

Труды Карельского научного центра
Российской академии наук

Выпуск 11

Экология. Экспериментальная генетика и физиология

*РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ: А. Е. Веселов, Э. В. Ивантер, О. Н. Лебедева,
М. И. Сысоева, А. Ф. Титов*

ISBN

© Карельский научный центр РАН

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЦЕСТОДЫ *PROTEOCEPHALUS PERCAE* (CESTODA: PROTEOCEPHALIDEA) В ОНТОГЕНЕЗЕ

Л. В. АНИКИЕВА

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучены популяционные параметры морфологической изменчивости цестоды *Proteocephalus percae* в онтогенезе: свободноживущей стадии – яйца и трех паразитических: процеркоидов из веслоногих ракообразных, неполовозрелой (плероцеркоиды) и половозрелой стадий из окуня *Perca fluviatilis*. Установлено высокое морфологическое разнообразие гельминта на всех стадиях развития. Выявлены специфические параметры изменчивости отдельных стадий развития. Рассмотрены вопросы паразито-хозяйинных отношений. Показано, что характер морфологической разнородности определяется стратегией жизненного цикла паразита.

L. V. ANIKIEVA. POPULATION ASPECT IN THE STUDY OF MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF THE CESTODE *PROTEOCEPHALUS PERCAE* (CESTODA: PROTEOCEPHALIDEA) THROUGH THE ONTOGENY

The morphological diversity of *Proteocephalus percae* through the ontogeny was studied: egg, procercoïd from copepods, immature and mature cestodes from perch *Perca fluviatilis*. Morphological parameters with the specificity of host-parasite relationships at different developmental stages have been shown.

Изменчивость входит в число основных биологических понятий, являясь одновременно фактором эволюции и причиной эволюционной стабильности отдельных признаков, целостных организмов, популяций и видов (Шмальгаузен, 1968). Представление о внутривидовой изменчивости базируется на высокой степени разнообразия особей, составляющих биологический вид. В понятие изменчивости, по Ю. А. Филипченко (1978), входят два различных элемента: изменчивость как известное состояние и изменчивость как процесс. Существование отдельными особями и их группами — это признаки изменчивости состояния. Однако каждое состояние возникает в результате процесса, и наблюдаемые отличия возникают под влиянием определенных причин. Для их анализа необходимо вычленять изменчивость как процесс и различать при этом изменения под влиянием внешних условий, в результате гибридизации и т.д. Понимание биологического смысла измен-

чивости Ю. А. Филипченко согласуется с трактовкой этого явления Э. Майром (1974), который в изучении изменчивости выделяет два уровня исследований: индивидуальный и групповой (популяционный).

Морфологическая изменчивость паразитических организмов представляет особенный интерес. Известно, что по глубине морфологических перестроек и масштабу различий изменчивость паразитов не имеет аналогов среди животных организмов и может быть сравнима только с растениями (Завадский, 1968; Фрезе, 1987). Специфика формирования морфологической изменчивости паразитов связана с особенностями их существования, среди которых А. А. Филипченко (1937) выделяет три основных. Первая — средой обитания паразита является живой организм, поэтому взаимоотношения между паразитом и средой обитания имеют своеобразный характер: влияние организма на среду и среды на организм двустороннее. Вто-

рая — факторы внешней среды воздействуют на паразита опосредованно через организм хозяина. И третья — в экологии паразитических организмов имеются специфические факторы среды (хозяина) и изменения в организме (паразита), отсутствующие в экологии свободноживущих организмов. Резкое изменение окружающей паразита среды на отдельных этапах его жизненного цикла, обитание в разных видах хозяев происходят на самом ограниченном пространстве и в самое короткое время. Поэтому многие биологические процессы у паразитов имеют более выраженный характер, чем у свободноживущих видов. По мнению А. А. Филиппченко (1937): «Никто не докажет нам с такой убедительностью изменчивости форм и способности приспособиться к условиям существования, как именно изучение форм паразитов» (с. 14).

Общее число публикаций по изменчивости паразитов в настоящее время достаточно большое. Исследования по изменчивости паразитов посвящены, в основном, анализу признаков с целью определения их значимости как критерия вида (Шульц, Гвоздев, 1972). Признание сложной структуры вида, его политипичности обусловили новый качественный этап изучения морфологической изменчивости паразитов. Суть его заключается в изучении адаптивного значения изменчивости и выяснения причин, ее обуславливающих, а также характера проявления изменчивости у разных внутривидовых групп особей (Ройтман, Казаков, 1977). На данном этапе популяция становится основной единицей исследования, а статистические методы — главным аналитическим инструментом.

В настоящее время о структуре популяции паразита сложилось представление как об интегрированном отражении его онтогенеза (Ройтман, 1981). Развитие большинства паразитов проходит с метаморфозом и сменой среды обитания. В связи с этим отдельные возрастные группы формируются при разных условиях внешней среды и испытывают неодинаковое давление естественного отбора. Данные о морфологическом разнообразии паразитов на популяционном уровне немногочисленны. Возрастная изменчивость паразитов как популяционно-морфологический параметр структуры популяции изучена слабо (Куперман, 1973; Аникиева и др., 1983; Фрезе, 1987; Аникиева, 1992; Аникиева, Иешко, 2007).

Цестода *P. percae* — типичный паразит обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* — встречается почти повсеместно в ареале хозяина, широко распространенного в Евразии — реках, озерах, прибрежных участках моря. Это один из немногих видов, на примере которых выявлялись закономерности пространственной органи-

зации популяции паразитов и динамики численности (Иешко, 1988; Ieshko, Anikieva, 1992; Аникиева, Иешко, 2001). Онтогенез *P. percae* проходит следующим образом: яйцо (онкосфера — шестикрючный зародыш) созревает непосредственно в матке гельминта и выделяется во внешнюю среду; в промежуточном хозяине — веслоногих ракообразных онкосфера превращается в процеркоид (личинку с церкомером), там же теряет церкомер и переходит в следующую плероцеркоидную стадию. В окончательном хозяине — рыбе — плероцеркоиды развиваются до половозрелого состояния и продуцируют яйца. Гельминт имеет годичный цикл развития, а его популяция характеризуется сложной возрастной структурой. Формирование зараженности окуня *P. percae* начинается в июле. Оно слабо выражено в летние месяцы и растянуто во времени. Интенсивная иммиграция отмечена осенью. В течение зимы численность гельминта нарастает значительно медленнее и достигает максимальных значений в марте. Зимой популяция представлена преимущественно неполовозрелыми особями. Их рост и развитие до половозрелой стадии начинается после распаления льда и прогревания водоема. Освобождение окуня от цестод происходит при температуре воды 19°C (Ieshko, Anikieva, 1992).

В задачу настоящего исследования входило изучение формирования морфологической изменчивости и характера разнородности цестоды *Proteocephalus percae* в онтогенезе.

