (Chenopodiaceae) // Applied Ecology and Environmental Research. 2009. V. 7, No. 4. P. 319-332.
- Sui N., Li M., Song J., Wang B.-S.** Increase in unsaturated acids in membrane lipids of *Suaeda salsa* L. enhances protection of photosystem II under high salinity // Photosynthetica. 2010. V. 48, No. 4. P. 623-629.
- Wada H., Mizusawa N.** The role of phosphatidylglycerol in photosynthesis // Lipids in Photosynthesis: Essential and Regulatory Functions. Dordrecht (The Netherlands): Springer, 2009. P. 243-263.

**ЗАРАЖЕННОСТЬ УКЛЕИ *ALBURNUS ALBURNUSA ALBURNUS*  
(LINNAEUS, 1758) МЕТАЦЕРКАРИЯМИ ТРЕМАТОД  
В УСЛОВИЯХ САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

© 2015 М.В. Рубанова

*Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти*

**INFESTATION RATE OF THE COMMON BLEAK  
*ALBURNUS ALBURNUSA ALBURNUS* (LINNAEUS, 1758)  
BY THE TREMATODE METACERCARIAE IN THE  
CONDITIONS OF THE SARATOV RESERVOIR**

**Marina V. Rubanova**

*Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, Togliatti*

e-mail: rubanova-ievb@mail.ru

Уклея *Alburnus alburnusa alburnus* (Linnaeus, 1758) распространена повсеместно в Саратовском водохранилище, реках, многих озерах. Ведет стайный пелагический образ жизни. В водоеме имеет статус многочисленного вида [Евланов и др., 1998]. Питается планктоном, насекомыми, икрой и мальками рыб.

Зараженность уклеи паразитами, в том числе трематодами исследована более 25 лет назад [Бурякина, 1995]. За прошедший до настоящего времени период времени в биоценозе водоема произошли значительные изменения, связанные в частности с вселением чужеродных видов гидробионтов [Зинченко и др., 2007; Антонов, 2008; Евланов, 2008; Попов, 2008; Kurina, Zinchenko, 2013; и др.]. Сведения о современном составе фауны трематод этого вида рыб отсутствовали. Уклея является не только важным звеном в трофических цепях биоценоза Саратовского водохранилища, но и возможным каналом заражения рыб и рыбообразных птиц паразитами. Исследована зараженность уклеи метацеркариями трематод, получены данные о роли этого вида рыб в передаче инвазионного начала по трофическим цепям.

#### Материал и методы

Сбор материала проводился в июле 2013 г. в Большом Васильевском озере (с. Васильевка Ставропольского района Самарской области) и в районе стационара «Кольцовский» ИЭВБ РАН на среднем участке Саратовского водохранилища (р. Студенка) с мая по сентябрь 2014 г. Отловлено и исследовано методом неполного паразитологического вскрытия [Быховская-Павловская, 1985] 30 экз. рыб. На зараженность гельминтами исследованы кожа, плавники, жабры, мускулатура, ЖКТ (в т. ч. печень), плавательный пузырь, мочевого пузырь, глаза. Для оценки зараженности рыб использован общепринятый в паразитологии показатель экстенсивности инвазии (процент заражения хозяина паразитами одного вида).

#### Результаты и обсуждение

В Большом Васильевском озере обнаружен один вид трематод, паразитирующих у уклеи на стадии метацеркария (табл.). В р. Студенка отмечено большее разнообразие метацеркарий трематод – 5 видов.

Трематоды сем. Diplostomidae, *P. cuticola*, *P. ovatus* были обнаружены у уклеи и в начале 90-х годов [Бурякина, 1995]. Однако зараженность рыб была значительно

ниже. Экстенсивность заражения *P. cuticola*, *P. ovatus* не превышала 5,8%. В настоящее время экстенсивность инвазии рыб *P. cuticola* более 60%, зараженность уклей *P. ovatus* 40%.

Таблица

**Зараженность уклей метацеркариями трематод в Саратовском водохранилище**

оз. Б. Васильевское (2013 г.)	Э, %	р. Студенка (2014 г.)	Э, %
1. <i>Posthodiplostomum cuticola</i>	66,67	1. <i>Diplostomum</i> sp.	53,33
		2. <i>Tylodelphus</i> sp.	13,33
		3. <i>Ichthyocotylurus variegatus</i>	6,67
		4. <b><i>Apophallus muehlingi</i></b>	100,0
		5. <i>Paracoenogonimus ovatus</i>	40,0
<b>N=15 экз.</b>		<b>N=15 экз.</b>	

*Примечание:* N – количество исследованных рыб; Э – экстенсивность заражения рыб, %; цветом выделен чужеродный для водоема вид трематод.

Впервые у уклей обнаружены метацеркарии обычной для данного водоема *I. variegatus* и чужеродной для Саратовского водохранилища *A. muehlingi*. Зараженность рыб *A. muehlingi* очень высока (экстенсивность инвазии 100%, индекс обилия 88-354 экз. в особи хозяина), паразит занимает доминирующее положение в трематодофауне уклей.

Появление *A. muehlingi* связано с проникновением в волжские водохранилища через Волго-Донской канал моллюска-вселенца *Lithoglyphus naticoides* – первого промежуточного хозяина трематоды [Жохов, Пугачева, 2001]. В Саратовском водохранилище моллюск обнаружен в 1993-1996 гг. [Попченко, 1997]. В настоящее время *L. naticoides* широко распространен в прибрежной зоне водоема [Зинченко, Курина, 2011].

Из всех обнаруженных у уклей видов трематод к эпизоотиям и гибели рыб может привести заражение *P. cuticola* и *A. muehlingi*. Метацеркарии *P. cuticola* – возбудители «черно-пятнистого» заболевания или «чернильной» болезни молоди, способны вызвать массовое заражение и гибель рыб [Судариков, 2006]. Заражение молоди карповых *A. muehlingi* приводит к значительному снижению подвижности рыб из-за механического повреждения личинками мускулатуры хозяина, что способствует попаданию паразита в кишечник окончательного хозяина [Тютин и др., 2011].

Все шесть обнаруженных нами видов паразитов, заканчивают жизненный цикл в рыбоядных птицах, *P. ovatus* может паразитировать также у плотоядных млекопитающих [Иванов, Семенова, 2000; Иванов, 2003; Судариков, 2006].

Высокие показатели заражения уклей метацеркариями трематод свидетельствуют о наличии в настоящее время тесных биотопических связей рыб с промежуточными хозяевами паразитов – обычными для Саратовского водохранилища моллюсками р. *Lymnaea*, *Planorbis*, *Viviparus* и моллюском-вселенцем *L. naticoides*. Уклея является каналом инвазии паразитами рыбоядных птиц, возможно заражение плотоядных млекопитающих. Высокие показатели заражения рыб *A. muehlingi* и *P. cuticola* свидетельствуют о наличии в исследованных водоемах устойчивых очагов «чернильной» болезни и апофаллеза. В настоящее время уклей способствует рас-

пространению и поддержанию численности в Саратовском водохранилище чужеродной фауны паразитов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Антонов П.И.** Особенности распространения чужеродных видов моллюсков // Ресурсы экосистем Волжского бассейна. Т. 1. Водные экосистемы. Тольятти: ИЭВБ РАН; Кассандра, 2008. С. 205-207.
- Бурякина А.В.** Паразитофауна рыб Саратовского водохранилища (фауна, экология): Дис. ... канд. биол. наук. С.-Петербург, 1995. 196 с.
- Быховская-Павловская И.Е.** Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И.** Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. 222 с.
- Евланов И.А.** Структурно-функциональная организация биоинвазионных видов гидробионтов в водоемах Средней и Нижней Волги (зоопланктон, моллюски, рыбы). Заключение // Ресурсы экосистем Волжского бассейна. Т. 1. Водные экосистемы. Тольятти: ИЭВБ РАН; Кассандра, 2008. С. 221-222.
- Жохов А.Е., Пугачева М.Н.** Паразиты-вселенцы бассейна Волги: история проникновения, перспективы распространения, возможность эпизоотий // Паразитология. 2001. Т. 35, №3. С. 201-212.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П.** Оценка распределения инвазийных видов в составе бентоса водоемов бассейна Средней и Нижней Волги (1980-2005 гг.) // Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем. Тез. докл. Междунар. науч. конф. Ростов н/Д: ЮНЦ РАН, 2007. С. 134-135.
- Зинченко Т.Д., Курина Е.М.** Распределение видов вселенцев в открытых мелководьях Саратовского водохранилища // Росс. журн. биол. инвазий. 2011. № 2. С. 74-85.
- Иванов В.М.** Мониторинг, структурные изменения и экологические особенности трематодофауны позвоночных дельты Волги и Северного Каспия (фауна, систематика, биология, экология, патогенное значение: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2003. 48 с.
- Иванов В.М., Семенова Н.Н.** Патогенное влияние церкарий *Aporhollus muehlingi* (Trematoda, Heterophyidae) на рыб // Вопросы рыболовства: Матер. междунар. науч. конф. АЗНИИРХ. Т. 1. Ч. 1. Ростов н/Д, 2000. С. 144-145.
- Попченко В.И.** Биологическое разнообразие донных беспозвоночных зарослей Саратовского водохранилища // Проблемы биологического разнообразия водных организмов Поволжья. Мат. конф., посвящ. 85-летию со дня рождения Н.А. Дзюбана. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1997. С. 98-107.
- Попов А.И.** Особенности биологии и экологии чужеродных видов зоопланктона // Ресурсы экосистем Волжского бассейна. Т. 1. Водные экосистемы. Тольятти: ИЭВБ РАН; Кассандра, 2008. С. 180-197.
- Судариков В.Е., Ломакиев В.В., Атаев А.М., Семенова Н.Н.** Метациркарии трематод – паразиты рыб Каспийского моря и дельты Волги. М.: Наука, 2006. 183 с.
- Тютин А.В., Медянцева Е.Н., Извекова Г.И.** Влияние паразитов на структуру сообществ рыб в Верхневолжских водохранилищах // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов. Матер. докл. I Всеросс. конф. с междунар. участием. Т. 2. М.: АКВАРОС, 2011. Борок, 2011. 433 с.
- Kurina E.M., Zinchenko T.D.** Significance of alien species in the structure of macrozoobenthos community of the Kuibyshev and Saratov reservoirs // The IV International Symposium «Alien species in Holarctic (Borok-4)». Yaroslavl, 2013. P. 96.

# ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИОННОГО АНАЛИЗА ДЛЯ ОЦЕНКИ РЕКРЕАЦИОННОЙ УСТОЙЧИВОСТИ *FICARIA VERNA HUDS.*

© 2015 Р.Г. Садыкова, Л.Г. Наумова

Башкирский государственный педагогический  
университет им. М. Акмуллы, Уфа

## USAGE OF POPULATION ANALYSIS FOR ESTIMATION OF *FICARIA VERNA HUDS. RECREATION STABILITY*

Regina G. Sadykova, Leniza G. Naumova

Akmulla Bashkirian State Pedagogical University, Ufa

e-mail: leniza.gumerovna@yandex.ru

Пригородные леса (лесопарки) играют важную экологическую роль в жизни городских экосистем, так как служат источником кислорода, что благоприятно влияет на жителей городов [Миркин, Наумова, 2010]. Однако пригородные леса испытывают высокие рекреационные нагрузки, что ведет к обеднению их биологического разнообразия [Карманова, Рысина, 1992]. Особенно страдают от рекреационных нагрузок весенние эфемероиды, которые не только вытаптываются, но и собираются горожанами в силу их эстетической привлекательности [Меланхолин, Полякова, 2006; Рысин, 2006]. И потому изучение влияния рекреационного фактора на популяции эфемероидов является актуальной научной задачей.

Целью исследования авторов было изучение состояния популяции *Ficaria verna* Huds. в условиях лесопарка им. Лесоводов Башкирии (г. Уфа) для оценки ее устойчивости к рекреации.

Объектом исследования послужила популяция эфемероида *Ficaria verna* в сообществе широколиственного леса на территории лесопарка. Исследование было выполнено в мае 2014 г.

Были использованы следующие подходы:

- геоботаническое описание (было выполнено по стандартной методике [Миркин, Наумова, 2014]);
- определение синтаксономического положения изученного сообщества (использовался продромус растительности Республики Башкортостан [Ямалов и др., 2012]);
- статистическая обработка биометрических данных. Случайным отбором была получена выборка из 20 растений, для которых определены существенные показатели: высота растения, число стеблевых листьев на растении, площадь самого крупного листа, количество молодых клубней, количество старых клубней [Барыкина, 1995]. Были рассчитаны средние значения, ошибки выборочности и коэффициенты вариации;
- определение виталитета популяции по Ю.А. Злобину [2009].

**Характеристика сообщества и его синтаксономическое положение.** Древостой: формула – ЛбКЗВ1, сомкнутость крон – 0,4. Напочвенный покров: общее проективное покрытие – 80%, общее число видов – 26, основные виды (в скобках указано обилие в баллах) – *Aegopodium podagraria*<sup>1</sup> (3), *Galium odoratum* (2), *Stellaria holostea* (2), *Milium effusum*, *Ficaria verna*, *Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura*, *Geum urbanum*, *Lathyrus vernus*, *Poa angustifolia*, *Bromopsis inermis*, *Cacalia hastata*, *Pteridium aquilinum*.

<sup>1</sup> Здесь и далее научные названия видов приведены по С.К. Черепанову [1982].

Сообщество представляет союз *Aconito septentrionalis*–*Tilion cordatae* Solomeshch et al. 1993, порядок *Fagetalia sylvaticae* Pawkowski in Pawkowski et al. 1928, класс *Quercus-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937.

**Биоморфологическая характеристика *Ficaria verna* в исследованной популяции.** Результаты биоморфологического анализа *Ficaria verna* по пяти биоморфологическим параметрам приведены в табл.

Таблица

**Статистическая характеристика основных биоморфологических параметров *Ficaria verna***

Биоморфологические параметры	Статистические оценки		
	x	S <sub>x</sub>	V
Высота, см	24,07	14,43	59,95
Число стеблевых листьев, шт.	6,2	2,48	40
Площадь листа, см <sup>2</sup>	20,79	4,93	23,7
Количество молодых клубней, шт.	12	4,69	39,08
Количество старых клубней, шт.	8,8	5,03	57,16

Высота растений меняется в пределах от 13,7 до 29 см, среднее значение – 24,07 см. Это самый вариабельный параметр, коэффициент вариации которого приближается к 60%. Причиной такой широкой вариации высоты растений в популяции является неоднородность местообитания (влияние полога, деревьев, конкуренция с растениями других видов напочвенного покрова). Однако поскольку в вариационном ряду преобладают высокие значения высоты растений, можно сделать вывод, что в целом микросайты с благоприятными условиями преобладают.

Число стеблевых листьев меняется в пределах от 3 до 13, при среднем арифметическом значении 6,2 и коэффициенте вариации 40%. Таким образом, этот признак менее вариабельный, чем высота растений.

Важным экологическим параметром является площадь листа, которая отражает интенсивность фотосинтетической работы растений. Площадь листа меняется в пределах от 9,88 до 30,38 см<sup>2</sup>. Коэффициент вариации при этом составляет всего 23,7%, что позволяет сделать вывод о том, что это наименее вариабельный из числа изученных признаков растений.

Среди клубней преобладают молодые (среднее значение – 12, коэффициент вариации – 39%), число старых клубней несколько ниже (среднее значение – 8,8, коэффициент вариации – 57,16%). Более высокое значение коэффициента вариации числа старых клубней связано с разновременностью процессов их отмирания у разных растений.

**Анализ виталитета исследованной популяции *Ficaria verna*.** Биоморфологический анализ показал, что наиболее вариабельным признаком является высота растений. Это дает нам основание оценить по значениям высоты растений виталитет популяции. Диапазон изменения значения высоты растений – от 13,7 см до 29 см. Соответственно, три класса виталитета особей имеют следующие границы:

**с** (низший класс виталитета, мелкие особи) – от 13,7 до 18,8 см;

**б** (промежуточный класс виталитета, средние особи) – от 18,8 до 23,9 см;

**а** (высший класс виталитета, крупные особи) – от 23,9 до 29 см.

Таким образом, в составе выборки из 20 растений в классе **a** – 13 особей, в классе **b** – 6 особей и в классе **c** – 1 особь. Такая популяция может быть оценена как процветающая, то есть, как уже отмечалось, количество микросайтов, которые благоприятны для развития и жизни растений чистяка весеннего, преобладают.

Наши данные подтвердили оценки рекреационной устойчивости *Ficaria verna* по Л.П. Рысину [2006]. *Ficaria verna* входит в группу II, объединяющую виды высокой устойчивости к рекреации. Такая устойчивость определяется малой привлекательностью этих растений для посетителей и относительной защищенностью их систем подземных органов. В то же время их надземные побеги из-за своей хрупкости зачастую не выдерживают рекреационного давления.

Таким образом, выполненные исследования позволили охарактеризовать состояние популяции *Ficaria verna* в сообществе широколиственного леса на территории лесопарка им. Лесоводов Башкирии (г. Уфа). По результатам исследований могут быть сформулированы следующие выводы:

- из числа исследованных параметров наиболее варибельным и экологически значимым для оценки состояния популяции является высота растений; прочие параметры (число стеблевых листьев, площадь листа, количество молодых и старых клубней) оказались менее варибельными;
- исследованная популяция чистяка весеннего оценена как процветающая, что свидетельствует о высокой устойчивости вида к влиянию рекреационного фактора.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Барыкина Р.П.** Чистяк весенний // Биологическая флора Московской области. Вып. 10. М.: Изд-во МГУ; Изд-во «Аргус», 1995. С. 75-81.
- Злобин Ю.А.** Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы: Университетская книга, 2009. 263 с.
- Карманова И.В., Рысина Г.П.** Стратегия поведения лесных растений при рекреации // Проблемы рационального использования и воспроизводства рекреационных лесов. М.: ВНИИЛМ, 1992. С. 62-64.
- Меланхолин Н.П., Полякова Г.А.** Рекреационная динамика структуры нижних ярусов леса // Динамика и устойчивость рекреационных лесов. М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. С. 119-141.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.** Экология и устойчивое развитие Республики Башкортостан: Учебное пособие. Уфа: «ИП Хабибов И.З.», 2010. 296 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.** Краткий энциклопедический словарь науки о растительности. Уфа: Гилем; Башк. энцикл., 2014. 288 с.
- Рысин Л.П.** Фитоиндикация рекреационной толерантности травянистых растений в городских и пригородных лесах // Динамика и устойчивость рекреационных лесов. М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. С. 100-119.
- Ямалов С.М., Мартыненко В.Б., Абрамова Л.М. и др.** Прогноз растительных сообществ Республики Башкортостан. Уфа: АН РБ; Гилем, 2012. 100 с.



**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ *PHYSICIA STELLARIS* (L.) NYL. В ЛЕСАХ ГАФУРИЙСКОГО РАЙОНА И В ЗЕЛЕННЫХ НАСАЖДЕНИЯХ ГОРОДА СТЕРЛИТАМАК РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН**

© 2015 З.Р. Сайтова, В.М. Михайлова, Р.Г. Фархутдинов

*Башкирский государственный университет, Уфа*

**COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF THE POPULATION *PHYSICIA STELLARIS* (L.) NYL. IN THE FORESTS OF GAFURIYSKY DISTRICT AND IN GREEN AREAS OF STERLITAMAK BASHKORTOSTAN**

Zilya R. Saitova, Valentina M. Mikhailova, Rashit G. Farkhutdinov

*Bashkir State University, Ufa*

e-mail: frg2@mail.ru

В настоящее время в лихенологии формируется новое популяционное направление исследований [Плюснин, 2004; Михайлова, 2005; Суетина, 2008]. Несмотря на отсутствие общепринятой концепции популяционной биологии лишайников и методологические и методические трудности [Михайлова, Воробейчик, 1999], исследования численности и структуры популяций лишайников в разных экологических условиях могут пролить свет на причины субстратной и фитоценотической приуроченности лишайников, а также на популяционные механизмы устойчивости / чувствительности лишайников к техногенным нагрузкам [Михайлова, Воробейчик, 1999; Суетина, 2001]. Этот метод можно использовать для исследования структуры популяций редких и исчезающих видов лишайников с целью прогнозирования их будущего и разработки стратегии охраны [Михайлова, 2005].

Для изучения структуры популяций лишайников был выбран лишайник *Physcia stellaris* (L.) Nyl. на территории города Стерлитамак и Гафурийского района, а также для выявления адаптационных механизмов к условиям обитания была проведена оценка влияния окружающей среды на рост и развитие талломов и динамики популяций исследуемого лишайника.

Основной методологической проблемой популяционных исследований в лихенологии является определение объема элементарной внутривидовой единицы, являющейся аналогом особи у других групп организмов. В настоящее время чаще за элементарную единицу принимается таллом, который на момент исследования визуально регистрируется как дискретное образование [Михайлова, 2005 и др.]. Поэтому все операции мы проводили с талломами лишайника *Physcia stellaris*.

Лишайники собирали весной осенью 2010 – 2014 гг. Обследовали деревья березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в лесах Гафурийском районе и парках в г. Стерлитамак. При исследовании территории учитывалось следующее: плотность лесопосадки, близость дорог и водоемов, приуроченность к рельефу, разнообразие древесных пород, коэффициент встречаемости *Physcia stellaris* на исследуемой территории в целом и на разных породах [Суетина, 2001, Михайлова, 2005]. При сборе талломов с отдельных деревьев учитывалось следующее: порода дерева, общее видовое богатство, плотность популяции, положение в синузии каждого таллома, освещенность, сохранность таллома [Суетина, 2001, Михайлова, 2005].

В каждом местообитании выбирали одноствольные отдельно стоящие деревья [Суетина и др., 2005] с длиной окружности ствола 70-160 см на высоте 0,9-1,65 м, без механических повреждений коры и на них собирали экземпляры лишайника *Physcia stellaris*. Определяли в слоевищах *Physcia stellaris*, морфометрические признаки: площадь слоевища, максимальный линейный размер, биомасса, количество лопастей и количество апотециев [Суетина, 2001; Плюснин, 2003, 2004], а также окраска апотециев, поврежденность, окраска талломов, плотность ризин [Плуснин, 2004; Скирина, Коженкова, 2005].

Статистическая обработка заключалась в подсчете коэффициента встречаемости *Physcia stellaris* на исследуемой территории в целом и на разных породах. Для этого подсчитывалось общее количество исследуемых деревьев и число деревьев, где данный вид встречается [Плуснин, 2004]. Анализ изменчивости талломов лишайника проводили на трех уровнях: в пределах пятен доминирования (дерево с максимальным числом талломов), точек сбора и района в целом (г. Стерлитамак и Гафурийский район). Определяли максимальную длину таллома, биомассу, площадь отдельных талломов в воздушно-сухом состоянии, число апотециев на талломе и лопастей. Для характеристики анализируемых признаков учитывали их медиану, минимальное, максимальное и среднее значения в выборке, коэффициент вариации и амплитуду изменчивости признака, коэффициенты асимметрии и эксцесса распределенных значений признаков [Плуснин, 2003]. Для оценки вклада в изменчивость лишайника различий условий среды на фитоценоотическом уровне определяли отношение  $(V_r - V_{st})/V_r$ , где  $V_r$  – среднее значение коэффициента вариации и амплитуды изменчивости для района в целом (для локальных популяций),  $V_{st}$  – среднее значение коэффициента вариации и амплитуды изменчивости в пределах точек (в пределах ценопопуляций). Вклад возрастных различий талломов и случайных «эндогенных» процессов в общий уровень изменчивости определяли, рассчитывая отношение  $V_{sp}/V_r$  [Плуснин, 2003, 2004].

Для оценки влияния факторов на изменчивость количественных признаков использовали однофакторный дисперсионный анализ (критерий Фишера, F). Для сравнения распределений качественных признаков (окраска таллома и апотециев, плотность ризин и степень поврежденности) использовали уровень значимости различий критерия  $\chi^2$ . Взаимосвязь признаков оценивали с помощью коэффициента корреляции [Глотов и др., 1982; Плюснин, 2004]. Статистическую обработку выполняли с помощью программы Microsoft Office Excel 2007.

*Physcia stellaris* (L.) Nyl. – это эпигейный плагиотропный листоватый лишайник, относящийся к группе рассеченнолопастных ризоидальных жизненных форм [Шустов, 2003].

В общей сложности было собрано и проанализировано 776 талломов в г. Стерлитамак и 464 – в Гафурийском районе. Коэффициент встречаемости *Physcia stellaris* на разных точках сбора и на разных субстратах представлен в табл. 1.

Из табл. 1 видно, что *Physcia stellaris* чаще встречается в Гафурийском районе и в точке 2 г. Стерлитамака. Поскольку мы подсчитывали все форофиты, на которых встречались талломы (даже в единичном экземпляре), то можно сказать, что на данных территориях идет освоение (колонизация) в большей степени, чем на других территориях.

Значения биомассы в Гафурийском районе в целом (в пределах локальных популяций) изменялись от 0,002 г до 0,61 г, а коэффициент ее вариации составил 100%. В пределах ценопопуляций (точек сбора) биомасса изменялась также от

0,002 г до 0,61 г, коэффициент вариации 93,33%. В пределах пятен доминирования (синузях) величина изменчивости биомассы варьировала в менее широком диапазоне. Значения коэффициента вариации в синузях колебались от 71 до 100% (в среднем 87,25%), амплитуда варьирования – от 0,28 до 0,61 г (амплитуда изменчивости 0,49 г).

Таблица 1.

**Коэффициент встречаемости *Physcia stellaris* (L.) Nyl.**

Точки сбора	Коэффициент встречаемости на <i>Betula pendula</i>
г. Стерлитамак 1	55,17%
г. Стерлитамак 2	86,67%
г. Стерлитамак 3	14,29%
г. Стерлитамак 4	52,63%
Гафурийский р-н	85%
Гафурийский р-н	83,33%

В пределах локальных популяций в г. Стерлитамак значения биомассы изменялись от 0,002 г до 0,24 г, при этом коэффициент вариации составил 91,75 %. В пределах ценопопуляций амплитуда изменчивости составила 0,15 г, а коэффициент вариации – 82,83%. Амплитуда изменчивости в синузях составила 0,11 г, а коэффициент вариации – 79,88%. В целом, если говорить о варьировании значений биомассы, то оно так же, как и в Гафурийском районе, варьирует в более широком диапазоне, чем другие количественные морфологические признаки. Однако по сравнению с Гафурийским районом, значение биомассы талломов в городе варьировало в чуть менее широком диапазоне на всех уровнях пространственной организации популяции.

Определение величин изменчивости биомассы, длины, площади, числа апотециев и лопастей на разных уровнях пространственной организации популяции показало, что влияние различных условий произрастания лишайников на изменчивость длины, площади, биомассы, числа лопастей и апотециев сильно маскируется возрастными отличиями талломов [Плюснин, 2003]. Отношение  $V_{sp}/V_r$ , показывающее вклад этого фактора в изменчивость признака, для коэффициента вариации биомассы в Гафурийском районе составило для коэффициента вариации длины – 87%, для площади – 88%, для числа апотециев – 84%, для числа лопастей – 91% и в г. Стерлитамак коэффициент вариации для биомассы составил – 87%, для длины – 88%, для площади – 83%, для числа апотециев – 93%, для числа лопастей – 92%.

Таким образом, основную роль в изменчивости длины, площади, биомассы, числа апотециев и лопастей на талломах *Physcia stellaris* играют возрастные различия талломов, поскольку максимальный вклад в изменчивость лишайника вносит вариация талломов в пределах пятен доминирования.

Фенотипический и генотипический состав популяции лишайников зависит от условий окружающей среды. Факторы среды определяют изменчивость в популяциях посредством механизма естественного отбора и экспрессии генов в разных экологических условиях [Плюснин, 2004].

Наиболее распространенным в лишеноиндикации является анализ видовой разнообразия лишайников. Мы использовали его для сравнения с полученными нами результатами (табл. 2).

Из таблицы видно, что чем больше видовое богатство, тем выше плотность населения *Physcia stellaris*, коэффициент корреляции составляет 0,52. Наиболее

экологически чистыми районами являются неурбанизированные территории в пределах Гафурийского района. Однако, если сравнивать видовое богатство ценопопуляций парка им. Жукова (точка 2 г. Стерлитамака) и района, то существенной разницы нет, возможно это связано с тем, что условия обитания (в первую очередь освещенность) схожи.

Таблица 2.

**Видовое разнообразие и плотность населения *Physcia stellaris* (L.) Nyl. в пределах ценопопуляций и локальных популяций**

	В пределах ценопопуляций						В пределах локальных популяций	
	г. Стерлитамак				Гафурийский район		г. Стерлитамак	Гафурийский район
Видовое богатство	6	9	8	8	9	11	9	11
Плотность населения <i>P. stellaris</i>	18	20	61	53	86	98	38	92

В Гафурийском районе проявляется прямая связь между видовым богатством и плотностью популяций *Physcia stellaris*, чем выше видовое богатство, тем выше плотность популяции. Скорее всего, здесь действуют законы конкуренции: высокое видовое богатство создает условия для заполнения как можно большего пространства с благоприятными условиями.

Несмотря на неоднократно описанную высокую толерантность *Physcia stellaris* к загрязнению воздуха, нами наблюдалось общее уменьшение количественных параметров. Изменчивость всех количественных признаков зависела от субстратной и ценотической приуроченности пятен доминирования, а также от географического положения локальных популяций. Если сравнивать локальные популяции г. Стерлитамак и Гафурийский район, то можно сказать, что большую биомассу, длину, площадь, число лопастей и апотециев имели лишайники, произрастающие в Гафурийском районе. В городе наблюдалось общее мельчание всех признаков. Число повреждений и аномальных (неправильной формы) талломов, уменьшение связи с субстратом выше также в городе. Помимо этого талломы в урбанизированных территориях располагаются на высоте 130-165 см, а в Гафурийском районе – 90-165 см.

Аналогичные результаты показывает анализ морфогенетических корреляций. Для проведения такого анализа в качестве индикатора возраста таллома можно использовать число апотециев. В данном случае положение точки отражает возрастное состояние таллома и количественный параметр, соответствующий этому возрасту. В городе доля молодых талломов здесь выше, чем в Гафурийском районе. Величина достоверности аппроксимации ( $R^2$  для длины – 0,25, для площади – 0,25, для массы – 0,33, для числа лопастей – 0,12) здесь меньше, чем в Гафурийском районе ( $R^2$  для длины – 0,59, для площади – 0,44, для массы – 0,54, для числа лопастей – 0,32), что свидетельствует о четких отличиях между данными локальными популяциями, зависящими от условий среды.

Таким образом, в ходе исследований установлено, что высокая изменчивость длины, площади, биомассы, числа апотециев и лопастей талломов фисции звездчатой определяется, прежде всего, возрастными различиями талломов. Установлено

что по мере развития таллома лишайника *Physcia stellaris* (L.) Nyl. вначале преобладают процессы новообразования усложнение и дифференциация талломов, затем они уравниваются процессами старения и отмирания участков таллома. Под влиянием стрессовых условий в возрастных спектрах наблюдается частичная редукция практически всех параметров талломов, а также уменьшение численности популяции. Выявлены признаки-маркеры возраста по количественным (биомасса, длина, площадь, число лопастей и апотециев) и качественным (окраска таллома и апотециев, плотность ризин) признакам талломов, однако эти признаки не всегда указывают на точный возраст слоевища, особенно в пределах урбанизированных территорий. При анализе возрастной структуры популяций сделали вывод, что популяции *Physcia stellaris* имеют небольшой биологический возраст и относятся к стабильным популяциям.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н.Н.** Биометрия: Учебное пособие. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1982. 263 с.
- Михайлова И.Н.** Анализ субпопуляционных структур эпифитных лишайников (на примере *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. Вып. 1 (9). Материалы VIII Всероссийского популяционного семинара «Популяции в пространстве и времени», 1-15 апреля 2005 г., Нижний Новгород. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2005. С. 124-134.
- Михайлова И.Н., Воробейчик Е.Л.** Размерная и возрастная структура популяций эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. в условиях атмосферного загрязнения // Экология. 1999. № 2. С. 130-137.
- Плюснин С.Н.** Морфологическая изменчивость лишайника *Stereocaulon alpinum* в тундровых экосистемах // Ботан. журн. 2004. Т. 89, № 9. С. 1437-1452.
- Плюснин С.Н.** Популяционная изменчивость стереокаулона альпийского в тундровых экосистемах (анализ морфометрических данных) // Научные доклады. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2003. Вып. 455. 25 с.
- Скирина И.Ф., Коженкова С.И.** Лихеноиндикация загрязнения приземного воздуха города Находка (Приморский край) // Ботан. журн. 2005. Т. 90, № 8. С. 1184-1196.
- Суетина Ю.Г.** Структура популяции лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) ZOPF в мезоповышении и мезопонижении сосняка лишайниково-мшистого // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22-27 сентября 2008 г.). Часть 2: Альгология. Микология. Лихенология. Бриология. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2008. С. 244-246.
- Суетина Ю.Г.** Онтогенез и структура популяции *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в различных экологических условиях // Экология. 2001. № 3. С. 203-208.
- Суетина Ю.Г., Глотов Н.В., Милютин Д.И., Кишняев И.А.** Популяционное исследование *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в городах при разной степени загрязнения среды // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. Вып. 1 (9). Материалы VIII Всероссийского популяционного семинара «Популяции в пространстве и времени», 1-15 апреля 2005 г., Нижний Новгород. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2005. С. 197-205.
- Шустов М.В.** Аннотированный список лишайников Приволжской возвышенности // Растительный мир Среднего Поволжья: Сборник статей. Ульяновск: УлГТУ, 2003. С. 74-117. (Сер.: Природа Ульяновской области. Вып. 12).

**ВОПРОСЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ НА СТРАНИЦАХ  
ЖУРНАЛА «ФИТОРАЗНООБРАЗИЕ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ»**

© 2015 С.В. Саксонов

*Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти*

**THE ISSUES OF POPULATION ECOLOGY IN THE MAGAZINE  
«PHYTODIVERSITY OF EASTERN EUROPE»**

**Sergei V. Saksonov**

*Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, Togliatti*

e-mail: svsexonoff@yandex.ru

«Фиторазнообразие Восточной Европы» – журнал, выпускаемый Институтом экологии Волжского бассейна и Самарским научным центром Российской академии наук, совместно с кафедрой ЮНЕСКО «Изучение и сохранение биоразнообразия экосистем Волжского бассейна». Журнал ориентирован на публикацию и анализ флористических описаний, а также теоретических работ, связанных с вопросами структуры, динамики и генезиса растительного покрова, также публикуются результаты геоботанических исследований, статьи по альгологии, лишенологии, микологии, бриологии, охране растительного мира, материалы, связанные с историей ботанических и природоохранных исследований, хроники научных мероприятий, рецензии и персоналии.

Первый номер журнала «Фиторазнообразие Восточной Европы» вышел в свет в 2006 г. С тех пор с разной периодичностью он издавался по 2011 год: 2006 – № 1, 2007 – № 2-4, 2008 – № 5, 6, 2009 – № 7, 2010 – № 8, 2011 – № 9.

В 2013 г., благодаря поддержке Самарского gubernского гранта в области науки и техники, впервые за всю историю существования журнала, было выпущено 4 номера. В связи с этим было принято решение изменить нумерацию выпусков и ввести категорию «том», которая объединяет номера одного года. Поскольку издание выходило 6 из 7 лет работы редакционной коллегии, номер тома 2013 г. стал седьмым.

В настоящее время в редакционную коллегию журнала входят академик НАН Беларуси, д.б.н., проф. *В.И. Парфёнов* (Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси, Минск), д.б.н., проф. *Р.И. Бурда* (Институт эволюционной экологии НАН Украины, Киев), д.б.н., проф. *Л.М. Абрамова* (Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН, Уфа), д.б.н. *В.Ю. Нешиатаева* (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург), д.б.н. *А.В. Щербаков* (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва), к.б.н. *Д.И. Третьяков* (Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси, Минск), а также сотрудники Института экологии Волжского бассейна РАН (Тольятти) член-корреспондента РАН, д.б.н., проф. *Г.С. Розенберг*, д.б.н., проф. *С.В. Саксонов* (главный редактор с 2006 по 2012 гг.), д.б.н., проф. *В.Б. Голуб* и к.б.н. *С.А. Сенатор* (главный редактор с 2012 г. по настоящее время).

Журнал входит в систему Российского индекса научного цитирования (РИНЦ), его электронная версия размещена на сайтах научной электронной библиотеки eLIBRARY.RU (<http://elibrary.ru/>), Самарского научного центра РАН

([http://www.ssc.smr.ru/ssc\\_fito.html](http://www.ssc.smr.ru/ssc_fito.html)) и Тольяттинского отделения Русского ботанического общества (<https://sites.google.com/site/tltrbo/>).

Практические все публикации журнала в той или иной мере затрагивают различные вопросы популяционной экологии. Однако, ниже приводится указатель «собственно популяционных» работ, опубликованных в журнале «Фиторазнообразии Восточной Европы» в 2013 и 2014 гг.

- Васюков В.М.** *Thymus ucrainicus* (Lamiaceae) в Европейской России. 2013. Т. 7, № 4, с. 93-108.
- Вяль Ю.А., Мазей Н.Г.** Особенности биологии *Herminium monorchis* (Orchidaceae) в условиях засоления. 2014. Т. 8, № 4, с. 114-130.
- Головлёв А.А.** *Schivereckia podolica* (Bess.) Andr. ex DC. в Сорочинских горах (Самарская область). 2013. Т. 7, № 2, с. 80-85.
- Горбулин О.С.** Видовое разнообразие и аутоэкология Euglenophyta континентальных водоемов Украины. 2014. Т. 8, № 3, С. 4-44.
- Давиденко Т.Н.** Характеристика ценопопуляций некоторых охраняемых видов растений памятника природы «Ниже-Банновский» (Саратовская область). 2013. Т. 7, № 3, с. 108-111.
- Ежель И.Н.** Семейство *Ericaceae* Juss. во флоре Правобережья Полесья Украины. 2013. Т. 7, № 4, с. 12-70.
- Ильина В.Н.** Определение природоохранного статуса редких видов растений Красной книги Самарской области (второе издание) на основе особенностей их онтогенеза и популяционной структуры. 2014. Т. 8, № 4, с. 98-113
- Кирсанова О.Ф.** Охраняемый вид *Adonis sibirica* Patrin. ex Ledeb. (Ranunculaceae) в Печоро-Илычском заповеднике (Северный Урал). 2013. Т. 7, № 3, с. 105-107.
- Кирсанова О.Ф.** Новые виды и новые местонахождения ранее известных видов сосудистых растений в Печоро-Илычском заповеднике (Северный Урал). 2014. Т. 8, № 2, с. 90-96.
- Кучеров И.Б., Кутенков С.А.** Местонахождения охраняемых видов сосудистых растений в Вашкинском районе Вологодской области. 2014. Т. 8, № 2, с. 76-89.
- Мифтахова С.Р., Абрамова Л.М.** Дикие родичи культурных растений Республики Башкортостан. 2014. Т. 8, № 3, с. 63-80.
- Новикова Л.А., Васюков В.М.** Редкие виды семейства *Caryophyllaceae* Juss. в Красной книге Пензенской области. 2013. Т. 7, № 4, с. 86-92.
- Письмаркина Е.В.** Находки некоторых кальцефитных видов сосудистых растений на северо-западе Ульяновской области. 2013. Т. 7, № 1, с. 69-72.
- Письмаркина Е.В., Лабутин Д.С., Пузырькина М.В.** Флористические материалы для ведения Красной книги Республики Мордовия. 2013. Т. 7, № 2, с. 77-79.
- Письмаркина Е.В., Силаева Т.Б.** Участок каменистой степи у села Вырыпаевка (Ульяновская область, Карсунский район) – местообитание редких кальцефитных растений – *Helianthemum canum* (L.) Hornem. и *Aster alpinus* L. 2014. Т. 8, № 4, с. 90-97.
- Раков Н.С., Саксонов С.В., Сенатор С.А.** Сосудистые растения Белоярского леса (Ульяновское Заволжье): экологический аспект. 2013. Т. 7, № 2, с. 50-76.
- Раков Н.С., Уланов Г.В.** Сосудистые растения Павловского района (Ульяновское Предволжье). 2014. Т. 8, № 3, с. 87-124.
- Саксонов С.В., Сенатор С.А., Раков Н.С., Васюков В.М.** Сосудистые растения Могутовой горы (Жигулевская возвышенность, Самарская область). 2013. Т. 7, № 1, с. 47-68.
- Серёгин А.П.** Флористические находки с хребта Мань-Пупу-Нёр и прилегающих троп (Печоро-Илычский заповедник, Республика Коми). 2014. Т. 8, № 2, с. 97-105.

- Соловьев С.В., Кузьмин И.В.** Европейский вид *Euphorbia lucida* Waldst. et Kit. в изолированном фрагменте ареала в Тюменской области. 2014. Т. 8, № 2, с. 67-75.
- Сулова Т.А., Чхобадзе А.Б., Филиппов Д.А., Ширяева О.С., Левашов А.Н.** Второе издание Красной книги Вологодской области: изменения в списках охраняемых и требующих биологического контроля видов растений и грибов. 2013. Т. 7, № 3, с. 93-104.
- Табульдин Ю.З.** Семейство Fabaceae бассейна реки Гусиха (Оренбургская область). 2014. Т. 8, № 1, с. 75-78.
- Хомутовский М.И.** Новые флористические находки аборигенных и адвентивных видов в верховьях реки Западная Двина. 2014. Т. 8, № 1, с. 121-126.
- Хомутовский М.И.** Орхидные (Orchidaceae Juss.) Валдайской возвышенности. 2014. Т. 8, № 3, с. 45-62.
- Чхобадзе А.Б., Филиппов Д.А., Левашов А.Н.** Сосудистые растения вологодской части Андомской возвышенности 2014. Т. 8, № 1, с. 20-42.

Принимая во внимание то, что без исследований структуры популяций и их динамики, включая оценку численности, демографического состояния, приспособительных реакций на воздействие окружающей среды, невозможно решить вопросы сохранения биологического разнообразия во всех его проявлениях, популяционная экология стала одним из важнейших направлений развития знаний в области науки о жизни. Редакционная коллегия журнала «Фиторазнообразие Восточной Европы» исследования такого плана считает приоритетными.



**СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ  
РЕДКИХ РАСТЕНИЙ УЗЮКОВСКОГО БОРА  
(САМАРСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

© 2015 С.В. Саксонов<sup>1</sup>, В.М. Васюков<sup>1</sup>, А.В. Иванова<sup>1</sup>,  
О.В. Козловская<sup>2</sup>, Н.С. Раков<sup>1</sup>, С.А. Сенатор<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти

<sup>2</sup>Поволжский государственный университет сервиса, Тольятти

**CURRENT STATUS OF POPULATIONS OF RARE PLANTS  
UZYUKOVSKOGO BORA (SAMARA REGION)**

**Sergei V. Saksonov<sup>1</sup>, Vladimir M. Vasjukov<sup>1</sup>, Anastasia V. Ivanova<sup>1</sup>,  
Olga V. Kozlovskaja<sup>2</sup>, Nikolai S. Rakov<sup>1</sup>, Stepan A. Senator<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Institute of Ecology of the Volga river basin of the RAS, Togliatti

<sup>2</sup>Volga Region State University of Service, Togliatti

e-mail: sv saxonoff@yandex.ru, vvasjukov@yandex.ru

Узюковский бор – крупный изолированный лесной массив лесостепной зоны Низкого Заволжья, расположенный на третьей надпойменной террасе р. Волга (абс. высоты 95-180 м н.у.м.) в северо-восточных окрестностях г. Тольятти (между селами Узюково и Васильевка Ставропольского района Самарской области и микрорайоном Поволжский г.о. Тольятти). Общая площадь лесов составляет около 8,5 тыс. га [Федеральная служба., 1996].