Материал и методы

Материал по изменчивости *P. percae* был собран одновременно с изучением динамики его численности и возрастной структуры на одном из малых водоемов южной Карелии — оз. Риндозеро (Ieshko, Anikieva, 1992). Исследовалась одна и та же возрастная группа хозяев, что позволило использовать данные по зараженности рыбы для количественного определения популяционных параметров обитающего в ней паразита. Сроки вскрытия рыб определялись особенностями биологии гельминта. В период открытой воды рыб вскрывали с еженедельным интервалом, в зимние месяцы — в ноябре, декабре, январе и марте. В каждой выборке просматривали 30 экз. рыб. Личинок извлекали из спонтанно зараженных рачков. В анализ включено 8 группировок *P. percae*, из них 4 — преимагинальные группировки: яйца, процеркоиды, молодые плероцеркоиды, перезимовавшие плероцеркоиды и четыре выборки взрослых гельминтов. Выборки взрослых гельминтов были собраны 19.III, 20.V, 09.VI и 22.VI при разной

температуре воды: +4°C (подо льдом), +7°C (после распаления льда), +10° С и +16°C. Они условно названы зимней (1-я выборка), весенней (2-я выборка) и летней (3-я и 4-я выборки). Всего было выделено 22 признака *P. percae*. Из них 4 встречаются только у яиц (размеры онкосферы и трех ее оболочек), 5 признаков — общие у личинок и взрослых: сколекс (длина, ширина), диаметр боковых присосок, диаметр апикальной присоски, общая длина тела и 11 признаков характерны только для взрослых гельминтов: половозрелые членики (длина, ширина), семенники (количество, длина, ширина), бурса цирруса (длина, ширина), яичник (размах и высота крыльев), отношение длины членика к его ширине, отношение длины бursy цирруса к ширине членика. Материал обработан статистически (Лакин, 1973). Анализировали пределы изменчивости и средние значения признаков. Достоверность различий рассчитывали по критерию Стьюдента. Уровень изменчивости CV определяли по шкале Мамаева (1975): очень низкий (до 7%), низкий (8-12%), средний (13-20%), повышенный (21-30%), высокий (31-40%), очень высокий (более 40%). Характер распределения признаков оценивали с помощью коэффициента асимметрии и встречаемости частотных классов. Каждая выборка за исключением процеркоидов, которых было собрано всего 12 экз., включала по 30 экз. цестод.

Результаты и обсуждение

Установлено, что яйца, формирующиеся полностью в матке гельминта и находящиеся во внешней среде относительно короткое время, имеют невысокие показатели изменчивости. Наиболее слабо варьируют размеры онкосферы. Высокие положительные коэффициенты эксцес-

са и низкие асимметрии отражают стабильность и консервативность этого признака. Отрицательный эксцесс внутренней оболочки свидетельствует о том, что она не всегда плотно прилегает к зародышу. Размеры наружной (слизистой) оболочки, обеспечивающей плавучесть, — наиболее изменчивый признак яиц *P. percae*. Ее размеры значительно варьируют и превышают диаметр онкосферы в 4-13 раз (табл. 1).

Размеры процеркоидов колеблются в широких пределах. Наиболее сильно варьируют размеры тела (длина и ширина). Из органов прикрепления наиболее изменчива ширина сколекса (табл. 2). На этой стадии формируются характерные признаки головного конца *P. percae*, которые при последующем росте и развитии особей лишь увеличиваются в размерах, но сохраняют те же пропорции. Изменчивость плероцеркоидов, попавших в рыбу в летне-осенний период, высока. По-прежнему широко варьирует длина тела и ширина сколекса. Уменьшается коэффициент вариации CV длины сколекса. Перезимовавшие плероцеркоиды крупнее. Коэффициент вариации всех признаков перезимовавших плероцеркоидов, за исключением длины тела, ниже, чем у летне-осенних плероцеркоидов (табл. 3, 4).

Морфометрические показатели признаков взрослых гельминтов, собранных в разное время (зимой — 19.III, весной — 20.V и летом — 9.VI, 22.VI), имеют разный размах изменчивости. Максимальные пределы варьирования свойственны длине стробилы, половозрелым членикам и яичнику. Во всех четырех выборках признаки прикрепления менее вариабельны, чем трофико-репродуктивные признаки. В то же время каждая из выборок характеризуется специфическими параметрами морфометрических показателей (табл. 5).

Таблица 1. Морфометрические показатели *Proteocephalus percae* на стадии яйца, мкм

Признак	Пределы	M±m	δ	CV	Асимметрия	Эксцесс
Онкосфера	14-19,6	17±0,2	1,1	5,9	0,7	4,1
Внутренняя оболочка	20-22,4	22±0,3	1,4	6,6	-0,1	-2,1
Средняя оболочка	28-39,2	35±0,4	2,3	6,6	-1,0	1,6
Наружная оболочка	70-226,2	155±6,5	35	22,8	-0,7	0,8

Таблица 2. Морфометрические показатели процеркоидов *Proteocephalus percae*, мкм

Признак	Пределы	M±m	δ	CV	Асимметрия	Эксцесс
Длина сколекса	31-56	46±2,6	9,1	20,1	-0,4	-0,7
Ширина сколекса	42-104	73±5,3	18,4	25,2	0,18	-0,3
Диаметр апикальной присоски	11-13	11±0,6	1,9	16,8	0,07	-0,6
Диаметр боковых присосок	20-34	28±1,5	5,3	18,7	-0,7	-0,9
Длина тела	290-1160	521±75	260	50	1,6	2,4
Ширина тела	128-325	220±17	59	27,3	0,1	-0,4

Таблица 3. Морфометрические показатели плероцеркоидов *Proteocephalus percae*, мкм (осень)

Признак	Пределы	M±m	δ	CV	Асимметрия	Эксцесс
Длина сколекса	40–80	56,5±1,7	9,3	16,4	0,3	0,2
Ширина сколекса	113–388	193,2±9,1	49,8	25,8	2,0	7,2
Диаметр апикальной присоски	11–22	17±0,6	3,5	20,6	–0,1	–1,0
Диаметр боковых присосок	25–68	40±1,4	7,8	19,6	1,3	5,2
Длина тела, см	0,06–0,24	0,1±0,07	0,39	36	1,2	2,1
Ширина тела, см	0,0075–0,025	0,02±0,01	0,06	38	0,26	–1,3

Таблица 4. Морфометрические показатели плероцеркоидов *Proteocephalus percae*, мкм (весна)

Признак	Пределы	M±m	δ	CV	Асимметрия	Эксцесс
Длина сколекса	47–90	65,9±1,7	9,1	14,0	0,1	1,1
Ширина сколекса	176–324	257±6,3	34,7	13,5	–0,2	–0,1
Диаметр апикальной присоски	18–29	24,0±0,6	3,3	13,5	0,1	–0,9
Диаметр боковых присосок	47–68	54,7±0,9	5,1	9,3	1,0	0,9
Длина тела, см	0,2–0,9	0,5±0,04	0,23	48,0	0,1	–1,4
Ширина тела, см	0,015–0,045	0,26±0,01	0,07	26,8	1,1	1,6

Таблица 5. Некоторые морфометрические показатели половозрелых стробил *P. percae*, мкм

Признак	Пределы	M±m	CV
<i>Зимняя выборка (19.III.1987)</i>			
Ширина сколекса	144–227	188±15	19,6
Диаметр боковых присосок	68–86	77±2,1	7,1
Диаметр апикальной присоски	29–43	37±2,4	14,7
Длина членика	211–1057	471±31	33,8
Ширина членика	606–1551	1112±48	54,4
Число семенников	47–150	84±4,5	27,2
Длина бурсы цирруса	155–507	373,8±10	14,2
Длина яйчника	394–1092	773±38	22,4
Длина стробилы, см	0,8–7,7	2,2±0,3	77
<i>Весенняя выборка (20.V.1987)</i>			
Ширина сколекса	129–270	195±1,6	18,4
Диаметр боковых присосок	54–86	65,7±1,5	12,2
Диаметр апикальной присоски	22–47	29±1,2	21,7
Длина членика	211–705	422±21	30
Ширина членика	317–2326	812±75	54,4
Число семенников	33–81	48,7±2	24,2
Длина бурсы цирруса	155–507	313,8±20	33
Длина яйчника	197–1163	521±82	55
Длина стробилы, см	0,3–7,7	2,7±0,3	71
<i>Первая летняя выборка (09.VI.1987)</i>			
Ширина сколекса	129–270	195±6,5	18,3
Диаметр боковых присосок	57–93	70±1,7	12,9
Диаметр апикальной присоски	22–40	31,8±0,8	14,8
Длина членика	282–705	470±20	23,5
Ширина членика	458–1163	779±27	20,3
Число семенников	21–49	36,1±1,3	19,6
Длина бурсы цирруса	246–352	287±6	11,5
Длина яйчника	141–881	547±26	26
Длина стробилы	0,8–6,0	2,17±0,3	59
<i>Вторая летняя выборка (22.VI.1987)</i>			
Ширина сколекса	129–270	199±4,3	10,3
Диаметр боковых присосок	61–75	68±0,9	5,9
Диаметр апикальной присоски	25–40	31,2±1	14,8
Длина членика	141–549	297±23	36,7
Ширина членика	493–1022	721±34	22,4
Число семенников	14–51	31,4±2,1	32,2
Длина бурсы цирруса	246–352	261±9	11,5
Длина яйчника	282–705	456±24	25
Длина стробилы	0,8–6,0	1,9±0,2	61

Установлено, что признаки прикрепления *P. percae* из разных выборок близки по пределам варьирования и средним значениям, но они различаются характером варьирования. Например, зимняя выборка наиболее разнообразна и выровнена по ширине сколекса. В весенней — доминируют 2 средних класса, которые в сумме составляют более 50% численности особей. В летних выборках чаще встречаются особи с меньшей шириной сколекса (рис. 1).

Трофико-репродуктивные признаки *P. percae* более изменчивы, чем признаки прикрепления. Максимальные пределы варьирования свойственны половозрелым членикам и яйчнику. Размеры этих признаков могут различаться в 6-17 раз. Минимальные различия характерны для бursы цирруса, но и они достаточно широки — до трех раз.

Выявлены различия в пределах значений, средних показателей и коэффициентах варьирования трофико-репродуктивных признаков между группировками гельминтов, принадлежащих к разным выборкам. Максимальные различия в

длине члеников имеет зимняя выборка, в ширине члеников — весенняя, длине яйчника — первая летняя, бursы цирруса — зимняя и весенняя. Установлены достоверные отличия зимней выборки по средним значениям трех признаков: ширины членика ($t > 3$), длины бursы цирруса ($t > 2,7$) и длины яйчника ($t > 2,8$). Не обнаружено достоверных различий между второй, третьей и четвертой выборками по ширине членика, длине бursы цирруса и яйчника. Первая, вторая и третья выборки гельминтов достоверно различались числом семенников ($t = 4,8-14,9$), а четвертая была сходна с третьей выборкой и отличалась от первой и второй выборок.

Выборки также различались характером распределения значений признаков и модальными классами. Разнородность размерной структуры *P. percae* по ширине членика, а также двум важнейшим систематическим признакам вида — числу семенников и отношению длины бursы цирруса к ширине членика демонстрируют рис. 2–4.

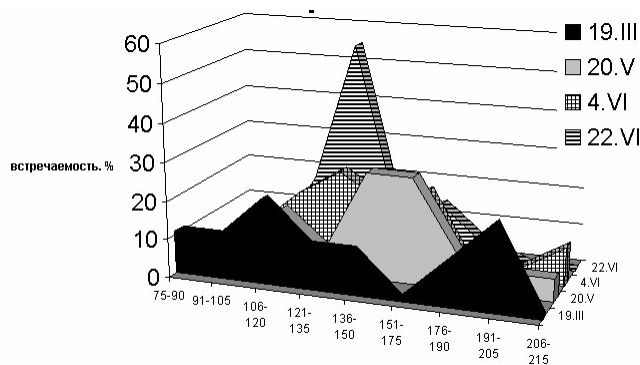


Рис. 1. Разнообразие репродуктивных группировок *P. percae* по ширине сколекса, мкм

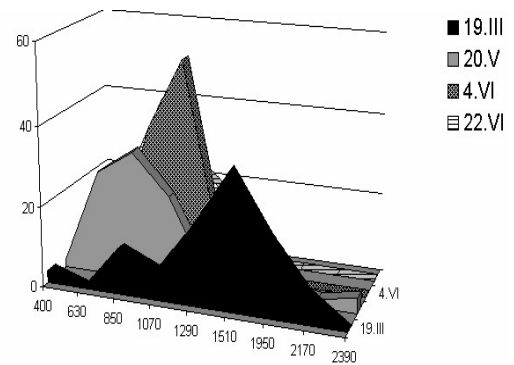


Рис. 2. Разнообразие репродуктивных группировок *P. percae* по ширине половозрелых члеников, мкм

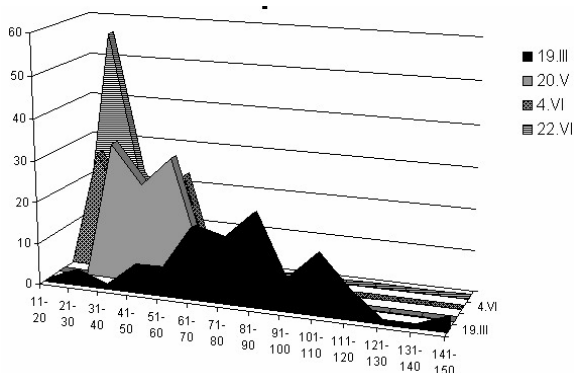


Рис. 3. Разнообразие репродуктивных группировок *P. percae* по числу семенников

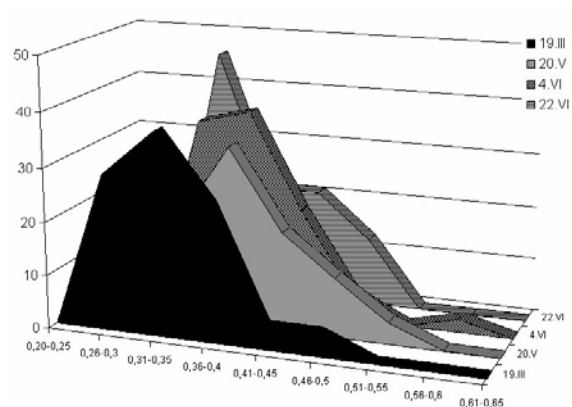


Рис. 4. Разнообразие репродуктивных группировок *P. percae* по отношению длины бursы цирруса к ширине членика