Сведения о растительном покрове Узюковского бора содержатся в работах П.С. Палласа [1773], Г.Н. Высоцкого [1908, 1909], Т.И. Плаксиной [1976, 1998, 2001], А.А. Устиновой с соавт. [1978, 1999]. Основные типы сообществ: сосняк травяной (*Pineta herbosa*), сосняк-зеленомошник (*Pineta hylacomiosa*), сосняк-беломошник (*Pineta cladinoso*) и сосняк сложный (*Pineta nemorosa*). Изучение флоры лесного массива в последнее десятилетие проводится ботаниками лаборатории проблем фиторазнообразия Института экологии Волжского бассейна РАН под руководством проф. С.В. Саксонова [Савенко, 2007, 2008; Савенко и др., 2007, 2011; Саксонов и др., 2006, 2012; Сенатор и др., 2013]. Во флоре Узюковского бора выявлено около 400 видов сосудистых растений [Савенко и др., 2011; Саксонов, 2012].

Ниже приведена характеристика состояния природных популяций редких видов, нуждающихся в охране, из них 2 вида (*Fritillaria ruthenica*, *Stipa pennata*) включены в Красную книгу Российской Федерации (ККРФ) [2008] и 21 вид в Красную книгу Самарской области (ККСО) [2007].

Для охраняемых видов приведены категории редкости: I – находящиеся под угрозой исчезновения, II – сокращающиеся в численности, III – редкие, IV – неопределенные по статусу, V – восстанавливаемые или восстанавливающиеся.

**СПИСОК РЕДКИХ, НУЖДАЮЩИХСЯ В ОХРАНЕ РАСТЕНИЙ  
УЗЮКОВСКОГО БОРА**

Отдел Lycopodiophyta

Сем. Lycopodiaceae

*Lycopodium clavatum* L.: вид собран в 1976 г. в окр. с. Узюково Т.И. Плаксиной [1976 и др.]; в настоящее время не найден. ККСО (I).

Отдел Pteridophyta

Сем. Athyriaceae

*Athyrium filix-femina* (L.) Roth: редко, юго-западная часть лесного массива, популяции малочисленные [Саксонов и др., 2012]. ККСО (V).

Сем. Cystopteridaceae

*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.: редко, юго-западная часть лесного массива, популяции малочисленные [Саксонов и др., 2012]. ККСО (V).

Сем. Onocleaceae

*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.: редко, популяции малочисленные. ККСО (V).

Сем. Salviniaceae

*Salvinia natans* (L.) All.: редко, озеро «Моховое» (кв. 77) , популяции малочисленные. ККСО (III).

Отдел Magnoliophyta

Сем. Asteraceae

*Artemisia latifolia* Ledeb.: редко, популяции малочисленные. ККСО (мониторинговый список).

*Chondrilla graminea* M. Bieb.: редко, популяции малочисленные. ККСО (III).

*Cirsium heterophyllum* (L.) Hill: редко, популяции малочисленные. ККСО (мониторинговый список).

*Helichrysum arenarium* (L.) Moench: изредка, популяции немногочисленные. ККСО (III).

Сем. Campanulaceae

*Campanula latifolia* L.: редко, популяции малочисленные. ККСО (V).

Сем. Caryophyllaceae

*Dianthus volgicus* Juz.: редко [Плаксина, 1998], популяции малочисленные. ККСО (III). Эндемик Среднего Поволжья.

Сем. Convallariaceae

*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt: изредка, популяции немногочисленные. ККСО (II).

Сем. Cyperaceae

*Carex bohémica* Schreb.: редко, озеро «Моховое» (кв. 77), популяции немногочисленные. ККСО (III).

Сем. Fumariaceae

*Corydalis solida* (L.) Clairv.: редко, популяции немногочисленные. ККСО (мониторинговый список).

Примечание: ранее показан еще *Corydalis intermedia* (L.) Merat (кв. 36) [Савенко, 2008]; необходимы дополнительные исследования.

Сем. Liliaceae

*Fritillaria ruthenica* Wikstr.: редко, единичные особи (кв. 41, 46, 47). ККРФ, ККСО (V).

*Lilium pilosiusculum* (Freyen) Misch. [*L. martagon* auct. non L.]: редко, единичные особи (кв. 41). ККСО (V).

Сем. Orchidaceae

*Platanthera bifolia* (L.) Rich.: редко, популяции малочисленные. ККСО (III).

Сем. Poaceae

*Molinia caerulea* (L.) Moench: редко, популяции малочисленные. ККСО (мониторинговый список).

*Stipa pennata* L.: редко, популяции немногочисленные. ККРФ, ККСО (III).

*Примечание:* произрастающие растения представлены subsp. *sabulosa* (Pacz.) Tzvelev [*S. borysthenica* Klokov ex Prokud.].

Сем. Potamogetonaceae

*Potamogeton acutifolius* Link: редко, южные окр. с. Узюково, популяции малочисленные (PVB, 2006). Нуждается в охране.

Сем. Pyrolaceae

*Chimaphila umbellata* (L.) W.P.C. Barton: редко, популяции малочисленные. ККСО (V).

*Pyrola rotundifolia* L.: изредка (кв. 41, выдел 9), популяции немногочисленные. ККСО (V).

Сем. Ranunculaceae

*Adonanthe vernalis* (L.) Spach [*Chrysocyathus vernalis* (L.) Holub; *Adonis vernalis* L.]: редко. ККСО (V).

*Delphinium cuneatum* Steven ex DC.: редко, популяции малочисленные. ККСО (мониторинговый список).

*Pulsatilla patens* (L.) Mill.: спорадически по всей территории лесничества, популяции довольно многочисленные. ККСО (V).

Сем. Rosaceae

*Comarum palustre* L.: редко, популяция малочисленная. ККСО. ККСО (II).

*Potentilla erecta* (L.) Raeusch.: редко, популяции малочисленные (кв. 25). ККСО (II).

Сем. Salicaceae

*Salix alba* L.: изредка, популяции многочисленные. ККСО (мониторинговый список).

Антропогенные воздействия (эксцизионные, рекреационные, пастбищные и пирогенные) на экосистемы Узюковского бора приводят к обеднению их видового состава, деградации структуры лесных и луговых фитоценозов, замене их синантропными комплексами.

Стратегия сохранения фиторазнообразия Узюковского бора состоит в создании регионального памятника природы и проведении экологического мониторинга.

#### ЛИТЕРАТУРА

**Плакцина Т.И.** О произрастании *Lycopodium clavatum* L. в Куйбышевской области // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Вып. 1. Куйбышев, 1976. С. 97–99.

**Плакцина Т.И.** Редкие, исчезающие растения Самарской области. Самара: Самарский университет, 1998. 272 с.

**Плакцина Т.И.** Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара: Самарский университет, 2001. 388с.

**Савенко О.В.** Биоморфный анализ флоры Узюковского лесничества (Ставропольский район Самарской области) // Экологический сборник. Труды молодых ученых Поволжья / Под ред. проф. С.В. Саксонова. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. С. 146–150.

**Савенко О.В.** Антропогенная трансформация флоры Мелекесско-Ставропольского ландшафтного района: Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2008. 18 с.

**Савенко О.В., Саксонов С.В., Иванова А.В.** Лесотипологическая классификация Узюковского лесничества Ново-Буянского лесхоза Самарской области // Актуальные проблемы геоботаники: Материалы III Всероссийской школы-конференции. Петрозаводск, 2007. С. 145-152.

- Савенко О.В., Саксонов С.В., Сенатор С.А.** Материалы для флоры Узюковского лесного массива (Самарское Заволжье) // Исследования в области естественных наук и образования. Вып. 2. Самара, 2011. С. 48–54.
- Саксонов С.В., Лысенко Т.М., Ильина В.Н., Конева Н.В., Лобанова А.В., Матвеев В.И., Митрошенкова А.Е., Симонова Н.И., Соловьева В.В., Ужамецкая Е.А., Юрицына Н.А.** Зеленая книга Самарской области: редкие и охраняемые растительные сообщества / Под ред. чл.-корр. РАН Г.С. Розенберга и док. биол. наук С.В. Саксонова. Самара: Самар. науч. центр РАН, 2006. 201 с.
- Саксонов С.В., Сенатор С.А.** Путеводитель по Самарской флоре (1851–2011). Флора Волжского бассейна. Т. I. Тольятти: Кассандра, 2012. 511 с.
- Саксонов С.В., Сенатор С.А., Иванова А.В.** Первое дополнение к флоре Узюковского лесного массива (Самарское Низкое Заволжье) // Структурно-функциональная организация и динамика растительного покрова: Материалы Всерос. науч.-практич. конф. с международ. участием, посвящ. 100-летию со дня рожд. д.б.н., проф. В.Е. Тимофеева. Самара: ПГСГА, 2012. С. 92–95.
- Сенатор С.А., Раков Н.С., Саксонов С.В. и др.** Новые и редкие чужеродные растения в среднем Поволжье // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2013. № 3. С. 98–104.
- Устинова А.А.** Эколого-географические особенности лесных сообществ псаммофитных территорий севернее Самарской Луки // Интродукция, акклиматизация растений и окружающая среда: Межвуз. сб. Вып. 2. Куйбышев, 1978. С. 56–63.
- Устинова А.А., Ильина Н.С., Бирюкова Е.Г., Симонова Н.И.** Объекты природного наследия Самарской Луки и прилежащих территорий // Самарская Лука на пороге третьего тысячелетия: Материалы к докладу. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1999. С. 224–243.
- Федеральная служба лесного хозяйства России. Российский государственный проектно-изыскательский институт «РОСГИПРОЛЕС», Саратовский филиал. Рабочий проект противопожарного устройства лесов Узюковского лесничества Ново-Буянского лесхоза Самарского управления лесами. Том III, книга I, пояснительная записка. Саратов, 1996.

# **ВЛИЯНИЕ ПРОИЗВОДСТВЕННОЙ СРЕДЫ НА ЗДОРОВЬЕ РАБОТАЮЩЕГО НАСЕЛЕНИЯ**

© 2015 **Е.В. Семина**

*Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти*  
**THE IMPACT OF PRODUCTION ON ENVIRONMENT  
HEALTH OF THE WORKING POPULATION**

**Ekaterina V. Semina**

*Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, Togliatti*  
e-mail: [ev\\_semina@transformator.com.ru](mailto:ev_semina@transformator.com.ru)

Жизнь человека и его трудовая деятельность протекают в определенных условиях, которые характеризуются специфическими экологическими факторами. По обобщенным оценкам экспертов ВОЗ, данным экспериментальных и эпидемиологических исследований экологические факторы, природные и антропогенные, могут вызывать значительные расстройства здоровья населения. Отклик на неблагоприятную экологическую обстановку может быть как моментальным, так и аккумулятивным, проявляющимся через месяцы, годы, иногда десятилетия [Сенотрусова, 2005]. Производственная среда – часть окружающей человека внешней среды, образованная природно-климатическими и профессиональными условиями, воздействующими на него в процессе трудовой деятельности [Красовский, 2008]. Наличие достоверных сведений о размерах и характере заболеваемости населения, возрастнополовым, социальным и профессиональным особенностям в региональных группах или крупных предприятиях необходимо для оценки тенденций в состоянии здоровья населения и перспективного развития территорий [Полубояринов и др., 2014].

Основополагающими в оценке состояния здоровья населения являются демографические показатели и показатели заболеваемости [Измеров, 20012]. Одним из подходов к оценке здоровья является метод специальных наблюдений – медицинских осмотров, проводимых в организованных коллективах, например, на отдельных предприятиях [Гичев, 2002].

Целью настоящей работы явился анализ влияния производственной среды на здоровье работников, чья трудовая деятельность связана с воздействием вредных условий труда (ВУТ) населения на примере предприятия электротехнической промышленности ООО «Тольяттинский Трансформатор». Данное предприятие является одним из крупнейших разработчиков и производителей электротехнического оборудования в России, такого как трансформаторы широкого спектра мощностей для промышленного и хозяйственного использования.

Объектом исследования стали результаты периодических медицинских осмотров (ПМО) работников обмоточно-изоляционного цеха за период 2009-2013 гг. Популяционный анализ работников исследуемого цеха проводился по гендерному и возрастному признакам, а также профессиональной принадлежности (табл. 1).

Численный состав работников цеха варьировал в пределах 184-231 чел. (коэффициент вариации – 23%), что говорит об относительной стабильности данного показателя. Отмечена тенденция к увеличению числа лиц возрастной категории 21-30 лет у мужчин. Число работающих в цехе женщин в среднем на 14% больше, чем мужчин. В оценке возрастной структуры популяции важной характеристикой является соотношение лиц старше трудоспособного и трудоспособного возраста

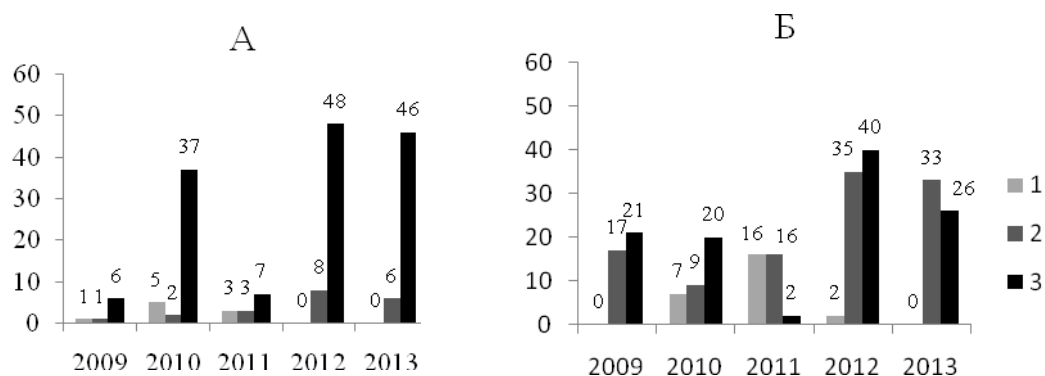
[Денисов, 2005]. Среднегодовая доля лиц этой категории работников среди мужчин составляет 24%, среди женщин – 27%. Изменение численности работников цеха за исследуемый период обусловлено, в основном, текучестью кадров на фоне сохраняющейся социальной напряженности в обществе, приводящей к миграции работников между различными предприятиями города.

Таблица 1

**Динамика численности и половозрастной структуры работников**

Период, год	Численность работников, чел.			Возраст, лет.											
				до 20		21-30		31-40		41-50		51-60		Старше 60	
	всего	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж
2009	201	80	121	2	1	35	32	13	38	9	19	17	31	4	0
2010	191	79	112	5	1	33	25	11	39	8	20	14	22	8	5
2011	184	75	109	2	0	34	23	9	38	9	19	13	24	8	5
2012	212	97	115	3	0	47	29	16	32	11	25	13	23	7	6
2013	231	102	129	1	1	56	25	13	36	13	30	12	29	7	8

Производственные факторы, которые определяют ВУТ у работников данного цеха разделены на три группы: факторы трудового процесса (напряжение мышц, статическая нагрузка, работа на высоте); физические факторы (шум, вибрация); химические факторы (контакт с абразивно-металлической и бумажной пылью, фенолом, формальдегидом, акролеином, окисью углерода, свинцом и его соединениями). Доля работников, контактирующих с ВУТ, значительна и в среднем составляет среди мужчин (94%) и женщин (73%) от общего числа работников цеха.



**Рис. 1. Динамика среднегодовой численности мужчин (А) и женщин (Б), работающих в цехе, чьи профессии связаны с ВУТ.**

Производственные факторы: 1 – химические, 2 – физические, 3 – трудового процесса.

Анализ динамики среднегодовой численности лиц, связанных с ВУТ за период 2009-2013г.г., показал, что наибольшее число работающих в данном цехе подвержено воздействию физических факторов и факторов трудового процесса (Рис. 1). Несмотря на то, что на предприятии постоянно происходит внедрение новых технологий, полностью механизировать труд не удастся. Причем число женщин, рабо-

тающих в условиях влияния этих двух факторов достаточно велико, и даже преобладает в группе лиц, работающих в контакте с физическими факторами.

Длительное влияние на организм вредных факторов рано или поздно сопровождается снижением надежности компенсаторно-приспособительных механизмов и формированием хронических процессов [Андреев, 1980]. В этой связи были проанализированы данные о стаже работников цеха, связанных с ВУТ (табл. 2).

Таблица 2

**Сравнительный анализ данных стажа  
с ВУТ работников цеха**

Период, год	Число лиц, прошедших ПМО, чел.		Стаж, лет													
			1-5		6-10		11-15		16-20		21-25		26-30		Больше 30	
	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж
2009	7	21	7	11	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9
2010	42	27	27	18	15	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2011	10	19	10	10	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	5	
2012	47	42	20	16	10	7	4	6	1	2	5	2	2	2	5	7
2013	47	37	21	11	8	7	3	4	4	2	1	2	3	3	7	8

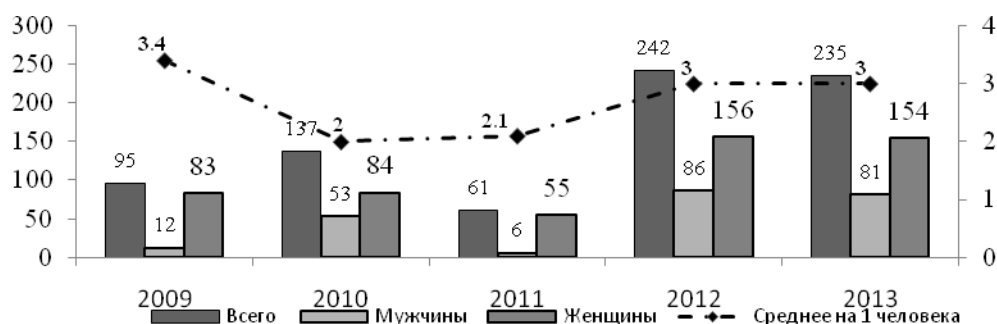
В наиболее многочисленной группе стаж работы в данном цехе и в контакте с ВУТ составляет не более 5 лет, как у мужчин (55%), так и у женщин (45%). Число женщин, имеющих стаж больше 30 лет, варьировало в пределах 17-43%. У мужчин в период 2009-2011 гг. лица этой возрастной группы отсутствовали, а в 2012-2013 гг. их насчитывалось 10-15%. Эти данные свидетельствуют о том, что для физической работы в данном цехе предпочтительны работники мужского пола и более молодого возраста.

Наиболее характерной, официально регистрируемой реакцией на вредное воздействие окружающей среды и производственных условий, является заболеваемость [Денисов, 2005]. Данные рисунка 2 показывают, что число заболеваний в течение 2009 -20013 г.г. увеличилось в 2,5 раза. Значительный рост числа заболеваний связан не только с увеличением числа лиц, работающих в ВУТ, но и с увеличением числа лиц, подлежащих ПМО в связи с изменениями в нормативной базе. Однако при расчете числа заболеваний на 1 человека в целом роста этого показателя не выявлено. При этом на 1 женщину приходится 3,7 заболеваний, а на 1 мужчину – 2,1.

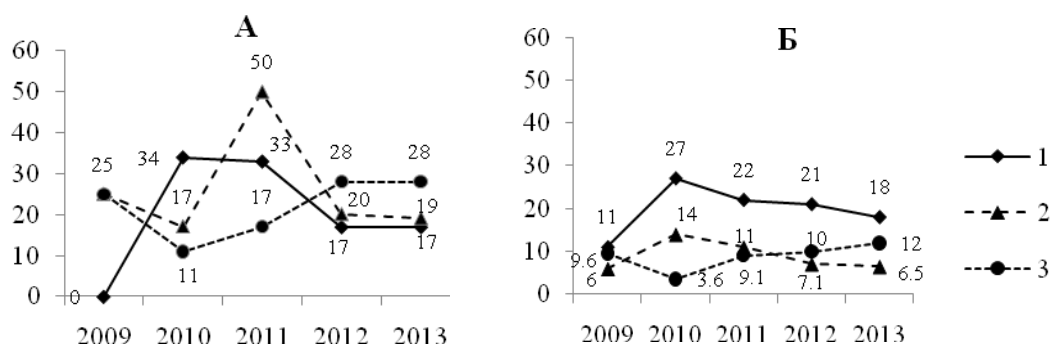
Доля женщин с выявленными заболеваниями стабильно высока и в среднем составляет 96,4% от общего числа женщин, прошедших ПМО. Что касается мужчин, то к 2011г. отмечалось некоторое снижение заболеваемости, а в период 2012-2013г.г. произошел рост заболеваемости с 50% до 98%. Ранее нами показано, что наиболее часто у работников данного предприятия встречаются заболевания опорно-двигательного аппарата (ОДА), сердечно-сосудистой системы (ССС), органов зрения (ОЗ), причем у женщин чаще, чем у мужчин [Семина, Розенцвет, 2013]. Динамика этих заболеваний у работников исследуемого цеха приведена на рис. 3.

В течение всего периода исследований, как у мужчин, так и у женщин, показатели в группе заболеваний ОДА практически стабильны и составляют в среднем 20,2% и 19,8% соответственно. Анализ заболеваемости ССС выявил значительные

различия. Так у мужчин показатель этой группы заболеваний в среднем составляет 26,2%, а у женщин только 9%. Что касается заболеваний органов зрения, то они не специфичны и полученные данные соответствуют возрастным изменениям.



**Рис. 2. Динамика общей заболеваемости работников цеха и числа заболеваний на 1 человека.**



**Рис. 3. Динамика числа наиболее часто выявляемых заболеваний у мужчин (А) и женщин (Б), % от выявленных заболеваний. 1 – заболевания ОДА, 2 – заболевания ССС, 3 – заболевания ОЗ.**

Известно, что основными критериями связи между фактором риска и заболеванием являются: *постоянство* влияния факторов, *специфичность* связи между определенным фактором риска и конкретным заболеванием и *последовательность* развития заболевания *во времени* [Оганов, Хальфин, 2007]. Нами была проанализирована связь между отдельным заболеванием (на примере заболеваний ОДА) и рядом производственных факторов у работников разных профессий и пола. Несмотря на малочисленность выборки, эти данные весьма показательны (табл. 3). Так, заболевания этой нозологической группы имеются во всех профессиональных группах независимо от производственного фактора. При идентичности вредного фактора или их сочетании уровень заболеваемости у женщин более высокий и практически составляет 100%, в то время как у мужчин зависит от профессии. Так при равных показателях стажа и возраста уровень заболеваемости у сборщика-отдельщика и намотчика катушек трансформаторов составляет 29% и 68,4% соответственно.

Таким образом, полученные в данной работе результаты дают медико-экологическое обоснование проведению подобных исследований для лиц, занятых в



промышленности, особенно работающих в ВУТ. Динамическое наблюдение за здоровьем работников и оценка условий труда, позволяют определять причинно-следственные связи между состоянием здоровья работников и воздействием факторов среды обитания, а также своевременно проводить оздоровительные мероприятия, тем самым предотвращая возникновение осложнений и сохраняя трудоспособность.

Таблица 3

**Среднегодовые показатели возраста и стажа у работников основных профессий цеха, и данные по числу лиц этих профессий, имеющих заболевания ОДА**

Профессия	Пол	ВУТ	Средние показатели числа лиц, прошедших ПМО, чел.			
			все-го	средний возраст, лет	средний стаж, лет	из них с заболеваниями ОДА
намотчик катушек трансформаторов	м	I	19	41	8	13
сборщик-отдельщик трансформаторов	м	II	7	40	7	2
машинист крана	ж	I, II, III	7	50	18	6
штамповщик изоляционных материалов	ж	III	4	34	7	4

*Примечание:* I – факторы трудового процесса (физические перегрузки), II – факторы трудового процесса (работа на высоте), III – физические факторы (шум).

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев Е.М., Дарский Л.Е.* О возможности использования материалов массовых профилактических осмотров населения в качестве информации о состоянии его здоровья // *Здравоохранение РФ.* 1980. № 9. С.15-19.
- Гичев Ю.П.* Загрязнение окружающей среды и здоровье человека. (Печальный опыт России). Новосибирск: СО РАМН. 2002. 230 с.
- Денисов Б.П.* Оценка состояния здоровья населения России // *Международный журнал медицинской практики.* 2005. №3. С. 31-36.
- Красовский В.О.* Производственно-обусловленные заболевания и эволюция болезней, связанных с работой // *Вестник ТГУ.* 2008. № 8. С. 51-53.
- Оганов Р.А., Хальфин Р.А.* Руководство по медицинской профилактике. М.: ГЭОТАР – Медиа, 2007. 464 с.
- Полубояринов В.Н., Иусов И.Г., Иванченко А.В., Турлаков Ю.С.* Влияние факторов труда на состояние здоровья персонала объектов ядерно-технических войск // *Медицина труда и промышленная экология.* 2014. №1. С. 14-18.
- Семина Е.В., Розенцет О.А.* Факторы профессионального риска нарушения здоровья и методы предупреждения профессиональной заболеваемости у работников ООО «Тольяттинский Трансформатор» // *Вестник медицинского института Реавиз.* 2013. №2 (10). С. 43-51.
- Сенотрусова С.В.* О новых возможностях прогноза заболеваемости населения промышленных городов // *Экология человека.* 2005. № 9. С. 15-18.

## ***JUNIPERUS COMMUNIS* L. В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ**

© 2015 С.А. Сенатор

*Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти*

## ***JUNIPERUS COMMUNIS* L. IN THE MIDDLE VOLGA REGION**

**Stepan A. Senator**

*Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, Togliatti*

e-mail: stsenator@yandex.ru

Ареал можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.) охватывает почти всю холодную и умеренную зоны Евразии и Северной Америки от лесотундры до лесостепи. В европейской части России южная граница ареала близка к таковой сосны (*Pinus sylvestris* L.). Можжевельник обыкновенный растет преимущественно под пологом хвойных пород, предпочитая зеленомошные черничники и брусничники. На южной границе в европейской России и на Урале входит в подлесок сосняков, имеющих примесь и подлесок из широколиственных пород, а также под полог остепненных сосняков [Бобров, 1974; Аксенова, 1976; Соколов, 1977]. Уточнению распространения *Juniperus communis* на Южном Урале и в Приуралье посвящена обстоятельная работа В.П. Путенихина и Г.Г. Фарукшиной [2013].

В Среднем Поволжье *Juniperus communis* находится на южной границе ареала, поэтому внимание исследователей к его распространению и экологическим особенностям [Чистякова, 2008; Салахов, 2009; Кожевников, Тишкина, 2013; Путенихин, Фарукшина, 2013 и др.] не случайно – результаты таких исследований помогают решить ряд ботанико-географических и природоохранных вопросов. О высокой эволюционной значимости вида свидетельствует его статус в Красных книгах административных единиц Среднего Поволжья: сокращающийся в численности [Красная книга Пензенской области, 2013; Самарской области, 2007; Ульяновской области, 2008], или уязвимый [Красная книга Чувашской республики, 2001; Республики Мордовия, 2003] вид, а в Татарстане он занесен в список растений, нуждающихся в постоянном наблюдении [Красная книга Республики Татарстан, 2006].

В северной и западной частях Среднего Поволжья (Татарстан, Чувашия [особенно в Заволжье], Мордовия [пойменные террасы Алатыря]) *Juniperus communis* встречается довольно часто, постепенно редая к югу и востоку. Локальные популяции, в основном, немногочисленные (от 1-5 до 15-20 экземпляров на 100 м<sup>2</sup>, как правило, удаленных друг от друга), занимающие небольшую площадь.

Ниже приведены сведения о распространении можжевельника обыкновенного на территории Среднего Поволжья.

Чувашская республика: по хвойным, редко хвойно-широколиственным лесам, на песчаной, реже карбонатной почве. Часто – в Заволжском низменнопелесском районе подтаежных лесов; изредка – Алатырском присурском районе широколиственных и смешанных лесов, Юго-Западном Порецком районе луговых степей и лесов, Юго-Восточном Яльчикском районе Среднерусско-приволжских луговых степей, остепненных лугов и лесов; редко – Приволжском Чебоксарском районе нагорных дубрав, Северо-Восточном остепненном подрайоне Возвышенноравнинного района приволжских нагорных дубрав, Красночетайском присурском районе хвойных и смешанных лесов: в сухих сосновых лесах Заволжского низмен-

но-полесского района, в виде единичных экземпляров в Присурских лесах или группами – по мергелистым склонам правого берега р. Волги; Мариинско-Посадский район, берег р. Волга сев. д. Ураково, с 1999 г. заказник «Водолеевский», склон; Чебоксарский район, близ с. Синьялы, берег р. Кукшум; Красночетайский район, в 14 км южнее с. Красные Четаи, памятник природы «Естественные насаждения сосны» [Гафурова, 2014].

Республика Мордовия: в сосновых и сосново-широколиственных лесах в Ардатовском, Атюрьевском, Большеберезняковском (Симкинское лесничество), Дубенском (восточнее с. Енгальчево), Зубово-Полянском, Ельниковском, Ичалковском, Краснослободском, Темниковском, Теньгушевском и Чамзинском (нагорные дубравы в 2 км северо-восточнее 3,8 км севернее с. Кульмино; на известняковом холме севернее с. Сабур-Мачкасы) [Сосудистые растения..., 2010].

Республика Татарстан: по сосновым лесам на песчаной, реже карбонатной почве. Спорадически [Сосудистые растения..., 2000].

Пензенская область: сокращающийся в численности вид. Встречается в сосновых лесах, на лесных полянах и опушках в Бековском, Бессоновском, Земетчинском, Кузнецком, Лунинском, Малосердобинском, Наровчатском и Сосновоборском районах. Везде редок [Васюков, 2004; Красная книга, 2013].

Ульяновская область: единично в сосновых и сосново-широколиственных лесах в Барышском, Инзенском, Новоспасском (близ с. Садовое), Сурском, Старомайском (Скобелев кордон), Ульяновском (Пальцинский остров), Цильнинском и Чердаклинском (окр. с. Красный Яр) районах [Раков и др., 2014].

Самарская область: крайне редко, сосновые леса по опушкам и открытым местам в Сызранском (Раменский лесной массив) и Шигонском (Муранский лесной массив) районах [Саксонов, Сенатор, 2012]. Указание С.И. Коржинского о произрастании вида на Самарской Луке не подтверждено современными данными [Саксонов, 2006].

Оренбургская область: для Бузулукского бора указан как интродуцент [Кин, 2009].

Лимитирующими факторами для южной границы ареала являются, прежде всего, неравномерная обеспеченность почв водой в течение сезона, и повышенная чувствительность вида к режиму освещения [Соколов, 1977; Чистякова, 2008; Салахов, 2009], для популяций в Республике Татарстан также указывается температура [Салахов, 2009]. С другой стороны, отмечается его нетребовательность к почве, малая чувствительность к температурным колебаниям и к влажности субстрата, что определяет его высокую зимостойкость, способность переносить сухость воздуха и высокие температуры [Аксенова, 1976].

Угрозу для сохранившихся популяций *Juniperus communis* представляют смена сосновых лесов лиственными, лесные пожары, местами – пересадка подроста в культуру (несмотря на то, что растение плохо переносит пересадку [Аксенова, 1976]). Интересную особенность отметили А.П. Кожевников и Е.А. Тишкина [2013],

указав, что в условиях Среднего и Южного Урала рекреационное воздействие способствует трансформации вида – переходу от семенного размножения к вегетативному, минуя при этом некоторые возрастные состояния.

Таким образом:

1. Уточнение фрагментов ареала можжевельника в Среднем Поволжье затруднено, поскольку целенаправленных исследований по выявлению его локальных популяций и их состояния не проводилось (за исключением Республики Татарстан и Пензенской области). Зачастую, вместо конкретных пунктов отмечаются лишь административные районы. Вместе с тем в регионе прослеживается тенденция снижения встречаемости и резкого сокращения численности популяций в направлении с северо-запада и севера на юг и юго-восток.
2. Южная граница пересекает Волгу не в районе Саратова [Аксенова, 1976], а гораздо севернее – в Республике Татарстан. В районе Самарской Луки расположены оторванные от основной линии распространения и, пожалуй, наиболее южные популяции *Juniperus communis*.
3. Популяции можжевельника обыкновенного на большей территории региона представлены незначительным числом удаленных друг от друга особей, на юге Среднего Поволжья – единичными экземплярами.
4. Встречаясь в регионе преимущественно под пологом елово-сосновых, сосновых и сосново-широколиственных лесов, в южной части Среднего Поволжья *Juniperus communis* выходит на мергелистые склоны, где находится в несоответствии с фитоценоотическими условиями.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Аксенова Н.А.** Можжевельник обыкновенный // Биологическая флора Московской области. Вып. 3. М.: Изд-во Московск. ун-та, 1976. С. 28-35.
- Бобров Е.Г.** Род 4. Можжевельник – *Juniperus* L. // Флора европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974. С. 113-115.
- Васюков В.М.** Растения Пензенской области (конспект флоры). Пенза, 2004. 184 с.
- Гафурова М.М.** Сосудистые растения Чувашской Республики. Флора Волжского бассейна. Т. III. Тольятти: Кассандра, 2014. 333 с.
- Кин Н.О.** Флора Бузулукского бора (сосудистые растения) / Тр. науч. стационар-филиала ИС УрО РАН «Бузулукский бор». Т. II. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 250 с.
- Кожевников А.П., Тишкина Е.А.** Особенности онтогенетических спектров краеарео-альных фрагментов ценопопуляций можжевельника обыкновенного на Южном и Среднем Урале // Изв. Оренбургск. гос. аграр. ун-та. 2013. № 4(42). С. 17-19.
- Красная книга Пензенской области. Т. 1: Грибы, лишайники, мхи, сосудистые растения. Пенза, 2013. 300 с.
- Красная книга Республики Мордовия. Т. 1. Редкие виды растений, лишайников и грибов. Саранск: Мордов. кн. изд-во, 2003. 288 с.
- Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы). Казань: Изд-во Идел-Пресс, 2006. 452 с.
- Красная книга Самарской области. Т. 1. Редкие виды растений, лишайников и грибов / Под ред. чл.-корр. РАН Г.С. Розенберга и проф. С.В. Саксонова. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. 372 с.
- Красная книга Ульяновской области / Под науч. ред. Е.А. Артемьевой, О.В. Бородина, М.В. Корепова, Н.С. Ракова. Ульяновск: Артишок, 2008. 508 с.

- Красная книга Чувашской Республики. Т. 1. Ч. 1. Редкие и исчезающие растения и грибы. Чебоксары: РГУП «ИПК «Чувашия». 2001. 275 с.
- Путенихин В.П., Фарукишина Г.Г.** Распространение *Juniperus communis* (Cupressaceae) на Южном Урале и в Приуралье // Бот. журн. 2013. Т. 98, № 3. С. 337-349.
- Раков Н.С., Саксонов С.В., Сенатор С.А., Васюков В.М.** Сосудистые растения Ульяновской области. Флора Волжского бассейна. Т. II. Тольятти: Кассандра, 2014. 295 с.
- Саксонов С.В.** Самаролукский флористический феномен. М.: Наука, 2006. 263 с.
- Саксонов С.В., Сенатор С.А.** Путеводитель по Самарской флоре (1851-2011). Флора Волжского бассейна. Т. I. Тольятти: Кассандра, 2012. 516 с.
- Салахов Н.В.** Эколого-фитоценотическая приуроченность, жизненные формы и популяционная биология *Juniperus communis* L. в Республике Татарстан: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 2009. 20 с.
- Соколов С.Я.** Род *Juniperus* L. – Можжевельник // Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1977. С. 33-40.
- Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры) / Под ред. Т.Б. Силаевой. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2010. 352 с.
- Чистякова А.А.** Особенности экологии можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.) на южной границе ареала (Пензенская область) // Проблемы биоэкологии и пути их решения (II Ржавитинские чтения): Материалы Международ. науч. конф., посвящ. 75-летию образования кафедр ботаники и зоологии Мордовского гос. ун-та. Саранск: Изд-во Мордовск. ун-та, 2008. С. 195-197.

**ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКЦИИ И КОНСОРТИВНЫХ СВЯЗЕЙ  
ДИКОРАСТУЩИХ ОРХИДНЫХ (НА ПРИМЕРЕ ВОДООХРАННЫХ  
ЗОН И ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ  
НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ)**

© 2015 М.В. Сидоренко

*Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,  
Нижний Новгород*

**REPRODUCTIONS AND CONSORTIUM LINKS OF WILD ORCHIDS  
(ON THE EXAMPLE OF WATER PROTECTION ZONES AND  
NATURE RESERVES OF NIZHNY NOVGOROD REGION)**

**Mikhail V. Sidorenko**

*Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod*

e-mail: eco\_smv@mail.ru

В результате проведенных исследований популяций охраняемых видов сем. орхидных (*Orchidaceae* Juss.) в водоохраных зонах и на особо охраняемых природных территориях (ООПТ) Нижегородской области, выявлены особенности их репродукции и консортивных взаимодействий с беспозвоночными. Изучались ООПТ регионального значения: памятник природы «Малиновая гряда» с прилегающей водоохранной зоной р. Оки (г. Н. Новгород), а также природный заказник «Пустынский» в Арзамасском районе Нижегородской области, с прилегающей водоохранной зоной р. Серези и ряда озер. *Задачами исследований являлось*: определение характеристик цветения и опыления дикорастущих орхидных, произрастающих в разных местообитаниях в течение ряда лет; выявление видов-консорттов (в т. ч. опылителей) обследованных дикорастущих орхидных в указанных ООПТ; установление связей между видами-консортами и дикорастущими орхидными. В качестве объектов исследований послужили охраняемые на территории Нижегородской области виды дикорастущих орхидных – башмачок настоящий (*Cypripedium calceolus* L.) – Красные книги Нижегородской области [2005] и РФ [2008], любка зеленоцветковая (*Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichenb.) – Красная книга Нижегородской области. Кроме того, были исследованы относительно распространенные на территории Нижегородской области виды дикорастущих орхидных, не относящиеся к охраняемым: любка двулистная (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.) и пальчатокоренник Фукса (*Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo).

Фаунистические исследования включали: сбор беспозвоночных, их подсчет, препарирование, определение видов, а так же учет их численности и обилия в баллах по шкале Ю.А. Песенко [1982], оценку экологического разнообразия. Для сбора беспозвоночных использовался энтомологический сачок. В определении материала принимали участие В.А. Зрянин (ННГУ) и М.В. Мокроусов.

Как известно, консорция – это совокупность особей различных видов, в центре которой находится особь автотрофного или гетеротрофного вида. В качестве основного члена консорции рассматривались обследованные виды дикорастущих орхидных, с которыми консортивными взаимодействиями связаны различные таксоны беспозвоночных. Консортивные взаимодействия оказывают существенное влияние на популяции орхидных, особенно на стадии прорастания семян, важное значение они имеют также для опыления цветков орхидных, способствуя семенно-

му размножению растений [Коломейцева и др., 2012]. Некоторые виды орхидных (корневищные) более или менее успешно размножаются в пределах ценопопуляции вегетативным путем (например, башмачок настоящий), у других видов (тубероидные орхидные) семенное размножение имеет первостепенное значение. Однако семенное размножение является важнейшим условием для распространения всех видов орхидных и заселения ими новых местообитаний, пригодных для произрастания. У обследованных орхидных на одном побеге может образоваться от одного-двух (башмачок настоящий) до нескольких десятков (пальчатокоренник Фукса) цветков, но опыление их и завязывание плодов происходит не всегда. Для многих видов орхидных оно возможно только при узкоспециализированном перекрестном опылении. Дикорастущие виды орхидных посещаются беспозвоночными из разных таксономических групп, среди которых преобладают насекомые, в т. ч. – опылители.

Изучение взаимоотношений насекомых и растений в экосистеме – одно из условий выявления закономерностей структуры растительных сообществ. Успешность конкуренции за опылителей во многом определяет состав и состояние, складывающихся растительное сообщество популяций растений. Если исчезнут опылители, то цветки окажутся бесплодными, что угрожает самому существованию популяции в конкретном местообитании. Поэтому одной из задач в деле сохранения редких и исчезающих видов орхидных, является выявление видов-консорттов, в первую очередь - опылителей. Для этого необходимо изучать процессы опыления и плодоношения у дикорастущих представителей семейства орхидных, выявлять виды-консорты для конкретных условий местопроизрастаний растений. Особенно это актуально при реинтродукции видов орхидных в природу. Данные по консортивным связям насекомых с дикорастущими орхидными имеются в литературе для некоторых регионов России [Блинова, 2008; Кривошеев, Суюндуков, Шамигулова, 2009 и др.], для природных условий Нижегородской области до проведения исследований автора они полностью отсутствовали.

В результате исследований дикорастущих орхидных в границах двух ООПТ и прилегающих водоохранных зон на территории Нижегородской области в 2011-2012 гг. установлены характеристики их цветения, плодоношения и опыления (табл. 1).

*Таблица 1*

**Характеристики цветения, плодоношения и опыления дикорастущих орхидных в обследованных местообитаниях**

<b>Местообитание (ООПТ)</b>	<b>Число цветков, шт. на растение (побег)</b>	<b>Число плодов, шт. на растение (побег)</b>	<b>Опыление, %</b>
<b>Пальчатокоренник Фукса</b>			
Заказник «Пустынский»	30,6	14,2	46,4
Памятник природы «Малиновая гряда»	27,2	7,5	27,6
<b>Любка зеленоцветковая</b>			
Памятник природы «Малиновая гряда»	16,6	11,1	66,9
<b>Любка двулистная</b>			
Заказник «Пустынский»	15,6	9,5	60,9
<b>Башмачок настоящий</b>			
Памятник природы «Малиновая гряда»	1,4	0,6	42,8

Полученные данные (табл. 1) показывают, что число опыленных цветков у разных видов орхидных колеблется в пределах 27,6-66,9% и зависит, в первую очередь, от наличия опылителей. На процесс опыления могут оказывать влияние другие экологические факторы: биотопические характеристики, погодные условия, конкуренция со стороны других видов и т. д.

В результате эколого-фаунистических исследований были выявлены виды, которые являются консортами дикорастущих орхидных Нижегородской области. Были проанализированы связи между беспозвоночными и дикорастущими орхидными и выявлены следующие типы взаимодействий: палинофагия – питание пыльцой, нектарофагия – питание нектаром, гименофагия – питание генеративными органами растений, лимфофагия – питание соками живого растения, филлофагия – питание листьями, антофагия – питание цветками, карпофагия – питание плодами и семенами, гербифагия – питание травянистыми растениями, топические связи – использование растений в качестве места обитания (хищники, сапробионты и др.). Характер установленных консортивных связей беспозвоночных с тремя видами орхидных представлен в табл. 2.

Таблица 2

**Соотношение типов консортивных связей дикорастущих орхидных и беспозвоночных (в % от числа беспозвоночных)**

Тип консортивного взаимодействия	Название вида		
	Пальчатокоренник Фукса	Любка двулистная	Башмачок настоящий
Палинофагия	20,6	16,7	27,3
Нектарофагия	15,9	18,7	27,3
Гименофагия	5,1	0	0
Филлофагия	3,4	13,3	9,0
Лимфофагия	5,1	6,7	0
Антофагия	3,4	3,4	0
Карпофагия	3,4	3,4	9,1
Гербифагия	10,3	3,5	0
Топические связи	32,8	34,3	27,3

В результате исследований консортивных связей орхидных для пальчатокоренника Фукса было выявлено преобладание (обилие по шкале Ю.А. Песенко) следующих консортов: усачи (*Cerambycidae*), мохнатки (*Lagriidae*), пчелиные (*Apidae*), муравьи (*Formicidae*), белянки (*Pieridae*) – 3 балл по шкале обилия; настоящие щитники (*Pentatomidae*) – 4 балл по шкале обилия. У любки двулистной наибольшее число консортивных взаимодействий установлено со следующими видами насекомых: муравьи (*Formicidae*), краевики (*Coreidae*), долгоносики (*Curculionidae*), мягкотелки (*Cantharidae*), настоящие щитники (*Pentatomidae*) – 2 балл по шкале обилия. У башмачка настоящего преобладают взаимодействия с видами следующих таксонов: муравьи (*Formicidae*), андрениды (*Andrenidae*), красноклопы (*Pyrrhocoridae*) – 2 балл по шкале обилия.

Среди видов-опылителей для башмачка настоящего наибольшее значение имеют представители перепончатокрылых: *Nomada alboguttata* Herrich-Schäffer, *Andrena fucata* Smith, *Andrena mitis* Schmied. У пальчатокоренника Фукса преобла-



дают следующие возможные опылители: чешуекрылые (боярышница, репница, зорька и др.), перепончатокрылые (шмели земляной и норовой). Среди возможных опылителей любок двулистной и зеленоцветковой наиболее часто встречаются: чешуекрылые, перепончатокрылые (земляной шмель, медоносная пчела), двукрылые (мухи-журчалки).