Сопоставление коэффициентов варьирования половозрелых цестод из разных выборок позволило объединить признаки в три группы, различающиеся степенью изменчивости морфометрических показателей. Для первой группы свойственна сравнительно невысокая изменчивость (до 25%). В нее входят 5 признаков: длина и ширина сколекса, диаметр боковых и апикальной присосок, отношение длины бурсы цирруса к его ширине. Для второй группы признаков характерна изменчивость от 25 до 40%. Это — длина половозрелых члеников, число и диаметр семенников, длина бурсы цирруса и высота лопастей яичника. Третья группа представлена признаками, коэффициент вариации которых превышает 40% — отношение длины членика к его ширине, ширина члеников, длина лопастей яичника и длина стробилы.

Таким образом, изучение морфологической изменчивости *P. percae* в онтогенезе выявило широкие границы морфологических параметров возрастной структуры популяции гельминта. Известно, что популяционная изменчивость имеет приспособительное значение. Она обеспечивает целостность и относительную стабильность вида, а также наиболее полное и эффективное использование популяцией разнообразных условий жизни (Поляков, 1975; Никольский, 1980). Благодаря изменчивости в популяциях всегда присутствуют особи, сохраняющие свою приспособленность, несмотря на флуктуации внутривидовых и внешних по отношению к популяции условий развития (Северцов, 1990).

Примененный нами популяционный подход к изучению морфологической изменчивости *P. percae* позволил сопоставить изменчивость популяции с численностью отдельных группировок и их ролью в функционировании системы. Пререпродуктивный и репродуктивный периоды популяции *P. percae* по продолжительности, численности и функционально неравноценны. Первый охватывает большую часть года и составляет основу численности (более 99%). Его основная роль заключается в расселении и создании фундамента для репродуктивного периода. Среди четырех пререпродуктивных группировок наиболее краткосрочна и массовая сводноживущая (яйцо). Она же наименее изменчива. Закон большого числа яиц паразитов связан с их высокой смертностью. Вероятно, в этом случае морфологическая однотипность онкосфер, характерная и для зародышей других цестод (Куперман, 1973; Фрезе, 1987), биологически целесообразна. Она сочетается с высокой вариабельностью размеров наружной оболочки, определяющей плавучесть яиц. Мономорфные зародыши экологически неравнозначны. Рас-

средоточение яиц в разных горизонтах водоема обеспечивает их попадание в различные виды промежуточных хозяев.

На формирование первых паразитических стадий (процеркоидов и плероцеркоидов) существенное влияние оказывает степень их приуроченности к конкретному виду промежуточного хозяина. Широкий круг промежуточных хозяев *P. percae*, относящихся к разным подотрядам, определяет ведущее значение фактора гостальности и расширяет морфологическую вариабельность личиночных группировок. В период заражения окуня (осень) высокая изменчивость молодых плероцеркоидов отражает условия их развития в промежуточных хозяевах. В дальнейшем (зимой) внутривидовые различия в этой группировке становятся меньше. Здесь взаимодействуют два процесса: неравномерный рост паразитов в течение зимних месяцев и стабилизирующее влияние хозяина, в котором элиминируются уклоняющиеся в развитии особи.

Репродуктивный период *P. percae* продолжается менее двух месяцев. Взрослые гельминты составляют лишь 0,02% от общей численности популяции (Ieshko, Anikieva, 1992). Однако популяция на данном этапе развития обладает максимальной морфологической разнокачественностью. Взаимосвязь изменчивости репродуктивных группировок *P. percae* с условиями обитания проявляется, прежде всего, в изменении характера распределения частотных классов значений признаков. Левосторонний сдвиг модальных классов значений трофических и репродуктивных признаков в весенней и летних группировках означает снижение темпа роста и развития особей. Процессы роста, созревания и элиминации взрослых гельминтов связаны с физиологическим состоянием хозяина. Повышение температуры воды свыше 8°C вызывает формирование иммунного ответа у окуня (Hokanson, 1977). Его внутреннее состояние приобретает ведущее значение для взрослых цестод и влияет на их морфологию. Установленный характер вариабельности морфометрических показателей *P. percae* отражает изменения в состоянии системы «паразит-хозяин». Зимой при низкой температуре воды иммунная система окуня толерантна к гельминтам, рост гельминтов замедлен. В условиях неустойчивой кормовой базы значительно варьируют из признаков прикрепления ширина сколекса, из трофико-репродуктивных признаков — длина и ширина членика. На весеннюю группировку действуют два фактора: внутривидовая конкуренция, обусловленная началом интенсивного роста цестод и увеличение сопротивляемости хозяина. Оба фактора вызывают усиление вариабельности параметров взрослых гельминтов и приводят к

снижению численности. Поэтому следующая (первая летняя) группировка формируется в более стабильных условиях и характеризуется менее разнообразными показателями признаков. Однако дальнейшее повышение температуры усиливает иммунные реакции хозяина, что вновь приводит к увеличению изменчивости второй летней группировки.

Литература

- Аникиева Л. В. 1992. Морфологическая изменчивость популяции *Proteocephalus percae* в озере Риндозере // Паразитология. Т. 26. Вып. 5. С. 389-395.
- Аникиева Л. В., Иешко Е. П. 2001. Популяционные аспекты устойчивости паразитарных сообществ рыб на примере паразита окуня *Proteocephalus percae* (Cestoda: Proteocephalidea) // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера (отв. ред. Е. П. Иешко). Петрозаводск. С. 49-57.
- Аникиева Л. В., Иешко Е. П. 2007. Морфологический полиморфизм цестоды *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: Proteocephalidae) в онтогенезе // Паразитология. Т. 41. Вып. 2. С. 103-111.
- Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П. 1983. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука. 168 с.
- Завадский К. М. 1968. Вид и видообразование. Л. 396 с.
- Иешко Е. П. 1988. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука. 118 с.
- Куперман Б. И. 1973. Ленточные черви рода *Triaenophorus* – паразиты рыб. Л. 208 с.
- Лакин Г. Ф. 1973. Биометрия. М. 343 с.
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. М. 460 с.
- Мамаев С. А. 1975. Некоторые вопросы формирования популяционной структуры вида древесных растений // Экология. № 1. С. 39-49.
- Никольский Г. В. 1980. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М. 182 с.
- Поляков Г. Д. 1975. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. М. 158 с.
- Ройтман В. А. 1981. Популяционная биология гельминтов пресноводных биоценозов // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Зоопаразитология. М. С. 43-88.
- Ройтман В. А., Казаков Б. Е. 1977. Некоторые аспекты изучения морфологической изменчивости гельминтов (на примере трематод рода *Azygia*) // Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. Т. 27. С. 110-128.
- Северцов А. С. 1990. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. общей биологии. Т. 51. № 5. С. 579-590.
- Филиппченко А. А. 1937. Экологическая концепция паразитизма и самостоятельность паразитологии как научной дисциплины. Проблемы общей паразитологии. Л. М. С. 4-14.
- Филиппченко Ю. А. 1978. Изменчивость и методы ее изучения. М. 240 с.
- Фреze В. И. 1987. Модификационный полиморфизм ленточных (морфофункциональные, экологические и эволюционные аспекты). Автореф. докт. дис. М. 46 с.
- Шмальгаузен И. И. 1968. Факторы эволюции. М. 452 с.
- Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. 1972. Основы общей гельминтологии. М. Т. 2. 515 с.
- Hokanson K. E. F. 1977. Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle // J. Fish. Res. Board Canad. V. 34. P. 1524-1550.
- Ieshko E. P., Anikieva L. V. 1992. Life tables of fish helminths and their analysis with the cestode *Proteocephalus percae* a specific parasite of the perch *Perca fluviatilis* take as an example // Ecology of parasitology. St - P.; Petrozavodsk. V. 2. P. 135-149.

ВЗАИМОУСЛОВЛЕННОСТЬ СРОДСТВА ГЕМОГЛОБИНОВ К КИСЛОРОДУ, ИХ АВТООКИСЛЕНИЯ И ГЕМОЛИТИЧЕСКОЙ УСТОЙЧИВОСТИ ЭРИТРОЦИТОВ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ ПОЗВОНОЧНЫХ

А. Г. БОРИСОВА, А. С. ГОРЮНОВ

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Для выяснения причин установленной нами ранее взаимосвязи между сродством гемоглобина к кислороду и устойчивостью эритроцитов соответствующих видов животных к температурному лизису (гемолизу) в настоящей работе параметры реакции автоокисления гемоглобинов человека, барана, быка, песка и осетра изучены по данным об их спектральных свойствах и сопоставлены с характеристиками сродства и терморезистентности. Обнаружено качественное соответствие между способностью гемоглобинов к автоокислению и устойчивостью соответствующих эритроцитов к температурному лизису: позвоночные, характеризующиеся более высокой скоростью автоокисления гемоглобинов (человек, песец, осетр), имеют эритроциты, существенно менее устойчивые к термогемолизу по сравнению с эритроцитами барана и быка, гемоглобины которых окисляются с меньшей скоростью. Полученные данные позволяют предполагать, что в основе этой взаимосвязи лежит более выраженная способность гемоглобинов с высоким сродством к автоокислению, которое обуславливает понижение терморезистентности эритроцитов по свободно-радикальному механизму.

A. G. BORISOVA, A. S. GORYUNOV. THE CORRELATION BETWEEN OXYGEN AFFINITY AND AUTOXIDATION OF HAEMOGLOBIN AND HAEMOLYTIC STABILITY OF ERYTHROCYTES OF DIFFERENT VERTEBRATES SPECIES

Autooxidation reaction parameters for human, ram, ox, polar fox and sturgeon haemoglobins have been studied by their spectral properties and compared to oxygen affinity of haemoglobins and thermohemolytic resistance of erythrocytes with the aim to ascertain the earlier revealed interrelation between the affinity and thermoresistance. Qualitative correspondence of haemoglobin autooxidability and erythrocyte haemolytic resistance has been shown. Vertebrates with higher haemoglobin autooxidation rate (human, polar fox, sturgeon) have erythrocytes of sufficiently less resistance as compared to ram and ox red blood cells that contain haemoglobin with a lesser autooxidation rate. The results obtained suggest that the haemoglobins with higher oxygen affinity are characterized by increased autooxidability, which causes the reduction of haemolytic resistance due to free-radical processes.

Введение

Ранее нами было показано, что эритроциты позвоночных, содержащие гемоглобин с более низким сродством к кислороду (эритроциты барана и быка), имели существенно большую устойчивость к температурному лизису (гемолизу), чем те, в которых гемоглобин находится в высокоаффинной конформации (эритроциты человека, песка и белуги), при том, что красные клетки крови белуги оказались наименее устойчивыми (Борисова, Горюнов, 1997). Для выяс-

нения причин такой взаимосвязи в настоящей работе исследованы параметры реакции автоокисления гемоглобинов и их спектральные особенности и сопоставлены с показателями терморезистентности соответствующих эритроцитов. В основе такого подхода лежит представление о том, что в каскаде реакций автоокисления гемоглобинов образуются свободные радикалы, способные индуцировать процессы повреждения клеточных мембран (Misra, Fridovich, 1972).

Материалы и методы

Объектом исследования были гемоглобины человека, песца (*Alopex lagopus*), барана (*Ovis ovis*), быка (*Bos taurus*) и осетра (*Acipenser gueldenstaedti*). Оксигемоглобин выделяли из свежей крови по стандартной методике; концентрацию белка в растворе определяли на основе коэффициентов экстинкции для оксигемоглобина $\epsilon = 15,37 \text{ мм}^{-1}\text{см}^{-1}$ (в расчете на гем) на длине волны 577 нм (Antonini, Brunori, 1971). Реакцию автоокисления изучали в растворах с концентрацией $(1,5-2) \times 10^{-6} \text{ М}$ (в расчете на гем) в аэробных условиях в интервале температур от 20 до 50°C, т.е. ниже температуры денатурации, которая (по результатам собственных измерений методом ДСК) составила для исследованных оксигемоглобинов 66-70,5°C, а для метгемоглобинов — 59-62°C (Борисова, Горюнов, 1997). Для сопоставления с параметрами термоиндуцированного гемолиза эритроцитов в интервале 50-66°C нам важно было определить скорости автоокисления при максимально возможных температурах из тех, при которых белок еще имеет нативную структуру.

В экспериментах использовались следующие буферные системы: 1) 0,01М натрий-фосфатный буфер + 0,15М NaCl, pH 7,4 (фосфатно-солевой буфер); 2) 0,1М натрий-ацетатный буфер, pH 5,15; 3) 0,1М боратный буфер, pH 9,18; 4) 0,01М натрий-фосфатный буфер, pH 6,2 и pH 6,9. Спектры поглощения регистрировали на спектрофотометре «Specord M 40» (Carl Zeiss, Jena).