Анализ типов связей выявил преобладание топических связей, а также трофических – палинофагии и нектарофагии у всех исследуемых видов орхидных. Полученные в результате проведенных исследований данные могут быть использованы для разработки мер по сохранению ценопопуляций орхидных в природе, а также для интродукции видов в культуру с целью сохранения генофонда.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Блинова И.В.** Особенности опыления орхидных в северных широтах // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113. Вып.1. С. 39-47.
- Кривошеев М.М., Суюндуков И.В., Шамигулова А.С.** Некоторые особенности репродуктивной биологии *Orchis militaris* L. на Южном Урале // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. 2009. № 6 (100). С. 168-171.
- Песенко Ю.А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Коломейцева Г.Л., Антипина В.А., Широков А.И. и др.** Семена орхидей: развитие, структура, прорастание. М.: ГЕОС, 2012. 352 с.
- Красная книга Нижегородской области. Т. 2. Сосудистые растения, водоросли, лишайники, грибы. Нижний Новгород, 2005. 328 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.

# ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ КОЛЛЕМБОЛ В НЕСВОЙСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ

© 2015 Ю.В. Симонов

## Самарский государственный экономический университет, Самара POPULATION DYNAMICS AND STRUCTURE OF POPULATIONS OF COLLEMBOLA IN UNNATURAL CONDITIONS

Yuri V. Simonov

Samara State University of Economics, Samara

e-mail: yuriisimonov@bk.ru

Коллемболы, являясь одной из основных многовидовых групп микроартропод, представляют особый интерес для изучения комбинаторики видов. Надежная информация о характере структуры и динамики популяций ногохвосток в зависимости от особенностей среды обитания может быть получена лишь при сочетании полевых и лабораторных аут- и синэкологических исследований, поскольку в природных условиях определить границы отдельных популяций мелких членистоногих не представляется возможным. С этой целью была проведена серия экспериментов, моделирующих замену естественного населения коллембол лесной подстилки на другие по происхождению группировки (навозная, пахотная, рекреационная).

В стеклянные сосуды объемом 1 л на увлажненный до 60% от полной влагоемкости лиственный опад (дуб, липа и лещина) вносили живых коллембол, предварительно извлекая их из субстратов с помощью термоэктекторов в воду [Симонов, 1984]. Изначальная плотность населения составляла в сосудах по 7 особей на 1 г сухого веса опада.

Динамика численности коллембол в течение года (рис.) отражала специфику трофических и метаболических связей коллембол различных популяций в зоомикробном сообществе лиственного опада.

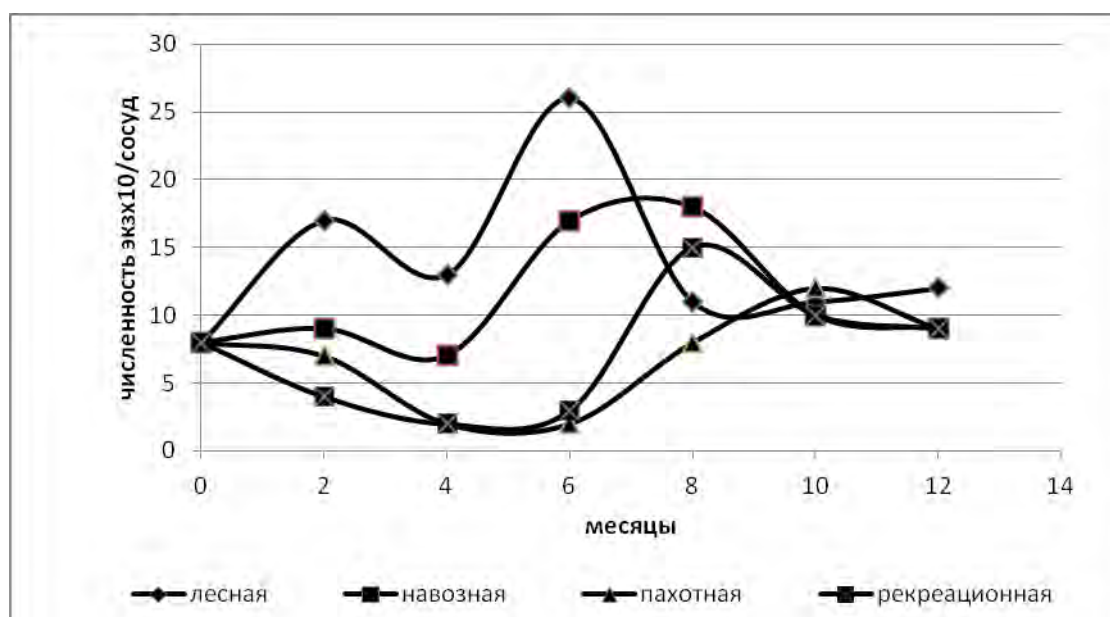


Рис.1. Динамика численности коллембол.

В «лесной» популяции отмечено 2 характерных [Симонов, 2002] пика численности коллембол, в то время как неспецифические группировки ногохвосток имели один запаздывающий пик численности в 3, 4 и 6 месяцев относительно первого пика типично лесной группировки. Такая особенность динамики численности коллембол определяется структурой их группировок.

В течение эксперимента во всех вариантах произошла сукцессионная перестройка группировок, ход и масштабы которой сильно различались в зависимости от исходного состава населения, конкурентных трофических отношений между различными видами [Чернова, 1977] (табл. 1-4).

Таблица 1.

**Динамика численности и видового состава доминантных видов коллембол листовенного опада (экз./сосуд)**

№ пп	Видовой состав	исходная	2 мес.	4 мес.	6 мес.	8 мес.	10 мес.	12 мес.
		1-36 сосуд	1-3	4-6	7-9	10-12	13-15	16-19
1.	<i>Pogonognathellus flavescens</i> Tullb.	8-13(11)	<b>53-64</b> (58)	12-32 (21)	0-8 (3)	-	-	-
2.	<i>Entomobrya lanuginosa</i> Nicolet.	3-9(7)	<b>8-19</b> (13)	4-12(9)	1-3(2)	-	-	-
3.	<i>Isotoma viridis</i> Bour.	<b>2-6(5)</b>	2-4(3)	1-2(1)	1	-	-	-
4.	<i>Isotoma sp. olivacea</i> Tullb.	1-4 (2)	<b>4-8(6)</b>	1-2(1)	0-1(+)	-	-	-
5.	<i>Orchesella flavescens</i> Bourlet	11-13(11)	<b>36-42</b> (39)	12-16 (13)	1-3(2)	-	-	-
6.	<i>Willowsia buski</i> Lubb.	3-6(4)	4-6(5)	0-1 (+)	0-1(+)	-	-	-
7.	<i>Isotoma notabilis</i> Schäf	8-12(9)	3-6(5)	12-47 (27)	<b>107-134</b> (120)	<b>79-88</b> (84)	<b>41-56</b> (48)	2-6(4)
8.	<i>Folsomia quadrioculata</i> Tullb.	2-4(3)	2-4(3)	6-12(8)	<b>26-35</b> (31)	3-6(4)	-	-
9.	<i>Pseudosinella alba</i> Packard	3-6(4)	2-8(5)	14-19 (16)	<b>26-48</b> (38)	2-8(4)	0-1(+)	-
10.	<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i> Gmelin	7-9(7)	2-19 (11)	<b>28-43</b> (35)	<b>61-67</b> (63)	19-21 (20)	-	-
11.	<i>Friesea mirabilis</i> Tullberg	1-2(1)	-	-	0-6 (2)	3-6(4)	2-6(4)	3-6(4)
12.	<i>Isotomiella minor</i> Schöff.	1-2(1)	-	-	-	0-4(1)	<b>17-21</b> (18)	<b>37-41</b> (39)
13.	<i>Metaphorura krausbaueri</i> Börner	1-2(1)	-	-	-	-	0-6(2)	0-9(3)
14.	<i>Onychiurus furcifer</i> Borner	1-2(1)	-	-	0-1(+)	0-1(+)	<b>8-12</b> (12)	<b>13-16</b> (15)
15.	<i>Onychiurus sp.gr.armatus</i> Tullb.	2-4(2)	-	-	-	0-1(+)	<b>6-18</b> (13)	<b>19-27</b> (23)
16.	<i>Onychiurus sp.</i>	1-2(1)	-	-	-	-	0-4(1)	1-4(2)
17.	<i>Hypogastrura sp.</i>	2-4(3)	6-12(9)	-	-	-	-	-
18.	<i>Proisotoma minuta</i> Tullb.	1-3(1)	-	-	-	0-1(+)	<b>13-16</b> (13)	<b>21-27</b> (23)
19.	<i>Neanura muscorum</i> Temp	3-6(4)	2-6(3)	1-2(2)	0-2(1)	-	-	-
	Число видов	19	11-12	10-11	9-13	6-9	6-9	7-8
	Общая численность	76	135-170 (170)	118-156 (133)	242-281 (263)	109-123 (117)	106-116 (112)	109-116 (113)

Примечание: жирным шрифтом в табл. 1-4 отмечены доминирующие виды коллембол; в скобках указано наиболее часто встречаемое значение.

Таблица 2.

**Динамика численности и видового состава коллембол  
полуразложившегося навоза на листовном опаде (экз/сосуд)**

№ пп	Видовой состав	исходная	2 мес.	4 мес.	6 мес.	8 мес.	10 мес.	12 мес.
1.	<i>Hypogastrura manubrialis</i> Tullb.	<b>18-26(22)</b>	<b>43-54 (49)</b>	2-8(5)	-	-	-	-
2.	<i>Hypogastrura</i> sp.	5-9(7)	<b>13-18 (16)</b>	1-4(3)	0-1 (+)	-	-	-
3.	<i>Isotoma notabilis</i> Schäf	2-6(3)	3-6(6)	<b>12-16 (13)</b>	<b>13-19 (16)</b>	<b>19-24 (23)</b>	<b>16-30 (25)</b>	6-11(9)
4.	<i>Folsomia quadrioculata</i> Tullb.	8-13(11)	7-14 (10)	<b>21-31 (26)</b>	<b>94-104 (98)</b>	<b>107-138 (126)</b>	<b>19-23 (21)</b>	7-16 (12)
5.	<i>Pseudosinella alba</i> Packard	6-18(12)	6-10(8)	9-19 (13)	<b>21-33 (28)</b>	<b>8-29 (19)</b>	2-19 (13)	0-6(4)
6.	<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i> Gmelin	2-5(3)	2-8(5)	1-4(2)	0-1(+)	-	1-2(2)	1-8(4)
7.	<i>Friesea mirabilis</i> Tullb.	1-13(5)	0-2(1)	1-10(6)	19-34 (26)	3-20 (13)	<b>16-29 (21)</b>	11-17 (13)
8.	<i>Onychiurus sp.gr.armatus</i>	3-17(8)	0-6(2)	0-1(+)	-	0-1(+)	4-13(8)	<b>18-22 (19)</b>
9.	<i>Onychiurus</i> sp.1	1-3(2)	-	-	0-1(+)	-	1-2(2)	1-8(4)
10.	<i>Onychiurus</i> sp.2	0-1(+)	-	-	-	0-1(+)	0-1(+)	0-1(+)
11.	<i>Proisotoma minuta</i> Tullb.	0-4(2)	0-1(+)	-	0-1(+)	0-1(+)	4-16(8)	<b>10-13 (11)</b>
12.	<i>Isotomiella minor</i> Schöff.	3-8(5)	0-1(+)	-	-	0-1(+)	2-7(4)	<b>10-15 (12)</b>
13.	<i>Metaphorura krausbaueri</i> Börner	0-1(+)	-	-	-	-	0-1(+)	0-1(+)
	Число видов	11-13	8-10	6-8	5-8	6-9	8-10	7-8
	Общая численность	74-103 (80)	85-103 (92)	66-70(68)	158-182 (168)	170-196 (181)	86-126 (102)	80-99 (84)

Как следует из данных табл. 1-4 видовое разнообразие уменьшается в ряду уклоняющихся от нормы условий: лесная → навозная → пахотная → рекреационная группировки.

Аутэкологические особенности доминирующих видов в группировках, например, жизненная форма, четко определяют специфику условий в субстрате. Доминирующие виды в типичной листовном опаде – это *Pogonognathellus flavescens* (Tullb.) и *Orchesella flavescens* (Bourlet.) как верхнеподстилочные, *Isotoma notabilis* (Schäf.), *Folsomia quadrioculata* (Tullb.), *Pseudosinella alba* (Packard.), *Lepidocyrtus lanuginosus* (Gmelin.) как гемиэдафические и *Isotomiella minor* (Schöff.), *Proisotoma minuta* (Tullb.), *Onychiurus sp.gr.armatus* (Tullb.) как эуэдафические формы. Такие группировки отличаются комплементарностью 3-4 видов, сдерживающие репродуктивные возможности других видов [Чернова, 1991].

В других экспериментальных группировках количество доминирующих видов сокращается до одного – максимум двух на каждом этапе сукцессии, что сильно

расширяет экологические ниши отдельных видов [Чернова, 1991]. Монодоминантность свидетельствует о резкой специфике условий разложения субстрата [Чернова, 1982]. Так в «рекреационной» группировке (табл. 4) значительную численность имеет лишь один вид – *Folsomia fimetaria* (Linn.), что детерминируется изначальным видовым составом.

Таблица 3.

**Динамика численности и видового состава коллембол пахотной почвы на листовном опаде (экз/сосуд)**

№ пп	Видовой состав	исходная	2 мес.	4 мес.	6 мес.	8 мес.	10 мес.	12 мес.
1.	<i>Onychiurus sp.gr.armatus</i> Tullb.	<b>11-16(14)</b>	3-6(4)	-	-	0-1(+)	1-8(5)	<b>8-11(9)</b>
2.	<i>Onychiurus sp.</i>	0-9(3)	0-6(12)	-	-	-	0-1(+)	0-2(1)
3.	<i>Isotomiella minor</i> Schöff.	<b>9-13(11)</b>	1-2(2)	-	0-1(+)	0-6(3)	9-11 (10)	<b>7-15 (12)</b>
4.	<i>Isotoma notabilis</i> Schäf	4-11(8)	10-16 (13)	8-15 (10)	2-19 (13)	<b>96-117 (105)</b>	<b>39-50 (43)</b>	2-15 (6)
5.	<i>Proisotoma minuta</i> Tullb.	<b>12-16(14)</b>	5-13(8)	1-2(1)	1-4(3)	2-6(5)	3-9(5)	<b>9-21 (14)</b>
6.	<i>Folsomia fimetaria</i> Linn.	3-6(5)	1-7(3)	8-11(9)	3-11(7)	<b>16-78 (28)</b>	<b>39-43 (41)</b>	<b>19-40 (27)</b>
7.	<i>Friesea mirabilis</i> Tullb.	1-8(5)	0-7(3)	2(2)	0-6(3)	1-6(3)	2-9(6)	<b>5-18(9)</b>
8.	<i>Metaphorura krausbaueri</i> Börner	<b>16-21(18)</b>	3-13(8)	1-2(1)	0-1(+)	2-8(4)	<b>5-9(7)</b>	<b>6-8(7)</b>
	Число видов	7-8	6-8	5-6	4-6	5-7	7-8	7-8
	Общая численность	70-90(78)	34-55 (43)	21-29 (23)	24-41 (26)	133- 168 (148)	108- 130 (117)	67-121 (85)

Таблица 4.

**Динамика численности и видового состава коллембол рекреационной почвы на листовном опаде (экз/сосуд)**

№ пп	Видовой состав	исходная	2 мес.	4 мес.	6 мес.	8 мес.	10 мес.	12 мес.
1.	<i>Isotoma viridis</i> Bour.	0-2 (+)	-	-	-	-	-	-
2.	<i>Onychiurus furcifer</i> Börner	<b>3-19(8)</b>	<b>6-12 (10)</b>	3-4(4)	0-1(+)	0-4(2)	3-9(5)	<b>7-11(9)</b>
3.	<i>Onychiurus sp.</i>	<b>3-6(5)</b>	0-7(3)	0-2(+)	0-1(+)	0-1(+)	0-2(+)	0-3(1)
4.	<i>Metaphorura krausbaueri</i> Börner	<b>17-23 (20)</b>	<b>12-18 (14)</b>	2-7(4)	6-9(7)	5-14(9)	<b>11-31 (23)</b>	<b>23-29 (27)</b>
5.	<i>Folsomia fimetaria</i> Linn.	<b>9-17(13)</b>	3-11(7)	2-9(6)	5-13(8)	<b>32-57 (47)</b>	<b>81-96 (87)</b>	<b>31-73 (48)</b>
6.	<i>Proisotoma minuta</i> Tullb.	<b>16-27(21)</b>	<b>9-23 (17)</b>	0-2(1)	1-3(2)	1-6(3)	6-10(8)	3-7(6)
7.	<i>Sminthurus sp.</i>	0-2(+)	-	-	-	-	-	-
8.	<i>Hypogastrura denticulata</i> Bagnall	0-12(5)	0-33 (21)	0-8(4)	-	-	-	-
	Число видов	6-8	5-6	4-6	3-5	3-5	4-5	4-5
	Общая численность	64-79(72)	47-88 (72)	15-26 (19)	13-24 (17)	51-68 (61)	115- 139 (123)	71-119 (91)

Таким образом, во всех вариантах субстратов на средних этапах разложения опада доминирующая группа коллембол состояла лишь из тех видов, которые характерны для ферментативного слоя естественной лесной подстилки (*Isotoma notabilis* Schäf., *Folsomia quadrioculata* Tullb., *Pseudosinella alba* Packard., *Lepidocyrtus lanuginosus* Gmelin.). Набор этих видов в исходных группировках определил полноту или обедненность функционирующего сообщества.

Все представители верхнеподстилочной жизненной формы (*Pogonognathellus flavescens* Tullb., *Entomobrya lanuginosa* Nicolet., *Isotoma viridis* Bour., *Isotoma sp.gr.olivacea* Tullb., *Orchesella flavescens* Bourlet.) или приуроченных к начальным этапам разложения растительных остатков (*Hypogastrura manubrialis* Tullb., *Hypogastrura* sp.) полностью исчезли из опада к концу 2-6-го месяцев его разложения.

Почвенные формы (*Isotomiella minor* Schöff., *Metaphorura krausbaueri* Börner., *Onychiurus furcifer* Börner., *Onychiurus sp.gr.armatus*, *Proisotoma minuta* Tullb., *Friesea mirabilis* Tullb., *Folsomia fimetaria* Linn.) начали увеличивать относительное и абсолютное обилие лишь при высокой степени разложения опада, не ранее 8-месячного срока экспозиции.

Отмечено, что после антропогенных нарушений почвенного покрова, целостности лесной подстилки полноценный видовой комплекс почвообитающих беспозвоночных во вновь формирующемся листовном опаде восстанавливается в течение 5-15 лет в зависимости от масштабов нарушений [Чернова, 1983], что определяет скорость и направления трансформации органического вещества мортмассы [Симонов, 2013, 2014].

#### ЛИТЕРАТУРА

- Симонов Ю.В.** Роль комплекса микроартропод в трансформации органического вещества лесной подстилки: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1984. 16 с.
- Симонов Ю.В.** Общие закономерности влияния микроартропод на трансформацию органического вещества почвы // Исследования в области биологии и методики ее преподавания: Межкафедральный сборник научных трудов. Вып. 1. Самара: Изд-во СГПУ, 2002. С. 113-119.
- Симонов Ю.В.** Трансформация органического углерода растительных остатков при нарушении сукцессионной смены видов ногохвосток // Изв. Самар. НЦ РАН. 2013. Т. 15, № 3 (1). С. 424-428.
- Симонов Ю.В.** Минерализация и гумификация органического вещества растительных остатков при участии коллембол в несвойственных для них условиях // Материалы Международной конференции (19-21 мая 2014, Самара-Тольятти). Самара; Тольятти: СГЭУ; Кассандра, 2014. С. 197-201.
- Чернова Н.М.** Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М.: Наука, 1977. 200 с.
- Чернова Н.М.** Принципы экологического анализа группировок микроартропод // Проблемы и методы биотической деструкции органических веществ в почве естественных биоценозов и агроценозов: Материалы III школы. Львов, 1982. С. 20-22.
- Чернова Н.М.** Структура и динамика населения микроартропод лесной подстилки // Роль подстилки в лесных биогеоценозах: Материалы Всесоюзного совещания. М.: Наука, 1983. С. 208-209.
- Чернова Н.М.** Биологическое разнообразие и структура почвенных сообществ // Проблемы почвенной зоологии: Материалы X Всесоюзного совещания. Новосибирск, 1991. С. 149-152.

# ПОПУЛЯЦИОННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ

© 2015 Ю.Г. Суетина, Н.В. Глотов

*Марийский государственный университет, Йошкар-Ола*

## POPULATION ONTOGENETIC STUDIES OF EPHRYTIC LICHENS

**Yulia G. Suetina, Nikolai V. Glotov**

*Mari State University, Yoshkar-Ola*

e-mail: suetina@inbox.ru

Популяционная концепция позволила существенно продвинуться в понимании процессов микроэволюции и экологических механизмов, определяющих жизнь растений и животных в природе. Очень много вопросов и сомнений возникает в отношении популяций микроорганизмов (включая сюда «по размерам» представителей самых разных таксономических групп). Вопрос же о популяционной структуре вида у лишайников только еще начинает обсуждаться [Fahselt, 1996; Progress..., 2000, Михайлова, 2004; Глотов, Суетина, 2005]. Здесь имеется много неясного и спорного, строго не определенного.

Под популяцией у лишайников понимают локальную группу талломов одного вида, более или менее пространственно отделенных от других таких же групп [Fahselt, 1996].

Единицей, наблюдаемой у лишайников в природе, является слоевище (таллом). Представляет ли собой слоевище один индивидуум (особь) в обычном понимании биолога или это – механическая смесь нескольких индивидуумов (генотипов)? Такого рода механические межвидовые гибриды у лишайников известны [Ott, 1987]. Небольшие скопления и даже одно слоевище не всегда являются особями, происходящими от одной диаспоры. Известно, что на начальных этапах онтогенеза два или несколько зачатков слоевища, соприкасаясь, могут сливаться и формировать одно слоевище (Werner, 1965). Слияние грибных гиф, выросших из нескольких спор, документировано у *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. [Ott, 1987], слияние соредий и образование единого слоевища – у видов *Hypogymnia* и *Physcia* [Schuster et al. 1985]. Разные генотипы грибов могут сосуществовать в одном слоевище *Cladonia chlorophaea* (Flörke ex Sommerf.) Spreng. [DePriest, 1993], *Parmotrema tinctorum* (Delise ex Nyl.) Hale [Mansournia et al., 2012]; у *X. parietina* в пределах одного слоевища могут присутствовать и разные генотипы водорослей [Dal Grande et al., 2012], у *Evernia mesomorpha* Nyl. это наблюдается иногда даже на одной ветви слоевища [Piercey-Normore, 2006].

При большой плотности определенного вида лишайника в изучаемом местобитании слоевища могут образовывать обширное скопление слоевищ, механически проникая друг в друга или просто тесно соприкасаясь, так что оказывается невозможным установить границы отдельных индивидуумов. Если при этом самостоятельность каждого слоевища-особи как функциональной единицы сохраняется, то возникающая сложность в проведении границ между особями – не более, чем техническая трудность. В случае микобионта лишайника может, однако, возникать и принципиальная трудность. Если гифы разных слоевищ срастаются, то мы получаем новую особь, генотип которой отличен от генотипов исходных слоевищ. На-

сколько часто это возможно у разных видов? в разных экологических условиях? Во всяком случае, для многих видов лишайников, выбирая подходящие объекты и подходящие местообитания, сегодня в первом приближении мы можем принимать в качестве единицы наблюдения отдельное слоевище.

При изучении популяций лишайников возникают проблемы выделения онтогенетически разнокачественных особей в пределах вида. Простым подходом является выделение размерных групп слоевищ, косвенно свидетельствующих о возрасте [Golm et al., 1993; Hestmark et al., 2005; Merinero et al., 2012], другой подход – выделение возрастно-некротических групп, в котором одновременно учитываются характеристики развития слоевищ и некроз слоевища [Goudie et al., 2011]; близок к нему подход с выделением функционально-возрастных групп [Михайлова, 2005]. Нами предложена концепция дискретного описания онтогенеза лишайников по аналогии с растениями [Работнов, 1950; Уранов, 1975]: отдельные этапы морфогенеза слоевища лишайников, соответствующие этим этапам процессы морфогенеза органов полового и вегетативного размножения являются качественными морфологическими критериями при выделении онтогенетических состояний слоевищ лишайников разных жизненных форм. Изменения того или иного признака под влиянием условий окружающей среды имеют характер приспособлений и могут быть различными на разных этапах онтогенеза.

В онтогенезе лишайников мы выделяем: 1. **Латентный период** – спора гриба (sp). 2. **Прегенеративный период**: прототаллус (pt) – мицелий гриба, протероталлус (prt) – объединение мицелия гриба с водорослью или зачаток слоевища. Это – начальные этапы развития, и их названия даются по Р. Вернеру [Werner, 1965]. Все последующие изменения в онтогенезе лишайников мы рассматриваем, как некие аналогии с онтогенезом растений и вводим соответствующие названия и их индексные обозначения: ювенильное состояние (j) – слоевище накипной жизненной формы (все лишайники проходят стадию накипного слоевища); имматурное состояние – формирование листоватого слоевища гомеомерной структуры и выроста кустистого слоевища с недифференцированными анатомическими слоями (im<sub>1</sub>), листоватого слоевища гетеромерной структуры и кустистого слоевища радиальной структуры (im<sub>2</sub>); виргинильное состояние – не полностью (v<sub>1</sub>) или полностью (v<sub>2</sub>) сформированное слоевище определенной жизненной формы, свойственной виду. 3. **Генеративный период**: молодое генеративное (g<sub>1</sub>), средневозрастное генеративное (g<sub>2</sub>), старое генеративное (g<sub>3</sub>) онтогенетические состояния. Подразделение генеративного периода на онтогенетические состояния мы проводим на основании изменения строения апотециев и ряда других дополнительно учитываемых качественных морфологических признаков у *X. parietina* [Суетина, 2001], *Physcia stellaris* (L.) Nyl. [Суетина, 2002], *Ramalina dilacerata* (Hoffm.) Vain. [Суетина, 2009], *Leptogium rivulare* (L.) Ach. [Суетина, Жданова, 2010], *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H.Wigg. [Суетина, Глотов, 2010]. Проблематичным оказывается выделение онтогенетических состояний генеративного периода у лишайников, размножающихся преимущественно вегетативно. Основным критерием разделения генеративного периода на онтогенетические состояния, может быть использовано изменение структуры изидий, как у *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf [Суетина, 2006] или соралий, как у *Ramalina farinacea* (L.) Ach. [Суетина, 2009], *Evernia prunastri* (L.) Ach. [Суетина, Ямбердова, 2010] *Usnea filipendula* Stirt. [Леушина, Суетина, 2010], *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. [Суетина, Глотов, 2014]. Следует подчеркнуть, что начало морфогенеза изидий и соралий не совпадает с началом морфогенеза апотециев. Если на слоевище отсутствуют апотеции, и выделение онтогене-



тических состояний проведено по морфогенезу изидий и соралий, такие слоевища мы называем потенциально генеративными ( $g_1v$ ,  $g_2v$ ,  $g_3v$ ). 4. **Постгенеративный период**: субсенильные (ss) и сенильные (s) онтогенетические состояния. Апотеции отсутствуют. Следует заметить, что сенильные слоевища у ряда эпифитных лишайников встречаются крайне редко. Одна из вероятных причин этого – отрыв слоевища от коры дерева и его разрушение на почве и снеговом покрове. Онтогенез может завершаться и в  $g_3$  состоянии, что является обычным явлением для *L. rivulare*, слоевища которого растут на периодически затопляемых весной основаниях деревьев в поймах рек [Суетина, Жданова, 2010]. Сокращение продолжительности онтогенеза до  $g_3$  состояния наблюдается в антропогенных условиях, например, у *X. parietina* [Суетина, 2001] и *P. stellaris* [Суетина, 2013].

Анализ онтогенетических (возрастных) спектров дает ценную информацию о состоянии популяции, нормах ее реакции на воздействие внешних факторов. Важным моментом является изучение динамики численности прегенеративной и генеративной частей популяции, процессов отмирания в разных онтогенетических группах. Основные тенденции их изменений в значительной мере определяют направление хода развития популяции в целом.

Основными факторами, влияющими на развитие лишайников, являются освещенность и влажность. В более освещенных и сухих мезоповышениях сосняков происходит более интенсивный рост слоевищ *P. furfuracea*, что приводит к их ускоренному развитию в онтогенезе. В таких условиях быстрее происходит старение слоевищ, что находит отражение в онтогенетических спектрах популяции с большей долей  $g_2v$  и  $g_3v$  групп. В условиях меньшей освещенности и большей влажности в мезопонижении сосняка брусничного более медленное развитие слоевищ объясняет отсутствие  $g_3v$ , ss и s особей.

Сравнение онтогенетических спектров популяции *H. physodes* в одном местообитании на разных форофитах показал, что онтогенетический спектр на липе сердцелистной характеризуется высокой долей потенциально генеративных особей, спектр на пихте сибирской отличается высокой долей прегенеративных особей, что обусловлено, вероятно, лучшей приживаемостью соредий и выживаемостью молодых особей. Анализ онтогенетической структуры популяции *R. farinacea* на разных высотах ствола дерева [Суетина, Ивашкина, 2009] показал, что заселение нижних участков ствола происходит за счет соредий слоевищ, растущих на верхних участках стволов деревьев. Изучение онтогенетической структуры с учетом жизненности слоевищ (шкала основана на повреждении слоевищ) дает дополнительную информацию о состоянии популяции. Для *E. prunastri* показано, что по сравнению с природными местообитаниями в городских условиях крайне низка доля особей  $v_1$  группы и отмечена высокая доля  $g_3v$  и ss особей. В городских условиях развитие особей на всех этапах онтогенеза проходит на более низких уровнях жизненности. В природных местообитаниях на завершающих этапах онтогенеза резкое снижение жизненности особей может быть вызвано избыточным освещением (Суетина, Ямбердова, 2010).

Статистический анализ онтогенетических спектров связан с методическими сложностями. Дело в том, что суммарный спектр, например, спектр на форофите липа, получается путем суммирования спектров отдельных деревьев. Эта процедура предполагает, что спектры на отдельных деревьях липы статистически значимо не различаются. Однако анализ обширных данных по природным популяциям *E. prunastri*, *H. physodes*, *P. furfuracea* показывает, что спектры на разных деревьях в пределах одного местообитания очень сильно варьируют.

В настоящее время разработаны адекватные методы статистического анализа для сравнения онтогенетических спектров: сравнение параметров спектров, применение метода главных компонент и метода регрессии для упорядоченных классов [Глотов и др., 2014; Иванов, 2014; Glotov et al., 2015].

#### ЛИТЕРАТУРА

- Глотов Н.В., Софронов Г.Ю., Иванов С.М., Теплых А.А., Суетина Ю.Г.** Онтогенетические спектры популяций эпифитного лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf // Современные проблемы науки и образования. 2014. № 3. URL: <http://www.science-education.ru/117-13744>.
- Глотов Н.В., Суетина Ю.Г.** О популяциях у лишайников // Регионология. 2005. Прил. № 6. С. 224-230.
- Иванов С.М.** Анализ онтогенетических спектров гетерогенных популяций: Дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2014. 118 с.
- Леухина Ю.А., Суетина Ю.Г.** Популяционное исследование кустистого лишайника *Usnea filipendula* Stirton // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: Материалы Всероссийской конфер. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т., 2010. С. 195-197.
- Михайлова И.Н.** Популяционная биология лишайников: проблемы и перспективы // Методы популяционной биологии: Сб. матер. VII Всерос. популяционного семинара. Ч. 2. Сыктывкар, 2004. С. 96-101.
- Михайлова И.Н.** Анализ субпопуляционных структур эпифитных лишайников (на примере *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) // Вест. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 1. (9). С. 124-134.
- Работнов Т.А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.: АН СССР, 1950. Вып. 6. С. 7-204.
- Суетина Ю.Г.** Онтогенез и структура популяции *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в различных экологических условиях // Экология. 2001. № 3. С. 203-208.
- Суетина Ю.Г.** Онтогенез и изменчивость морфометрических признаков лишайника *Physcia stellaris* (L.) Nyl. в городской среде // Экологическая ботаника: наука, образование, прикладные аспекты: Международная научная конф.: Программа и тез. докл. Сыктывкар: Изд-во Сыкт. ун-та, 2002. С. 223-224.
- Суетина Ю.Г.** Онтогенез и жизненность слоевищ лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы: Материалы международной научной конференции, посвященной 200-летию Казанской ботанической школы. Казань, 2006. С. 222-224.
- Суетина Ю.Г.** Популяционно-онтогенетические исследования видов рода *Ramalina* Ach. // Изучение грибов в биогеоценозах: Сб. материалов V Международной конференции. Пермь: Перм. гос. пед. ун-т, 2009. С. 340-342.
- Суетина Ю.Г.** Структура популяции эпифитного лишайника *Physcia stellaris* (L.) Nyl. на территории г. Йошкар-Олы // Изв. Самар. НЦ РАН, 2013. Т. 15, № 3 (2). С. 796-798.
- Суетина Ю.Г., Глотов Н.В.** Онтогенез и морфогенез кустистого лишайника *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H.Wigg. // Онтогенез. 2010. Т. 41, № 1. С. 1-8.
- Суетина Ю.Г., Глотов Н.В.** Изменчивость признаков в онтогенезе эпифитного лишайника *Hurogymnia physodes* (L.) Nyl. // Онтогенез. 2014. Т. 45, № 3. С. 201-206.
- Суетина Ю.Г., Жданова О.А.** Онтогенетическая структура популяции редкого лишайника лептогиума приречного (*Leptogium rivulare* (L.) Ach.) // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: Материалы конференции по итогам НИР за 2010 год. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2011. С. 232-235.
- Суетина Ю.Г., Ивашкина Е.И.** Распределение слоевищ по стволу липы сердцелистной и структура популяции *Ramalina farinacea* (L.) Ach. // Научные труды государст-

- венного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 4. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2009. С. 166-171.
- Суетина Ю.Г., Ямбердова Е.И.** Онтогенез и возрастнo-виталитетная структура популяции лишайника *Evernia prunastri* (L.) Ach. // Вестн. Удмуртского гос. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 2010. Вып. 3. С. 44-52.
- Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7-34.
- Dal Grande F., Widmer I., Wagner H.H., Scheidegger C.** // Vertical and horizontal photobiont transmission within populations of a lichen symbiosis // *Molecular Ecology*. 2012. V. 21, No. 13. P. 3159-3172.
- DePriest P.T.** Small subunit rDNA variation in a population of lichen fungi due to optional group-I introns // *Gene*. 1993. V. 134. P. 67-74.
- Fahselt D.** *Individuals, Populations and Population Ecology*. Cambridge: Univ. Press, 1996. P. 181-198.
- Glotov N.V., Sofronov G.Yu., Ivanov S.M. et al.** The analysis of ontogenetic spectrum of heterogeneous population // *Biological Systems, Biodiversity, and Stability of Plant Communities* / L.I. Weisfeld et al. (Eds.). Waretown (NJ): Apple Academic Press, 2015. (in press).
- Golm G.T., Hill P.S., Wells H.** Life expectancy in a Tulsa cemetery: growth and population structure of the lichen *Xanthoparmelia cumberlandia* // *Amer. Mid. Nat.* 1993. V. 129. P. 373-383.
- Goudie R.I., Scheidegger C., Hanel C. et al.** New population models help explain declines in the globally rare boreal felt lichen *Erioderma pedicellatum* in Newfoundland // *Endangered Species Research*. 2011. V. 13. P. 181-18.
- Hestmark G., Skogesal O., Skullerud Ø.** Growth, population density and population structure of *Cetraria nivalis* during 240 years of primary colonization // *Lichenologist*. 2005. V. 37, No. 6. P. 535-541.
- Mansournia M.R., Wu B., Matsushita N., Hogetsu T.** Genotypic analysis of the foliose lichen *Parmotrema tinctorum* using microsatellite markers: association of mycobiont and photobiont, and their reproductive modes // *Lichenologist*. 2012. V. 44, No. 3. P. 419-440.
- Merinero S., Martinez I., Rubio-Salcedo M.** *Lobaria scrobiculata*, a threatened species: insight population dynamics // *Lichens: From Genome to Ecosystems in a Changing World*. Book of abstracts. The 7<sup>th</sup> Symposium of the International Association for Lichenology. Bangkok (Thailand): Ramkhamhaeng Univ. Press, 2012. P. 8.
- Ott S.** Reproductive strategies in lichens // *Progress and Problems in Lichenology in the Eighties*. *Bibl. Lichenol.* 1987. V. 25. P. 81-93.
- Piercey-Normore M.D.** The lichen-forming ascomycete *Evernia mesomorpha* associates with multiple genotypes of *Trebouxia jamesii* // *New Phytologist*. 2006. V. 169. P. 331-344.
- Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Millennium: The Fourth IAL Symposium*. Barcelona, 2000. P. 132-136.
- Schuster G., Ott S., Jahns H.M.** Artificial cultures of lichens in the natural environment // *Lichenologist*. 1985. V. 17. P. 247-253.
- Werner R.G.** Une union singuliere dans le Monde vegetal // *Bull. Acad. Soc. Lorr. Sci.* 1965. V. 5. P. 103-122.

# ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ОРХИДЕЙ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

© 2015 И.В. Суюндуков

*Сибайский институт (филиал) Башкирского  
государственного университета, Сибай*

## DEMOGRAPHIC CHARACTERISTICS OF COENOPULATIONS OF ORCHIDS IN SOUTH URAL

**Ilgiz V. Suyundukov**

*Sibai Institute (branch) of the Bashkir State University, Sibai*

e-mail: sujundukov11@mail.ru

При проведении комплексных исследований особенностей биологии орхидей на Южном Урале нами были изучены и их демографические характеристики: численность и онтогенетические спектры ценопопуляций (ЦП).

Исследования проводили в период 1999-2013 гг. в различных природно-климатических и эколого-фитоценологических условиях Республики Башкортостан. Район исследования охватил три природных региона республики: Башкирское Предуралье (Месягутовская лесостепь), Южный (горный) Урал, Башкирское Зауралье. Ценопопуляционными исследованиями был охвачен 21 вид орхидных. Изученные орхидеи по типу запасяющих подземных органов можно разделить на две группы (по классификации И.В. Татаренко [1996]): орхидные со стеблекорневыми тубероидами (5 видов рода *Dactylorhiza*, *Gymnadenia conopsea*, *Herminium monorchis*, *Neottianthe cucullata*, *Orchis militaris*, *O. ustulata*, *Platanthera bifolia*), корневищные виды (4 вида рода *Cypripedium*, 3 вида рода *Epipactis*, *Goodyera repens*, *Listera ovata*, *Neottia nidus-avis*). Всего было исследована 141 ЦП, из которых 73 ЦП относились к видам со стеблекорневыми тубероидами, остальные 68 ЦП – к видам, подземные органы которых представлены корневищем.

Ценопопуляционные исследования проводили в соответствии с имеющимися методиками [Смирнова и др., 1976; Заугольнова и др., 1988; Злобин, 1989; Блинова, 2009; Злобин и др., 2013 и др.]. Выделяли следующие онтогенетические состояния особей: ювенильные, имматурные, взрослые вегетативные (виргинильные и/или временно нецветущие особи), генеративные. Под численностью ЦП понимали общее число побегов на всей площади исследования. В качестве счетной единицы у корневищных орхидей использовали надземный побег, который считался «условной особью». У видов со стеблекорневыми тубероидами счетной единицей являлась особь.

На Южном Урале онтогенетические спектры ЦП орхидей со стеблекорневыми тубероидами полночленные, лишь в ЦП *Orchis ustulata* отсутствуют особи молодых возрастных состояний (табл. 1).

Характерной особенностью многих видов (виды рода *Dactylorhiza*, *Gymnadenia conopsea*, *Neottianthe cucullata*, *Platanthera bifolia*) является преобладание в онтогенетических спектрах большинства их ценопопуляций генеративных особей, что является одним из положительных факторов, способствующим достижению более высоких демографических показателей. Для ЦП некоторых видов (*Herminium monorchis*, *Orchis militaris*), обладающих выраженной R-стратегией, в условиях Южного Урала установлены левосторонние онтогенетические

спектры. Для многих орхидей выявлена положительная зависимость между эколого-фитоценотической амплитудой видов и шириной зоны базового спектра ценопопуляций. Произрастание вида в разнообразных эколого-фитоценотических условиях приводит к значительным колебаниям относительной численности растений разного онтогенетического состояния.

Таблица 1.

**Демографические характеристики ценопопуляций орхидей со стеблекорневыми тубероидами на Южном Урале**

№, п/п	Вид (число исследованных ЦП)	Численность особей в ЦП, шт., <i>min-max</i> (характерная численность для вида)	Базовый спектр ( <i>j:im:v:g</i> ), %
1.	<i>Dactylorhiza incarnata</i> (9)	35-12 000 (тысячи)	5:17:27:51
2.	<i>D. fuchsii</i> (7)	2-1236 (десятки, редко сотни)	21:20:15:44
3.	<i>D. hebridensis</i> (4)	72-40 000 (тысячи)	6:36:20:39
4.	<i>D. ochroleuca</i> (1)	150	-
5.	<i>D. russowii</i> (2)	130-200	21:47:3:29
6.	<i>Gymnadenia conopsea</i> (12)	6-143 (десятки)	1:10:24:65
7.	<i>Herminium monorchis</i> (4)	79-1800 (сотни)	23:42:22:13
8.	<i>Neottianthe cucullata</i> (7)	15-92	9:17:25:48
9.	<i>Orchis militaris</i> (8)	64-35 000 (тысячи)	34:28:18:20
10.	<i>O. ustulata</i> (7)	2-16	0:0:12:88
11.	<i>Platanthera bifolia</i> (13)	5-214 (десятки)	13:34:23:30

Ценопопуляции многих тубероидных орхидей характеризуются локальной пространственной организацией, численность их обычно составляет десятки, редко сотни особей. К таким видам относятся: *Dactylorhiza fuchsii*, *D. ochroleuca*, *D. russowii*, *Gymnadenia conopsea*, *Herminium monorchis*, *Neottianthe cucullata*, *Orchis ustulata*, *Platanthera bifolia*. Только ЦП трех видов – *Dactylorhiza incarnata*, *D.hebridensis*, *Orchis militaris*, ценоценотически связанные с лугами или прибрежными галечниками, относились к локально-континентальному типу, численность их часто составляет несколько тысяч особей.

Ценопопуляции корневищных видов в большинстве случаев являются малочисленными, насчитывающими обычно десятки, редко сотни особей (табл. 2). Лишь ЦП длиннокорневищных видов *Cypripedium guttatum*, *Epipactis palustris*, *Listera ovata*, а также короткокорневищный *Cypripedium calceolus* в благоприятных условиях могут образовать крупные ценопопуляции, достигающие сотни или тысячи особей. Однако, случаи конкурентной стратегии, когда орхидеи в растительных сообществах достигают положения доминанта или субдоминанта, на Южном Урале единичны. Онтогенетические спектры ценопопуляций корневищных видов правосторонние, часто неполночленные в связи с отсутствием ювенильных, иногда имматурных особей.

Таким образом, численность и характер онтогенетических спектров ЦП орхидей зависят от типа жизненных форм видов. Большинство ЦП видов со стеблекорневыми тубероидами характеризуется большей численностью, полночленными онтогенетическими спектрами. Для ценопопуляций корневищных видов, по сравнению с тубероидными орхидеями, характерна меньшая численность, во многих случаях неполночленные и правосторонние онтогенетические спектры.

Таблица 2.

**Демографические характеристики ценопопуляций  
корневищных видов на Южном Урале**

<b>№, п/п</b>	<b>Вид (число исследованных ЦП)</b>	<b>Численность особей в ЦП, шт., <i>min-max</i> (характерная численность для вида)</b>	<b>Базовый спектр (<i>j:im:v:g</i>), %</b>
1.	<i>C. calceolus</i> (15)	5 - несколько тыс. (десятки)	5:12:44:39
2.	<i>C. guttatum</i> (11)	22-600 (сотни)	5:27:54:15
3.	<i>C. macranthon</i> (2)	9-54	5:4:40:51
4.	<i>C. x ventricosum</i> (3)	6-72	0:0:38:62
5.	<i>Epipactis atrorubens</i> (3)	60-640	0:15:50:35
6.	<i>E. helleborine</i> (7)	18-77 (десятки)	0:9:23:68
7.	<i>E. palustris</i> (5)	25-60 000 (тысячи)	1:11:64:24
8.	<i>Goodyera repens</i> (8)	60-244 (десятки)	1:15:51:33
9.	<i>Listera ovata</i> (2)	20 - несколько тыс.	5:20:45:30
10.	<i>Neottia nidus-avis</i> (9)	19-62 (десятки)	3:16:14:67

**ЛИТЕРАТУРА**

- Блинова И.В.** Биология орхидных на северо-востоке Фенноскандии и стратегии их выживания на северной границе распространения: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2009. 44 с.
- Заугольнова Л.Б., Жукова А.А., Комаров А.С., Смирнова О.В.** Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
- Злобин Ю.А.** Принципы и методы изучения ценопопуляций растений. Казань, 1989. 146 с.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А.** Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. и др.** Ценопопуляции растений (основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. 214 с.
- Татаренко И.В.** Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 207 с.

**СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ И СООТНОШЕНИЕ ПОКАЗАТЕЛЕЙ  
ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ ЛИСТЬЕВ И ЖИЗНЕННОГО  
СОСТОЯНИЯ ДЕРЕВЬЕВ *BETULA PENDULA* ROTH.  
В УСЛОВИЯХ УФИМСКОГО ПРОМЫШЛЕННОГО ЦЕНТРА**

© 2015 О.В. Тагирова<sup>1</sup>, А.Ю. Кулагин<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Башкирский государственный педагогический  
университет им. М. Акмуллы, Уфа*

<sup>2</sup>*Уфимский Институт биологии РАН, Уфа*

**SEASONAL CHANGES AND CORRELATION OF INDEXES  
OF FLUCTUATION ASYMMETRY OF LEAVES AND VITAL  
STATE OF TREES *BETULA PENDULA* ROTH.  
IN THE CONDITIONS OF UFA INDUSTRIAL CENTER**

**Olesya V. Tagirova<sup>1</sup>, Alexey Yu. Kulagin<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Akmulla Bashkirian State Pedagogical University, Ufa*

<sup>2</sup>*Ufa Institute of Biology of the RAS, Ufa*

e-mail: oleyi@mail.ru coolagin@list.ru

Вопросы оценки последствий антропогенных воздействий на окружающую среду и реакции биоты на загрязнение атмосферы, водных и почвенных ресурсов не теряют актуальности более 50 лет. Современные промышленные центры – это крупные города с индивидуальной историей становления, а специфика современного состояния обуславливается комплексом природно-климатических условий, особенностями загрязнения окружающей среды и социально-экономической обстановкой.

Одним из показателей комфортности жизни в современном городе выступает наличие естественных и искусственных зеленых насаждений. Городское озеленение проводится при использовании комплекса методов по оценке состояния отдельных деревьев и насаждений и обоснованию практических мероприятий по поддержанию городских лесных насаждений в надлежащем состоянии [Мониторинг состояния среды..., 2014]. В качестве работоспособных зарекомендовали подходы, основанные на оценке относительного жизненного состояния древесных насаждений [Алексеев, 1990] и на оценке степени асимметричности биологических объектов [Захаров, Крысанов, 1996; Захаров, 1997; Захаров, Кларк, 1993; Захаров и др., 2000].

Одной из основных проблем промышленных центров является увеличение объемов выбросов загрязняющих веществ в атмосферу, с чем связана деградация лесных насаждений, снижение продолжительности отдельных деревьев и насаждений. На территории Уфимского промышленного центра (УПЦ) на сети пробных площадей (ПП) был проведен анализ относительного жизненного состояния насаждений и дендрэкологические исследования березы повислой (*Betula pendula* Roth.) [Методы фенологических наблюдений..., 1966; Сукачев, 1966; Клейн, Клейн, 1974; Методы изучения лесных..., 2002]. Установлено, что в условиях выраженного техногенного загрязнения насаждения березы относятся к категории «здоровые», «ослабленные» и «сильно ослабленные» [Тагирова, Кулагин, 2011; Тагирова, Кулагин, 2012]. Цель настоящего исследования – охарактеризовать сезонные изменения и соотношение показателей флуктуирующей асимметрии листьев и жизненного состояния деревьев березы в условиях УПЦ.

В качестве базовых избраны два насаждения, произрастающие в контрастных лесорастительных условиях [Государственный доклад о состоянии..., 2013; Мониторинг состояния среды..., 2014].

**ПП I** расположена вблизи Новоуфимского нефтеперерабатывающего завода на территории Орджоникидзевского района общей площадью 14550,5 га. Площадь лесного фонда составляет 1800 га, озелененная территория района – 12,3%. На территории Орджоникидзевского района сосредоточено самое большое количество промышленных предприятий – 29. **ПП II** расположена в микрорайоне Затон в сквере «Волна» на территории Ленинского района общей площадью 7135,02 га. Площадь лесного фонда составляет 2947 га, озелененная территория района – 41,3%. На территории Ленинского района сосредоточено 8 промышленных предприятий.

Проведен анализ относительного жизненного состояния насаждений на ПП. В июле-октябре 2013 г. был произведен отбор листьев березы на территории Уфимского промышленного центра. Для определения морфологических признаков, используемых для оценки стабильности развития березы повислой на каждой ПП было пронумеровано 10 деревьев и с каждого дерева в течение вегетационного сезона ежемесячно отбирались образцы листьев (по 20-30 шт.). При сборе и обработке фактического материала руководствовались апробированной методикой [Захаров и др., 2000].

На основании полученных материалов (табл. 1) установлено, что относительное жизненное состояние деревьев березы повислой на ПП I «ослабленное». Густота кроны на территории ПП I составляет 55-65%. Наличие на стволе мертвых сучьев – от 20% до 40%; степень повреждения листьев токсикантами и насекомыми составляет 30-40%. Также имеются энтомопоражения стволов деревьев (кладка яиц, стволовые заселения), фитопатологические повреждения (образование на стволе плодовых тел грибов) и сухoverшинность. На данном участке древесные породы имеют плохо сформированную крону, стволы плохо очищаются от мертвых сучьев.

Относительное жизненное состояние березы повислой ПП II оценено как «здоровое». Густота кроны составляет 85-90%. Наличие на стволе мертвых сучьев – от 10% до 15%; степень повреждения листьев токсикантами и насекомыми составляет 5-10%. Сухoverшинность деревьев не выражена.

Таблица 1

**Характеристика диагностических признаков и показатели жизненного состояния насаждений березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в условиях Уфимского промышленного центра**

№ ПП	Густота кроны, %	Наличие на стволе мертвых сучьев, %	Степень повреждения листьев, %	L <sub>N</sub> , %
I	55 - 65	20 - 40	30 - 40	54,5
II	85 - 90	10 - 15	5 - 10	86,5

Анализ морфологических особенностей листовых пластин березы повислой позволил установить, что для деревьев на ПП I в июле месяце величина асимметрии составляет 0,067. Меньшие значения величины асимметрии (0,040-0,053) отмечены для деревьев на ПП II. Значения показателей асимметричности листьев для деревьев на ПП I в течение вегетационного периода могут быть связаны с повышенным уровнем загрязнения окружающей среды (табл. 2).



**Морфометрические признаки листовой пластины  
березы повислой (*Betula pendula* Roth.) на ПП I и ПП II.  
Показатели асимметрии листовых пластин березы повислой за 2013 г.**

Месяц	Величина асимметрии ПП I	Величина асимметрии ПП II
Июнь	0,064	0,042
Июль	0,067	0,047
Август	0,053	0,045
Сентябрь	0,054	0,040
Октябрь	0,065	0,053

Был проведен факторный дисперсионный анализ для выбора величин флуктуирующей асимметрии отдельных метрических признаков листовых пластин, характерных для данных участков. При выявлении различий по 1 признаку (ширина половинок листа) между средними двух пробных площадей (ПП I и ПП II) с помощью непарного критерия Стьюдента выяснили, что различия есть в июне и октябре месяцах. Рассмотренные различия дисперсий сравниваемых групп (ПП I и ПП II) с помощью F-критерия показали, что различий нет.

При выявлении различий по 2 признаку (длина второй жилки второго порядка от основания листа) между средними двух пробных площадей (ПП I и ПП II) с помощью непарного критерия Стьюдента выяснили, что различия есть в июне и сентябре месяцах. Рассмотренные различия дисперсий сравниваемых групп (ПП I и ПП II) с помощью F-критерия показали, что различия явно выражены в следующих месяцах: июле, сентябре и октябре. Соответственно, при обнаружении различий по двум критериям (t и F) был выделен один месяц – сентябрь.

При выявлении различий по 3 признаку (расстояние между основаниями первой и второй жилок второго порядка) между средними двух пробных площадей (ПП I и ПП II) с помощью непарного критерия Стьюдента выяснили, что различия есть в следующих месяцах: июне, июле, августе, сентябре, октябре. Рассмотренные различия дисперсий сравниваемых групп (ПП I и ПП II) с помощью F-критерия показали, что различия явно выражены в следующих месяцах: июне, июле, октябре. Соответственно, при обнаружении различий по двум критериям (t и F) было выделено три месяца – июнь, июль, октябрь.

При выявлении различий по 4 признаку (расстояние между концами первой и второй жилок второго порядка) между средними двух пробных площадей (ПП I и ПП II) с помощью непарного критерия Стьюдента выяснили, что различия есть в сентябре месяце. Рассмотренные различия дисперсий сравниваемых групп (ПП I и ПП II) с помощью F-критерия показали, что различия явно выражены в следующих месяцах: июле, сентябре. Соответственно, при обнаружении различий по двум критериям (t и F) был выделен один месяц – сентябрь.

При выявлении различий по 5 признаку (угол между главной жилкой и второй от основания жилкой второго порядка) между средними двух пробных площадей (ПП I и ПП II) с помощью непарного критерия Стьюдента установлено, что различия есть в следующих месяцах: июне и июле. Рассмотренные различия дисперсий сравниваемых групп (ПП I и ПП II) с помощью F-критерия показали, что

различия явно выражены в следующих месяцах: июне и июле. Соответственно, при обнаружении различий по двум критериям ( $t$  и  $F$ ) было выделено два месяца:  $t$  – июнь и  $F$  – июль.

При анализе полученных данных с помощью непарного критерия Стьюдента при выявлении различий признаков в течение вегетационного периода наибольшее количество признаков выявлено в июне месяце. Однако, проявление 4-го признака (расстояние между концами первой и второй жилок второго порядка) происходит только в сентябре месяце, тогда как другие признаки в течение исследований то появляются, то исчезают (табл. 3).

Таблица 3.

**Анализ показателей асимметрии листовых пластин березы повислой (*Betula pendula* Roth.) с использованием непарного критерия Стьюдента**

Признак	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
1	+	-	-	-	+
2	+	-	-	+	-
3	+	+	+	+	+
4	-	-	-	+	-
5	+	+	-	-	-

Рассмотренные показатели дисперсий сравниваемых групп (ПП 1 и ПП 11) с помощью  $F$ -критерия позволяют отметить, что различия явно выражены в июле месяце (по 2-му, 3-му, 4-му, 5-му признакам). Тогда, как первый признак практически не проявляется на протяжении вегетационного периода (табл. 4).

Таблица 4.

**Различия дисперсий сравниваемых групп деревьев березы повислой (*Betula pendula* Roth.) (ПП I и ПП II) с помощью  $F$ -критерия**

Признак	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
1	-	-	-	-	-
2	-	+	-	+	+
3	+	+	-	-	+
4	-	+	-	+	-
5	+	+	-	-	-

Анализ результатов исследований свидетельствует о том, что сезонная динамика формирования листа березы повислой нарушена. Лист формируется с отклонениями, что отражает реакцию растений на стресс-фактор. К числу наиболее информативных следует отнести 3 признак листовой пластины березы повислой – расстояние между основаниями первой и второй жилок второго порядка

Комплексное использование методов оценки жизненного состояния насаждений (деревьев) и показателей флуктуирующей асимметрии листьев березы повислой (*Betula pendula* Roth.) дает возможность получить адекватную картину сезонных изменений состояния деревьев в условиях Уфимского промышленного центра.

Исследования выполнены при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологические ресурсы» (2012-2014 гг.); гранта РФФИ №11-04-97025, гранта Академии наук Республики Башкортостан № 40/30-П (2011-2013 гг.), гранта МОН РФ №01201276782 (2012-2013 гг.).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В.А.* Некоторые вопросы диагностики и классификации поврежденных загрязнением лесных экосистем // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука, 1990. С. 38-54.
- Государственный доклад о состоянии природных ресурсов и окружающей природной среды Республики Башкортостан в 2012 году. Уфа: МПР РБ, 2013. 319 с.
- Захаров В.М.* Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 161 с.
- Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И. и др.* Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр экологической политики России. 2000. 68 с.
- Захаров В.М., Кларк Д.М.* (ред). Биотест: Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Москов. отд. Международного фонда «Биотест», 1993. 68 с.
- Захаров В.М., Крысанов Е.Ю.* (ред.). Последствия Чернобыльской катастрофы: Здоровье среды. М.: Центр экол. политики России, 1996. 170 с.
- Клейн Р.М., Клейн Д.Т.* Методы исследования растений. М.: Колос, 1974. 527 с.
- Методы изучения лесных сообществ / Под ред. д.б.н., профессора В.Т. Ярмишко. СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002. 240 с.
- Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. М.-Л.: Наука, 1966. 103 с.
- Мониторинг состояния среды обитания и здоровья населения городского округа город Уфа Республики Башкортостан / Под ред. д.б.н., профессора А.А.Кулагина. Уфа: Изд-во БГПУ, 2014. – 250 с.
- Сукачев В.Н.* Программа и методика биогеоэкологических исследований. М.: Наука, 1966. 333 с.
- Тагирова О.В., Кулагин А.Ю.* Современное состояние и перспективы расширения лесных насаждений зеленой зоны Уфимского промышленного центра // Изв. Самар. НЦ РАН. 2011. Т. 13. № 5 (2). С. 235-238.
- Тагирова О.В., Кулагин А.Ю.* Эколого-биологическая характеристика и перспективы использования древесных растений в насаждениях г. Уфы // Труды института биоресурсов и прикладной экологии. Вып. 10. Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2012. С. 102-110.

# ПОПУЛЯЦИОННЫЙ АНАЛИЗ ДИКИХ ФИЛИППИНСКИХ ПЧЕЛ (БОЛЬШОЙ ИНДИЙСКОЙ ПЧЕЛЫ [*APIS DORSATA*])

© 2015 А.Н. Талипов<sup>1</sup>, С.И. Янтурин<sup>2</sup>

Зауральский филиал Башкирского государственного аграрного университета, Сибай

Сибайский институт (филиал) Башкирского государственного университета, Сибай

## POPULATION ANALYSIS OF PHILIPPINE WILD BEES (LARGE INDIAN BEES [*APIS DORSATA*])

Abdulhai N. Talipov, Safar I. Yanturin

Trans-Ural Branch of the Bashkir State Agricultural University, Sibay

Sibai Institute (branch) of the Bashkir State University, Sibai

e-mail: [ecologiasibgu@mail.ru](mailto:ecologiasibgu@mail.ru)

Одному из авторов удалось совершить поездку на Филиппинские острова 2013-2014 гг.; последняя поездка совпала с периодом зимовки пчел, что позволило привести образцы местных диких пчел. Ниже приведем результаты изучения морфометрических признаков рабочих пчел. Измерения проведены согласно общепризнанных методик [Алпатов, 1948]. Рассматривались абсолютные значения параметров, размах их изменчивости (через коэффициент вариации),

Большая индийская пчела, гигантская индийская пчела (*Apis dorsata*), насекомое рода настоящих пчел. Обитает в Южной и Юго-Восточной Азии. Пчелы и трутни одинаковых размеров. Число особей в семье достигает 10-15 тысяч. Строит на ветвях деревьев один большой двусторонний вертикальный сот длиной 2 м, шириной 0,6 м. Сот содержит 4-10 кг меда. Проба на отбор насчитывает около 30-35 рабочих пчел.

Промеры размера хоботка приведены на рис. 1. Точная количественная характеристика этого признака получается при сложении указанных промеров ( $a + b$ ). Длину хоботка измеряют при 20 кратном увеличении от основания подбородка до вершины языка. После математической обработки получают среднее значение длины хоботка в пробе. Этот признак незаменим при определении породной принадлежности пчел. Признак подвержен сезонным изменениям, что необходимо учитывать во избежание ошибок.

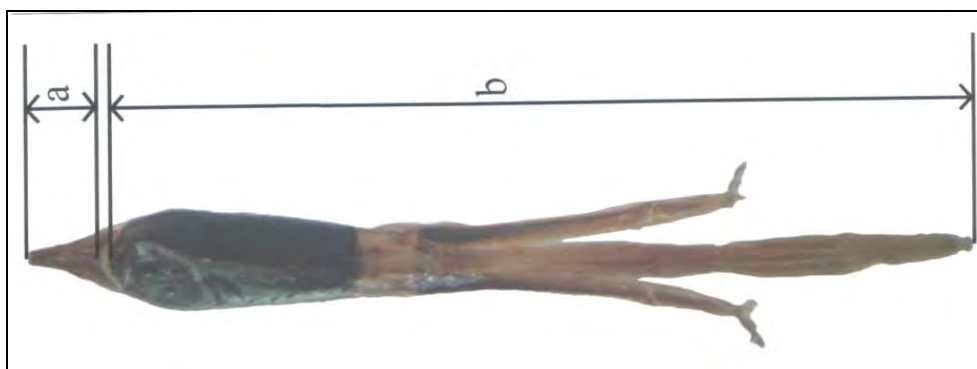
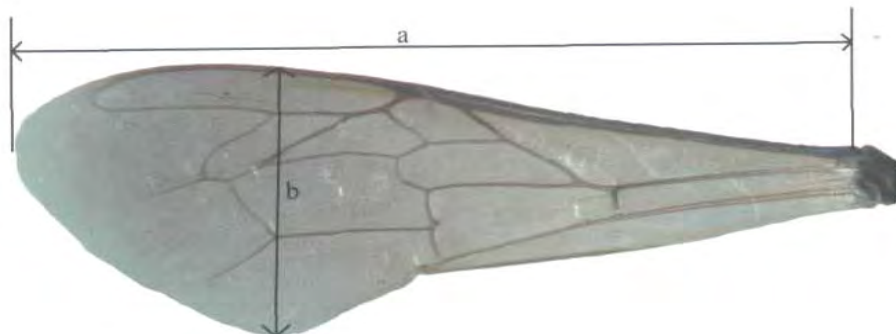


Рис. 1. Длина хоботка.

Промеры размеров крыла приведены на рис. 2. Длина переднего крыла «а» измеряется от наивысшей точки на его основании до противоположного края по наибольшей оси, а ширина «в» – перпендикулярно этой оси в наиболее широкой его части. Данные о размерах крыла также необходимы для определения породной принадлежности пчел.

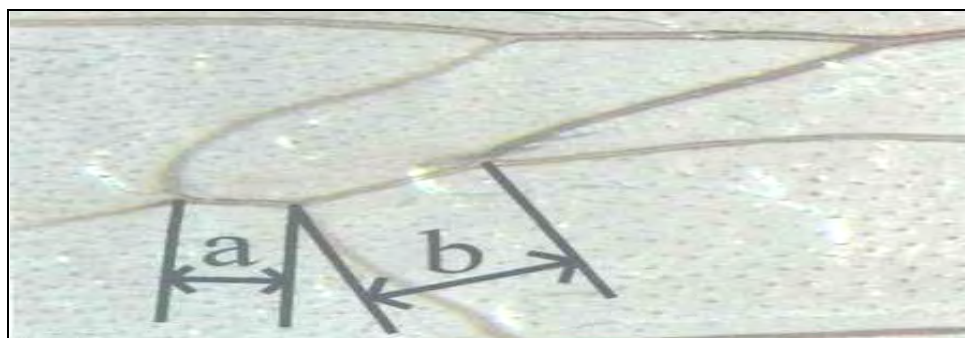


**Рис. 2.** Длина «а» и ширина «в» правого переднего крыла.

3. *Кубитальный индекс.* Жилки – механическая опора крыла. Каждая жилка в зависимости от её расположения на крыле имеет определённое название. Кубитальная жилка отходит от середины крыла и тянется вдоль почти до конца. Эта жилка образует кубитальную ячейку. Кубитальный индекс определяется отношением длины жилки «а» к длине жилки «б» третьей кубитальной ячейки переднего крыла и выражается в процентах (рис. 3.).

$$\text{Куб. инд.} = \frac{a}{b} * 100\% ;$$

Признак изучается для определения породной принадлежности пчел, практически не подвержен сезонным изменениям, слабо коррелирует с остальными экстерьерными признаками.



**Рис. 3.** Длина жилки «а» и длина жилки «б» третьей кубитальной ячейки переднего правого крыла.

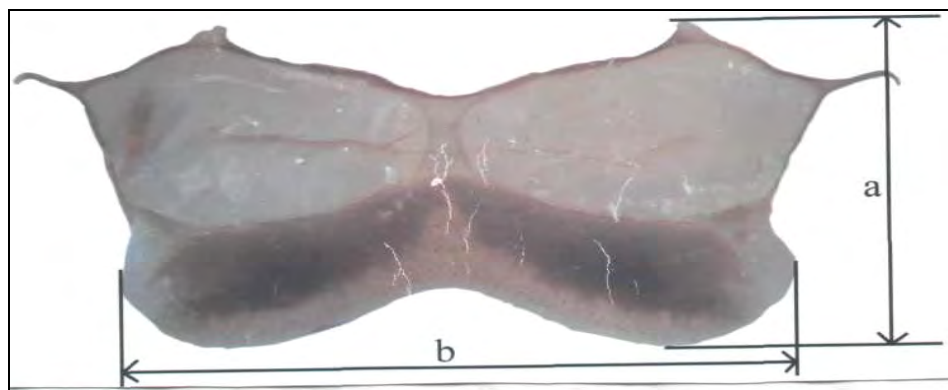
Порядок исчисления длины и ширины третьего стернита показаны на рис. 4. Каждый брюшной сегмент состоит из двух полуколец: спинного (тергита) и брюшного (стернита). Длину тергита (как и стернита) принято брать по оси тела пчелы, в

связи, с чем она оказывается меньше ширины. Ширину удобнее определять не абсолютную, а условную, как расстояние между выступами тергита. Размеры третьего тергита хорошо коррелируют с общими размерами и массой тела пчел и могут служить надежными критериями для определения породной принадлежности пчел и их качества.



**Рис. 4. Порядок исчисления тергита и стернита.**

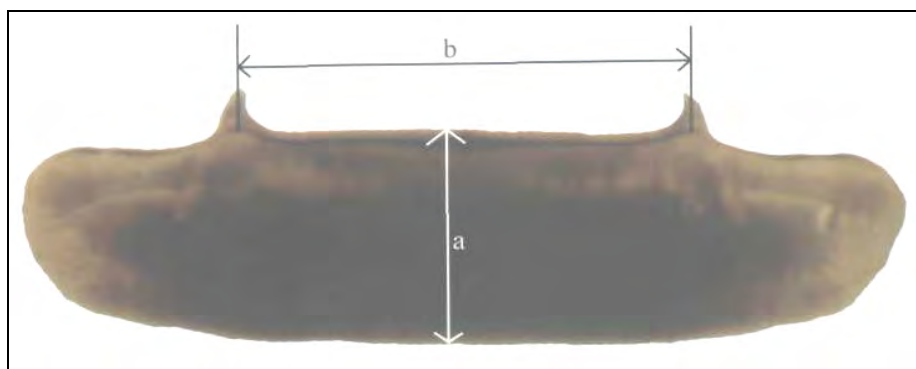
4. *Длина и ширина третьего стернита.* Брюшные стерниты по сравнению с тергитами – меньшего размера. Края их входят под края тергитов. Они слабо хитинизированы, поэтому отделять их следует друг от друга с большой осторожностью. Длину (а) и ширину (в) стернита измеряют приведенном на рис. 5.



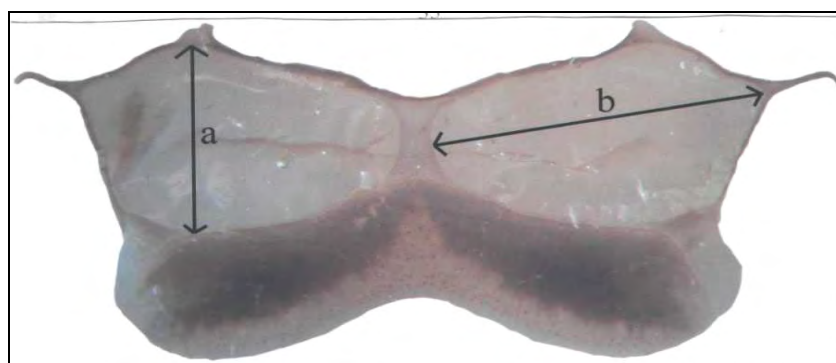
**Рис. 5. Длина «а» и ширина «в» стернита.**

5. *Длина и ширина третьего тергита.* Длину тергита «а» принято брать по оси тела пчелы, в связи с чем она оказывается меньше ширины. Ширину «в» третьего тергита удобнее определять не абсолютную, а условную, как расстояние между выступами тергита (рис. 6).

6. *Длина и ширина воскового зеркальца.* Промеры выполняют на третьем стерните (рис. 7 а, в.). При этом толщина окаймляющего зеркальца не должна учитываться, точки отсчета необходимо брать на внутренней её стороне, чтобы определить «чистые» размеры зеркальца. Размеры воскового зеркальца коррелируют с размерами стернита и дают представление о воскопродуктивности пчел.



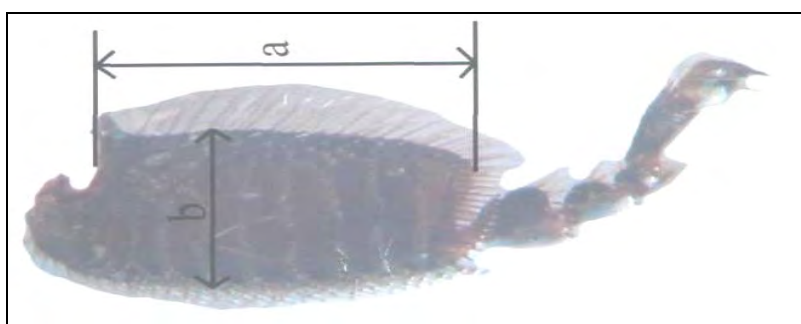
**Рис. 6.** Длина «а» и ширина «в» третьего тергита.



**Рис. 7.** Длина «а» и ширина «в» воскового зеркала.

7. *Тарзальный индекс (индекс широколапости).* Этот признак определяется отношением ширины «в» первого членика правой задней лапки к его длине «а» (рис. 8). Признак практически не подвержен сезонным влияниям и может успешно применяться для определения породной принадлежности пчел [Талипов и др., 2009].

$$\text{Тарз. инд.} = \frac{в}{а} * 100\% ;$$



**Рис. 8.** Длина «а» и ширина «в» первого членика правой задней лапки.

Для этой пчелы характерны следующие экстерьерные данные. По результатам измерений получены параметры кубитального индекса составляют 13,5%. Диапазон изменения кубитального индекса очень неоднородной (7,14-18,09%). Это выражается из-за низких показателей длины жилки «а» 12,3 мм по отношению к длине жилки «б» 92,0 мм. Ту же самую тенденцию показывает коэффициент вариации 23,25, этот морфологический признак превышает 10%.

Длина крыла (*Apis dorsata*) – параметр с низким уровнем изменчивости. Коэффициент вариации составляет 1,42, пределы изменчивости 12,7-13,2.

Тарзальный индекс характеризуется относительно низкой изменчивостью в пределах 36-45%. Показатели промеров более однородны.

По длине тергита со значениями 2,92 и ширина показателем 5,33 коэффициент вариации меньше 5%,

Ширина стернита 8,5-11,5 и коэффициент вариации составляет 7,27%. Длина стернита также однородна ошибка 0,07, в пределах 8 и 8,6, коэффициент вариации очень низок 3,07.

Результаты полученных измерений приведены таблице.

Таблица.

### Результаты измерений морфометрических параметров

Показатели	M <sub>±m</sub>	lim	CV, %
Длина жилки а	12,3±0,87	8-17	21,35
Длина жилки б	92±2,27	82-112	8,91
Кубитальный индекс	13,5±0,87	7,14-18,09	23,25
Длина крыла	12,99±0,05	12,7-13,2	1,42
Ширина крыла	4,47±0,039	4,2-4,6	3,17
Длина первого членика задней лапки	4,27±0,02	4,16-4,40	1,29
Ширина первого членика задней лапки	2,36±0,01	2,26-2,45	1,68
Тарзальный индекс	42,03±0,82	36,31-45,01	7,02
Ширина тергита	5,33±0,07	4,8-5,6	4,84
Длина тергита	2,92±0,21	2,8-3,0	2,62
Ширина стернита	10,15±0,20	8,5-11,5	7,27
Длина стернита	8,22±0,07	8-8,6	3,07
Ширина воскового зеркала	3,09±0,04	2,8-3,3	4,68
Длина воскового зеркала	5,14±0,5	4,9-5,4,53	4,68
Длина хоботка	6,20±0,02	6,12-6,39	1,51

Из таблицы видны, что у большой индийской пчелы (филиппинской) очень низкий показатель кубитального индекса (13,5±0,87), по сравнению с башкирскими бортевыми (60-65%), а остальные параметры, соответственно, выше чем, у наших бортевых пчел.

#### ЛИТЕРАТУРА

**Алпатов В.В.** Породы медоносной пчелы. М.: МОИП, 1948. 183 с.

Большая индийская пчела (*Apis dorsata*) // Энциклопедия пчеловода.  
<http://workbees.ru/encyclopedia-of-beekeeping/apis-dorsata>.

**Талипов А.Н., Янбаев Ю.А., Юмагузин Ф.Г.** Морфологическая и генетическая изменчивость пчелы медоносной (*Apis mellifera mellifera* L.) в Башкирском Зауралье. Уфа: БашГУ, 2007. 107 с.



**НОВЫЕ ФАКТЫ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ  
ЭКОЛОГИИ ВЕЙНИКОВ:  
ЭКСПЕРИМЕНТЫ И МОДЕЛИ**

© 2015 Н.Г. Уланова<sup>1</sup>, Д.О. Логофет<sup>2</sup>, И.Н. Белова<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,

<sup>2</sup>Институт физики атмосферы им. А.М. Обухова РАН, Москва

**NEW FINDINGS IN THE POPULATION ECOLOGY OF  
CALAMAGROSTIS: EXPERIMENTS AND MODELS**

**Nina G. Ulanova<sup>1</sup>, Dmitrii O. Logofet<sup>2</sup>, Iya N. Belova<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Lomonosov Moscow State University, Moscow

<sup>2</sup>Obukhov Institute of Atmospheric Physics of the RAS, Moscow

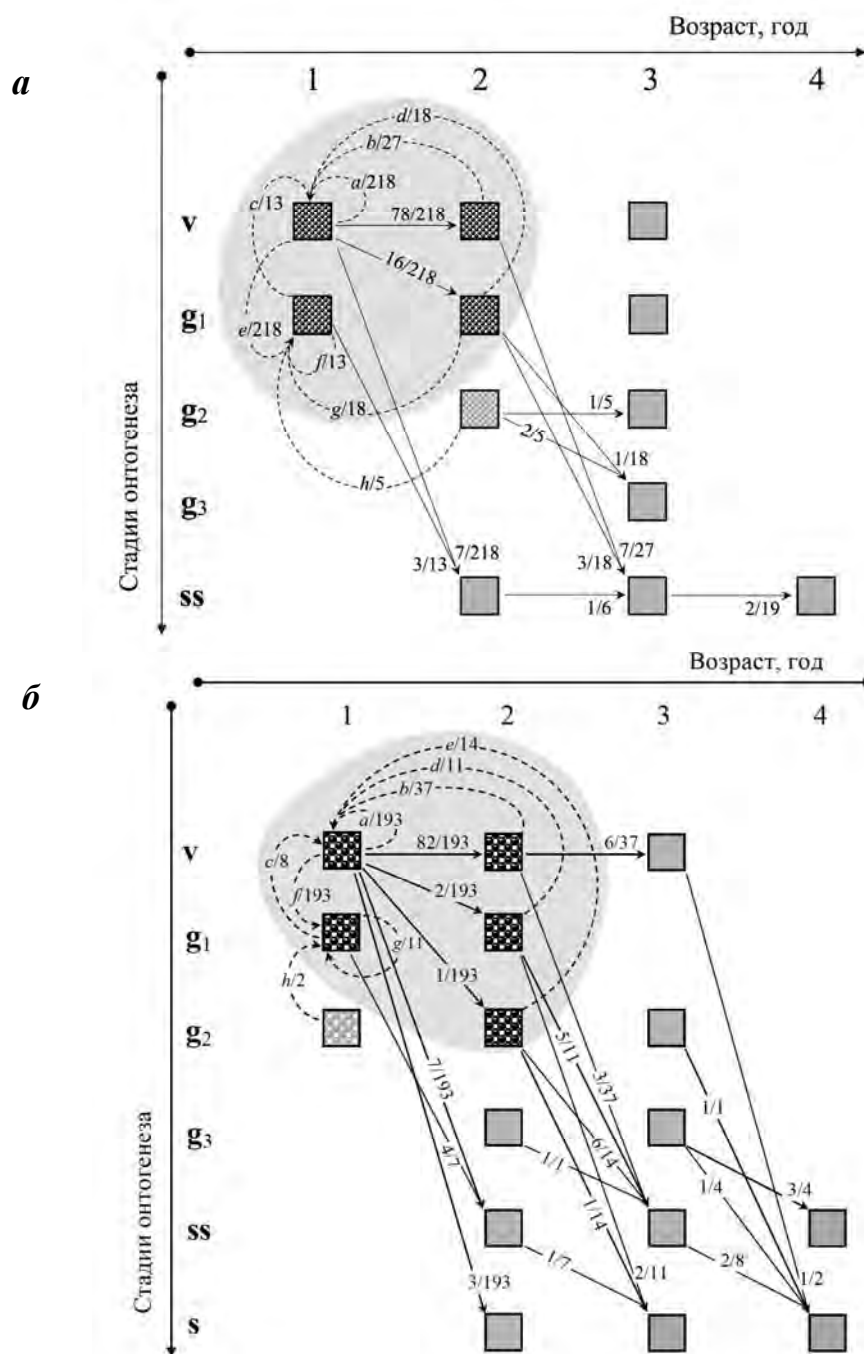
e-mail: ulanova@mail.ru

Популяционная биология вейников вызывает особый интерес исследователей, ибо виды этого рода (особенно *Calamagrostis epigeios*) считают самыми агрессивными, доминирующими на ранних стадиях сукцессий, и они энергично захватывают свободные территории в Европе [Prach, Pysek, 1999]. Экология *C. epigeios* уникальна, ибо вид растет практически в любых условиях влажности и трофности почвы; по своей стратегии жизни это типичный демутационный эксплерент. *C. epigeios* – многолетний травянистый поликарпический длиннокорневищный злак, образующий разветвленную систему парциальных кустов разного возраста [Уланова, 1995, 2006; Уланова и др., 2008]. Биология вида хорошо изучена, что делает его удобным модельным видом для решения ряда экспериментальных задач.

Поливариантность онтогенеза признаётся основным механизмом адаптации у ценопопуляций злаков к условиям среды обитания, а количественную меру этой адаптации находят через построение матричной модели динамики популяции с двойной дискретной структурой, калибровку матрицы демографических параметров по эмпирическим данным и вычисление доминантного собственного числа  $\lambda_1$  калиброванной матрицы (значения  $\lambda_1 >, =, < 1$  указывают на рост, равновесие и убыль популяции соответственно) [Логофет и др., 2011].

Ранее нами была разработана оригинальная методика построения матричных моделей динамики одновидовых популяций многолетних растений со сложным (поливариантным) жизненным циклом [Уланова и др., 2002, 2008; Логофет, 2002]. Методика основана на сформированном в отечественной школе геоботаники представлении о структуре популяции как совокупности стадийно-возрастных групп особей, причем стадия развития отдельного растения на момент наблюдения определяется по так называемым «шкалам возрастных состояний» изучаемых видов [Работнов, 1978; Заугольнова и др., 1988; Уланова, 2006 и др.], а хронологический возраст (в годах) – по оригинальной авторской методике [Уланова, 2006].

В результате возникает формальное описание жизненного цикла растения в виде графа жизненного цикла (ГЖЦ), который задан на двумерной конечной целочисленной «решётке» состояний (рис. 1) и отражает разнообразие траекторий онтогенеза и репродукции растений данного вида в заданных условиях. ГЖЦ задает строение матрицы  $L$  матричной модели популяции с двойной структурой, а вычисление  $\lambda_1$  сводится к калибровке матрицы  $L$  по экспериментальным данным.



**Рис. 1. Граф жизненного цикла *Calamagrostis epigeios* по данным раскопа площадок на лугу (а) и на вырубке (б) в 2014 г.**  
 Сплошные стрелки обозначают онтогенетические переходы, состоявшиеся за 1 год, пунктирные – размножение. Репродуктивное ядро ГЖЦ выделено серым фоном.

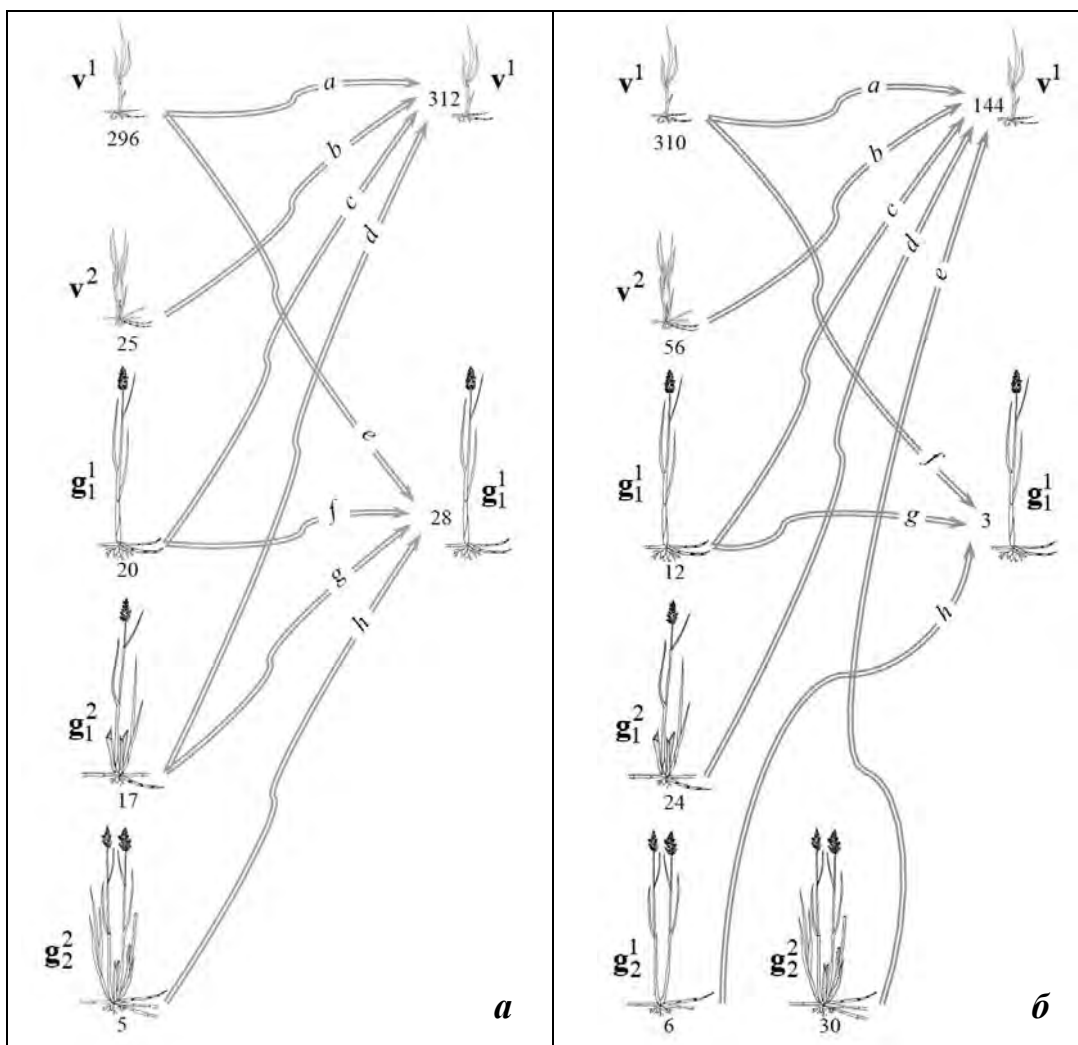
Такой подход сталкивается с типичным для злаков препятствием: если параметры онтогенетических переходов и старения определяются из полевых данных

главным образом по морфологии надземной части растения, то коэффициенты вегетативного размножения можно достоверно определить, лишь раскопав подземную систему корневищ, т.е. разрушив пробную площадку («репродуктивная неопределённость»). Поэтому прежние (не разрушающие) калибровки матричных моделей были в известной мере субъективны, порождая и субъективные оценки.

В литературе предлагались различные способы преодоления репродуктивной неопределенности [обзор в Logofet, 2008], но они противоречили биологии вида и не отвечали идее поливариантного онтогенеза как механизма адаптации. «Свирижевский принцип замещения» [Логофет, 2010] предполагал, что неопределенность в данных можно заместить некоторым «эмпирическим обобщением» – положением, которое, не противореча существующим теоретическим представлениям, накладывает дополнительное условие, достаточное для решения задачи. Таким «обобщением» в нашем случае стала *гипотеза максимальнойности*: распределение вкладов репродуктивных групп в общее пополнение популяции таково, что значение потенциала роста популяции, или меры адаптации,  $\lambda_1(L = T + F)$  максимально при заданной структуре популяции (*ibid.*). Задача калибровки сводилась тогда к (нелинейной) задаче максимизации  $\lambda_1$  при (линейных) ограничениях, вытекающих из полевых данных. Было показано [Логофет, 2012; Logofet, 2013], что решение задачи существует и единственно в практических случаях, т.е. гипотеза максимальнойности действительно устраняла репродуктивную неопределенность в данных и позволяла получить более объективную оценку меры адаптации в качестве инструмента сравнительных исследований.

Полевой эксперимент для проверки гипотезы максимальной адаптации проведен по новой методике с модельным видом – *Calamagrostis epigeios* – в двух фитоценозах (луг, возникший на месте заброшенной пашни, и вырубка елового леса), где он доминирует в травостое. На каждой площадке (размером  $1 \times 1 \text{ м}^2$ ) все живые и погибшие кусты вейника выкапывали с сохранением системы связующих корневищ с живыми дочерними всех поколений. Это позволило определить материнско-дочерние отношения между кустами и датировать год формирования дочерних кустов и стадию развития родительского куста в предыдущий год по соотношению сухих вегетативных и генеративных побегов в кусте. Каждому кусту давали стадийно-возрастную характеристику на момент раскопа (август 2014) и восстанавливали его статус ровно год назад, а также определяли число живых дочерних корневищ, что служило прямому вычислению фактического вклада каждой возрастно-стадийной группы в пополнение популяции за счёт вегетативного размножения на каждой из четырех площадок в отдельности. Из дальнейшего подсчета кустов по статусным группам получали количественную структуру ценопопуляции в момент раскопа,  $x(2014)$ , а структуру  $x(2013)$  восстанавливали с учетом всех кустов, погибших за прошедший год. Учитывая изменения статуса по всем кустам площадки, формировали полную картину переходов на данной площадке за год, т. е. переходную часть ГЖЦ и часть  $T$  матрицы  $L = T + F$ .

Чтобы завершить построение ГЖЦ его репродуктивной частью, для каждого куста пополнения определяли по корневой связи его материнский куст и выстраивали общую схему *пополнения* от родителей разных статусных групп с количествами корневых отбегов и дочерних кустов (рис. 2).