В растворе в ходе окисления могут содержаться различные формы гемоглобина (окси-, деокси- и метформы). Концентрация каждого из трех компонентов может быть выражена как функция измеренных поглощений путем решения системы уравнений:

$$A_{\lambda 1} = \epsilon_{D\lambda 1} C_D + \epsilon_{O\lambda 1} C_O + \epsilon_{M\lambda 1} C_M,$$

$$A_{\lambda 2} = \epsilon_{D\lambda 2} C_D + \epsilon_{O\lambda 2} C_O + \epsilon_{M\lambda 2} C_M,$$

$$A_{\lambda 3} = \epsilon_{D\lambda 3} C_D + \epsilon_{O\lambda 3} C_O + \epsilon_{M\lambda 3} C_M,$$

где A — поглощение; C_D , C_O и C_M — молекулярные концентрации деокси-, окси- и метгемоглобина, соответственно; λ_1 , λ_2 , λ_3 — выбранные длины волн; ϵ_λ — коэффициент экстинкции при данной длине волны.

Значения коэффициентов экстинкции для оксигемоглобинов человека были выбраны для длин волн 560, 576 и 630 нм (Benesh et al., 1973; Van Assendelft, 1970), и после решения системы уравнений определяли количество оксигемоглобинов в реакционной смеси.

Способность разных гемоглобинов к автоокислению характеризовали константой скорости реакции автоокисления:



которая может быть описана кинетическим процессом 1-го порядка, зависящим от концентрации гемоглобина (Misra, Fridovich, 1972):

$$N = N_0 \times \exp(-Kt) \quad (2),$$

где N_0 и N — концентрации гемоглобина в начальный момент времени t_0 и момент времени t , соответственно; K — константа скорости реакции автоокисления.

В ходе эксперимента определяли концентрацию участников реакции автоокисления через определенные промежутки времени и по кинетическим кривым:

$$\ln N = \ln N_0 - Kt \quad (3)$$

из начальной скорости реакции автоокисления рассчитывали кажущиеся константы скорости реакции.

Поскольку видимые спектры метгемоглобина pH-чувствительны, то для надежного сопоставления способности различных гемоглобинов к автоокислению изучали pH-зависимости скоростей реакции. Для гемоглобинов позвоночных, кроме человека, данные по изменению коэффициентов экстинкции ϵ_λ в зависимости от pH отсутствуют, поэтому для определения доли оксиформы в реакционной смеси мы пользовались следующей формулой:

$$[\text{HbO}_2] = [(D_t - D_{\text{кон}})/(D_{\text{нач}} - D_{\text{кон}})] \times 100\% \quad (4),$$

где D_t — оптическая плотность раствора в момент времени t на длине волны 576 нм; $D_{\text{нач}}$ — начальная оптическая плотность; $D_{\text{кон}}$ — конечная оптическая плотность.

Результаты и обсуждение

Спектры поглощения оксигемоглобинов изученных нами представителей позвоночных имели характерные максимумы при 415 нм (полоса Соре), 540-541 нм (β -полоса) и 575-576 нм (α -полоса). Различия в аминокислотном составе и особенностях пространственной структуры белковой части молекулы обуславливают разницу в положении максимумов в спектрах на несколько ангстрем.

С ростом pH у гемоглобинов с изначально высоким сродством к кислороду (человека, песца и осетра) происходит сдвиг в длинноволновую сторону («красный сдвиг»), что свидетельствует о T→R-переходе, т.е. о смещении равновесия в сторону высокоаффинной R-конформации. В физиологических условиях (pH 7,4) у гемоглобинов жвачных (быка и барана) отмечен сдвиг α - и β -полос в коротковолновую сторону, отражающий тот факт, что эти гемоглобины

имеют более низкое сродство к кислороду и $R \rightleftharpoons T$ -равновесие у них сдвинуто в сторону низкоаффинной T-конформации.

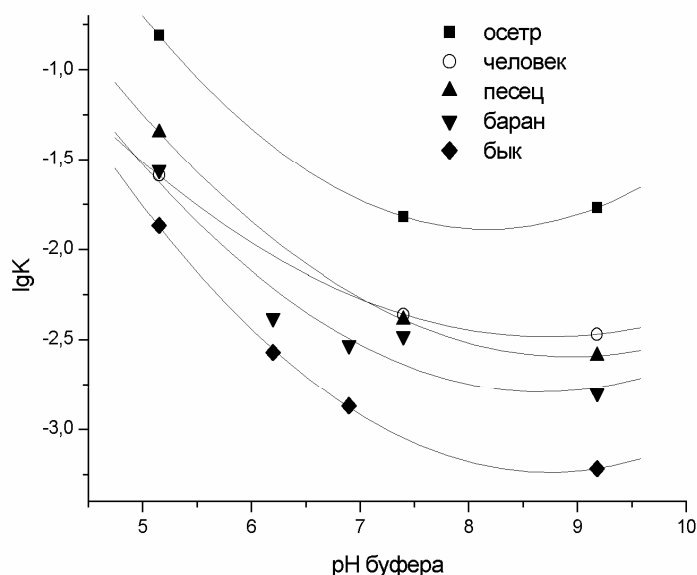
Обнаружена зависимость скорости реакции автоокисления от параметров среды. При низких температурах процесс спонтанного окисления гемоглобинов млекопитающих происходит медленно: в препарате гемоглобина человека накопление 50% метгемоглобина при 4°C происходит в течение месяца, а при температуре 26°C — за 132 часа (Стародуб, Назаренко, 1987). Повышение температуры, как и ионной силы раствора, способствуют переходу гемоглобина из окси- в мет-форму.

Зависимости констант скорости реакции автоокисления при $t = 43^\circ\text{C}$ от pH раствора для исследованных гемоглобинов представлены на рисунке. Снижение pH приводит к ускорению реакции. При низких значениях pH 5,15 автоокисление начиналось практически при комнатной температуре. Резкое возрастание константы скорости с уменьшением pH, очевидно, является следствием выраженной взаимосвязи между взаимодействием протонов и кислорода с молекулой гемоглобина.

Скорость автоокисления гемоглобина осетра была на порядок выше, чем у гемоглобинов млекопитающих. Это, возможно, связано с адаптационными изменениями свойств гемоглобинов пойкилотермных животных, приводящими к лабилизации связи молекулы белка с кислородом (Misra, Fridovich, 1972; Wilson, Knowles, 1987).

Скорости автоокисления высокоаффинных гемоглобинов человека и песца в изученном диапазоне pH были больше, чем у представителей жвачных млекопитающих (быка и барана). При сопоставлении с полученными нами ранее (Борисова, Горюнов, 1997) и приведенными во введении данными обнаруживается качественное соответствие между способностью гемоглобинов к автоокислению и устойчивостью соответствующих эритроцитов к температурному лизису. Позвоночные, характеризующиеся более высокой скоростью автоокисления гемоглобинов (человек, песец, осетр), имеют эритроциты, существенно менее устойчивые к термогемолизу по сравнению с эритроцитами барана и быка, гемоглобины которых окисляются с меньшей скоростью.