**Рис. 2. Схема выживания корневых отбегов от растений разных родительских групп на лугу (а) и вырубке (б).**

Верхний индекс в обозначениях стадийно-возрастного статуса кустов соответствует возрасту растения в годах. Числа слева показывают количества корневых отбегов, справа – общее число живых дочерних кустов в виргинильной и генеративной стадиях.

Параметры  $a, b, c, \dots, g, h$  обозначают числа дочерних кустов у родителей разных статусов.

Новые данные допускали прежний (прямой) подсчет элементов  $T$ , но потребовали новый метод калибровки  $F$ , т.е. отыскания значений параметров  $a, b, c, \dots, g, h$  (рис. 2), удовлетворяющих равенству

$$x(2014) = (T + F) x(2013)$$

и прочим ограничениям из схемы пополнения. Эти значения находили через решение соответствующей системы *диофантовых* (т.е. в целых числах) уравнений и неравенств. Перебором конечного числа вариантов решения получали диапазон допустимых значений  $\lambda_1$  в виде отрезка  $[\lambda_{1\min}, \lambda_{1\max}]$ , иными словами, *точные границы* для меры приспособленности данной ценопопуляции, объективно следующие из данных эксперимента (табл. 1).

Таблица 1.

**Результаты вычисления чисел проросших отбегов как решения диофантовой системы уравнений и неравенств и соответствующие диапазоны значений  $\lambda_1(L)$**

Статус родит. куста в 2013	Число проросших отбегов, 2014	Статус дочер. куста в 2014	Матрица $L$ и ее подматрица репродуктивного ядра,	Значения $a, \dots, h$ для $\lambda_{1\min}$	Значения $a, \dots, h$ для $\lambda_{1\max}$
Луг 2			$a + b + c + d = 312, e + f + g + h = 28; (a + e)/296 \geq (c + f)/20 \geq b/25 \geq (d + g)/17 \geq h/5, c \geq 2, d \geq 2, e \geq 3, f \geq 3, g \geq 4, h \geq 2$	$\lambda_{1\min} = 1.4945$	$\lambda_{1\max} = 1.5370$
$v^1$	$a$	$v^1$	$\begin{bmatrix} a/218 & b/27 & 0 & c/13 & d/18 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 78/218 & 0 & & & & & & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & & & & & & & & & & \\ e/218 & 0 & 0 & f/13 & g/18 & 0 & h/5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 16/218 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1/5 & 0 & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1/18 & 0 & 2/5 & 0 & 0 & & & & \\ 7/218 & 0 & 0 & 3/13 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & \\ 0 & 7/27 & 0 & 0 & 3/18 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1/6 & 0 & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 2/19 & 0 & \end{bmatrix}$	289	271
$v^2$	$b$	$v^1$		15	23
$g_1^1$	$c$	$v^1$		2	16
$g_1^2$	$d$	$v^1$		6	2
$v^1$	$e$	$g_1^1$		7	18
$g_1^1$	$f$	$g_1^1$		15	3
$g_1^2$	$g$	$g_1^1$		4	5
$g_2^2$	$h$	$g_1^1$		2	2
Вырубка 4				$a + b + c + d + e = 144, f + g + h = 3; (a + f)/310 \geq (c + g)/12, b/56 \geq d/24, d/24 \geq h/6, d \geq 3, e \geq 4, f, g, h \geq 1$	$\lambda_{1\min} = 0.8833$
$v^1$	$a$	$v^1$	$\begin{bmatrix} a/193 & b/37 & 0 & c/8 & d/11 & 0 & e/14 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 82/193 & 0 & & & & & & & & & & & & & \\ 0 & 6/37 & 0 & & & & & & & & & & & & \\ f/193 & 0 & 0 & g/11 & h/2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 2/193 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & & & & & & \\ 1/193 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & & & \\ 7/193 & 0 & 0 & 4/7 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & \\ 0 & 3/37 & 0 & 0 & 5/11 & 0 & 6/14 & 0 & 1/1 & 0 & 0 & 0 & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 3/4 & 0 & 0 & 0 & & \\ 3/193 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 2/11 & 0 & 1/14 & 0 & 0 & 0 & 1/7 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1/2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1/1 & 0 & 1/4 & 0 & 2/8 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$	77	78
$v^2$	$b$	$v^1$		36	56
$g_1^1$	$c$	$v^1$		2	2
$g_1^2$	$d$	$v^1$		4	4
$v^1$	$e$	$g_1^1$		25	4
$g_1^1$	$f$	$g_1^1$		1	1
$g_1^2$	$g$	$g_1^1$		1	1
$g_2^2$	$h$	$g_1^1$		1	1

Оказалось, что границы приспособленности у ценопопуляций луга и вырубки разнесены на числовой оси, причем мера приспособленности в первом случае (ожидаемо) выше, чем во втором. Судя по близости  $\lambda_{1\max}$  к 1, рост популяции на «вырубке 4» почти прекратился, а в пределах неопределенности возможна и убыль популяции.

Проверка гипотезы максимальности сводилась к сравнению полученных диапазонов  $\lambda_1$  с результатами калибровки только по «надземной» части данных

последнего эксперимента. Полученные таким путем значения  $\lambda_1$  (по каждой из площадок) оказались закономерно близкими к верхним границам точных диапазонов, подтверждая гипотезу максимальности.

Открытием эксперимента стали кусты пополнения, обнаруженные в генеративной стадии, которую они достигли, пропустив стадию виргинильности. В результате ГЖЦ обогатились новыми репродуктивными путями, повышая тем самым поливариантность онтогенеза. Вместе с новыми путями в ряде случаев возникают и новые (не описанные в литературе) конструкции ГЖЦ с репродуктивными дугами ( $g_2^2 \rightarrow g_2^1$  на рис. 1, а и  $g_2^1 \rightarrow v^1$ ,  $g_2^1 \rightarrow g_1^1$  на рис. 1, б) вне *репродуктивного ядра* (максимального сильно связного подграфа). Из-за этого  $\lambda_1$  теряет точность как инструмент сравнительной демографии растений. Предложен общий метод для уточнения меры адаптации в подобных ситуациях.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С., Смирнова О.В.** Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
- Логофет Д.О.** Свирижевский принцип замещения и матричные модели динамики популяций со сложной структурой // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71, № 1. С. 30-40.
- Логофет Д.О.** Ещё раз о проекционных матрицах: индикатор потенциального роста и польза индикации // Фундам. и прикл. математика. 2012. Т. 17, № 6. С. 41-63.
- Логофет Д.О., Уланова Н.Г., Белова И.Н.** Две парадигмы математической популяционной биологии. Попытка синтеза // Журн. общ. биол. 2011. Т. 72, № 5. С. 369-387.
- Работнов Т.А.** Фитоценология. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1978. 383 с.
- Уланова Н.Г.** Вейник наземный // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во Московского ун-та; Аргус. Вып. 10. 1995. С. 4-19.
- Уланова Н.Г.** Восстановительная динамика растительности сплошных вырубок и массовых ветровалов в ельниках южной тайги (на примере европейской части России): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2006. 46 с.
- Уланова Н.Г., Белова И.Н., Логофет Д.О.** О конкуренции среди популяций с дискретной структурой: динамика популяций вейника и березы, растущих совместно // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69. С. 478-494.
- Уланова Н.Г., Демидова А.Н., Клочкова И.Н., Логофет Д.О.** Структура и динамика популяции вейника седеющего *Calamagrostis canescens*: модельный подход // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63, № 6. С. 509-521.
- Logofet D.O.** Convexity in projection matrices: projection to a calibration problem // Ecol. Modelling. 2008. V. 216, No. 2. P. 217-228.
- Logofet D.O.** Calamagrostis model revisited: matrix calibration as a constraint maximization problem // Ecol. Modelling. 2013. V. 254. P. 71-79.
- Prach K., Pyšek P.** How do species dominating in succession differ from others? // J. Veget. Sci. 1999. V. 10. No. 3. P. 383-392.

# ДЕЦЕНТРАЛИЗОВАННЫЕ СЕТИ БИОСИНТЕЗА ФЛАВОНОИДОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ РАСТЕНИЙ ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ

© 2015 И.Ю. Усманов, А.В. Щербаков

*Башкирский государственный университет, Уфа*

## DECENTRALIZED NETWORKS OF FLAVONOID BIOSYNTHESIS IN SOUTH URAL PLANT POPULATIONS

Iskander Yu. Usmanov, Arcady V. Scherbakov

*Bashkir State University, Ufa*

e-mail: iskander.usmanov@mail.ru

Южное Зауралье характеризуется чрезвычайно высоким геохимическим и ландшафтным разнообразием и мозаичностью содержания в почвах региона многих металлов, что позволяет определить этот регион как эндемичный [Golovin et.al., 2004; Суондуков и др., 2013; Семенова и др., 2013, Усманов и др., 2014]. В этом регионе существует нескольких геохимических провинций, богатых многообразием химических элементов и различающихся по составу, концентрациям и по их микромозаичному распределению [Golovin et.al., 2004].

Выявлена закономерность, согласно которой адаптация реализуется тем эффективнее, чем больше первичных адаптивных реакций (ПАР) участвует в ее реализации. [Новосельцев, 1978; Усманов и др., 2001]. Наличие относительно независимых механизмов адаптации, даже при отказе одного или нескольких, повышает выживаемость системы в целом.

Флавоноиды – обширная группа специализированных метаболитов, в которой описано более 8 тыс. соединений [Корулькин, 2007]. Флавоноиды играют важную роль в защите растений от различных стрессов, вызванных неблагоприятными условиями окружающей среды. Несмотря на всеобщее признание адаптивной роли флавоноидов, общепринятая схема регуляции их накопления условиями среды не разработана.

Цель работы – изучить межвидовую, межпопуляционную и внутривидовую дифференциацию накопления флавоноидов популяциями растений в эколого-ценотических условиях Южного Зауралья.

**Объектами исследований** служили популяции следующих видов растений: *Juniperus sabina* L. – можжевельник казацкий; *Achillea nobilis* L. – тысячелистник благородный; *Achillea millefolium* L. – тысячелистник обыкновенный; *Glycyrrhiza korshinskyi* Grig. – солодка Коржинского [Щербаков, 2011; Щербаков и др., 2014].

Содержание флавоноидов определялось методом ВЭЖХ на системе Waters Breeze со спектрофотометрическим детектором на длине волны 254 и 275 нм. Калибровка системы проводилась с применением соответствующих стандартов соединений (производитель – Sigma-aldrich). Пластичность накопления растениями отдельных флавоноидов оценивали с использованием: коэффициента осцилляции  $p$ , коэффициента общности Жаккара  $Kj$ , [Миркин и др., 1989]. Статистическая обработка осуществлялась в пакетах программ Statistica и Excel.

**Результаты.** Было установлено, что в эколого-ценотических условиях Южного Зауралья специализированный метаболизм характеризуется следующим.

1. Мозаичность почвенных условий создает стохастический режим распределения металлов в почвах, что регистрируется и на расстояниях от десятков километров, до десятков сантиметров. Площадь почвенных мозаичных структур часто

существенно меньше площади разноса семян с отдельного растения, что требует реализации различных сценариев адаптаций. Анализ спектров хроматограмм показал, на внутри- и межпопуляционном уровне низкий уровень их сходства: значение коэффициента общности Жаккара для всех видов колеблется в интервале 0,4-0,6. Коэффициенты ранговой корреляции также невелики, что указывает на слабую связь между параметрами.

2. У всех индивидуальных растений всех исследованных видов спектр хроматограмм характеризуется большим числом пиков отдельных веществ, среди которых есть соединения, общие для всех растений каждого вида, и есть вещества, характерные только для одного растения. Общее число пиков, соответствующих отдельным веществам, также индивидуально для отдельных растений.

Объяснить такой поливариантный характер накопления флавоноидов позволяет концепция децентрализованных сетей управления в средах со стохастическими свойствами [Шильяк, 1994]. Согласно этой концепции система функционирует, как сеть параллельных альтернативных механизмов, которые слабо связаны между собой. Ингибирующие эффекты нескольких тяжелых металлов могут комбинироваться, при этом случайное сочетание ингибиторов может повлиять на любой фермент метаболической сети. В этих условиях будут синтезироваться те флавоноиды, синтез которых не заблокирован. Таким образом, существование нескольких альтернативных метаболических сетей может повышать общую надежность функционирования системы биосинтеза флавоноидов.

Используя данные литературы [Ralston et al, 2005;] мы построили схему функционирования альтернативных путей метаболизма флавоноидов (рис.). Как видно из рисунка, ингибирование части путей ведет к синтезу флавоноидов по альтернативным путям. В табл. приведены результаты анализа пластичности накопления флавоноидов исследованными видами.

Как следует из представленных данных, общее количество зарегистрированных метаболитов варьировало от 22 (*A. nobilis*) до 33 соединений (*J. sabina*). При этом доля обязательных метаболитов (встречающихся во всех образцах) варьирует от 16,7 (*G. korshinskyi*) до 30% (*J. sabina*). Установлено, из всех описанных видов *J. sabina*, несмотря самое большое количество зарегистрированных соединений, отличается наибольшей стабильностью химического состава, а *G. korshinskyi* – наименьшей.

Таким образом, существование нескольких альтернативных метаболических сетей может повышать общую надежность функционирования системы биосинтеза флавоноидов, что и было обнаружено на растениях Южного Зауралья. Главной особенностью таких сетевых структур является возможность переключения с одной функциональной цепочки на другую при ингибировании одной из них. В случае, если ингибируются обе цепочки, обеспечение функций переключается на третью цепочку и т. д. В условиях большого количества ингибирующих комбинаций тяжелых металлов в почвах надежность сети возрастает с увеличением альтернативных метаболических цепей.

Общий принцип работы данной сетевой структуры предположительно может быть описан с позиции теории перколяции, идеи которой постепенно начинают использоваться для изучения эколого-биологических проблем [Гелашвили и др., 2013]. Следующей задачей наших исследований является применение концепции перколяционных фракталов для описания формирования адаптаций на уровне метаболических систем и целого растения.





**Показатели пластичности состава соединений, выделенных  
из исследованных видов методом ВЭЖХ**

Исследованный вид	Число соединений в ценопопуляциях			Число соединений, в индивидуальных растениях		Коэффициент осцилляции (p)	Коэффициент Жаккара (Kj)
	$\Sigma$	Общих для всех растений	Уникальных	min	max		
<i>Juniperus sabina</i>	33	10	2	20	29	0,37	0,57±0,11
<i>Achillea nobilis</i>	22	5	4	12	16	0,29	0,50±0,12
<i>Glycyrrhiza korshinskyi</i>	30	5	15	13	16	0,21	0,41±0,07

## ЛИТЕРАТУРА

- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С. и др.* Фракталы и мультифракталы в биоэкологии. Нижний Новгород. Изд-во Нижегород. госун-та, 2013. 370 с.
- Корулькин Д.Ю.* Природные флавоноиды. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2007. 232 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.
- Новосельцев В.Н.* Теория управления и биосистемы. М.: Наука, 1978. 319 с.
- Семенова И.Н., Суюндуков Я.Т., Ильбулова Г.Р.* Биологическая активность почв как индикатор их экологического состояния в условиях техногенного загрязнения тяжелыми металлами. Уфа: Гилем, 2012, 196 с.
- Суюндуков Я.Т., Янтурин С.И., Сингизова Г.Ш.* Накопление и миграция тяжелых металлов в основных компонентах антропогенных экосистем Башкирского Зауралья в зоне влияния объектов горно-рудного комплекса. Уфа: Гилем, 2013. 155 с.
- Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф., Кулагин А.Ю.* Экологическая физиология растений. М.: Логос, 2001. 224 с.
- Усманов И.Ю., Семенова И.Н., Щербаков А.В. и др.* Эндемичные экологические ниши Южного (Башкирского) Зауралья: многомерность и флуктуирующие режимы // Вестн. БГАУ. 2014. № 1. С. 16-21.
- Шильяк Д.* Децентрализованное управление сложными системами. М.: Мир, 1994. 575 с.
- Щербаков А.В., Усманов И.Ю., Суюндуков Я.Т.* Внутрипопуляционная изменчивость биосинтеза флавоноидов в лекарственных растениях Южного Урала // Изв. Самар. НЦ РАН. 2014. Т. 16, № 1. С. 274-280.
- Щербаков А.В., Чистякова М.В., Усманов И.Ю.* Экологические аспекты регуляции пластичности накопления флавоноидов на Южном Урале // Вестн. Башк. гос. ун-та. 2011. Т. 16, № 4. С. 1198-1205.
- Golovin A., Krinochkin L., Pevzner V.* Geochemical specialization of bedrock and soil as indicator of regional geochemical endemism // Geologija. 2004. V. 48. P. 22-28.
- Ralston L. et al.* Partial reconstruction of flavanoid and isoflavanoid biosynthesis in yeast using soybean type I and type II chalcone isomerases // Plant Physiology. 2005. V. 137. P. 1375-1388.

**ПЕРЕКЛЮЧЕНИЯ ПРОГРАММ АДАПТАЦИИ  
ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ КУСТАРНИЧКОВ СРЕДНЕГО ПРИОБЬЯ  
В ГРАДИЕНТЕ ТРОФНОСТИ**

© 2015 И.Ю. Усманов<sup>1,2</sup>, Э.Р. Юмагулова<sup>1</sup>, А.В. Щербаков<sup>2</sup>,  
А.И. Цимбалюк<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Нижневартровский государственный университет, Нижневартовск*

<sup>2</sup>*Башкирский государственный университет, Уфа*

**PROGRAM CHANGES OF ADAPTATION OF  
EVERGREEN SUBSHRUB IN THE MIDDLE OB DUE  
TO NUTRIENT STATUS GRADIENT**

**Iskander Yu. Usmanov, Elvira R. Yumagulova,  
Arcady V. Scherbakov, A.I. Tzimbalyuk**

<sup>1</sup>*Nizhnevartovsk State University, Nizhnevartovsk*

<sup>2</sup>*Bashkir State University, Ufa*

e-mail: iskander.usmanov@mail.ru

Изучение эколого-физиологических механизмов адаптации сосудистых растений верховых болот к изменениям условий среды под влиянием природных и антропогенных воздействий полезно для понимания механизмов устойчивости, адаптивности и возможностей гомеостатирования и самовосстановления природных экосистем.

Ранее нами были исследованы показатели связи между параметрами растений в меняющихся условиях среды [Усманов и др., 2001, 2014] на примере мозаичных почвенных условий горно-лесных экосистем Южного Урала. Показано, что параметры растений в мозаичных условиях слабо связаны между собой: признаки слабо коррелируют, устойчивых комбинаций факторов не формируется [Щербаков и др., 2013, 2014]. В связи с этим интересно посмотреть, как взаимодействуют признаки растений в относительно однородных условиях верховых болот.

Основные причины болотообразовательного процесса – исключительная равнинность территории, превышение осадков над испарением. Факторами, определяющими трофический режим верховых болот, являются олиготрофность на фоне низких значений рН и дефицита кислорода в обводнённых массах торфа. В таких условиях могут выживать растения с выраженными свойствами стратегии стресс-толерантности. В то же время под влиянием природных и антропогенных процессов в практически однородных болотах могут формироваться градиенты, в которых содержание элементов минерального питания может меняться, т. е. режим экстремальной олиготрофности может усиливаться или смягчаться.

*Цель статьи:* рассмотреть изменения адаптивных комплексов стресс-толерантных вечнозеленых кустарничков при изменениях трофности болотных почв.

**Объекты и методы**

Сообщество верхового болота представлено сосново-кустарничково-сфагновой ассоциацией (*Sphagnetum pinetofruticulosum*) и относится к классу верховых болот Охусоссо-Sphagnetea Br.-Bl. et Tx. 1943, порядку *Sphagnetalia magellanici* Kastn. et Floss 1933, союзу Охусоссо-Empetrium hermaphroditici Nordh. 1936 [Боч, Смагин,

1993]. Рельеф выположенный, грядово-мочажинный. Среди болотных ландшафтов господствуют выпуклые кустарничково-сфагновые (рямовые) болота [Юмагулова, 2008]. Почвы торфяно-глеевые с торфяным слоем до 1-2 м [Иванова, Юмагулова, 2009].

Исследовали комплексы показателей многолетних вечнозеленых кустарничков сем. вересковых (*Ericaceae*) – мирт болотный (*Chamaedaphne calyculata*), клюква болотная (*Oxycoccus palustris* Pers.), подбел многолистный (*Andromeda polifolia*).

В однородном болотном ценозе на 6 пробных участках площадью 1 м<sup>2</sup> определяли 27 морфологических и биохимических параметров растений и 8 параметров почв. На основе оценки биомассы надземных и подземных органов, числа и площади листьев на одно растение и единицу площади (0,25 и 1,0 м<sup>2</sup>) рассчитывали интегральные морфологические индексы, отражающие отношение массы отдельных органов к массе целого растения – LMR (доля листьев), RMR (корней), SMR (стеблей), GMR (генеративных органов); LAR (отношение S листьев / m растения), SLA (S единицы массы листьев).

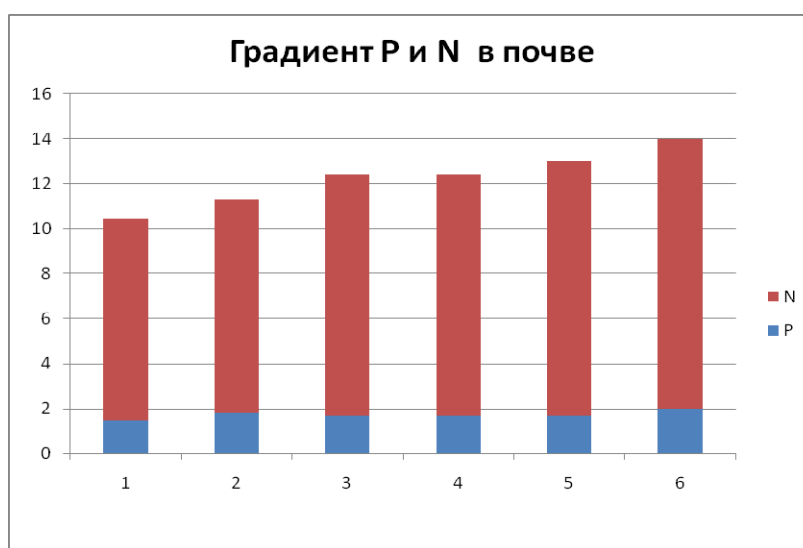
Содержание общего азота определяли методом Кьельдаля, зольные элементы – на атомно-абсорбционном спектрометре (Hitachi 207, Japan).

Смены программ адаптации оценивали по изменениям взаимодействия параметров, формирующих адаптивную стратегию растений. Рассмотрены массивы данных: 1) собственно изменения значений параметров (вес, число, концентрация); 2) корреляционные матрицы связей между параметрами.

Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета прикладных программ Statistica 8.

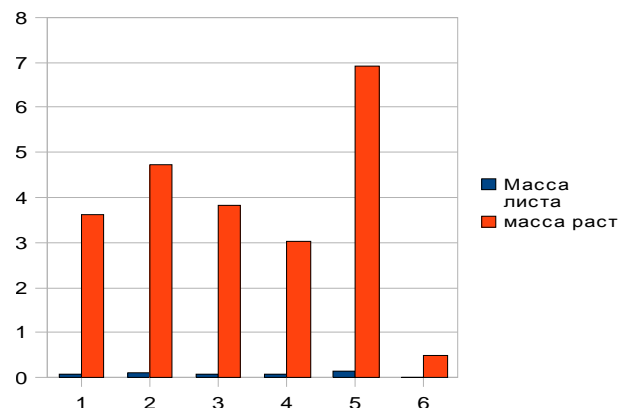
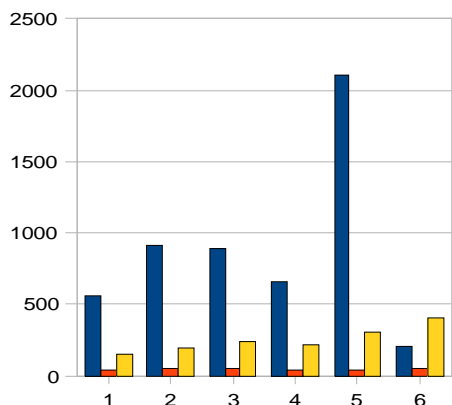
### Результаты и обсуждение

В условиях высокой выравненности поверхности верховых болот в рамках однородных ценозов нами выявлены градиенты изменения концентрации элементов минерального питания, в первую очередь азота и фосфора. На общем низком фоне содержание этих элементов менялось в 1,3-1,4 раза от 10 до 14 мг/кг (рис. 1).

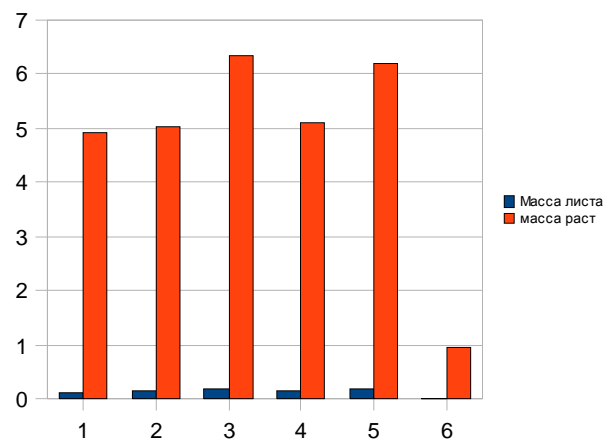
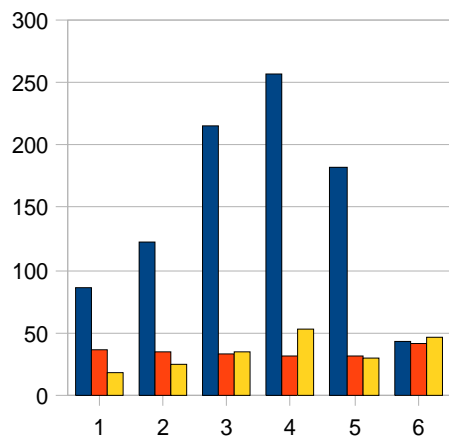


**Рис. 1. Расположение пробных участков в градиенте возрастания трофности (N+P) в почвах верховых болот, мг/кг.**

### *Oxycoccus palustris*



### *Chamaedaphne calyculata*



### *Andromeda polifolia*

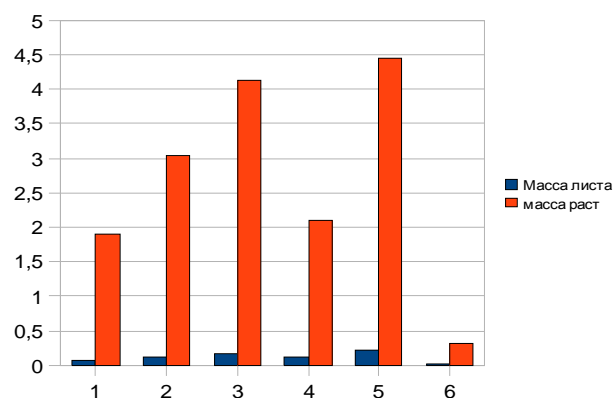
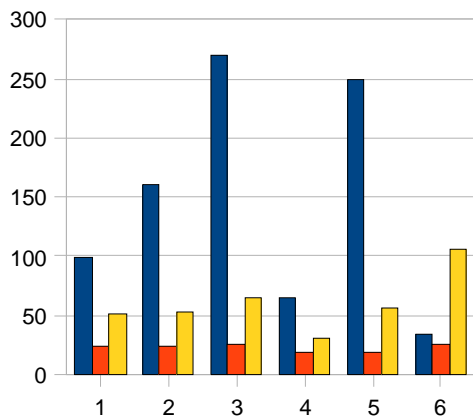


Рис.2. Параметры растений в градиенте трофности.

На основании анализа величин более 6300 коэффициентов корреляций между морфофизиологическими – ростовыми, весовыми и биохимическими параметрами у исследованных растений было показано, что параметры растений видоспецифично менялись в градиенте трофности местообитаний. Для всех видов зарегистрировано накопление биомассы, однако этот процесс реализовывался разными путями. У *O. palustris* и *A. polifolia* увеличение биопродуктивности проходило преимущественно за счет увеличения числа побегов на единицу площади, у *Ch. caliculata* увеличивалась масса и число отдельных листьев и побегов. Другая тенденция – ослабление признаков ксероморфности за счет снижения толщины листа и параллельного увеличения площади, что в целом вело к снижению биомассы отдельного листа (рис. 2).

Таблица

**Значимые корреляции между морфофизиологическими и биохимическими показателями в градиенте трофности местообитаний**

Вид	Цено-популяции	Число значимых корреляций	+корреляции	-корреляции	+/-
<i>Oxycoccus palustris</i>	1	39	21	18	1,17
	2	18	10	8	1,25
	3	25	17	8	2,13
	4	40	31	9	3,44
	5	23	13	10	1,3
	6	37	28	9	3,11
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	1	35	16	19	0,84
	2	21	9	12	0,75
	3	31	17	14	1,21
	4	40	31	9	3,44
	5	24	21	3	7,0
	6	26	16	10	1,6
<i>Andromeda polifolia</i>	1	58	27	31	0,87
	2	22	18	4	4,5
	3	32	26	6	4,3
	4	29	11	18	0,61
	5	43	28	15	1,87
	6	38	18	10	1,8

В результате было установлено, что у растений не формируются устойчивые корреляционные комплексы. Велика доля слабых корреляций, знак которых может меняться. Большие значения коэффициента корреляций между морфофизиологическими параметрами сохраняется лишь у ограниченного списка корреляционных связей. У вечнозеленых кустарничков число значимых корреляций не превышало 15% от их возможного количества (см. табл.). Значимые корреляции между морфофизиологическими параметрами растений из сред с резкими различиями условий среды несколько выше и достигают 40% от их возможного количества [Щербаков, 2013]. В ответ на ухудшение условий обитания у разных видов растений воз-

можно как увеличение, так и уменьшение доли значимых корреляционных связей. Пластичность корреляционных связей между параметрами наблюдается у растений, как в лабораторных условиях, так и в естественных местах обитания. Показано, что изменение доли реализованных корреляционных связей может происходить в ответ на изменение уровня самых разных экологических факторов - от количества доступных для растений элементов минерального питания до комплексных эколого-ценотических различий между естественными местообитаниями. Пластичности корреляционных связей распространяется на события, как основного, так и специализированного метаболизма.

Полученные данные были интерпретированы, как характерное для растений проявление принципа независимости формирования отдельных адаптивных и нейтральных реакций на меняющиеся условия среды и функционирования в растениях децентрализованных схем управления морфофизиологическими параметрами.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Боч М.С., Смагин В.А.** Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб: Гидрометеиздат, 1993. 224 с.
- Иванова Н.А., Юмагулова Э.Р.** Эколого-физиологические механизмы адаптации и типы стратегии сосудистых растений верховых болот. Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. гос. гуманитар. ун-та, 2009. 186 с.
- Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф., Кулагин А.Ю.** Экологическая физиология растений. М.: Логос, 2001. 219 с.
- Усманов И.Ю., Семенова И.Н., Щербаков А.В. и др.** Эндемичные экологические ниши Южного (Башкирского) Зауралья: многомерность и флуктуирующие режимы // Вестн. БГАУ. 2014. № 1. С. 16-21.
- Щербаков А.В.** Пластичность корреляционных связей между показателями основного и специализированного метаболизма растений как ответная реакция на непредсказуемость среды обитания // Изв. Самар. НЦ РАН. 2013. Т 15, № 3 (1). С. 366-371.
- Щербаков А.В., Рахматуллина С.Р., Чистякова-Мавлетова М.В., Усманов И.Ю.** Изменчивость антиоксидантной активности можжевельника казацкого в градиенте содержания ионов меди на Южном Урале. // Вестн. Башкир. гос. ун-та. 2013. Т. 18, № 4. С. 1081-1084.
- Щербаков А.В., Усманов И.Ю., Суюндуков Я.Т.** Внутрипопуляционная изменчивость биосинтеза флавоноидов в лекарственных растениях Южного Урала // Изв. Самар. НЦ РАН. 2014. Т 16, № 1. С. 274-280.
- Юмагулова Э.Р.** Структура биомассы и типы стратегии сосудистых растений верховых болот [Ханты-Мансийского автономного округа] // Наука и образование: Материалы VII Междунар. науч. конф. (14-15 марта 2008 г.). Белово, 2008. Ч. 1. С. 670-673.

**КАРИОТИПИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИСТВЕННИЦЫ  
СУКАЧЕВА (*LARIX SUKACZEWII* DYL.) НА УРАЛЕ**

© 2015 Г.Г. Фарукшина

*Ботанический сад-институт УНЦ РАН, Уфа*

**KARYOTYPIC PECULIARITIES OF SUKACHEV'S LARCH  
(*LARIX SUKACZEWII* DYL.) IN THE URALS**

**Gulfiya G. Farukshina**

*Botanical Garden-Institute of Ufa Scientific Centre of the RAS, Ufa,*

e-mail: gfbelal@mail.ru

Цитогенетический подход является одним из важных методов изучения внутривидового разнообразия лесных древесных растений [Муратова, 1995]. В теоретическом отношении кариологические особенности вида формируют тот фундамент, на основе которого могут строиться дальнейшие углубленные генетические исследования.

На протяжении ряда лет нами проводилось изучение популяционно-генетической структуры лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.) на Урале – от южной окраины до лесотундрового предела распространения вида [Путенихин и др., 2004]. В данном сообщении мы резюмируем результаты исследования кариотипической структуры популяций в регионе.

В работе задействованы 11 выборок (табл. 1), принадлежащих к 8 локальным биологическим популяциям, выделенным ранее на территории Урала [Путенихин и др., 2004; Фарукшина, Путенихин, 2004]. При выборе методов исследования внутривидовой кариотипической изменчивости исходили из существующих методических разработок [Павулсоне, Иорданский, 1971; Правдин и др., 1972; Гриф, Агапова, 1986; Бочков, Чеботарев, 1989; Муратова, 1995].

Исследование соматической ткани показало, что кариотип лиственницы Сукачева стабилен по числу хромосом ( $2n=24$ ), встречаются единичные случаи анеуплоидии в отдельных меристематических клетках ( $2n=23$ ,  $2n=25$ ). Общий процент видимых абберрантных метафаз варьирует от 2% до 12%.

Поликариограммный анализ позволяет выделить три хромосомные группы, соответствующие метацентрическим (I-VI пары), интерцентрическим (VII-IX) и субметацентрическим (X-XII) типам хромосом. Вторая и третья группы асимметричных хромосом дифференцируются на основе центромерного индекса (при близкой относительной длине хромосом). По основным морфологическим типам хромосом различий между выборками (популяциями) не обнаружено.

Среди восьми изученных южно-, средне- и североуральских выборок (далее – популяций) лиственницы Сукачева, наибольшую суммарную длину диплоидного набора хромосом (254,5-259,1 мкм; табл. 2) имеют учапинская (среднегорный Южный Урал) и ивдельская (Северный Урал) популяции, наименьшую (240,2-243,8 мкм) – иремельская (высокогорный Южный Урал) и сотринская (увалистое Свердловское Зауралье). Показатели суммарной длины диплоидного набора хромосом полярно-уральских популяций выше (269,0-280,7 мкм), чем у большинства южно-, средне- и североуральских популяций.



Таблица 1.

## Краткая характеристика выборок лиственницы Сукачева

Выборка (популяция)	Популяция (по: [Путенихин и др., 2004])	Число метафазных пластинок*
Зилаирская	Маргинальная южноуральская	98
Учалинская	Центральная южноуральская	92
Иремельская	Высокогорная южноуральская	105
Караидельская	Башкирская предуральская	97
Тагильская	Центральная североуральская	109
Оханская	Пермско-Камская предуральская	99
Сотринская	Центральная североуральская	98
Ивдельская	Центральная североуральская	93
Харпская	Полярно-уральская	41
Лабытнангинская	Полярно-уральская	13
Казымская	В ареале лиственницы сибирской	33

Примечание. \* – число исследованных метафазных пластинок в узком интервале спирализации (по суммарной длине диплоидного набора хромосом).

Таблица 2.

## Основные кариотипические показатели популяций лиственницы Сукачева на Урале

Популяция	Суммарная длина диплоидного набора ( $\Sigma L^a$ ), мкм		Количество вторичных перетяжек	
	интервал	средняя	постоянных	непостоянных
Зилаирская	165,30-311,30	244,27±2,01	1	13
Учалинская	172,67-339,61	254,46±2,39	1	9
Иремельская	186,34-365,28	243,79±1,58	2	13
Караидельская	178,28-335,05	247,41±1,96	1	8
Тагильская	184,82-373,52	246,16±1,69	2	15
Оханская	164,30-371,85	243,92±1,71	3	10
Сотринская	174,22-345,37	240,17±2,19	2	12
Ивдельская	195,62-389,52	259,12±2,33	2	9
Харпская	162,94-329,62	269,0±11,41	2	11
Лабытнангинская	166,28-412,30	251,04±4,329	2	15
Казымская	207,70-399,34	280,74±7,230	2	17

Следует также отметить, что по абсолютной длине хромосом ( $L^a$ ) I и II группы хромосом полярно-уральские популяции существенно отличаются от южно-, средне- и североуральских, тогда как по  $L^a$  III группы различия не столь выражены. По относительной длине хромосом ( $L^r$ ) I группы полярно-уральские популяции стоят ближе к средне-североуральским, чем к южноуральским, по III группе показатель  $L^r$  ниже, чем в популяциях Южного, Среднего и Северного Урала. По центромерному индексу популяции сходны между собой.

Вторичные перетяжки постоянно или эпизодически встречаются во многих хромосомах кариотипа. Регулярные вторичные перетяжки в популяциях лиственницы Сукачева на Южном Урале локализованы в основном на коротком плече III условной пары хромосом (локализация вторичных перетяжек  $sc = 61,8-65,5\%$ ), частота встречаемости 50-62,5% метафазных пластинок, в ирмельской высокогорной популяции вторичные перетяжки встречаются кроме того и во II паре хромосом с частотой 51,6% ( $sc = 63,0\%$ ).

В популяциях Среднего и Северного Урала постоянные вторичные перетяжки характерны для двух-трех пар хромосом и локализованы на коротких плечах III и IV условных пар с частотой 50,9-85,4%, а в пермско-камской популяции – и во II паре с частотой 50%. В кариотипах полярно-уральских популяций (кроме казымской) постоянные вторичные перетяжки встречаются на коротких плечах II и III пар хромосом с относительно большим разбросом локализации ( $sc = 62,4-71,2\%$ ) по сравнению с южнее расположенными популяциями. Добавочные (непостоянные) вторичные перетяжки обнаруживаются в популяциях Полярного Урала во многих парах хромосом (11-17 на кариотип), что сравнительно больше, чем на Южном, Среднем и Северном Урале (8-15 на кариотип); локализация их непостоянна ( $sc = 34,3-79,0\%$ ).

На Южном и Северном Урале в основном встречаются метафазы, имеющие 3-4 хромосомы с вторичными перетяжками, в полярно-уральских популяциях – 11,5-71,4% клеток имеют 4, 5 и 6 хромосом с вторичными перетяжками. В харпской популяции на Полярном Урале довольно высока доля метафаз (14,3%) с 1 и 7 хромосомами, несущими вторичные перетяжки; в казымской и лабытнангинской популяциях имеются клетки с 2, 7-11 хромосомами (2,9-7,7%). По среднему числу вторичных перетяжек полярно-уральские популяции (4,86 до 7,07) превосходят южно-средне- и североуральские популяции (3,75-4,51). Наибольшее среднее число вторичных перетяжек, а также среднее число хромосом с вторичными перетяжками характерны для казымской популяции из ареала лиственницы сибирской.

Во всех популяциях, кроме пермско-камской, ивдельской и харпской встречаются также двойные перетяжки (2 перетяжки на одном плече). В караидельской, тагильской, пермско-камской, сотринской и, особенно, в казымской популяциях встречаются хромосомы с двумя вторичными перетяжками на одном плече и одной перетяжкой на другом. Во многих популяциях имеются «классические» спутники.

Сопоставим популяции по хромосомным нарушениям. В целом частота выявленных аберраций на Полярном Урале варьирует от 6,1% в казымской популяции до 12,15% в лабытнангинской, что выше, чем на Южном Урале (2,1-6,75%) и соответствует показателям Среднего и Северного Урала (5,9-12,1%).

Геномные нарушения зафиксированы только в южно-североуральских популяциях. Надо отметить, что в отдельных популяциях лиственницы Сукачева впервые найдены В-хромосомы [Фарушкина 1997, 1998], что для хвойных – явление редкое. В нашем случае наличие В-хромосом может служить дополнительным аргументом в пользу предположения об исторической древности популяций лиственницы Сукачева в южной части Урала [Путенихин и др., 2004].

Структурные нарушения, выраженные в появлении кольцевых хромосом, найденные во всех популяциях Южного, Среднего и Северного Урала, обнаружены и во всех полярно-уральских выборках (с частотой 6,1-7,7%), как правило, по одной на метафазную пластинку, но в ряде случаев – в количестве двух. Возможно, однако, это две синхронно делящиеся соседние клетки, унаследовавшие от общей мате-

ринской клетки свои кольцевые хромосомы. В некоторых метафазных пластинках (пермско-камская, сотринская, лабытнангинская популяции) просматривается «надевание» кольцевой хромосомы на обычную палочковидную.

В отдельных популяциях имеются также структурные перестройки типа дисцентрических хромосом (пермско-камская, ивдельская и лабытнангинская популяции). При этом число хромосом в диплоидном наборе уменьшается соответственно до 23 или 22, количество центромер остается равным 24. Метафазы с отчетливо выраженными хромосомными фрагментами, в которых отсутствовали другие типы aberrаций, фиксировались в качестве отдельной группы хромосомных нарушений.

При изучении фенотипической изменчивости было показано [Путенихин и др., 2004], что полярно-приполярно-уральские популяции лиственницы Сукачева являются зоной интрогрессивной гибридизации; этот процесс активно захватывает и прилегающую часть ареала лиственницы сибирской: в казымской выборке, например число гибридных форм с интерградацией морфологических признаков видов достигает 63,4%.

Таким образом, между популяциями южной половины уральского ареала лиственницы Сукачева и популяциями северной половины выявляются определенные кариотипические различия. Для полярно-приполярно-уральских популяций характерны повышенное среднее и общее число вторичных перетяжек, разнообразие по числу хромосом, несущих вторичные перетяжки, довольно высокий процент хромосомных нарушений, увеличение суммарной длины диплоидного набора. В казымской популяции из прилегающей части ареала лиственницы сибирской к тому же нарушаются соответствия между суммарной длиной диплоидного набора хромосом, числом вторичных перетяжек и частотой хромосомных aberrаций. Все это дополнительно свидетельствует об участии в эволюционных процессах явления интрогрессивной гибридизации между лиственницей Сукачева и лиственницей сибирской в регионе Полярно-Приполярного Урала.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бочков Н.П., Чеботарев А.Н.** Наследственность человека и мутагены внешней среды. М.: Медицина, 1989. 272 с.
- Гриф В.Г., Агапова Н.Д.** К методике описания кариотипов растений // Ботан. журн. 1986. Т. 71, № 4. С. 550-553.
- Муратова Е.Н.** Кариосистематика семейства *Pinaceae* Lindl. Сибири и Дальнего Востока: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Новосибирск, 1995. 32 с.
- Павулсоне С.А., Иорданский А.Б.** Новый способ повышения разрешающей способности кариограммного анализа // Генетика. 1971. Т. 7, № 4. С. 149-152.
- Правдин Л.Ф., Бударрагин В.А., Круклис М.В., Шершуклова О.П.** Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение. 1972. № 2. С. 67-75.
- Путенихин В.П., Фарушкина Г.Г., Шигапов З.Х.** Лиственница Сукачева на Урале: изменчивость и популяционно-генетическая структура. М.: Наука, 2004. 276 с.
- Фарушкина Г.Г.** Хромосомный полиморфизм лиственницы Сукачева и ели сибирской на Урале // Проблемы эволюционной цитогенетики, селекции и интродукции: Матер. науч. чтений, посв. 100-летию проф. В.П. Чехова. Томск, 1997. С. 58-59.
- Фарушкина Г.Г.** Морфологическая и кариотипическая изменчивость лиственницы Сукачева и ели сибирской на Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1998. 25 с.
- Фарушкина Г.Г., Путенихин В.П.** Кариологический анализ лиственницы Сукачева на Урале // Лесоведение. 2004. № 6. С. 25-33.

# НЕЛИНЕЙНЫЕ МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ С ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРОЙ

© 2015 Е.Я. Фрисман, Г.П. Неверова

*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,  
Биробиджан*

## NONLINEAR MODELS OF DYNAMICS OF AGE-STRUCTURED POPULATIONS

**Efim Ya. Frisman, Galina P. Neverova**

*Institute of Complex Analysis of Regional Problems of the FEB RAS, Birobidzhan*  
e-mail: frisman@mail.ru, galina.nev@gmail.com

В настоящее время накопилось огромное количество работ по математической биологии, посвященных изучению динамики популяций с возрастной структурой [Динамическая..., 1974; Свирежев, Логофет, 1978; Caswell, 2001 и др.]. Здесь, как правило, используются матричные модели, а детализация возрастной структуры приводит к увеличению числа компонент и параметров модели. В целях упрощения моделей авторы часто унифицируют влияние плотностно-зависимых факторов, учет которых сводится либо к лимитированию одним возрастным классом, либо общей численностью, либо игнорируется вообще.

В рамках данной работы на основе аппарата рекуррентных уравнений и идей Л. Лефковича [Lefkovitch, 1965] предлагается достаточно простой подход, позволяющий исследовать совокупное влияние процессов авторегуляции и возрастной структуры на динамику численности популяций. Ключевым моментом данного подхода является выбор фазовых переменных модели, т. е. распределение особей по классам на основе некоторого критерия, например стадия развития и т. д. Мы взяли за основу разбиения популяции на классы – репродуктивную функцию [Свирежев, Логофет, 1978]. Соответственно предполагается, что к началу очередного сезона размножения популяция может быть представлена совокупностью двух возрастных классов: младшего (неполовозрелые особи) и старшего (состоящего из особей, участвующих в размножении). Исходя из характера пополнения репродуктивной части популяции, можно выделить несколько типов структурированных популяций:

- с простой возрастной структурой, когда за единицу времени, т. е. за время между сезонами размножения, все неполовозрелые особи достигают половой зрелости;
- со сложной возрастной структурой, когда за один шаг во времени не все особи из младшего возрастного класса, повзрослев, переходят в старшую группу, часть остается неполовозрелыми;
- с коротким жизненным циклом (быстрым созреванием молоди), когда в течение сезона размножения половозрелые особи приносят несколько пометов, при этом часть потомства этого года успевает достичь половозрелости, вступить в размножение и принести потомство.

В дальнейшем сосредоточимся на исследовании динамики численности указанных типов популяций с учетом регуляции рождаемости. Данный вид авторегуляции наиболее распространен в природе, и соответствует ситуации, когда внутривидовая конкуренция за ресурсы между особями разного возраста приводит к снижению рождаемости.

Динамика численности популяций с простой возрастной структурой и сезонным характером размножения может быть описана при помощи следующих уравнений [Фрисман и др., 1988; Frisman et al., 2011]:

$$\begin{cases} x_{n+1} = a(x_n, y_n) \cdot y_n \\ y_{n+1} = s \cdot x_n + v \cdot y_n \end{cases} \quad (1)$$

где  $x$  – численность младшего возрастного класса,  $y$  – численность старшего возрастного класса, составляющего репродуктивную часть популяции,  $n$  – номер периода размножения, Функция  $a(x, y) = a \cdot e^{-\alpha \cdot x - \beta \cdot y}$  выбрана по аналогии с моделью Рикера, где  $a$  ( $a > 0$ ) – репродуктивный потенциал популяции,  $\alpha$  ( $\alpha > 0$ ) и  $\beta$  ( $\beta > 0$ ) – коэффициенты, характеризующие интенсивности воздействия особей младшего и половозрелого возрастного класса на рождаемость,  $v$  ( $0 \leq v \leq 1$ ) – коэффициент выживаемости половозрелых особей,  $s$  ( $0 \leq s \leq 1$ ) – коэффициент выживаемости молодежи.

Проведено подробное исследование модели (1). Показано, что возможно единственное нетривиальное стационарное состояние системы. Определена область его устойчивости, проанализирован характер потери устойчивости и сценарии переходов динамических режимов. Удобными параметрами для исследования последовательности бифуркаций являются:  $r = as$ ,  $\rho = \alpha/(s\beta)$ . Характерный вид области устойчивости представлен на рис. 1а. Показано, что рост параметра выживаемости старшего возрастного класса, приводит к расширению области устойчивости, но не изменению ее формы. Значения параметра  $\rho$  позволяют определить сценарий потери устойчивости. Если  $0 \leq \rho \leq 3/4$ , то потеря устойчивости (при изменении параметров модели и переходе через границу области устойчивости) реализуется по сценарию Неймарка-Сакера: динамика численности возрастных классов переходит в квазипериодический режим. При  $\rho \geq 1$  потеря устойчивости стационарного решения происходит по сценарию Фейгенбаума: возникают устойчивые колебания численности, сопровождающиеся каскадом бифуркаций удвоения периода. При  $3/4 < \rho < 1$  потеря устойчивости возможна по двум этим сценариям.

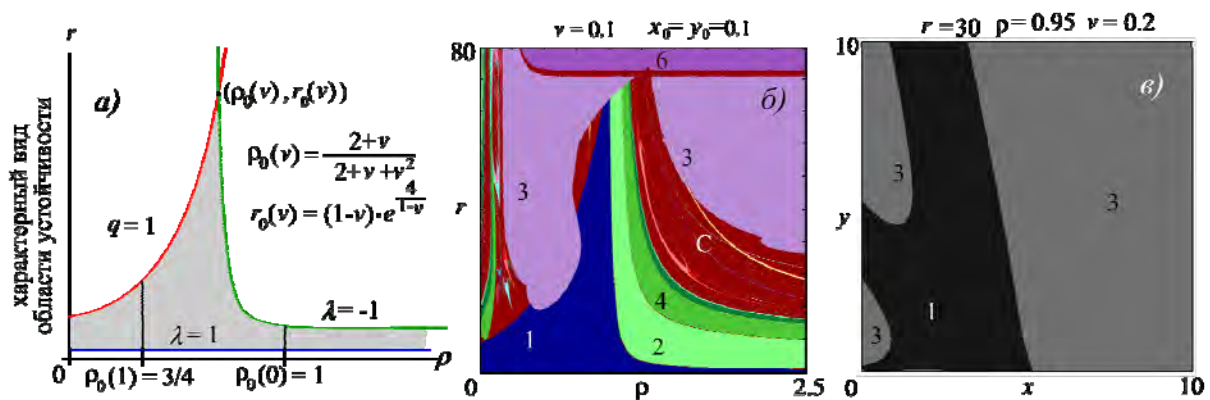


Рис.1. а) Область устойчивости нетривиального решения системы (1);  
 б) Карта динамических режимов, С – хаотическая динамика;  
 в) Бассейн притяжения предельных динамических режимов.  
 Цифры соответствуют длинам наблюдаемых циклов.

Возникающие динамические режимы системы (1) представлены на рис. 1 б. Как видно, область локальной устойчивости стационарного состояния пересекается с зоной, соответствующей устойчивым трехгодичным колебаниям. Цикл длины 3 формируется в результате касательной бифуркации и существует одновременно с устойчивым равновесием. Характерный вид бассейнов притяжения данных режимов представлен на рисунке 1 в. Следует отметить, что с ростом значений параметра выживаемости старшего возрастного класса ( $v$ ) бассейн притяжения стационарного решения расширяется, в то время как рост репродуктивного потенциала ( $r$ ) приводит к его сужению относительно площади областей притяжения цикла длины 3.

**Динамика численности популяций со сложной возрастной структурой.** В этом случае не все особи из младшего возрастного класса, за один шаг во времени, переходят в старшую группу, часть остается неполовозрелыми. Динамика численности такой популяции с учетом плотностной регуляции рождаемости, может быть описана следующими уравнениями [Неверова, Фрисман, 2014]:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n \exp(-\alpha \cdot x_n - \beta \cdot y_n) + dx_n \\ y_{n+1} = sx_n + vy_n \end{cases}, \quad (2)$$

где смысл фазовых переменных  $x$ ,  $y$  и параметров  $a$ ,  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $v$  сохраняется.  $d$  и  $s$  – коэффициенты, характеризующие долю численности молодежи, оставшуюся в неполовозрелом классе и перешедшую в половозрелую группу с учетом выживаемости особей, при этом  $s + d \leq 1$ .

Проведено подробное исследование модели (2); система имеет единственное нетривиальное решение. Удобными параметрами для изучения последовательности бифуркаций являются:  $r = as$ ,  $\rho = \alpha/(s\beta)$ . Анализ границ области устойчивости ненулевого решения показал, что сценарий потери устойчивости однозначно определяется значениями параметров  $\rho$  и  $d$ . Если  $0 \leq \rho \leq (3+d)/4$ , то потеря устойчивости реализуется по сценарию Неймарка-Сакера. При  $\rho \geq 1/(1-d)$  потеря устойчивости стационарного решения происходит по сценарию Фейгенбаума. При  $(3+d)/4 < \rho < 1/(1-d)$  потеря устойчивости возможна по двум этим сценариям.

В фазовом пространстве модели (2) сосуществуют несколько аттракторов со своими бассейнами притяжения. Возникающие динамические режимы представлены на рис. 2.

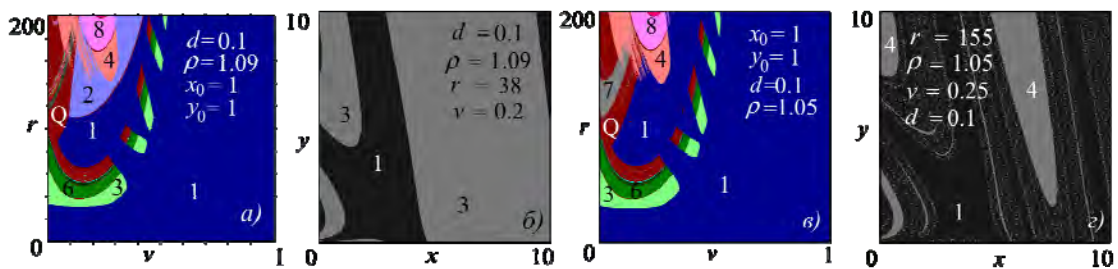


Рис. 2. Характерный вид бассейна притяжения при  $(3+d)/4 < \rho < 1/(1-d)$ , дополненный картами динамических режимов.

Как видно, потеря устойчивости происходит по двум сценариям: наблюдаются переходы от стационарного состояния к двухгодичным и квазипериодическим колебаниям. Более того, при одних и тех значениях параметров могут сосущество-

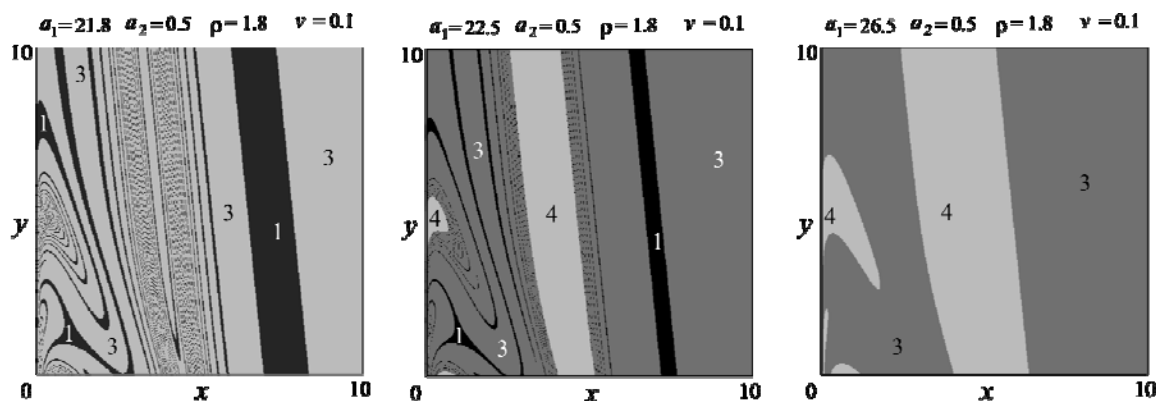
вать состояние равновесия и 3-, 6-, 12-летние или нерегулярные колебания. Помимо этого, за пределами области устойчивости наблюдается резонансный цикл длины 4, возникающий в результате касательной бифуркации (рис. 2а), и, следовательно, становится возможным сосуществование равновесия и циклов длины 3 или 4 (рис. 2 б, в, г). Таким образом, здесь наблюдаются две касательные бифуркации, в результате которых рождаются циклы длины 3 и 4.

**Динамика численности популяций с коротким жизненным циклом.** Популяции с коротким жизненным циклом характеризуются тем, что в течение сезона размножения половозрелые особи приносят несколько пометов, при этом часть потомства этого года успевает достичь половозрелости, вступить в размножение и принести потомство. Динамика численности такой популяции может быть описана следующей системой, связывающей численности смежных поколений [Фрисман и др., 2014]:

$$\begin{cases} x_{n+1} = e^{-\alpha \cdot x_n - \beta \cdot y_n} \cdot (r_1 \cdot x_n + r_2 \cdot y_n) \\ y_{n+1} = s \cdot x_n + v \cdot y_n \end{cases}, \quad (3)$$

где  $n$  – номер сезона размножения,  $x$  – численность особей, впервые принимающих участие в размножении,  $y$  – численность особей, размножавшихся в прошлом году и выживших за зиму,  $r_1$  и  $r_2$  – репродуктивные потенциалы,  $s$  и  $v$  – коэффициенты выживаемости,  $\alpha$  и  $\beta$  – коэффициенты лимитирования, отражающие интенсивность влияния конкурентных взаимодействий между особями разного возраста на уровень рождаемости.

Проведено исследование устойчивости решения системы (3) и изучены сценарии перехода от этого равновесия к флуктуациям и нерегулярной динамике. Показано, что значения параметров  $\rho = \alpha / (s\beta)$  и  $v$  позволяют определить сценарий потери устойчивости. Если  $\rho < 1$ , то потеря устойчивости реализуется по сценарию Неймарка-Сакера. При  $\rho > \rho^* = (3 + v) / (v^2 + 2v + 1)$  потеря устойчивости происходит по сценарию Фейгенбаума. При  $1 \leq \rho \leq \rho^*$  потеря устойчивости возможна по двум этим сценариям. На рис. 3 представлены бассейны притяжения предельных режимов.



**Рис.3.** Бассейны притяжения модели (3) при  $v = 0.1$  и  $\rho = 1.8$ ,

где  $a_1 = r_1$ ,  $a_2 = sr_2$ .

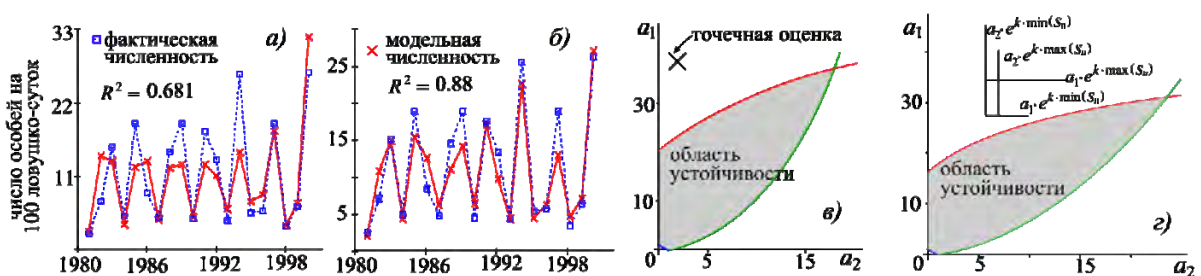
Цифрами обозначены длины наблюдаемых циклов.

Как видно, одновременно сосуществуют 3 режима. Данный численный результат весьма примечателен, поскольку в популяциях с коротким жизненным циклом (например, мышевидные грызуны) возможны как 3-4 летние колебания численности, так и исчезновение циклов.

Следующим этапом работы стало применение модели (3) к описанию динамики численности реальной популяции. Апробация осуществлялась на материалах многолетних учетов численности рыжих полевков на территории Удмуртского стационара [Жигальский, 2011]. Исходные данные, оценки параметров модели (3) и результаты моделирования представлены на рис. 4 а. Модельная реализация, проведенная при полученных оценках параметров модели, в целом описывает тенденцию, однако не полностью улавливает основные пики численности рыжей полевки. Оцененные значения параметров находятся в зоне нерегулярной динамики (рис. 4 б) и соответствуют случаю, когда потеря устойчивости реализуется через образование инвариантной кривой, т. е. численность рыжей полевки демонстрирует квазипериодические колебания.

Как нам представляется, расхождение данных наблюдений и моделирования связано с влиянием внешних факторов. Для того, чтобы учесть влияние климатических факторов, предложена следующая модификация множителя, описывающего лимитирующее воздействие:  $e^{-\alpha \cdot x_n - \beta \cdot y_n + k S_n}$ . Здесь  $k$  – безразмерный коэффициент, характеризующий интенсивность влияния внешних факторов на процессы воспроизводства особей рыжей полевки,  $S_n$  – среднее значение гидротермического коэффициента Селянинова [Краткая., 1960] за период апрель – июль в году  $n$ .

Результаты применения модели (3) с учетом модификации представлены на рис. 4 в. Как видно, включение внешнего фактора позволило отловить основные пики численности популяции. Это связано с тем, что коэффициенты, характеризующие репродуктивные потенциалы особей, в данном случае не являются постоянными величинами, а принимают значения из области параметрического портрета, обозначенной на рисунке 4 г прямоугольником. Дополнительно были построены карты асимптотических динамических режимов, в соответствии с которыми точечная оценка параметров модели находится в зоне цикла длины 6 (возникшего в результате бифуркации удвоения периода 3-цикла), однако влияние климатических факторов смещает ее в зону квазипериодической динамики.



**Рис. 4.** Динамика численности популяции рыжей полевки: а) с учетом плотностной регуляции, б) с учетом влияния внешних факторов и плотностной регуляции; в) параметрический портрет, соответствующий случаю (а); г) параметрический портрет, соответствующий случаю (б).



## ЛИТЕРАТУРА

- Динамическая теория биологических популяций / Под ред. Р.А. Полуэктова. М.: Наука, 1974. 456 с.
- Жигальский О. А.** Структура популяционных циклов рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в центре и на периферии ареала // Известия РАН. Серия биологическая. 2011. № 6. С. 733–746.
- Краткая географическая энциклопедия. / Под ред. А.А. Григорьева А.А. М.: Советская энциклопедия, 1960. Т. 1. 564 с.
- Неверова Г.П., Фрисман Е.Я.** Анализ механизмов и моделирование динамики структурированных популяций, развивающихся в условиях экологического лимитирования // Математические модели природных и антропогенных экосистем (сборник статей, посвященный памяти Р.А. Полуэктова). СПб.: АФИ, 2014. С. 159-180.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.** Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
- Фрисман Е.Я., Луппов С.П., Скокова И.Н., Тузинкевич А.В.** Сложные режимы динамики численности популяции, представленной двумя возрастными классами // Математические исследования в популяционной экологии. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С.4-18.
- Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Кулаков М.П., Жигальский О.А.** Смена динамических режимов в популяциях видов с коротким жизненным циклом: результаты аналитического и численного исследования // Математическая биология и биоинформатика. 2014. Т. 9, № 2. С. 414-429.
- Caswell H.** Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. 2<sup>nd</sup> ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2001. 722 pp.
- Frisman E., Neverova G., Revutskaya O.** Complex dynamics of the population with a simple age structure // Ecological Modelling. 2011. Vol. 222. P. 1943–1950.
- Lefkovitch L.P.** The study of population growth in organisms grouped by stages. // Biometrics. 1965, Vol. 21. P. 1-18.

**ХРОМОСОМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ ПОПУЛЯЦИЙ  
ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ, *SOREX ARANEUS* L.,  
В БАССЕЙНЕ ДНЕПРА И ПРИПЯТИ:  
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ**

© 2015 Е.В. Черепанова<sup>1</sup>, Ю.М. Борисов<sup>1</sup>  
Е.С. Гайдученко<sup>2</sup>, И.А. Кришук<sup>3</sup>, Е.М. Бочко<sup>2</sup>,  
И.П. Борисовец<sup>2</sup>, В.Н. Орлов<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

<sup>2</sup>Мозырский государственный педагогический институт  
им. И.П. Шамякина, Мозырь, Беларусь

<sup>3</sup>Научно-практический центр по биоресурсам НАН Беларуси, Минск, Беларусь

**CHROMOSOMAL POLYMORPHISM OF POPULATIONS OF THE  
COMMON SHREW, *SOREX ARANEUS* L., IN THE DNIEPER AND  
PRIPYAT INTERFLUVE: ECOLOGICAL FACTORS**

Elena V. Cherepanova<sup>1</sup>, Yuri M. Borisov<sup>1</sup>,  
Helena S. Gaiduchenko<sup>2</sup>, Iryna A. Kryshchuk<sup>3</sup>, Elizaveta M. Bochko<sup>2</sup>,  
Irina P. Borisovez<sup>2</sup>, Victor N. Orlov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Moscow

<sup>2</sup>Shamyakin Mozyr State Pedagogical University, Mozyr

<sup>3</sup>Scientific and Practical Center for Bioresources of the NAS of Belarus, Minsk

e-mail: el-cherepanova.11@yandex.ru, boriss-spb@yandex.ru

a-posteriori@yandex.ru ikryshchuk@yandex.by

Роль хромосомных перестроек в эволюционных процессах в настоящее время не вызывает сомнений [Mayr, 1970, White, 1978, Воронцов, 1987]. Но сводится ли эта роль только к репродуктивной изоляции или хромосомные перестройки оказывают непосредственное влияние на фенотип, а, следовательно, и на адаптивные возможности, остается дискуссионной темой [Воронцов, 1987, Щипанов и др., 2009]. Селективное же преимущество гетерозигот по хромосомным перестройкам указывает на адаптивное значение хромосомных перестроек при определенных условиях среды [Dobzhansky, 1951, Воронцов, Banaszek, 2009]. Обыкновенная бурозубка, *Sorex araneus* L., – широкоареальный эвритопный вид, которому присущ значительный хромосомный полиморфизм, является подходящим объектом для изучения связи между распространением хромосомных перестроек и экологическими условиями.

Известно более 70 хромосомных рас *S. araneus*, различающихся по Робертсоновским (Rb) транслокациям 10 пар акроцентрических хромосом [Hausser, 1994, Wójcik et al., 2002, 2003, Щипанов и др., 2009]. Кариотип, в котором 10 пар диагностических аутосом представлены акроцентриками (*g, h, i, k, m, n, o, p, q, r*), считающийся исходным в эволюции *S. araneus*, обнаружен лишь в двух изолятах на периферии ареала: в Альпах и на Балканах [Wójcik et al., 2002].

В большинстве случаев, морфологическая дифференциация популяций *S. araneus* не коррелирует с кариотипической дифференциацией [Wójcik et al., 2000, Щипанов и др., 2011]. Но у некоторых хромосомных рас, которые различаются по 4-5 транслокациям, были обнаружены различия и по краниометрическим параметрам [Окулова и др., 2000, Polyakov et al., 2002, Shchipanov et al., 2014]. Кариологически и морфологически дифференцированные расы Томск и Новосибирск оказались

приурочены к разным экосистемам [Polyakov et al., 2003]. Имеются также данные о неодинаковой частоте транслокаций в полиморфных популяциях одной расы, населяющих разные биотопы [Wójcik et al., 1991, 1996]. Анализ некоторых физиологических параметров гомозигот  $mp$  и гетерозигот  $m/p$  показал, что у гетерозигот уровень метаболизма выше [Banaszek et al., 2009].

Хромосомный полиморфизм некоторых рас сформировался при вторичном контакте и гибридизации ранее изолированных популяций [Fredga et al., 2007, Орлов и др., 2008, Орлов и Борисов, 2009]. Однако, не исключено, что формирование полиморфных популяций может определяться также и экологическими факторами [Dobzhansky, 1961, Маур, 1970].

Фенотипические различия, которые иногда обнаруживаются при сравнении разных хромосомных форм, не обязательно определяются самой хромосомной перестройкой: перестроенные хромосомы могут различаться по генам. Фиксация хромосомных перестроек, как и других мутаций, происходила в малых изолированных популяциях, например, в рефугиумах ледникового периода [Орлов и др., 2008]. При независимой эволюции популяций в них формируются устойчивые генные комплексы, сцепленные с метацентрическим или акроцентрическим вариантом хромосомы.

Чтобы определить, существует ли связь между распространением определенных Rb транслокаций и экологическими условиями, мы проанализировали кариотипы 218 бурозубок из полиморфных популяций хромосомных рас Борисов, Białowieża и Киев. Бурозубки были отловлены в 20 пунктах на территории Минской и Гомельской обл. в 2008-2014 гг. Эти пункты относятся к трем типам биотопов: пойменные заболоченные луга, суходольные луга и пойменные черноольховые леса с заболоченной почвой (табл.).

Хромосомные препараты приготовлены по стандартной методике из клеток костного мозга и селезенки. Идентификация хромосом проведена по рисунку G-окраски согласно общепринятой номенклатуре хромосом *S. araneus* [Searle et al., 1991]. Статистическая достоверность различий по частоте метацентриков в разных популяциях рассчитана по критерию зет-квадрат ( $Z^2$ , модификация критерия  $\chi^2$ -квадрат). Кариологические данные по особям из близко расположенных пунктов, относящихся к одинаковым биотопам, объединены (табл.).

Популяции хромосомной расы Западная Двина и ее производной расы Борисов, обитающие в верхнем бассейне Березины, характеризуются ярко выраженной клинальной изменчивостью частоты четырех метацентриков  $gm$ ,  $hk$ ,  $no$  и  $qr$  (снижение с северо-востока на юго-запад). Раса Западная Двина мономорфна по метацентрикам  $gm$ ,  $hk$ ,  $ip$   $no$  и  $qr$  на всем своем ареале. Акроцентрическая форма  $i$ ,  $p$  является диагностическим признаком, по которому отличают популяции расы Борисов от популяций расы Западная Двина [Орлов, Борисов, 2009, Vorisov et al., 2010].

Аналогичные клины частоты метацентриков были нами выявлены в популяциях рас Киев и Białowieża. По-видимому, полиморфизм популяций в междуречье Днепра и Припяти сформировался в результате распространения метацентриков рас Западная Двина, Киев и Białowieża по ареалу существующих в этом регионе в прошлом популяций с акроцентрическим кариотипом [Орлов, Борисов, 2009, Vorisov et al., 2010, 2014]. Снижение частоты метацентриков расы Западная Двина и производной от нее расы Борисов отражает направление их распространения. При этом, частота метацентрика  $gm$  ( $Z^2=8,57$ ,  $p<0,01$ ) неодинакова в близко расположенных пунктах, относящихся к разным биотопам: черноольховому лесу и заболоченному лугу (табл., №№ 1-4;  $Z^2=8,57$ ,  $p<0,01$ ).

**Пункты отлова бурозубок и частоты диагностических метацентриков  
хромосомных рас Борисов, Białowieża и Киев в междуречье  
Днепра и Припяти (Беларусь)**

№	Пункты, с.ш./в.д.; экологическая характеристика	N	Частота метацентриков расы Борисов			
			<i>gm</i>	<i>hk</i>	<i>no</i>	<i>qr</i>
1-3	Борисовский р-н; ПЛ 54°3'29"-54°11'07"/28°43'45"-29°3'29"	12 <sup>1</sup>	1,00	1,0	0,42	0,08
4	Борисовский р-н; ПЧЛ 54°3'29"-/29°11'33"	27 <sup>1</sup>	0,74*	0,98	0,32	0,09
5, 6	Березинский р-н; ПЛ; 53°55'38"/29°10'26"	7 <sup>1</sup>	0,57	0,86	0,00	0,00
7,8	Березино; ПЧЛ; 53°46'30"/28°55'54", 53°46'48"/28°57'38"	29 <sup>1</sup>		0,58 **		0,00
			расы Białowieża			
			<i>gr</i>	<i>hn</i>	<i>ik</i>	<i>mp</i>
9, 10	Октябрьский р-н, ПЛ 52°36'00"/28°45'00", 52°36'00"/28°45'00"	21, 15 <sup>2</sup>	0,03	0,54	0,54	0,03
11, 12	Житковичский р-н, ПЛ; 52°06'00"/ 27°49'00";	13		0,50	0,76	0,00
13	Житковичский р-н; ПЧЛ; 2° 03' 01"/27° 55' 58"	7, 9 2		0,47	0,53	0,00
			расы Киев			
			<i>gm</i>	<i>hi</i>	<i>ko</i>	
14- 16	Мозырь 52°03', 29°15' <sup>2</sup> , Ельск 51°47', 29°13', 52°03'13"/28°48'49"; ПЛ	2 <sup>2</sup> , 27	0,11	0,71	0,16	
17	Речица, СЛ; 52°21'50/30°23'41"	15	0,00*	0,77	0,57*	
18- 20	Жлобин 52°55'00", 29°45'00", Паричи 52°48'20/29°25'09, Светлогорск 52°41'00"/ 29°39'00", 52°38'00"/ 29°44'00"; СЛ	35	(0) 0,00	0,56*	0,16**	

*Примечание.* Пункты №№ 1-8 – Минская обл., 9-20 – Гомельская обл.

ПЛ – пойменный заболоченный луг, ПЧЛ – пойменный черноольховый лес,

СЛ – суходольный луг; N – число особей; <sup>1</sup> – [Borisov et al., 2010]; <sup>2</sup> – [Borisov et al., 2014]

\*, \*\* – достоверность отличия от данных в предыдущей строке  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$

По нашим данным, клинальная изменчивость частоты метацентриков расы Białowieża прослеживается от территории восточной Польши (где *hn* и *ik* фиксированы и лишь в отдельных популяциях выявлен полиморфизм по транслокации *mp* и *gr*) [Wójcik, 1991, Wójcik et al., 1996] до правобережья р. Птичь (где хромосомы *h*, *n*, и *i*, *k* представлены в метацентрической и акроцентрической форме, а метацентрики *gr* и *mp* встречаются лишь в отдельных популяциях с частотой не выше 0,03) (табл. №№ 9-13) [Borisov et al., 2014]. Частота метацентриков *hn* и *ik* практически не различается в пунктах № 9,10 и № 11,12, разделенных расстоянием в 80 км. Биотопы этих пунктов характеризуются заболоченностью; различий между лесным и луговым биотопами не обнаружено.

Изменчивость расы Киев по частоте транслокаций очевидна при сравнении популяций на территории Беларуси, северной части ареала, с популяциями этой расы в его южной части, на Украине. В украинских популяциях метацентрики *hi* фикс-

сирован, а частота метацентриков *ko* и *gm* составляет 0,68 и 0,55, соответственно [Mishta et al., 2000]. У бурозубок на территории Беларуси частота метацентрика *hi* варьирует от 0,56 до 0,75, частота метацентрика *ko* от 0,16 до 0,57, а метацентрик *gm* встречается (с частотой 0,11) лишь на правом берегу Припяти (Табл. №№ 14-16) ( $Z^2=3,71$ ,  $p<0,05$ ). Что касается транслокации *ko*, интерпретировать ее изменчивость очень сложно. Частота *ko* практически одинакова в пунктах, разделенных расстоянием приблизительно в 100 км и относящихся к разным биотопам; тогда как частота *ko* в окр. Речицы значительно выше по сравнению с северными ( $Z^2=39,07$ ,  $p<<0,01$ ) и с южными ( $Z^2=16,88$ ,  $p<0,01$ ) пунктами.

На примере всех данных о полиморфных популяциях в междуречье Днепра и Припяти видно, что разные диагностические метацентрики трех рас распространились по территории на неодинаковое расстояние. Так, метацентрик расы Борисов *hk* проникает на юг дальше, чем метацентрики *no* и *qr*, а метацентрики расы Białowieża – *hn* и *ik* – дальше на восток, чем *gr* и *mp*. Этот факт говорит о возможной адаптивной значимости генных комплексов, сцепленных с некоторыми метацентриками, в определенных экологических условиях.

Крайне низкая частота метацентриков *gr* и *mp* в белорусских популяциях расы Białowieża (все пункты относятся к влажным биотопам) свидетельствует о селективном преимуществе акроцентрической формы *g*, *r* и *m*, *p* по сравнению с метацентрической при высокой влажности. К такому же выводу ранее пришли Я. Войчик и соавторы [Wójcik et al., 1991, 1996]; а затем были получены экспериментальные данные о высоком уровне гетерозигот *m/p* по сравнению с гомозиготами *mp* [Banaszek et al., 2009]. Резкое снижение частоты метацентрика *gm* расы Киев по сравнению с другими метацентриками этой расы в северной части ареала, и его полное исчезновение именно в сухих экотопах можно рассматривать как косвенное свидетельство адаптивного преимущества акроцентрической формы *g*, *m* перед метацентрической формой *gm* в сухих биотопах.

Для получения более точной информации о возможном адаптивном значении конкретных Rb транслокаций *S. araneus* при их клинальной изменчивости необходим детальный анализ экологических и геоклиматических условий в местах обитания бурозубок, которым присуща определенная частота транслокаций.

Работа поддержана грантом РФФИ № 14-04-90006 Бел-а.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Воронцов Н.Н.** Адаптивность и нейтраллизм в эволюции // Экологическая генетика и эволюция. Кишинев: Штиинца, 1987. С.74-102.
- Орлов В.Н., Борисов Ю.М.** Филогенетические связи популяций обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*, Insectivora) Белоруссии по кариологическим данным // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 12. С. 1506-1514.
- Орлов В.Н., Козловский А.И., Балакирев А.Е., Борисов Ю.М.** Процессы фиксации метацентрических хромосом в популяциях обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* L., Восточной Европы // Генетика. 2008. Т. 44, № 5. С. 581-593.
- Щипанов Н.А., Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф., Павлова С.В.** Межрасовая и межпопуляционная изменчивость фенотипических (краниальных) признаков обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus* L., 1758) // Генетика. 2011. Т. 47, № 1. С. 76–86.
- Щипанов Н.А., Булатова Н.Ш., Павлова С.В., Щипанов А.Н.** Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*) – модельный вид эколого-эволюционных исследований // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 6. С. 975-989.

- Banaszek A., Taylor J.R., Ochocińska D., Chetnicki W.** Robertsonian polymorphism in the common shrew (*Sorex araneus* L.) and selective advantage of heterozygotes indicated by their higher maximum metabolic rates // *Heredity*. 2009. V. 102. No. 2. P. 155-162. doi: 10.1038/hdy.2008.102.
- Borisov Yu.M., Cherepanova E.V., Orlov V.N.** A wide hybrid zone of chromosome races of the common shrew, *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 (Mammalia), between the Dnieper and Berezina Rivers (Belarus) // *Comparative Cytogenetics*. 2010. V. 3. No. 2. P. 195-201.
- Borisov Yu.M., Kryshchuk I.A., Cherepanova E.V., Gaiduchenko E.S., Orlov V.N.** Chromosomal polymorphism of populations of the common shrew, *Sorex araneus* L., in Belarus // *Acta Theriol.* 2014. V. 59. Suppl. 2. P. 243-249.
- Dobzhansky T.** *Genetics and the Origin of Species*. 3<sup>rd</sup> ed. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1951.
- Fredga K.** Reconstruction of the postglacial colonization of *Sorex araneus* into Northern Scandinavia based on karyotype studies, and the subdivision of the Abisco race into three // *Russ. J. Theriol.* 2007. V. 6. No. 1. P. 85-96.
- Hausser J., Fedyk S., Fredga K. et al.** Definition and nomenclature of the chromosome races of *Sorex araneus* // *Folia Zool.* 1994. V. 43 Suppl. 1. P. 1-9.
- Mayr E.** *Populations, Species, and Evolution*. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1970. 457 p.
- Mishta A.V., Searle J.B., Wójcik J.M.** Karyotypic variation of the common shrew *Sorex araneus* in Belarus, Estonia, Latvia, Lithuania and Ukraine // *Acta Theriol.* 2000. V. 45. Suppl. 1. P. 47-58.
- Okulova N.M., Balakirev A.E., Orlov V.N.** Kranyometric characteristics of some *Sorex araneus* chromosomal races // *Rus. J. Theriol.* 2000. V. 6, No. 1. P. 63-71.
- Polyakov A.V., Volobouev V.T., Aniskin VM., Zima J., Searle J.B., Borodin P.M.** Altitudinal partitioning of two chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*) in West Siberia // *Mammalia*. 2003. V. 68, No. 2. P. 201-207.
- Searle J.B., Fedyk S., Fredga K., Hausser J., Volobouev V.T.** Nomenclature for the chromosomes of the common shrew (*Sorex araneus*) // *Mém. Soc. Vaud. Sci. Nat.* 1991. V. 19. P. 13-22.
- Searle J.B., Wójcik J.M.** Chromosomal evolution: The case of *Sorex araneus* / Eds J.M. Wójcik, M. Wolsan. *Evolution of Shrews*. Białowieża: Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, 1998. P. 219-268.
- Shchipanov N.A., Voyta L.L., Bobretsov A.V., Kuprianova I.F.** Intra-species structuring in the common shrew *Sorex araneus* (Lipotyphla: Soricidae) in European Russia: morphometric variability could give evidence of limitation of interpopulation migration // *Russian J. Theriol.* 2014. V. 13, No. 2. P. 119-140.
- White M.J.D.** *Models of Speciation*. San Francisco: Freeman, 1978.
- Wojcik J. M.** Chromosomal polymorphism in the common shrew *Sorex araneus* and its adaptive significance // *Mem. Soc. vaud. Sc. nat.* 1991. V. 19. P. 51-62.
- Wójcik J.M., Bogdanowicz W., Pucek Z., Wójcik A.M., Zalewska H.** Morphometric variation of the common shrew *Sorex araneus* in Poland, in relation to karyotype // *Acta Theriol.* 2000. V. 45, No. 1. P. 161-172.
- Wójcik J.M., Borodin P.M., Fedyk S. et al.** The list of the chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* (updated 2002) // *Mammalia*. 2003. V. 67. P. 169-178.
- Wójcik J.M., Wójcik A.M., Zalewska H.** Chromosome and allozyme variation of the common shrew, *Sorex araneus*, in different habitats. In: Fredga K, Searle JB (ed) // *Evolution in the Sorex araneus Group. Cytogenetic and Molecular aspects* // *Hereditas*. 1996. Offprint V. 125. P. 183-189.

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА БОРТЕВОЙ ПЧЕЛЫ  
(*APIS MELLIFERA MELLIFERA* L.) В ЗАПОВЕДНИКЕ  
«ШУЛЬГАН-ТАШ» ЗА ПОЛВЕКА НАБЛЮДЕНИЙ**

© 2015 А.Я. Шарипов<sup>1</sup>, А.Р. Ишбирдин<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Государственный природный заповедник «Шульган-Таш»;

<sup>2</sup>Башкирский государственный университет, Уфа

**POPULATION DYNAMICS OF WILD-HIVE BEE  
(*APIS MELLIFERA MELLIFERA* L.) IN THE RESERVE  
«SHULGAN-TASH» FOR HALF A CENTURY OF OBSERVATIONS**

Aglyam Ya. Sharipov<sup>1</sup>, Airat R. Ishbirdin<sup>2</sup>

<sup>1</sup>State nature reserve «Shulgan-Tash»; <sup>2</sup>Bashkir State University, Ufa

e-mail: a sharipov63@mail.ru

На территории заповедника «Шульган-Таш» сохраняется природная популяция темной лесной пчелы (*Apis mellifera mellifera* L.). Здесь пчела разводится в условиях пасечного ульевого и колодного пчеловодства, а также содержится в искусственных дуплах – бортях. Значительная часть популяции представлена «дичками» - семьями, заселяющими естественные дупла деревьев.

Целью данной работы было выявление факторов, определяющих многолетнюю динамику численности и других параметров популяции бортевой пчелы.

Наблюдения за динамикой популяционных характеристик пчел бортевого содержания непрерывно ведут с 1960 года. Регистрируют такие показатели, как осенняя численность (число обитаемых бортей по результатам осенней ревизии); зимняя гибель (число семей, погибших со времени осенней ревизии – отмечается при весенней ревизии в конце апреля - начале мая); летняя гибель (причины - разорение медведями, куницей, дятлом, мышами, а также паразиты и болезни); число заселенных за лето бортей.

Ранее было отмечено, что осенняя численность заселенных бортей подвержена волновым колебаниям, период которых совпадает с периодами солнечной активности в 10-11 лет. Определена отрицательная статистически значимая корреляция числа заселенных бортей с показателями солнечной активности – числами Вольфа. Максимальному значению солнечной активности соответствовала минимальная численность бортовых пчелиных семей, и наоборот [Косарев и др., 1999]. Влияние солнечной активности на проявления цикличности в многолетней динамике насекомых является предметом многочисленных исследований [Амшеев, 2003; Нарчук, 2000; Тронин, 2007; Ruohomäki и др., 2000; Selås и др., 2004 и мн. др.]. Как правило, делается вывод об опосредованном влиянии солнца на динамику численности насекомых. Модифицирующими факторами выступают подверженные цикличности климатические условия или такие связанные с активностью солнца физические факторы, как ультрафиолетовое излучение.

Проведенный нами спектральный анализ временных рядов (одномерный анализ Фурье) показывает, что помимо осенней численности аналогичной цикличности подвержены и другие популяционные показатели: заселение и гибель (рис. 1 и 2). Кросскорреляционный анализ этих показателей с числами Вольфа в качестве первого фактора выявил проявляющуюся цикличность также в 10-11 лет: статистически значимые отрицательные связи для числа заселенных за лето бортей при лагах рав-

ных -1, 0 и 10, а для показателей гибели при лагах -1, -3 и 8, 9. Показательно, что влияние солнечной активности на заселение пролонгировано на один год, а для показателей гибели проявляется через 1-3 года.

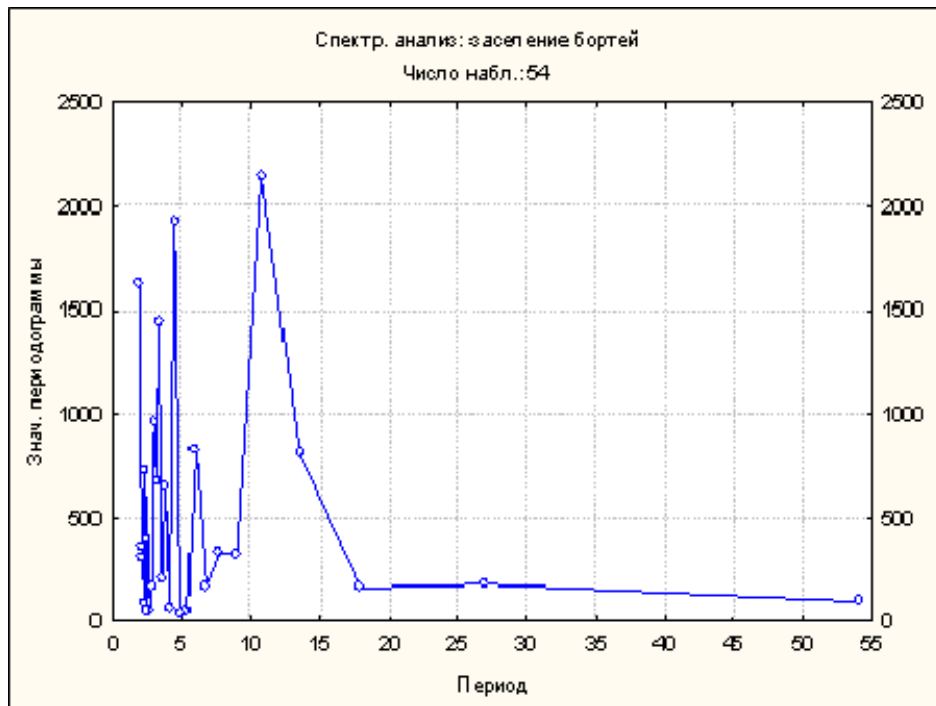


Рис. 1. Периодограмма числа заселенных за лето бортей.