В основе этой взаимосвязи могут лежать свободно-радикальные процессы, сопутствующие автоокислению гемоглобинов. Известно, что гемоглобин взаимодействует с мембраной эритроцита, а на мембране существуют участки связывания этого пигмента как с белками, так и с фосфолипидами. Активные формы кислорода, образующиеся в каскаде реакций автоокисления, индуцируют процессы перекисного окисления липидов (ПОЛ) в мембранах, а также модифицируют мембраносвязанные белки. Мет-форма гемоглобинов, которая является результатом реакции автоокисления, содержит железо гема в окисленной форме (Fe^{3+}) и также может активизировать в клеточных мембранах ПОЛ.



Зависимость константы скорости ($\lg K$) реакции автоокисления гемоглобинов от pH буфера (43°C)

Эти процессы сопровождаются выделением атакующих строму эритроцита супероксид-аниона O_2^- и перекиси водорода и являются существенным фактором повреждения мембран эритроцитов, которые оказываются менее устойчивыми к гемолизу. Косвенно такое представление подтверждается и тем фактом, что эритроциты рыб, у которых степень ненасыщенности липидов мембран в целом заметно выше, чем у теплокровных животных, проявляли наименьшую устойчивость к тепловому повреждению, поскольку наиболее подвержены ПОЛ ненасыщенные жирные кислоты (линолевая, арахидоновая, докозогексаеновая).

Вместе с тем, на основании уравнения (1) прослеживается взаимосвязь между сродством гемоглобина к кислороду и скоростью автоокисления. Скорость автоокисления исходной формы $Hb(Fe^{2+})O_2$ определяется ее концентрацией, которая зависит от сродства. Чем сильнее $R \rightleftharpoons T$ -равновесие сдвинуто в сторону высокоаффинной R-конформации, тем выше концентрация $Hb(Fe^{2+})O_2$. Так, у гемоглобинов жвачных равновесие между R- и T- формами изначально сдвинуто в сторону низкоаффинной конформации и влияние снижения pH на скорость автоокисления не столь выражено (см. рис.).

Выводы

Таким образом, полученные данные свидетельствуют в пользу того, что имеет место существенная взаимосвязь между функциональ-

ным состоянием гемоглобина (сродством к кислороду) и эритроцита (устойчивостью к лизису). В основе этой взаимосвязи лежит большая способность гемоглобинов с высоким сродством к автоокислению, которое обуславливает понижение терморезистентности эритроцитов.

Литература

- Борисова А. Г., Горюнов А. С.* 1997. Термогемолиз эритроцитов, различающихся по сродству гемоглобина к кислороду // Журн. эвол. биох. физиол. Т. 33. №2. С. 142-147.
- Стародуб Н. Ф., Назаренко В. И.* 1987. Гетерогенная система гемоглобина. Киев: Наукова думка. 200 с.
- Antonini E., Brunori M.* 1971. Hemoglobin and myoglobin in their reactions with ligands // Frontiers of biology, V.21 / Eds Neuberger A., Tatum E.L. Amsterdam-London: North Holland Publishing Company. P. 1-152.
- Benesh R. E., Benesh R. and Yung S.* 1973. Equations for the spectrophotometric analysis of hemoglobin mixtures // Analytical Biochem. V.55 N1. P.245-248.
- Misra H. P., Fridovich I.* 1972. The Generation of Superoxide Radical during the Autoxidation of Hemoglobin // J. Biol. Chem. V. 247. N 21. P. 6960-6962.
- Van Assendelft O. W.* 1970. Spectrophotometry of haemoglobin derivatives. Assen, Netherlands: Royal Vangorcum Ltd.
- Wilson R. R., Knowles F. C.* 1987. Temperature adaptation of fish hemoglobins reflected in rates of autoxidation // Arch. Biochem. Biophys. V. 255. N 1. P. 210-213.

ИСКУССТВЕННАЯ ИНКУБАЦИЯ ИКРЫ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*Salmo salar* L.) В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

**А. Е. ВЕСЕЛОВ¹, Л. В. АЛИКОВ², М. А. СКОРОБОГАТОВ³, А. В. ЗУБЧЕНКО⁴,
С. М. КАЛЮЖИН², Ю. А. ШУСТОВ¹, А. Г. ПОТУТКИН⁴**

¹*Институт биологии Карельского научного центра РАН*

²*Варзугский научно-исследовательский центр полярных экосистем*

³*Тверской государственный политехнический университет*

⁴*Полярный научно-исследовательский Институт морского рыбного хозяйства и океанографии*

Разработана и апробирована новая конструкция искусственного гнезда, в котором в речных условиях инкубируется оплодотворенная икра и развиваются личинки атлантического лосося. Испытания, проведенные в реке Индера (Кольский п-ов) в 2007 г. Показана возможность использования таких гнезд для интенсивного заселения пустующих порогов и перекатов лососевых рек. Эффективность выклева и выхода личинок, рассчитанная по соотношению заложенной и погибшей в гнездах икры, составила 81-97%.

A. Ye. VESELOV, L. V. ALIKOV, M. A. SKOROBOGATOV, A. V. ZUBCHENKO, S. M. KALIUZHNIN, Yu. A. SHUSTOV, A. G. POTUTKIN. ARTIFICIAL INCUBATION OF ATLANTIC SALMON (*SALMO SALAR* L.) EGGS UNDER NATURAL CONDITIONS

There has been developed and approved new design for the artificial redd aimed for the incubation of fertilized eggs and development of larvae of *Atlantic salmon* under river conditions. A trial conducted in the River Indera (Kola Peninsula) in 2007 has shown that such artificial redds can be used for the intensive population of vacant rapids and rifts in salmon rivers. The efficiency of hatching and fry emergence calculated as a ratio between laid and lost eggs was 81-97%.

Известно, что при естественном нересте атлантического лосося из-за «неудобного» рельефа, плотного или крупного грунта, а также по причине вымывания потоком происходит до 20-30% потерь икры. Различными исследователями показано, что в одном гнезде нерестового бугра может находиться от одной сотни до тысячи развивающихся эмбрионов. Следовательно, при порционном нересте, который чаще всего и наблюдается, одна самка может построить два-три нерестовых гнезда, заложив в них от трех сотен до трех тысяч икринок (Новиков, 1948, 1949). Этот результат, как нами было ранее показано (Лупандин и др., 2005) существенно ниже средней плодовитости самки, которая составляет 6-7 тыс. икринок. Кроме того, по

нашим данным, полученным при раскопках естественных бугров, гибель 15-22% икры происходит и в течение всего периода инкубации. Например, икра погибает если не оплодотворена, повреждена грунтом при постройке самкой гнезда, при недостаточном кислородном обеспечении по причине слабого подруслового потока, от поражения грибковыми и вирусными заболеваниями, а также в переходные периоды ледостава и ледохода при механической подвижке грунта. Поэтому в среднем до стадии личинки развивается 48-65% эмбрионов от заложенной самкой икры, а при подсчете от потенциальной плодовитости результат будет еще меньше. Все это свидетельствует о весьма низкой эффективности естественного нереста.