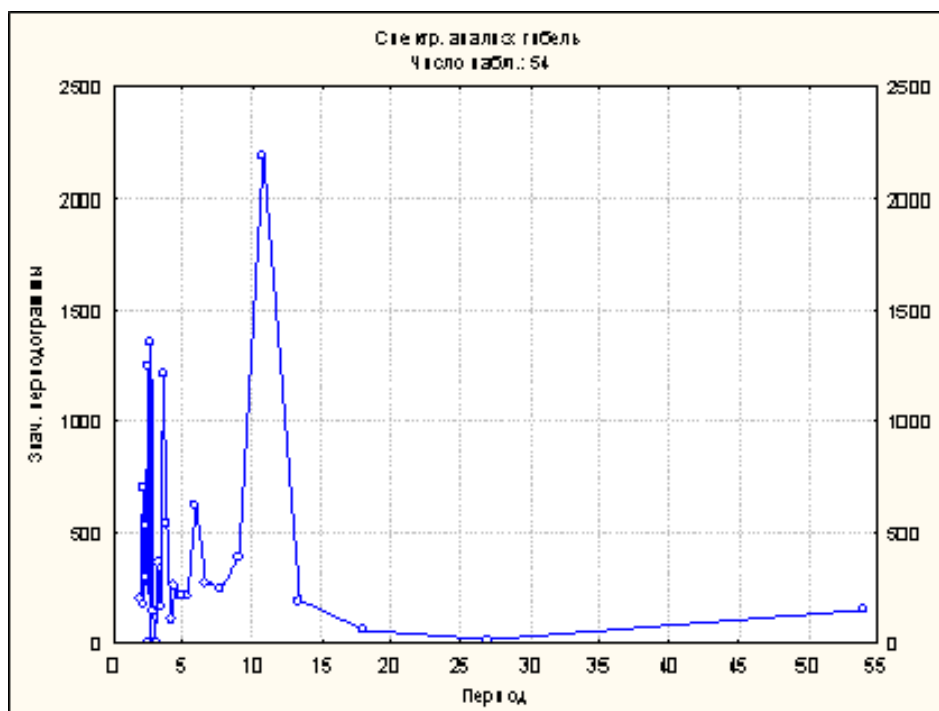
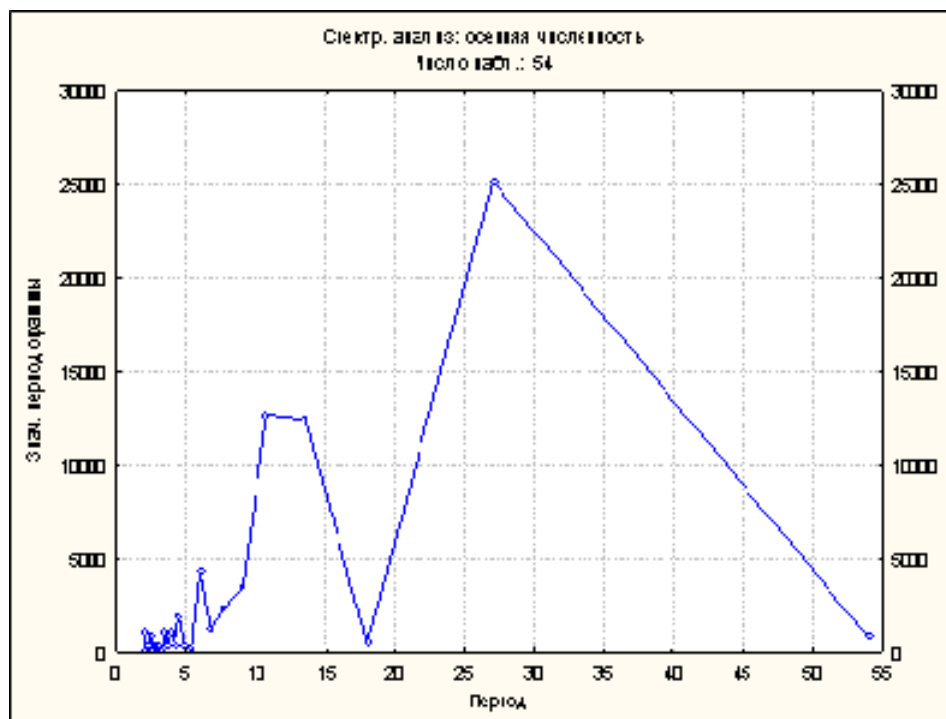


Рис. 2. Периодограмма числа погибших бортовых семей.



В периодограмме осенней численности (рис. 3) выявляются два пика: первый соответствует периодичности солнечной активности, второй указывает на периодичность примерно в 27 лет.

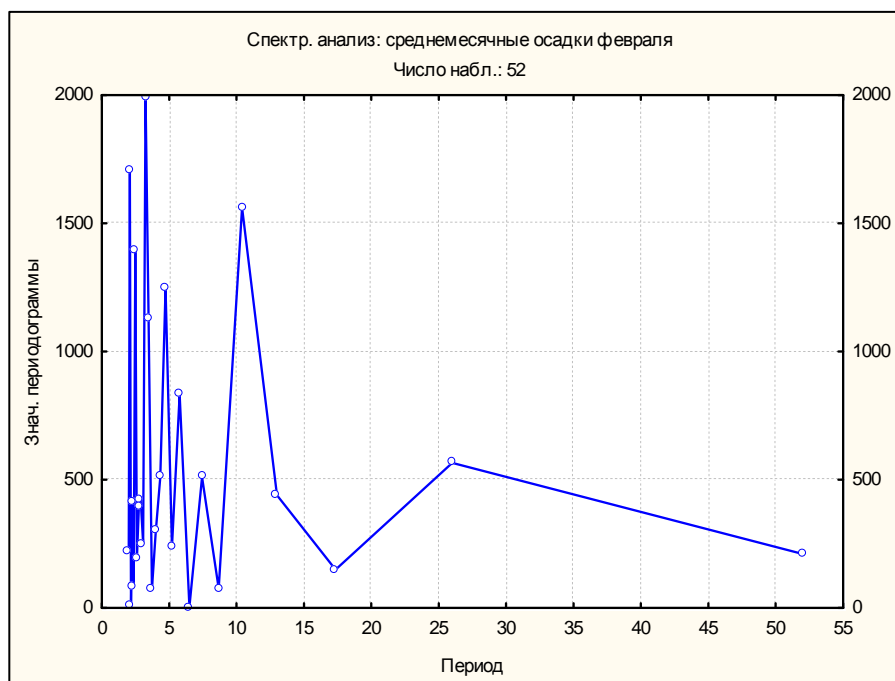


**Рис. 3. Периодограмма осенней численности заселенных бортей.**

Для выявления определяющих цикличность динамики популяционных характеристик бортовой пчелы факторов нами проведен анализ динамики климатических факторов. Также оценивалась связь среднегодовой и среднемесячных температур, годовых и месячных сумм осадков, гидротермического коэффициента теплых (май-сентябрь) месяцев с популяционными показателями для населения бортовой пчелы.

Выявлены статистически значимые ( $p=0,05$ ) связи популяционных показателей с некоторыми климатическими характеристиками предшествующих весенней ревизии месяцев для гибели и осенней ревизии для заселения. Заселение бортей коррелирует со среднемесячными температурами июня ( $r=0,28$ ), зимняя гибель со среднемесячными температурами апреля ( $r= -0,35$ ) и суммой осадков февраля ( $r=0,36$ ). Сумма осадков февраля значимо коррелируют со среднемесячной температурой за этот месяц ( $r=0,27$ ).

Спектральный анализ большинства климатических показателей (автокорреляционный анализ, кросскорреляционный анализ при ведущей роли фактора «числа Вольфа») не показал среднечастотной (10 и более лет) цикличности в их многолетней динамике. Только для суммы осадков февраля и среднемесячной температуры июня выявлены слабо выраженные 10(11)-летние циклы. Для многолетней динамики суммы февральских осадков также характерен слабо выраженный 26(27)-летний цикл (рис. 4).



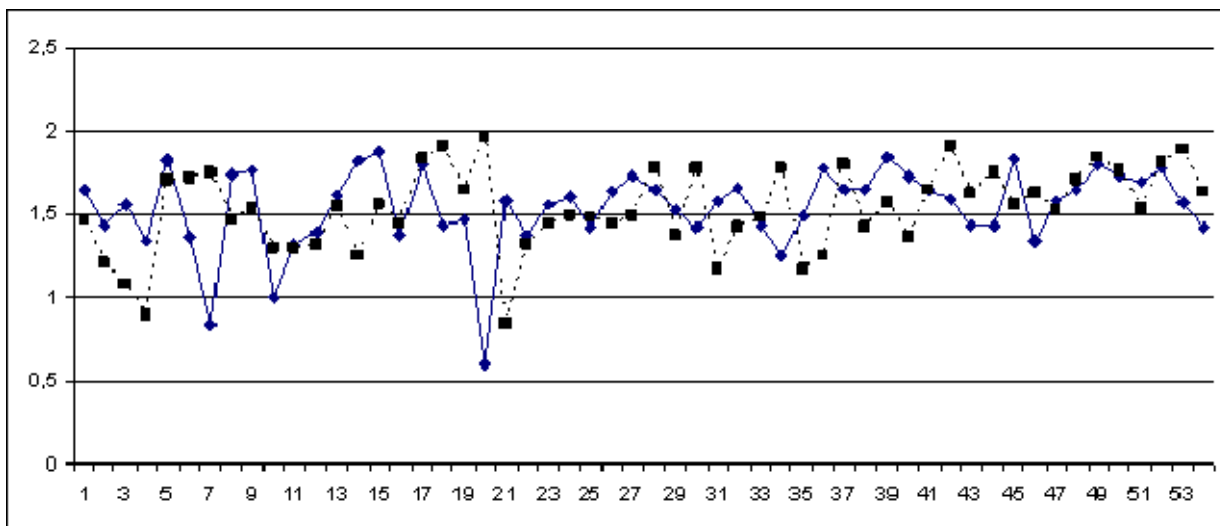
**Рис. 4. Периодограмма среднемесячных осадков февраля.**

На рис. 5 отображена многолетняя динамика (в логарифмической шкале) показателей заселения и смертности, а на рис. 6 – осенней численности заселенных бортей. Очевидно, что на депрессивные по численности заселенных бортей годы приходятся совпадения пиков гибели и отрицательных пиков заселения бортей.

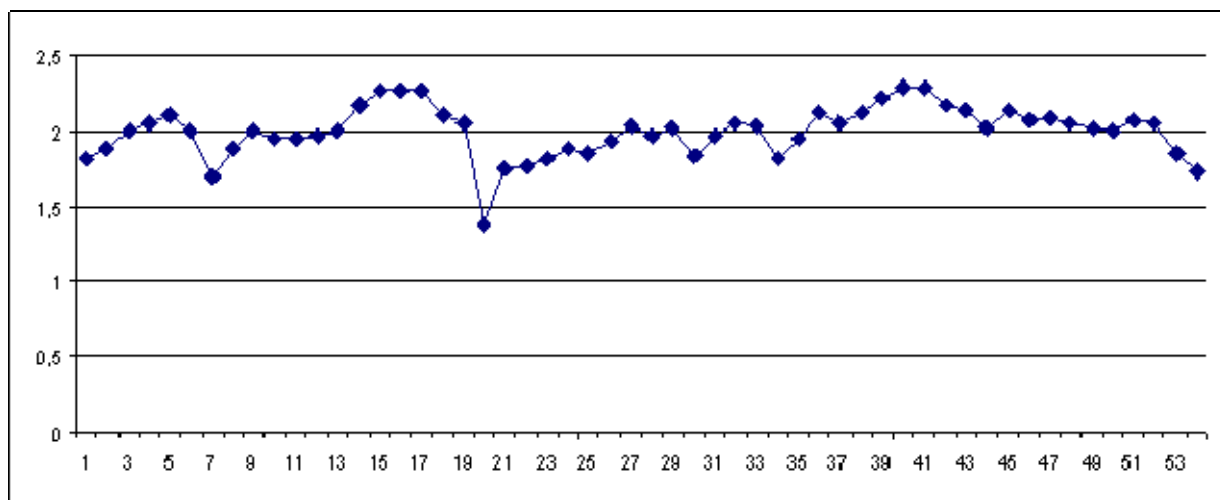
Для температуры июня наиболее неблагоприятных 1966 и 1979 гг. отмечены предельно низкие за годы наблюдений значения (12,8 и 10,8 град., соответственно, при среднемноголетних значениях за период наблюдений в  $14,9 \pm 0,2$  град.). Февраль 1966 г. был самым многоснежным за весь период наблюдений (75,3 мм), значительно превышали среднемноголетние данные ( $28,6 \pm 2,4$  мм) февральские осадки 1979 г. (52,5 мм – шестое место за годы наблюдений). Среднемесячная температура февраля 1979 г. (-8,5 град.) была одной из самых низких за время наблюдений и сильно превышала среднемноголетние значения ( $-14,5 \pm 0,5$  град.). Критически низкой была в этот год и среднемесячная температура апреля: -1,9 град. при среднемноголетних температурах в  $2,3 \pm 0,4$  град.

Не столь сильно выраженные, как в описанные выше годы падения численности в 1989 и 1993 гг. также связаны с сочетанием многоснежных февральских дней и низкими температурами в апреле (40,5 мм и 0,1 град.; 44,8 мм и -2,9 град., соответственно).

Таким образом, на динамику осенней численности бортевых семей влияют циклические климатические явления, неблагоприятные сочетания которых приводят к резкому снижению этого популяционного показателя.



**Рис. 5. Многолетняя динамика заселения (сплошная линия) и гибели семей бортовых пчел в заповеднике Шульган-Таш за период с 1960 по 2014 гг.**



**Рис. 6. Многолетняя динамика осенней численности семей бортовых пчел в заповеднике Шульган-Таш за период с 1960 по 2014 г.г.**

Причиной гибели пчелиных семей в период февральских оттепелей является неустойчивое состояние клуба пчел: при повышении температуры наружного воздуха клуб разрыхляется, при похолодании – уплотняется, что приводит к нарушению постоянства температуры в клубе и перераспределению пчел в улочках или даже к разделению клуба на две части. В результате наступает гибель пчел из-за переохлаждения или нехватки кормов.

Причиной гибели при низких температурах в апреле может быть невозможность массового очистительного облета. Холодный июнь является причиной низкого заселения свободных бортей вследствие слабого при этих условиях роения. Установленная ранее положительная связь между заселением бортей, ройливостью пчелиных семей и продолжительностью цветения липы [Юмагужин, Юмагужина, 2007], видимо, также связана с климатическими условиями поздневесеннего и раннелетнего периодов, когда происходит закладка и формирование цветочных почек липы.

## ЛИТЕРАТУРА

- Амшеев Р. М.** Периодичность вспышек размножения насекомых и засух в Забайкалье // Сибирский экологический журнал. 2003. Т. 10. №. 5. С. 591-595.
- Косарев М.Н., Юмагузин Ф.Г., Нугуманов Р.Г.** О динамике численности семей пчел башкирской популяции, заселяемости бортей и колодных ульев в государственном природном заповеднике «Шульган-Таш» // Использование биологически активных продуктов пчеловодства в животноводстве и в ветеринарной медицине. Уфа: Башкирский ГАУ. 1999. С. 118-121.
- Нарчук Э.П.** Цикличность размножения хищной мухи *Thaumatomyia notata* Meig. (Diptera, Chloropidae) и ее возможные причины // Энтомологическое обозрение. 2000. Т. 79. № 4. С. 771-781.
- Тронин А.А.** Временные ряды спутниковых данных для прогноза вспышек саранчовых в Западной Сибири и Казахстане // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2007. Т. 4. № 2. С. 390-394.
- Юмагузин Ф.Г., Юмагузина Н.С.** Зависимость численности бортевых пчелиных семей от сроков цветения и нектаропродуктивности липы // Экологические аспекты сохранения биологического разнообразия национального парка и других территорий Южного Урала. Уфа: Информреклама, 2007. С. 158-160.
- Ruohomäki K., Tanhuanpää M., Ayres M. P., Kaitaniemi P., Tammaru T., & Haukioja E.** Causes of cyclicity of *Epirrita autumnata* (Lepidoptera, Geometridae): grandiose theory and tedious practice // Population Ecology. 2000. V.42. № 3. P. 211-223.
- Selås V., Hogstad O., Kobro S., & Rafoss T.** Can sunspot activity and ultraviolet-B radiation explain cyclic outbreaks of forest moth pest species? // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. 2004. V. 271. №1551. P.1897-1901.

**ОПЫТ СОЗДАНИЯ ИНТРОДУКЦИОННОЙ ПОПУЛЯЦИИ  
*DACTYLORHIZA FUCHSII* (DRUCE) SOÓ В ГБС РАН**  
© 2015 А.Н. Швецов, Р.З. Саодатова, М.А. Галкина  
*Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва*  
**CREATION EXPERIENCE OF *DACTYLORHIZA FUCHSII* (DRUCE) SOÓ  
INTRODUCTIIONAL POPULATION IN THE MAIN BOTANICAL  
GARDEN OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE**  
**Aleksandr N. Shvetsov, Rano Z. Saodatova, Maria A. Galkina**  
*Tsitsin Main Botanical of the RAS, Moscow*  
e-mail: floramoscow@mail.ru; rsaodatova@mail.ru;  
mawa.galkina@gmail.com

*Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó – евразийский вид, распространенный на большей части Европы (Скандинавия, Атлантическая, Средняя и Восточная Европа) и значительная часть Азии (Сибирь, Монголия). В Европе более характерен для северных районов и отсутствует на юго-востоке [Vakhrameeva et al., 2008]. *D. fuchsii* растет на почвах от средне-сухих до влажных, как правило, имеющих слабощелочной pH, по освещенности предпочитает полутень, на полном свете встречается редко [Landolt, 1977].

Численность пальчатокоренника Фукса сокращается из-за нарушений биотопов и сбора генеративных побегов в букеты. Вид внесён в Приложение 1 к Красной книге Московской области [2008].

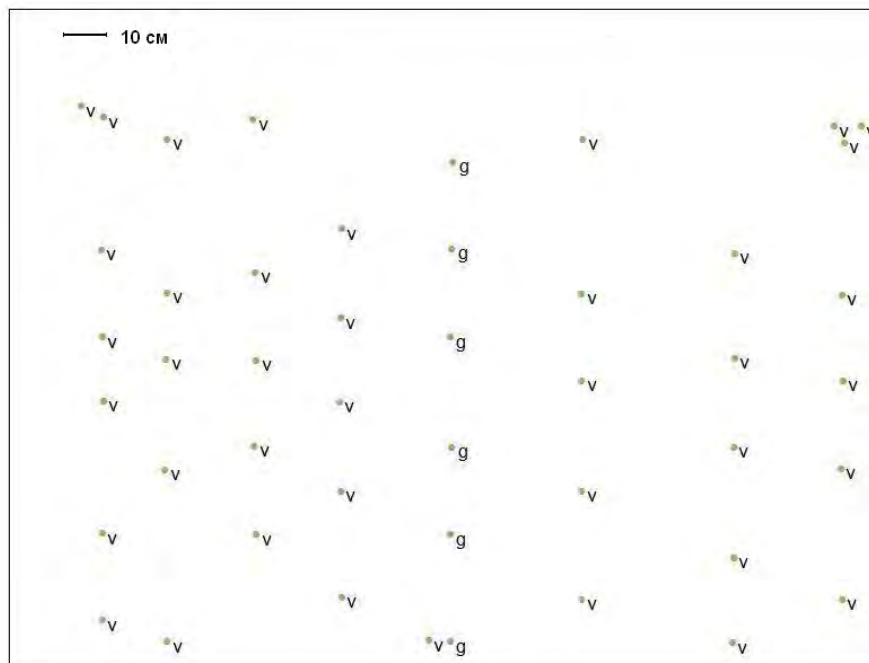
Первые опыты по созданию интродукционной популяции *Dactylorhiza fuchsii* в ГБС РАН проводились в 1958 г., когда из Московской обл. были привезены и высажены на участок широколиственного леса 20 особей. С 1959 по 1970 гг. проводились наблюдения за сезонным ритмом развития одной особи, а с 1971 по 1978 гг. – трех. Единичные особи данного образца существуют до сих пор.

В 2010 г. работа по созданию интродукционной популяции *Dactylorhiza fuchsii* была продолжена. На площади 3 м<sup>2</sup> на территории ГБС РАН было высажено 2 группы из 46 особей, но, в отличие от опытов в предыдущие годы, полученных *in vitro*. Первая группа из 24 особей (посев 2002 г.) была представлена 6 генеративными (g) особями и 18 особями прегенеративного периода. Вторая группа из 22 особей (посев 2004 г.) прегенеративного периода. Интродукционная популяция расположена под пологом широколиственных деревьев (сомкнутость крон 0,4). Уход за популяцией включал в себя регулярную прополку сорняков, а в засушливые годы осуществлялся полив растений. Схема расположения растений в данной популяции приводится на рис. 1.

Онтогенетические состояния *Dactylorhiza fuchsii* определены по морфологическим признакам надземных органов: число листьев, размеры нижнего листа и число жилок в нем (табл. 1). Временно не цветущие особи мы относили к генеративным.

Учет особей в 2011 г. показал, что численность 1-й группы составила 15 особей (63% от высаженных). Возрастной состав этой группы был представлен тремя онтогенетическими состояниями: 2 (13%) иматурные (im) особи, 9 (60%) виргинильные (v) и 4 (27%) g, из них лишь 1 особь цвела, а 3 особи имели перерыв в цветении. Численность 2-й группы составила 14 особей (64%). Здесь возрастной состав

представлен двумя онтогенетическими состояниями: 9 (64%) im и 5 (36%) v. Мы не можем оценить приживаемость растений в первые годы, поскольку орхидные способны переходить в состояние вторичного покоя, вызванное различными факторами. По данным М.Г. Вахрамеевой [2006], продолжительность состояния вторичного покоя для im, v и g особей *Dactylorhiza fuchsii* составляет 1-3 года, в отдельных случаях – 4 года.



**Рис. 1. Схема посадки особей в интродукционной популяции *Dactylorhiza fuchsii* на территории ГБС.**

Условные обозначения: g – генеративные особи, v – прегенеративные.

Таблица 1.

**Диагностические признаки возрастных групп интродукционной популяции *Dactylorhiza fuchsii***

Признак	Возрастные группы		
	im	v	g
Число листьев	1-2	2(1)-3	4(3)-6
Ширина листа, см	1,0±0,2	2,1±0,1	2,0±0,2
Длина листа, см	8,9±1,0	11,7±0,5	12,5±0,7
Число жилок	5-9	9-13	9-13

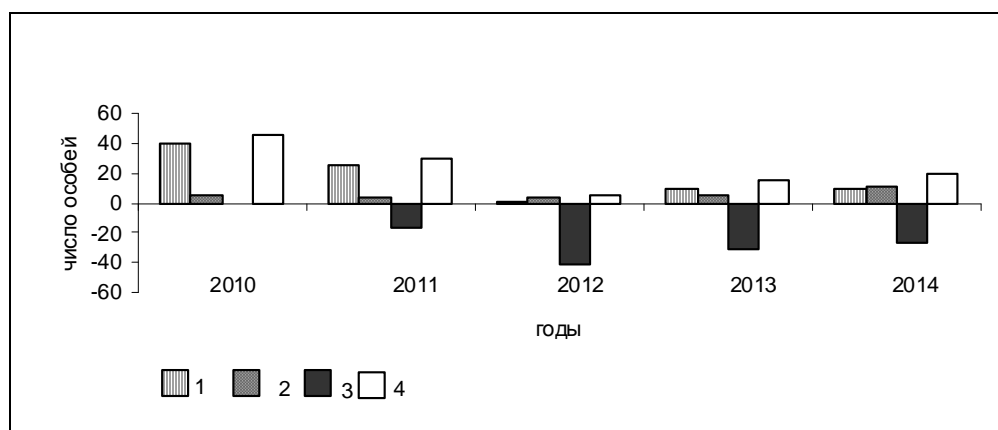
В 2012 г. учет растений проводили во 2-й декаде августа (в фазу плодоношения). На всей площади было обнаружено 5 особей, из них 1 v и 4 g. В 1-й группе одна особь перешла в генеративное состояние, а у другой g особи прерван перерыв в цветении. Во 2-й группе 2 особи перешли в генеративное состояние.

В 2013 г. обнаружено 8 особей 1-й группы (1im:3v:4g), из них 3 особи появились после однолетнего и 1 особь – двулетнего состояния вторичного покоя. Также отмечен перерыв в цветении у одной g особи и, наоборот, цветение у другой g особи. Во 2-й группе выявлено 7 особей (3im:2v:2g), из них 5 особей появились по-

сле однолетнего состояния вторичного покоя. У одной g особи отмечен перерыв в цветении. Листья 6 особей в популяции повреждены листогрызущими насекомыми.

В 2014 г. численность 1-й группы составила 12 особей (1im:5v:6g), из них 4 особи появились после двулетнего состояния вторичного покоя, причем 1 особь перешла в генеративное состояние. Перерыв в цветении отмечен у 3 g особей, у 2 из них – уже второй год. Численность 2-й группы составила 8 особей (2im:1v:5g), из которых одна появилась после однолетнего состояния вторичного покоя и перешла в генеративное состояние, 1 im особь перешла в виргинильное состояние, а 1 v – в генеративное состояние. У одной g особи закончен перерыв в цветении. В этот год повреждены листогрызущими насекомыми были листья только одного растения.

Таким образом, имея картину наблюдений обеих групп за пять лет, мы получили динамику численности интродукционной популяции *Dactylorhiza fuchsii* (рис. 2). Резкий спад численности в 2011 г. и дальнейшее ее снижение в 2012 г. могли быть вызваны, как и последствиями сильной засухи 2010 г., так и адаптацией растений, выращенных in vitro, к новым условиям интродукции. В результате активного выхода особей из состояния вторичного покоя в 2014 г. нами был отмечен рост численности популяции по сравнению с двумя предыдущими годами, поэтому можно прогнозировать нормальное существование интродукционной популяции на данном участке в дальнейшие годы. Относительно роста численности за счет появления молодых особей данные появятся лишь через несколько лет, поскольку если семена и проросли, первое время новые особи существуют в виде протокорма в верхнем слое почвы, и ювенильные растения смогут быть обнаружены нами только через несколько лет.



**Рис. 2.** Динамика численности интродукционной популяции *Dactylorhiza fuchsii* за 2010-2014 гг.

1 – особи прегенеративного периода, 2 – особи генеративного периода, 3 – особи в состоянии вторичного покоя, 4 – общее число особей (за исключением особей, находящихся во вторичном покое).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Вахрамеева М.Г.** Онтогенез и динамика популяций *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 11. С. 1683-1695.
- Красная книга Московской области. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008. 827 с.
- Landolt E.** Örologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Zürich: Veröff. Geob. Inst., 1977. 297 p.
- Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Varlygina T.I., Torosyan G.K., Zagulskii M.N.** Orchids of Russia and Adjacent Countries (within the Borders of Former USSR). Konigstein (Germany): A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2008. 690 p.

**ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОПУЛЯЦИЙ  
РЕДКОГО ВИДА *DICTAMNUS GYMNOSTYLIS* STEV.  
В РЕСПУБЛИКЕ БАШКОРТОСТАН**

© 2015 **З.Х. Шигапов, А.Н. Мустафина, А.И. Шигапова,  
К.А. Уразбахтина**

*Ботанический сад-институт УНЦ РАН, Уфа,*

**GENETIC DIVERSITY OF POPULATIONS OF A RARE  
SPECIES OF *DICTAMNUS GYMNOSTYLIS* STEV.  
IN THE REPUBLIC OF BASHKORTOSTAN**

**Zinnur Kh. Shigapov, Alfiya N. Mustafina, Alfira I. Shigapova,  
Karima A. Urazbakhtina**

*Botanical Garden-Institute of Ufa Scientific Centre of the RAS, Ufa,  
e-mail: shigapov@anrb.ru*

Изучение внутривидовой популяционно-генетической структуры является необходимым условием для разработки эффективных мер по сохранению генофондов редких и находящихся под угрозой исчезновения видов растений.

Ясенец голостолбиковый *Dictamnus gymnostylis* Stev., встречающийся в немногочисленных изолированных реликтовых местообитаниях, является редким видом Южного Урала, Приуралья и Поволжья. Вид растет на степных лугах, по склонам и в зарослях степных кустарников. *D. gymnostylis* встречается также на юге Украины, в Крыму, Молдове, низовьях Волги, Дона, на Кавказе. Вид включен в Красные книги Республики Башкортостан, Самарской и Оренбургской областей. В Среднем Поволжье отмечены лишь единичные небольшие местонахождения этого вида. В Башкирии ясенец находится на северо-восточной границе распространения и известен из 20 пунктов в 5 административных районах Республики (рис., табл.) [Мустафина и др., 2014].

Целью данной работы было выявление генетического разнообразия и степени внутри- и межпопуляционной генетической подразделенности *D. gymnostylis*, произрастающего в различных экологических условиях в Республике Башкортостан, на основе анализа изоферментной изменчивости.

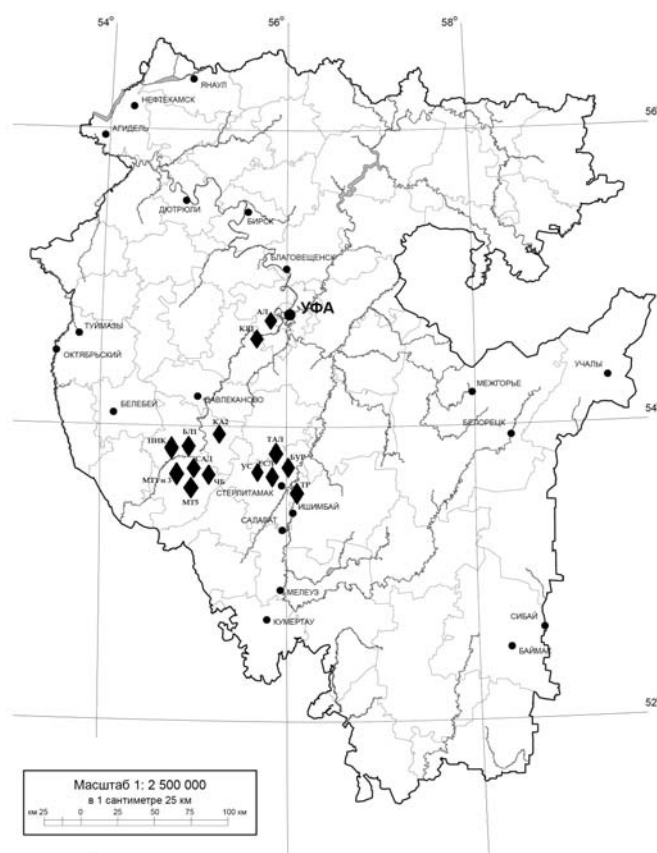
#### Материалы и методы

Для исследования популяций *D. gymnostylis* был использован растительный материал с 32 случайно выбранных растений генеративного периода из 15 наиболее крупных и удаленных друг от друга местообитаний. Расстояние между растениями было не менее 20 м. Общий объем выборок составил 480 растений. Лабораторные исследования изоферментной изменчивости ясенеца голостолбикового проводили методом электрофоретического разделения ферментов из экстрактов тканей листьев [Шигапов и др., 2014].

В качестве молекулярно-генетических маркеров использовали изоферменты 8 ферментных систем, наиболее информативных, удобных для идентификации и часто применяемых в популяционных исследованиях различных видов растений – аспаргатаминотрансфераза (ААТ, К.Ф. 2.6.1.1), глутаматдегидрогеназа (GDH, 1.4.1.2), глицерат-2-дегидрогеназа (G-2-DH, 1.1.1.29), кислая фосфатаза (АСР,



3.1.3.2), лейцинаминопептидаза (LAP, 3.4.11.1), малатдегидрогеназа (MDH, 1.1.1.37), супероксиддисмутаза (SOD, 1.15.1.1), 6-фосфоглюконат-дегидрогеназа (6-PGD, 1.1.1.44) [Шигапов и др., 1995; 1998; Янбаев и др., 1997; 2007; Шигапов, 2005].



**Рис. Схема расположения изученных выборок *D. gymnostylis* на территории Республики Башкортостан**

Вычисление параметров генетического разнообразия, популяционной структуры проводили на основе идентификации аллельного состава по изоферментным электрофоретическим спектрам. Заключение о генетическом контроле ферментов делали на основе исследования фенотипов изоферментов с учетом пространственной подразделенности на гелях зон активности, образования у гетерозигот гибридных изоферментных вариантов, а также анализа результатов наших работ и опубликованных литературных данных по изучению механизмов наследования изоферментов у разных видов растений. Основные показатели уровня генетической изменчивости и дифференциации вида следующие: частота встречаемости аллелей ( $r$ ), среднее число аллелей на локус ( $A$ ), доля полиморфных локусов ( $P$ ), наблюдаемая ( $H_o$ ) и ожидаемая гетерозиготность ( $H_e$ ), индекс фиксации Райта (коэффициент инбридинга,  $F$ ), коэффициент инбридинга особи относительно популяции ( $F_{IS}$ ), коэффициент инбридинга особи относительно вида ( $F_{IT}$ ), коэффициент инбридинга популяции относительно вида (показатель межпопуляционного разнообразия,  $F_{ST}$ ), генетическое расстояние Нея ( $D$ ) [Nei, 1972; 1977; Chakraborty, 1974; Nei, Chesser, 1983]. Матрицы генетических расстояний подвергали кластерному анализу с по-

строением дендрограмм. Статистическую обработку данных проводили с помощью программы BIOSYS-1 [Swofford, Selander, 1981].

Таблица.

**Некоторые характеристики природных популяций *D. Gymnostylis***

Популяция	Обозначение	Местообитание	Численность, шт.	Плотность, шт./м <sup>2</sup>
Алкино	АЛ	овраг, заросли кустарников по краю леса, пастбище	> 1000	3,9
Кара-Якупово 1	КЯ1	лесная поляна, не используется	> 1000	4,1
Кипчак-Аскарново 2	КА2	склон горы, край леса, не используется	> 1000	4,2
Балгазы 1	БЛ1	редколесье, край леса, не используется	200-300	0,8
Никифарово	НИК	заросли степных кустарников на вершине горы, не используется	50-70	2,9
Миякитамак 1	МТ1	опушка леса, сенокос	> 3000	5,3
Миякитамак 3	МТ3	кустарниковая степь на склоне горы, не используется	1500-2000	1,5
Миякитамак 5	МТ5	опушка леса, не используется	3000-5000	8,1
Садовый	САД	каменистый склон, пастбище	100-150	5,5
Чятай-Бурзян	ЧБ	опушка леса, сенокос	400-500	1,3
Услы	УС	опушка леса, не используется	> 2000	4,2
Еслевский	ЕСЛ	опушка леса, заросли кустарников, не используется	1000-1500	1,8
Буриказганово	БУР	на краю леса, не используется	> 1000	10
Талачево	ТАЛ	край леса, опушка леса, не используется	> 1000	1,1
Тратау	ТР	заросли степных кустарников, опушка леса, пастбище	1000-1200	2,9

**Результаты и обсуждение**

При исследовании 8 ферментных систем *D. gymnostylis* стабильное выявление зон ферментативной активности и удовлетворительная генетическая интерпретация электрофоретических спектров достигнута для 16 изоферментных локусов: у аспаратаминотрансферазы локусы Aat-1 и Aat-2, глутаматдегидрогеназы – Gdh-1, малатдегидрогеназы – Mdh-1, Mdh-2, 6-фосфоглюконатдегидрогеназы – 6Pgd-1, 6Pgd-2, глицерат-2-дегидрогеназы – G2dh-1, кислой фосфатазы – Asp-1, Asp-2, Asp-3, лейцинаминопептидазы – Lap-1, Lap-2, супероксиддисмутазы – Sod-1, Sod-2, Sod-3. Генетический контроль локусов и анализ ферментных систем подробно приведены нами ранее [Шигапов и др., 2014].

Анализ аллельного состава и частоты встречаемости аллелей в генотипах показал достаточно большую межвыборочную генетическую гетерогенность *Dictamnus gymnostylis* в регионе. Восемь изоферментных локусов – Aat-1, Aat-2, Gdh-1, Mdh-2, 6-Pgd-2, G-2-dh-1, Asp-1, Sod-3 – показали изменчивость во всех выборках,

при этом в отдельных локусах выявлено до 4 аллелей. В локусе 6-Pgd-1 установлены лишь 2-3 гетерозиготы с редкой формой аллеля в двух выборках. Остальные 7 локусов оказались мономорфными во всех исследованных выборках. Преобладающие аллели были общими для большинства исследованных выборок и локусов за исключением ряда случаев.

Уровень внутривидового генетического разнообразия *Dictamnus gymnostylis*, установленный на основе показателей изоферментной изменчивости оказался достаточно высоким: среднее число аллелей на локус по всем выборкам составил  $1,57 \pm 0,20$  с колебаниями в пределах 1,5-1,6; доля полиморфных локусов по выборкам была близка и изменялась от 50,0 до 56,3 % (в среднем 50,8 %); ожидаемая гетерозиготность составила в среднем  $0,169 \pm 0,048$ , наблюдаемая –  $0,139 \pm 0,041$ . Параметры генетического разнообразия популяций *Dictamnus gymnostylis*, полученные нами, оказались в среднем близки или выше показателей изменчивости различных групп растений, как древесных видов, так и травянистых, в том числе редких видов растений, выявленных с использованием изоферментных маркеров [Hamrick, Godt, 1989; Крутовский и др., 1989; Gitzendanner, Soltis, 2000; Холина и др., 2010].

В целом уровень генетической изменчивости отдельных выборок по основным показателям отличался незначительно. Некоторые различия в величине параметров генетического разнообразия *D. gymnostylis* могут быть связаны с видовыми особенностями и существенными различиями в экологических условиях местообитания исследованных популяций. В частности, наибольшим уровнем генетического разнообразия характеризовалась популяция САД, произрастающая в стрессовых условиях засушливого местообитания, дополненных антропогенным прессом – выпасом скота.

Во всех исследованных популяциях *D. gymnostylis*, за исключением выборки НИК, установлен дефицит гетерозигот. Среднее по всем локусам значение коэффициента инбридинга особи относительно популяции ( $F_{IS}$ ) составило 0,165, что говорит о 16,5% недостатке гетерозигот в популяциях *D. gymnostylis*; коэффициента инбридинга особи относительно вида ( $F_{IT}$ ) показал 26,3%-ный дефицит гетерозигот у ясенца голостолбикового в целом по региону, коэффициент инбридинга популяции относительно вида ( $F_{ST}$ ) составил 0,117. В целом, при анализе подразделенности генного разнообразия ясенца голостолбикового на основе изоферментной изменчивости выявлено, что 88,3% всей генетической изменчивости относится к внутривидовой и 11,7% приходится на межпопуляционную составляющую, то есть генетическая подразделенность *D. gymnostylis* выше, чем у большинства перекрестноопыляющихся покрытосеменных растений, включая редкие и исчезающие виды [Hamrick et al., 1992].

Генетическое расстояние Нея для всех пар исследованных выборок составило в среднем 0,028. Однако значение генетической дистанции между отдельными выборками изменяется довольно значительно – от 0,003 до 0,081. При этом на дендрограмме, построенной на основании генетического расстояния, не прослеживалась кластеризация выборок *D. gymnostylis* по районам исследования. Наиболее удаленной от остальных в генетическом отношении оказалась популяция САД, произрастающая на открытом степном склоне в верхней трети горы. Это депрессивная популяция с низкими значениями многих морфометрических параметров находится в стрессовых экологических условиях, связанных с очень сухими неблагоприятными условиями обитания, что, видимо, в значительной мере определяет интенсивность отбора и преимущество отдельных генотипов, которые могут вносить определен-

ный вклад в формирование особенностей генетической структуры. Оставшиеся популяции на дендрограмме делятся на две крупные ветви – первая объединяет в один кластер малонарушенные популяции, расположенные под пологом леса или в затененных местообитаниях по опушке леса, а во вторую группу входят, преимущественно, популяции открытых и нарушенных местообитаний. Следовательно, можно предположить, что генетическая дифференциация исследованных популяций *D. gymnostylis* по изоферментным маркерам отражает, в первую очередь, не их географическую подразделенность, а в значительной степени может быть следствием экологических различий местообитаний популяций.

Результаты изучения генетического разнообразия популяций *D. gymnostylis* в Республике Башкортостан предполагается использовать в комплексе с данными наших ботанических исследований для выделения устойчивых популяций с типичным генофондом для их включения в систему особо охраняемых природных территорий в целях сохранения данного редкого вида [Мустафина и др., 2014].

#### ЛИТЕРАТУРА

- Красная книга Оренбургской области. Оренбург: Оренбургское книжное изд-во, 1998. 176 с.
- Красная книга Республики Башкортостан: в 2 т. Т.1: Растения и грибы. 2-е изд., Уфа: МедиаПринт, 2011. 384 с.
- Красная книга Самарской области. Т. 1: Редкие виды растений, лишайников и грибов. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. 372 с.
- Крутовский К.В., Политов Д.В., Алтухов Ю.П. и др.** Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение IV. Генетическое разнообразие и степень генетической дифференциации между популяциями // Генетика. 1989. Т. 25, № 11. С. 2009-2032.
- Мустафина А.Н., Абрамова Л.М., Шигапов З.Х.** Ясенец голостолбиковый в Башкортостане: биология, структура популяций и интродукция. Уфа: Гилем. 2014. 184 с.
- Холина А.Б., Наконечная О.В., Корень О.Г. и др.** Генетическая изменчивость заманихи высокой *Oplonanax elatus* (Nakai) Nakai (*Araliaceae*) // Генетика. 2010. Т. 46, № 5. С. 631-639.
- Шигапов З.Х.** Внутривидовая изменчивость и дифференциация видов семейства *Pinaceae* на Урале: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Пермь, 2005. 46 с.
- Шигапов З.Х., Бахтиярова Р.М., Янбаев Ю.А.** Генетическая изменчивость и дифференциация природных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Генетика. 1995. Т. 31, № 10. С. 1386-1393.
- Шигапов З.Х., Путенихин В.П., Шигапова А.И. и др.** Генетическая структура уральских популяций лиственницы Сукачева // Генетика. 1998. Т. 34, № 1. С. 65-74.
- Шигапов З.Х., Мустафина А.Н., Шигапова А.И., Уразбахтина К.А.** Генетическое разнообразие популяций редкого вида *Dictamnus gymnostylis* Stev. В Башкирском Предурале // Генетика. 2014. Т. 50, № 9. С. 1067-1074.
- Янбаев Ю.А., Байрамгулов Н.Р., Редькина Н.Н. и др.** Межпопуляционная дифференциация родиолы иремельской (*Rhodiola iremelica* Boriss. (*Crassulaceae*) на Южном Урале. // Генетика. 2007. Т. 43, № 11. С. 1565-1570.
- Янбаев Ю.А., Шигапов З.Х., Путенихин В.П., Бахтиярова Р.М.** Дифференциация популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на Южном Урале // Генетика. 1997. Т. 33, № 9. С. 1244-1249.
- Chakraborty R.** A note on Nei's measure of gene diversity in a substructured population // Humangenetik. 1974. V. 21. P. 85-88.

- Gitzendanner M.A., Soltis P.S.** Patterns of genetic variation in rare and widespread plant congeners // *Am. J. Bot.* 2000. V. 87, No. 6. P. 783-792.
- Hamrick J.L., Godt M.J.W.** Allozyme diversity in plant species // *Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources*. Sunderland (MA): Sinauer Associates, 1989. P. 43-63.
- Hamrick J.L., Godt M.J.W., Sherman-Broyles S.L.** Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species // *New Forest*. 1992. No. 6. P. 95-124.
- Nei M.** F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations // *Ann. Human Genetics*. 1977. V. 41, No. 2. P. 225-233.
- Nei M.** Genetic distance between populations // *Amer. Naturalist*. 1972. V. 106. P. 283-292.
- Nei M., Chesser R.K.** Estimation of fixation indices and gene diversities // *Ann. Hum. Genet.* 1983. V. 47. P. 253-259.
- Swofford D.L., Selander R.B.** BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematic // *J. Hered.* 1981. V. 72. N 4. P. 281-283.

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ОБЫКНОВЕННОГО УЖА  
(*Natrix natrix*) В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ:**

**МОРФОМЕТРИЧЕСКИЙ И ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗЫ**

© 2015 Г.В. Шляхтин<sup>1</sup>, Н.В. Морозенко<sup>1</sup>, В.Г. Табачишин<sup>2</sup>,  
Е.П. Шувалова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского, Саратов*

<sup>2</sup>*Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции  
им. А.Н. Северцова РАН, Саратов*

**THE GRASS SNAKE (*Natrix natrix*) POPULATION STRUCTURE  
IN LOWER VOLGA REGION: MORPHOMETRIC  
AND FENETIC ANALYSIS**

**Gennady V. Shlyakhtin<sup>1</sup>, Natalia V. Morozenko<sup>1</sup>, Vasily G. Tabachishin<sup>2</sup>,  
Elena P. Shuvalova**

<sup>1</sup>*Chernyshevskii Saratov State University, Saratov*

<sup>2</sup>*Saratov branch of the Severtsov Institute of Ecology and Evolution  
of the RAS, Saratov*

e-mail: biofac@sgu.ru

Обыкновенный уж (*Natrix natrix* (Linnaeus, 1758)) является одним из доминирующих видов герпетофауны Нижнего Поволжья, который встречается во многих районах данного региона [Шляхтин и др., 2005]. Он населяет различные биотопы, отдавая предпочтение увлажненным, осваивает также природно-антропогенные ландшафты: отмечен в черте городов Саратов и Волгоград [Шляхтин и др., 2005; Завьялов и др., 2003, 2011].

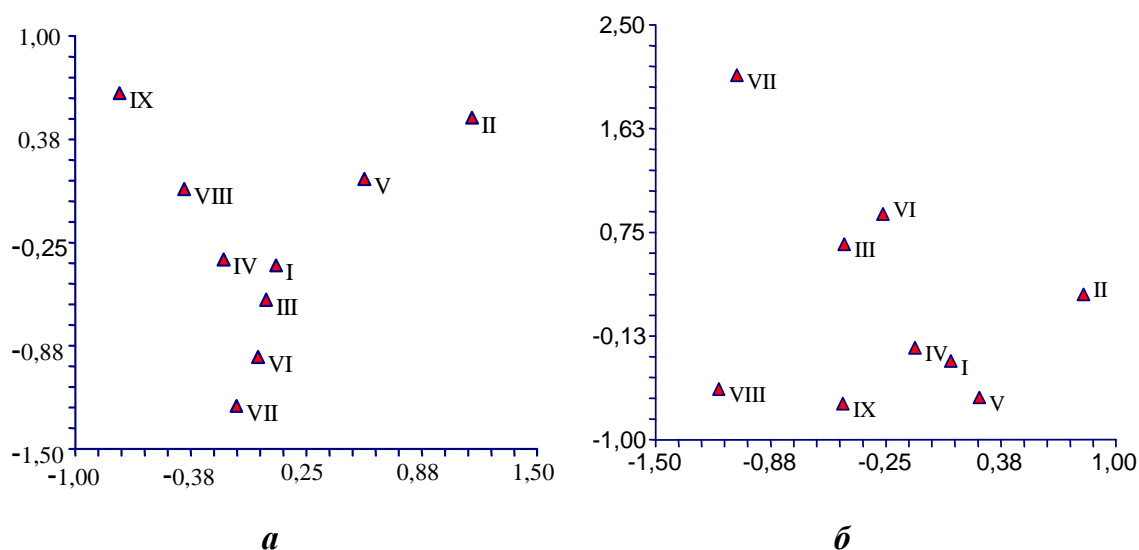
Полевые исследования проводились с 1998 по 2014 гг. на территории Саратовской и Волгоградской областей, а также анализировались сборы из фондов Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург), Зоологических музеев Саратовского и Калмыцкого государственных университетов. Измерения морфологических признаков проводились по схеме, принятой в руководстве по изучению земноводных и пресмыкающихся [Руководство по изучению..., 1989] с дополнениями. При фенетическом анализе внутривидовой изменчивости применялся алгоритм, предложенный Г.В. Шляхтиным и В.Л. Голиковой [1986]. Статистическая обработка морфометрических данных проводилась с использованием комбинированного метода многомерной статистики, где последовательно применялись методы соответствий и многомерного шкалирования [Елисеев, 2001].

Обыкновенный уж, как и многие другие пресмыкающиеся, характеризуется относительно низкой способностью к расселению, в связи с этим локальные популяции нередко оказываются в условиях репродуктивной изоляции, масштабы которой в значительной степени связаны с мозаичностью ландшафтов и агрегированностью поселений. Это обстоятельство в разных условиях обитания неотвратимо приводит к адаптивному расхождению эпигенетических систем популяций и проявляется в нарастании их генетической и эколого-морфологической специфичности.

В результате сравнительного анализа выборок обыкновенного ужа из различных популяций выявлены межпопуляционные различия в размерах особей и установлена клинальная изменчивость для некоторых исследованных признаков. Она выражается в увеличении данных показателей в широтном (*L*, *L.cd*, *L.fr*, *L.int.m.ant*, *L.int.m.post*) и долготном (*Lt.fr*, *Lt.par*, *L.fr.ros*) направлениях.

При изучении полового диморфизма получены данные о значительных различиях абсолютных размеров ряда признаков у самцов и самок. Самки характеризуются относительно более крупными размерами тела, головы и соответственно лобных, теменных, передних и задних нижнечелюстных щитков и имеют более короткий хвост.

Для оценки различий между выборками по всему комплексу размерных признаков и рассчитанных индексов был использован комбинированный метод многомерной статистики [Елисеев, 2001] отдельно по половым группам. Полученные результаты представлены в виде метрических конфигураций распределения выборок в двухмерном пространстве (рис. 1).

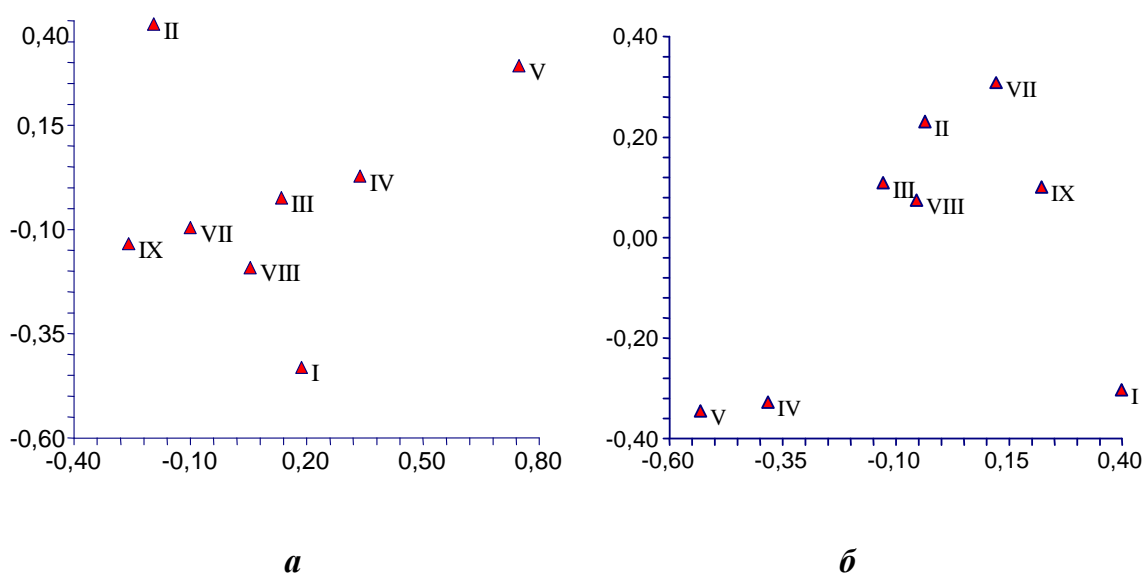


**Рис. 1. Ранжирование выборок обыкновенного ужа в двухмерном пространстве по комплексу размерных признаков и индексов: а – самцы, б – самки.** Места сбора материала: Саратовская область – I – Александрово-Гайский, II – Аркадакский, III – Ровенский, IV – Воскресенский, V – Аткарский, VI – Саратовские административные районы; VII – Красноярский район Астраханской области; VIII – Светлоярский район Волгоградской области; IX – Республика Калмыкия.

Расстояние между точками на графиках тем больше, чем значительнее различаются особи по морфометрическим признакам. Диверсификация популяций обыкновенного ужа по данной группе признаков и становлению популяционной структуры вида в Н. Поволжье способствует в первую очередь пространственная изоляция, которая ослабевает генетический поток. В этой связи максимальные различия обнаружены между крайними выборками, находящимися на значительном удалении друг от друга, а между промежуточными популяциями различия меньше. Таким образом, прекращение относительно свободного обмена мигрантами и возникновение эколого-географической преграды ведет к усилению дифференциации группировок и, по-видимому, к формированию своеобразной эпигенетической системы. Отсюда логично вытекает второй вывод: дифференциация популяций связана с существующими климатическими градиентами природной среды. Третий, не ме-

нее значимый вывод, заключается в том, что значительная географическая изменчивость размеров обыкновенного ужа ограничивает использование данных признаков в таксономических целях при изучении подвидового статуса рептилий.

Большое диагностическое значение при решении вопросов систематики имеет анализ чешуйчатого покрова тела обыкновенного ужа. Сравнение выборок по всему комплексу признаков фolidоза с применением выше указанного комбинированного метода статистического анализа позволило выявить разнонаправленность клинальной изменчивости по половым группам (рис. 2), что является вполне закономерным результатом в связи с существованием значимых различий в щитковании самцов и самок обыкновенного ужа в первую очередь по брюшным и подхвостовым чешуям.



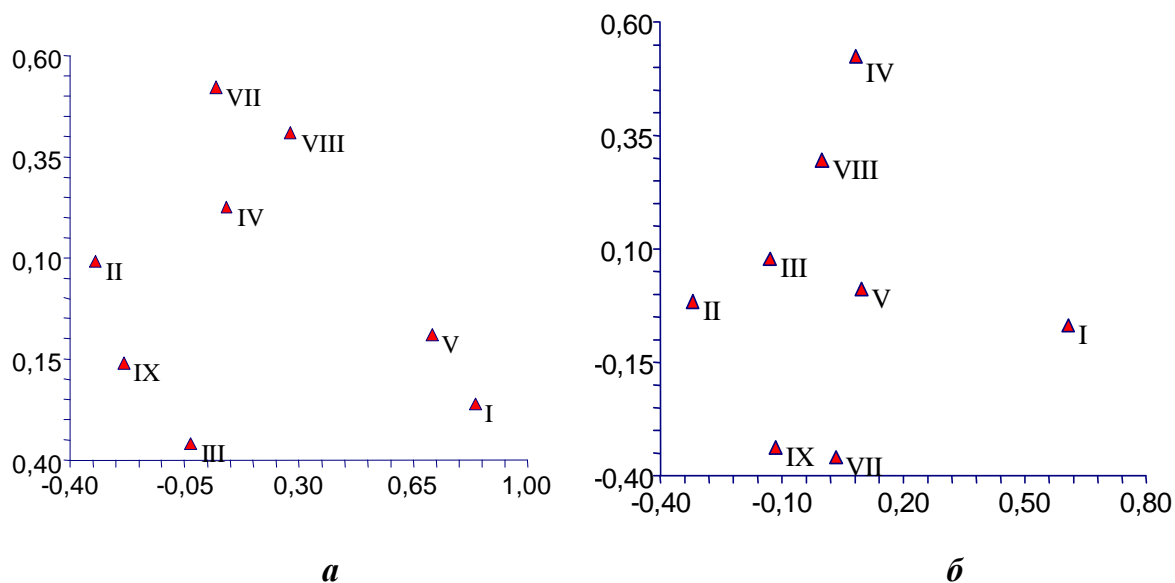
**Рис. 2.** Ранжирование выборок обыкновенного ужа по комплексу признаков фolidоза в двухмерном пространстве: *а* – самцы, *б* – самки. Нумерация выборок (I – IX) см. рис. 1.

Одна из осей графика отражает межпопуляционные различия фolidоза рептилий, проявляющиеся при продвижении по изучаемой территории в меридиональном направлении. У самцов с севера на юг увеличивается число подхвостовых щитков и щитков вокруг туловища около головы. Кроме того, в этом же направлении увеличивается доля особей с девятнадцатью щитками вокруг середины туловища, десятью нижнегубными, пятью нижнегубными, касающимися первой пары нижнечелюстных, и тремя височными. Вдоль выделенной клины повышается степень внутривидового разнообразия ( $\mu$ ) щитков заглазничных, височных и вокруг туловища.

С севера на юг выявлено увеличение доли самок с девятнадцатью щитками вокруг середины тела. В этом же направлении возрастает количество щитков вокруг туловища около головы, а также участие в популяциях самок с девятью нижнегубными и четырьмя височными щитками. Вместе с тем вторая ось характеризует географические различия популяций змей в широтном направлении. Вполне очевидно,



что размах межпопуляционных различий выражен в большей степени в долготном направлении, нежели в широтном. Это косвенно подтверждает ранее высказанное мнение о наличии широкой (до несколько десятков км) зоны первичной интерградации номинативной (*N. n. natrix*) и восточной (*N. n. scutata*) подвидовых форм, граница между которыми, по-видимому, пролегла в саратовском и волгоградском Заволжье в меридиональном направлении [Морозенко и др., 2002; Zavalov, Tabachishin, 1998]. В этой ситуации морфологические различия, в частности особенности щиткования, косвенно отражают степень генетических популяционных различий.



**Рис. 3. Ранжирование выборок обыкновенного ужа по комплексу фенетических признаков в пространстве главных компонент: а – самцы, б – самки. Нумерация выборок (I – IX) см. рис. 1.**

Широкий диапазон изменчивости чешуи по местоположению, форме, строению и размеру позволяет выделить 38 фенотипов фоллидоза. Для анализа структуры фенетического разнообразия получены метрические конфигурации (рис. 3), которые свидетельствуют в пользу более высоких адаптивных способностей самок по отношению к самцам. Этот вывод основывается на достаточно значимых половых различиях в распределении выборок на построенных графиках. Фенетическая структура фоллидоза самок более тесно связана с градиентом климатических условий региона. Расположение выборок на графиках отражает влияние комплекса эдификаторных факторов, определяющих зональность природных условий изучаемой территории. Применительно к настоящему исследованию более уместно говорить не об изоляционной роли мозаичности ландшафтов, а, напротив, о нивелировании широтных различий фенотипа на основе общности экологических условий занимаемых змеями пойменных биотопов.

Таким образом, в связи со сходством значений большого спектра абиотических факторов на участках обитания ужей в Воскресенском и Ровенском районах Саратовской области, Волгоградской и Астраханской областях эти выборки на мет-

рических конфигурациях оказались практически в одном секторе. В итоге, связь обыкновенных ужей в волжской пойме с однотипными стациями и возможность практически беспрепятственного расширения эпигенетического ландшафта популяций определяют относительную фенетическую близость рептилий сравниваемых выборок. Значительное влияние микростациальных экологических показателей, в частности обводненности территории, на фенооблик популяций обыкновенного ужа наглядно подтверждается примером значительной вариабельности фенетических признаков животных (самцов и самок) из Калмыкии, где обширные аридные территории были подвержены ирригационными работами относительно недавно.

При изучении фенетической изменчивости рептилий важное значение имеет окраска животных, которая позволяет выявлять закономерности онтогенетической адаптации организмов к условиям существования и проследить их эволюционные последствия в пространстве и во времени. Исследованные популяции характеризуются высокой степенью изменчивости рисунка и окраски покровов. В результате проведенного анализа данных признаков были выделены варианты: 3 по цвету и 4 по рисунку спинной поверхности, 12 по окраске брюшной стороны, 8 по рисунку и 3 по проявлению центральной продольной белой полосы на вентральной части хвоста, 4 по цвету и 9 по форме затылочных пятен.

Полиморфизм окраски обыкновенного ужа, как показали наши исследования, обусловлен различными особенностями внешней среды: характером растительности, фоном субстрата, условиями увлажнения и др., т.е. имеет адаптивную значимость. Такие изменения позволяют обеспечивать адекватную реакцию популяций как целостной системы на пространственную гетерогенность среды.

Благодаря этому возможно как широкое географическое распространение обыкновенного ужа, так и успешное освоение им созданной человеком среды обитания. Однако определить селективную ценность тех или иных морф, присутствующих в чрезвычайно изменчивых популяциях, можно только в результате специальных экспериментов.

Изучение изменчивости окраски обыкновенного ужа позволяет тем не менее высказать некоторые суждения относительно ее происхождения. Во-первых, следует отметить, что животные (самцы и самки) умеренных широт имеют более темную окраску. Так, у ужей из Аркадакского района преобладает черный и темно-серый фон спинной поверхности и окраска в целом однотонная. В южном и юго-восточном направлениях увеличивается пестрота покровов и уменьшается доля ужей с черным фоном спинной поверхности, что наиболее отчетливо проявляется у самцов. Это объясняет близость «астраханской», «волгоградской» и «алгайской» выборок по отношению друг к другу и одновременную их удаленность от остальных. Наибольшая частота встречаемости особей со светло-серой окраской отмечена в «алгайской» выборке. Полученные результаты убедительно подтверждают известное правило Глогера.

Сравнение выборок обыкновенных ужей из Н. Поволжья с целью выявления морфометрических различий между право- и левобережными популяциями показало, что пресмыкающиеся из Правобережья более длиннохвостые и характеризуются низкими значениями некоторых индексов: *L/L.cap*, *L.pil/Lat* морды, *L.from/L.par*. Сравнимые популяционные группировки отличаются и по окраске: в выборках из Правобережья выше доля особей с желтыми затылочными пятнами, а в заволжских – с ярко-оранжевыми. Однако максимальные значения коэффициента различия несколько не достигают принятого показателя под-видового уровня, что указывает

на промежуточный характер (*N. n. natrix* × *N. n. scutata*) поселений змей, обитание которых приурочено к долине Волгоградского и Саратовского водохранилищ («ро-венская» и «волгоградская» выборки), а также Калмыкии.

Таким образом, на изученных участках ареала зарегистрировано обитание двух форм обыкновенного ужа: *N. n. natrix*, отмечаемого в Правобережье и на участках Заволжья в бассейне р. Волги, и *N. n. scutata*, распространение которого связано с аридными территориями степного Левобережья. В пределах обоих подвидов выделяется несколько морф (цветовых aberrаций), степень доминирования которых может служить косвенным признаком при таксономической диагностике форм.

Работа выполнена при финансовой поддержке Минобрнауки РФ в рамках базовой части госзадания в сфере научной деятельности по заданию № 2014/203, код проекта 1287.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Елисеев Д.В.** Методы обработки категориальных данных в системе управления // Электротехнические комплексы и силовая электроника. Анализ, синтез и управление. Саратов, 2001. С. 69-74.
- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В.** Пресмыкающиеся // Энциклопедия Саратовского края (в очерках, событиях, фактах, именах). Саратов: Приволж. изд-во, 2011. С. 163-165.
- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В.** Современное распространение рептилий (Reptilia: Testudines, Squamata, Serpentes) на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. 2003. Т. 2. С. 52-67.
- Морозенко Н.В., Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В. и др.** Степень межпопуляционных различий обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) в Нижнем Поволжье на основе многомерного анализа признаков фолидоза // Поволж. экол. журн. 2002. № 3. С. 288-292.
- Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев: Наукова думка, 1989. С. 14-56.
- Шляхтин Г.В., Голикова В.Л.** Методика полевых исследований экологии амфибий и рептилий. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1986. 78 с.
- Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Табачишина И.Е.** Животный мир Саратовской области. Кн. 4. Амфибии и рептилии. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2005. 116 с.
- Zavialov E.V., Tabachishin V.G.** The differentiation and dissemination of interspecies forms of the common Glass-snake (*Natrix natrix*) on the territory of Low Povolzhie // Abstracts of Third Asian herpetological meetings. Almaty, 1998. P. 44.

# OBSERVING RELATIONSHIPS BETWEEN HABITAT, HOST, AND POPULATIONS OF ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGI

© 2015 Alexandra Martynova-Van Kley,

James Van Kley, Armen Nalian

*Stephen F. Austin State University, Nacogdoches, Texas, USA*

## НАБЛЮДАЕМЫЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ СРЕДОЙ ОБИТАНИЯ, ХОЗЯИНОМ И ПРИУРОЧЕННОЙ К ДЕРЕВЬЯМ ПОПУЛЯЦИЕЙ МИКОРИЗНЫХ ГРИБОВ

А. Мартынова-Ван Клей, Дж. Ван Клей, А. Налян

*Государственный университет Стивена Ф. Остина,*

*Накодочес, Техас, США*

e-mail: [avankley@sfasu.edu](mailto:avankley@sfasu.edu)

**Background and Aim:** Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), Phylum Glomeromycota, form a symbiosis with the roots of a majority of terrestrial plant species [Schubler et al., 2001] thereby enhancing root absorption. A critical component of terrestrial ecosystems, nonetheless they were historically difficult to study. Recent advances in molecular techniques have made investigation of AMF populations and communities possible. We report a series of small studies where we observed relationships between AMF and habitat type, host plant, and seasonality in eastern Texas, USA forests.

The study area (east Texas Pineywoods) is largely forested and has a humid subtropical climate with roughly 1300mm annual rainfall [Larkin and Bomar, 1983]. Natural upland vegetation is pine (*Pinus* spp.) or mixed pine-broad leaf deciduous forest while mesic lower slopes, small stream valleys, and river floodplains are dominated by various broad-leaf deciduous trees [Diggs et al., 2006]. Habitat types based on natural vegetation, soil type, topographic position, and hydrology for the region were described in the ecological classification system (ECS) of [Van Kley et al., 2007]. Further description of the region can be found at <http://src.sfasu.edu/~jvk/PineywoodsEcosystems/>.

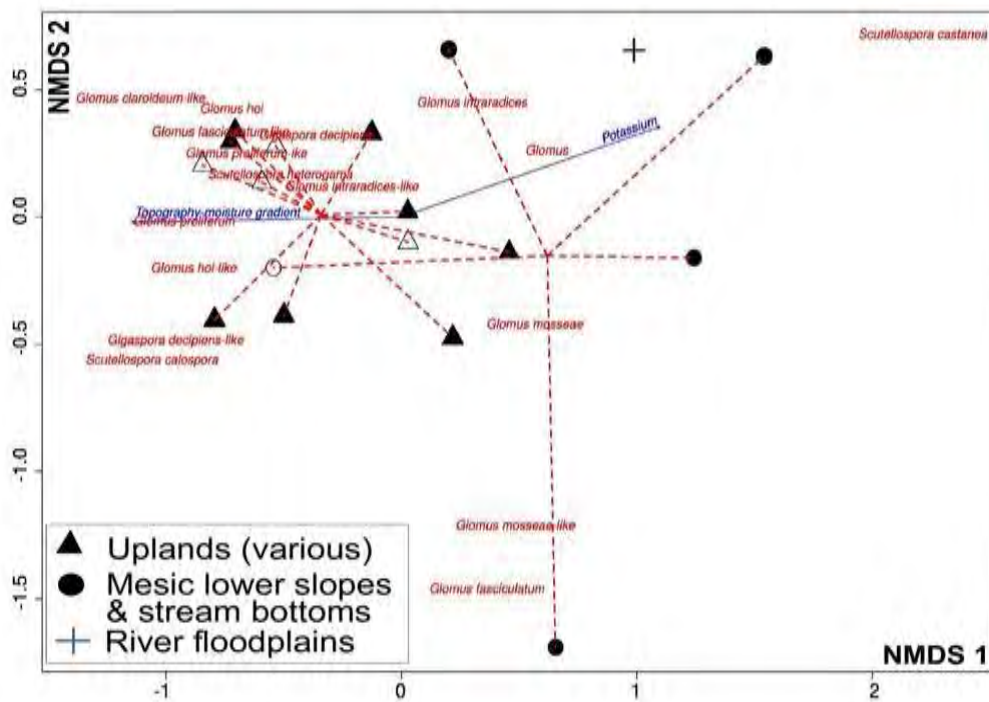
**Materials & Methods:** The study extends previous work done in our group [Martynova-Van Kley et al., 2006, Nalian et al., 2010] by incorporating massive parallel sequencing of fragments of the 18s rDNA gene to identify all taxonomic units of AM fungi present in each sample. AMF from eastern Texas USA forests were sampled from roots of three widely-occurring native host plants: *Callicarpa americana* L., *Chasmanthium sessiliflorum* (Poir.) Yates, and *Toxicodendron radicans* (L.) Kuntze from sample sites chosen to represent the range of east Texas habitats from dry-sandy longleaf pine forest and dry-mesic mixed upland forest to mesic lower slope and stream bottom forest and floodplain forest.

We used denaturing gradient gel electrophoresis (DGGE) to separate AMF PCR products of 18S rDNA amplified from the root samples using the AM1 primer in combination with forward primer NS3. Each band on the DGGE gel was interpreted as potentially representing a different taxon. Data sets were compiled on the basis of the presence or absence of bands at each position along standardized DGGE gels and the resulting bands-by-samples data subject to non-metric multidimensional scaling (NMDS) and canonical

correspondence analysis (CCA). PCR products from a limited pool of samples were also subject to 454 pyrosequencing. We identified all AMF sequences, where possible, to species using the GenBank sequence database and BLAST. The resulting taxa-by-samples data were also subject to multivariate analyses.

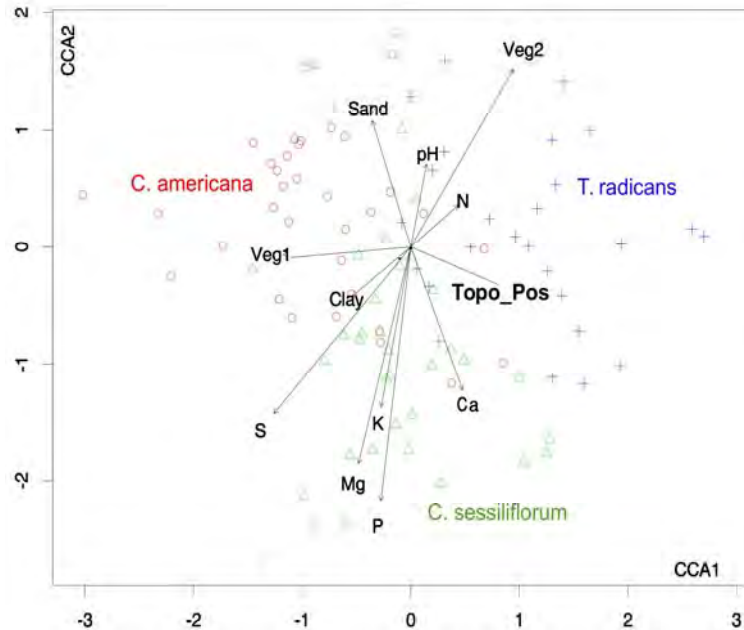
Environmental data for each sample included soil parameters, topographic position, host plant, habitat type (identified from the ECS), and the month of sampling. Detrended correspondence analysis (DCA) ordination scores based on the vascular plant community data from previous vegetation studies [Van Kley et al., 2007] at the sample sites were also used as external variables.

**Main Results & Interpretation:** Populations of AMF taxa were not identical across the three host plant species. While many AMF taxa colonized more than one host, certain ones showed preferences. For example the pyrosequencing results (Fig. 1 indicated that the AMF *Glomus mosseae* and *Scutellospora castanea* were mostly found with the host plant *T. radicans* while *Glomus proliferum* appeared to associate with both *T. radicans* and *C. americana*. Accordingly, overall AMF communities differed by host plant and samples from the three hosts occupied largely distinct regions in ordination space (Figs. 2 & 3).



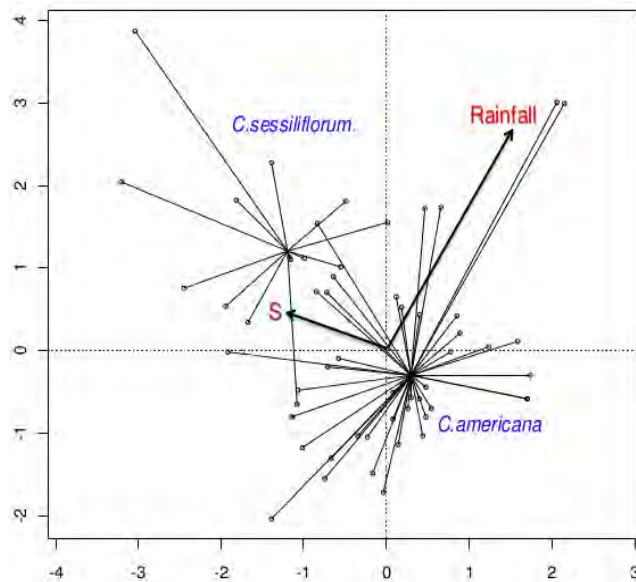
**Fig. 1. A 2-dimensional NMDS ordination of 16 samples from 2 host plants from a range of east Texas, USA, forest habitats based on AMF taxa identified from sequences obtained from 454 pyrosequencing.**

Joint-plot vectors represent the direction and magnitude of correlations with external factors. 'Potassium' = percentage topsoil K; 'Topo-moisture gradient' = a ranking of sample sites based on topographic position, soil texture, and hydrology. Species loadings were subsequently calculated and overlain on the ordination diagram. Open symbols = *C. americana*; filled symbols = *T. radicans*.



**Fig. 2. A CCA of samples from roots of three host plants (colors) from a range of east Texas USA forest sites based on presence of DGGE bands representing AMF taxa.**

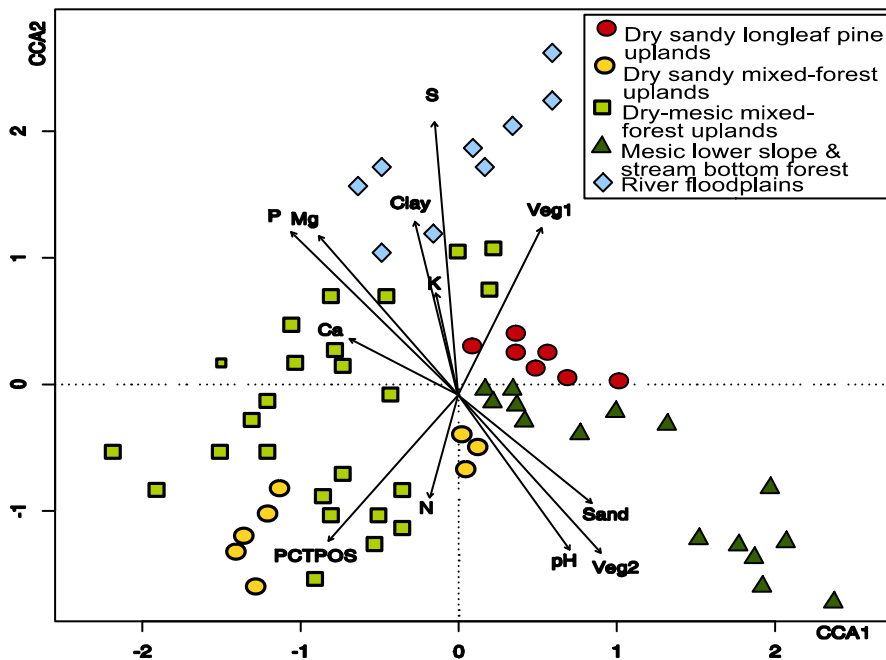
Bi-plot vectors represent the direction and magnitude of correlations. 'N', 'S', 'Ca', 'P', 'K', 'Mg', = the percentage of these nutrients in the topsoil. 'Sand' & 'Clay' = percentage topsoil sand & clay; 'Topo\_Pos' = elevation of the site relative to the nearest local ridge top and stream bottom. 'Veg 1 & 2' = DCA ordination scores for the vascular plant community and symbols represent the host plant species of the sample.



**Fig. 3. A CCA of root samples from a dry-mesic forested hill slope in east Texas USA sampled monthly during 2009 based on DGGE bands representing AMF taxa.**

Bi-plot vectors represent the direction and magnitude of correlations; 'S' = % topsoil sulfur, 'Rainfall' = mm rain for month sampled. "Spiders" connect samples from the same host.

Observed AMF populations also differed by the habitat type of the sample site (Fig. 4): Variation corresponded to differences in soil nutrients, soil texture, topographic position, and a site's vascular plant community. The smaller pyrosequenced dataset corroborated these patterns (Fig. 1) while providing the additional benefit of identification of the actual taxa for certain AMF populations. For example *Glomus hoi*, *G. proliferum*, and *Gigaspora decipiens* tended to associate with upland habitats while *Glomus intraradices* and *G. Mosseae* favored mesic sites and floodplains. In a separate study of a dry-mesic upland site sampled monthly, AMF populations changed over a 1year period with the chief differences being between wet and dry months rather than corresponding to temperature, season, or month of the year (Fig. 3).



**Fig. 4. A CCA of samples from *Toxicodendron radicans* roots from a range of east Texas USA forest sites based on presence of DGGE bands representing AMF taxa.**

Bi-plot vectors represent the direction and magnitude of correlations and symbols represent habitat types as indicated in the key (see Fig. 2 for additional explanations).

The dynamics of AMF populations and communities are complex, influenced by a range of factors and we have only begun to see patterns. Our results are largely consistent with observations from other studies which also indicate variation in AMF populations related to host plant diversity [Burrows, Pflieger, 2002], habitat [Johnson et al., 2004], and seasonality [Santos-Gonzalez et al., 2008]. While our results provide a first glimpse at these relationships, in the future we aim to further describe them and better quantify AMF diversity in east Texas forests.

## REFERENCES

- Burrows, R.L. and F.L. Pflieger.** Arbuscular mycorrhizal fungi respond to increasing plant diversity // *Canad. J. Bot.* 2002. V. 80, No. 2. P. 120-130.
- Diggs, G.M., Jr., B.L. Lipscomb, M.D. Reed, and R.J. O'Kennon.** Illustrated Flora of East Texas. Vol. I. Nacogdoches (TX): Bot. Research Inst. of Texas (BRIT), 2006. 1594 p.
- Johnson, D., P. Vandenkoornhuysse, J.R. Leake, et al.** Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms // *New Phytologist*. 2004. V. 161. P. 503-515.
- Larkin, E.J. and G.W. Bomar.** Climatic Atlas of Texas. Austin (TX): Texas Department of Water Resources, 1983. Limited Printing Report LP-192. 151 p.
- Martynova-Van Kley A., Wang, H., Nalian, A. & Van Kley, J.** Detection of arbuscular mycorrhizal fungi in an east Texas forest by analysis of SSU rRNA gene sequence // *Texas J. Sci.* 2006. V. 58. P. 231-242.
- Nalian A., Van Kley, J., Stroup, K., & Martynova-Van Kley, A.** Host preferences of arbuscular mycorrhizal along a soil nutrient and hydrological gradient // *Biotechnology (Ukraine)*. 2010. V. 3, No. 3. P. 78-83.
- Santos-Gonzalez, J.C., R.D. Finlay, & A. Tehler.** Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal communities in roots in a seminatural grassland // *Appl. Environ. Microbiol.* 2007. V. 73. P. 5613-5623.
- Schüßler, A., D. Schwarzott, & C. Walker.** A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution // *Mycol. Res.* 2001. V. 105. P. 1413-1421.
- Van Kley J.E., R.L. Turner, L.S. Smith, and R.E. Evans.** Ecological classification system for the national forests and adjacent areas of the West Gulf Coastal Plain: 2<sup>nd</sup> approximation. Nacogdoches (TX, USA): The Nature Conservancy and Stephen F. Austin State University, 2007. 379 p.



## Авторский указатель

<b>А</b>		<b>Е</b>	
Абрамова Л.М. (Уфа)	<b>36, 192</b>	Евланов И.А. (Тольятти)	<b>124</b>
Аникин В.В. (Саратов)	<b>41</b>	Емельянов А.В. (Тамбов)	<b>145</b>
Антипов В.В. (Тольятти)	<b>43</b>	<b>Ж</b>	
Антонова Е.В. (Екатеринбург)	<b>47</b>	Жданова О.Л. (Владивосток)	<b>127</b>
Астахов М.В. (Владивосток)	<b>53</b>	Жуйкова Т.В. (Нижний Тагил)	<b>57</b>
<b>Б</b>		<b>З</b>	
Бакиев А.Г. (Тольятти)	<b>29</b>	Зарипова Ф.Ф. (Тольятти)	<b>133</b>
Безель В.С. (Екатеринбург)	<b>57, 215</b>	Зинченко Т.Д. (Тольятти)	<b>138, 154</b>
Белова И.Н. (Москва)	<b>306</b>	Золотарева Н.В. (Екатеринбург)	<b>232</b>
Беляев А.Ю. (Екатеринбург)	<b>167</b>	<b>И</b>	
Беляева Ю.В. (Тольятти)	<b>62</b>	Иванова А.В. (Тольятти)	<b>266</b>
Березуцкий М.А. (Саратов)	<b>162</b>	Иванова Е.М. (Тамбов)	<b>145</b>
Богатов В.В. (Владивосток)	<b>67</b>	Ивантер Э.В. (Петрозаводск)	<b>150</b>
Богданова Е.С. (Тольятти)	<b>248</b>	Истомина А.Г. (Новосибирск)	<b>154</b>
Большаков В.Н. (Екатеринбург)	<b>84</b>	Ишбирдин А.Р. (Уфа)	<b>336</b>
Борисов Ю.М. (Москва)	<b>331</b>	Ишмуратова М.М. (Уфа)	<b>176, 211</b>
Борисовец И.П. (Мозырь)	<b>331</b>	<b>К</b>	
Бочко Е.М. (Мозырь)	<b>331</b>	Калабин Г.А. (Москва)	<b>78</b>
Браславская Т.Ю. (Москва)	<b>73</b>	Карасова Г.Ш. (Уфа)	<b>158</b>
<b>В</b>		Каримуллина Э.М. (Екатеринбург)	<b>47</b>
Ванисова Е.А. (Москва)	<b>78</b>	Кашин А.С. (Саратов)	<b>162, 226</b>
Васильев А.Г. (Екатеринбург)	<b>84</b>	Князев М.С. (Екатеринбург)	<b>167</b>
Васильева И.А. (Екатеринбург)	<b>84</b>	Козловская О.В. (Тольятти)	<b>266</b>
Васюков В.М. (Тольятти)	<b>266</b>	Комиссаров С.А. (Тамбов)	<b>145</b>
<b>Г</b>		Коросов А.В. (Петрозаводск)	<b>171</b>
Гайдученко Е.С. (Мозырь)	<b>331</b>	Кочанова И.С. (Саратов)	<b>162</b>
Галкина М.А. (Москва)	<b>342</b>	Кривошеев М.М. (Уфа)	<b>176</b>
Гелашвили Д.Б. (Н. Новгород)	<b>89</b>	Кришук И.А. (Минск)	<b>331</b>
Глотов Н.В. (Йошкар-Ола)	<b>288</b>	Кропачева Ю.Э. (Екатеринбург)	<b>182</b>
Голованов Я.М. (Уфа)	<b>36</b>	Кулагин А.Ю. (Уфа)	<b>296</b>
Головатюк Л.В. (Тольятти)	<b>154</b>	Кутлунина Н.А. (Екатеринбург)	<b>167</b>
Головлёв А.А. (Самара)	<b>94, 97</b>	Кшнясев И.А. (Екатеринбург)	<b>186</b>
Горбач В.В. (Петрозаводск)	<b>105</b>	<b>Л</b>	
Горяинов С.В. (Москва)	<b>78</b>	Лебедева М.В. (Уфа)	<b>192</b>
Гусейнова З.А. (Махачкала)	<b>199</b>	Линник Ю.В. (Петрозаводск)	<b>196</b>
<b>Д</b>		Лисицкая Н.М. (Саратов)	<b>162</b>
Давыдова Ю.А. (Екатеринбург)	<b>110, 186</b>	Логофет Д.О. (Москва)	<b>306</b>
Добринский Н.Л. (Екатеринбург)	<b>114</b>		
Драгавцев В.А. (С.-Петербург)	<b>119</b>		

**М**

Магомедмирзаев М.М. (Махачкала)	199
Martynova-Van Kley A., Nalian A., Van Kley J. (Nacogdoches, Texas)	357 357 357
Минеев А.К. (Тольятти)	204
Михайлов Р.А. (Тольятти)	208
Михайлова В.М. (Уфа)	258
Морозенко Н.В. (Саратов)	351
Муллабаева Э.З. (Сибай)	211
Мустафина А.Н. (Уфа)	345
Мухаметшина Л.В. (Уфа)	211
Мухачева С.В. (Екатеринбург)	110, 215

**Н**

Наумова Л.Г. (Уфа)	158, 255
Неверова Г.П. (Биробиджан)	325
Немцева Н.В. (Оренбург)	221
Нестеркова Д.В. (Екатеринбург)	110
Нестеров В.Н. (Тольятти)	248
Никольский А.А. (Москва)	78
Нифтуллаев Ф.Ю. (Москва)	78

**О**

Орлов В.Н. (Москва)	331
---------------------	-----

**П**

Петров С.С. (Уфа)	36
Петрова Н.А. (Саратов)	226
Подгаевская Е.Н. (Екатеринбург)	232
Позолотина В.Н. (Екатеринбург)	47
Прохорова Н.В. (Самара)	97
Путенихин В.П. (Уфа)	236
Путенихина К.В. (Уфа)	240
Пястолова О.А. (Екатеринбург)	182

**Р**

Раков Н.С. (Тольятти)	266
Розенберг Г.С. (Тольятти)	3, 243
Розенцвет О.А. (Тольятти)	248
Рубанова М.В. (Тольятти)	252

**С**

Садыкова Р.Г. (Уфа)	255
Сайтова З.Р. (Уфа)	258
Саксонов С.В. (Тольятти)	263, 266
Саодатова Р.З. (Москва)	342
Сенатор С.А. (Тольятти)	266, 275
Сёмина Е.В. (Тольятти)	270

Сидоренко М.В. (Н. Новгород)	279
Симонов Ю.В. (Самара)	283
Синютина С.Е. (Тамбов)	145
Смирнов Н.Г. (Екатеринбург)	182
Сорока О.В. (Москва)	78
Суетина Ю.Г. (Йошкар-Ола)	288
Суюндуков И.В. (Сибай)	176, 293

**Т**

Табачишин В.Г. (Саратов)	351
Тагирова О.В. (Уфа)	296
Талипов А.Н. (Сибай)	301

**У**

Уланова Н.Г. (Москва)	306
Уразбахтина К.А. (Уфа)	345
Усманов И.Ю. (Уфа)	312, 316

**Ф**

Файзулин А.И. (Тольятти)	133
Фарукшина Г.Г. (Уфа)	321
Фархутдинов Р.Г. (Уфа)	258
Фрисман Е.Я. (Биробиджан)	127, 325

**Ц**

Цимбалюк А.И. (Нижевартовск)	316
------------------------------	-----

**Ч**

Черепанова Е.В. (Москва)	331
--------------------------	-----

**Ш**

Шарипов А.Я. (д. Иргизлы)	336
Швецов А.Н. (Москва)	342
Шигапов З.Х. (Уфа)	345
Шигапова А.И. (Уфа)	345
Шилова И.В. (Саратов)	226
Шитиков В.К. (Тольятти)	138
Шляхтин Г.В. (Саратов)	351
Шувалова Е.П. (Саратов)	351

**Щ**

Щербаков А.В. (Уфа)	312, 316
---------------------	----------

**Ю**

Юмагулова Э.Р. (Нижевартовск)	316
-------------------------------	-----

**Я**

Ямалов С.М. (Уфа)	192
Янтурин С.И. (Сибай)	301

**Теоретические проблемы экологии и эволюции:  
Шестые Любищевские чтения,  
11-й Всероссийский популяционный семинар и  
Всероссийский семинар  
«Гомеостатические механизмы биологических систем»  
с общей темой «Проблемы популяционной экологии»  
(6-10 апреля 1915 г., Тольятти, Россия) /  
Под ред. Г.С. Розенберга.  
Тольятти: Кассандра, 2015. 363 с.**

Издательство ООО «Кассандра»  
445061, г. Тольятти, ул. Индустриальная, д. 7, Тел./факс. (8482) 570004

Подписано в печать с оригинал-макета 02.03.2015 г.  
Формат 60\*90/16. Гарнитура Times New Roman.  
Усл.-печ. Л. 23,4. Печать оперативная  
Тираж 150 экз. Заказ № .

Отпечатано в типографии ООО «Кассандра»