Наибольшая гибель личинок — до 50-60% происходит при их расселении из естественных нерестовых гнезд и во время зимовки, т.е. на первом году жизни. Так, при активно-пассивном сносе потоком часть личинок попадает в мало-пригодные для обитания микробиотопы, где недостаточна скорость течения для транспортировки кормовых объектов дрейфа беспозвоночных. В результате энергетические траты на их поиск становятся невосполнимыми. Другая их часть выедается хищниками — хариусом, налимом, в некоторых случаях окунем. В целом от икры до смолта в различных по гидрологическим условиям реках Кольского полуострова выживаемость составляет в среднем от 0,35 до 1,05% (Азбелев, 1960; Яковенко, 1976). В лучшем случае до стадии смолта доживает не более 10-13% вышедшей из бугра молоди (Никифоров, 1959; Гринюк, 1971).

В условиях усиливающегося антропогенного воздействия на нерестовые реки одним из альтернативных способов поддержания численности стад лососевых является искусственное воспроизводство на рыбоводных заводах. В этом случае доля оплодотворенной икры достигает почти 98-99%, а выращиваемая в искусственных емкостях до различных возрастных групп молодь затем в больших количествах выпускается в реки. На Европейском Севере России в настоящее время действует 10 рыбоводных заводов, выпускающих свою продукцию в 50 с лишним нерестовых рек (Ихтиофауна малых рек..., 2005). Вместе с тем заводской способ воспроизводства по ряду причин также остается малоэффективным, т.к. выращиваемая молодь слабо приспособлена к естественным условиям интенсивного потока, не имеет навыков охоты за живыми кормовыми объектами и активно выедается хищниками. Недостатки заводского воспроизводства заключаются и в том, что искусственно выращенная молодь по ряду физиологических показателей и сформировавшемуся поведению отличается от дикой. При выпуске в реку эта молодь менее жизнестойка, не проявляет территориального поведения, в затишных участках рек в значительных количествах поедается щукой и окунем. Кроме того, как показано многими исследователями, заводская технология воспроизводства лосося нарушает естественную структуру популяций, что отрицательно сказывается на восстановлении численности стад рыб (Алтухов, 2003). Например, сокращается количество ходовых групп, меняется соотношение самцов и самок, уменьшаются размерно-весовые показатели и многое другое (Зубченко и др., 2007). Немалую долю критики составляет и затратная сторона содержания инфраструктуры рыбоводных заводов. Конкретные

успехи заводского воспроизводства связаны лишь с отдельными реками. Так, на р. Шуге (бассейн Онежского озера) стадо поддерживается на 70% искусственно (Щуров и др., 2000), такая же доля наблюдается и в р. Умба (Кольский полуостров) (Зубченко и др., 2007).

Как ранее было установлено, эффективность заводского воспроизводства зависит от возраста выпускаемой в реки молоди лосося, повышаясь от личинок к смолтам. Например, при выпуске с завода сеголеток возврат составляет всего 0,1-0,2%, двухлетками — около 2%, а смолтами — 3-10% (Казаков, 1982). По данным В. А. Carlin (1955, 1960), возврат от диких смолтов может достигать 13,9%, в то время как от выращенных в искусственных условиях он не превышает 7,3-11,6 %.

Впервые инкубацию икры кумжи (*Salmo trutta*) в грунте осуществил в 1905-1906 гг. В. Гейн (Тихий, 1925), показав преимущества нового метода выращивания личинок в слое гальки по сравнению с заводским разведением. Затем Дж. Бабкок (Babcock, 1911) продолжил подобные опыты по инкубации икры в грунте, установив, что таким путем можно получить здоровую и более жизнестойкую молодь лосося, которая выгодно отличается от выращиваемой на рыбоводных заводах. На Дальнем Востоке И. И. Кузнецов (1923) проводил также эксперименты по закапыванию оплодотворенной икры кеты (*Oncorhynchus keta*) в грунт. Он подтвердил преимущества этого метода над заводским воспроизводством в части получения жизнестойкой молоди. Вместе с тем трудоемкость работ по закапыванию икры в грунт, по мнению М. И. Тихого (1925), оставалась главным препятствием в расширении географии опытов.

На Кольском полуострове в начале 70-х гг. прошлого века И. Н. Гринюк (1974) предложил для повышения эффективности естественного воспроизводства атлантического лосося производить закладку икры в грунт с помощью лопатки с крышкой. Посадки икры были проведены на р. Порья, но результаты остались неизвестными, т.к. предварительно не регистрировалось количество дикой молоди на участке и отсутствовало водолазное оборудование.

Очевидно, что исследователи и рыбоводы заинтересованы в разработке эффективного метода инкубации икры лососевых рыб в естественных условиях. Однако его осуществлению прежде всего препятствовали заиление искусственных конструкций в реке и последующая гибель икры.

В связи с этим цель настоящей работы состояла в разработке и апробации в речных условиях новой конструкции искусственного гнезда-инкубатора лососевой икры и в целом осно-

ванной на этом технологии интенсивного восстановления численности стад. Эти работы продолжают начатую нами с 2003 г. отработку методов искусственного воспроизводства лосося в естественных условиях. Суть метода заключается в загрузке оплодотворенной икры в специальные пластиковые контейнеры и размещение их на дне порогов или перекатов рек. Базисные положения предлагаемой технологии искусственного воспроизводства лосося в естественных условиях запатентованы (Патенты № 38532, 46626). Методом предусматриваются: отлов и выдерживание производителей; взятие половых продуктов и оплодотворение икры; укладка икры в искусственные гнезда-инкубаторы; размещение этих гнезд на участках реки, где гидравлические условия позволяют обеспечить нормальное развитие икры. Далее происходит выклев личинок и их развитие внутри гнезда до момента рассасывания желточного мешка и перехода к экзогенному питанию. Затем они покидают гнезда-инкубаторы, и дальнейшая их жизнь протекает в речных условиях.

Конструкция новых гнезд-инкубаторов

В качестве корпуса гнезда-инкубатора нами использованы малогабаритные пластиковые контейнеры (гнезда) с закругленными краями, дно которых укреплялось внутри при помощи саморезов (рис. 1).

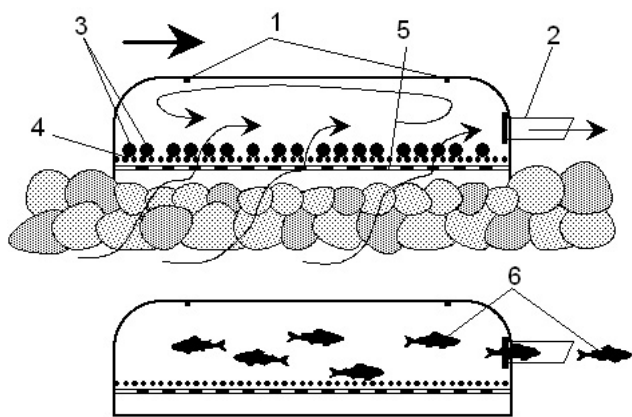


Рис. 1. Схема конструкции искусственного гнезда-инкубатора

1 – воздушные отверстия, 2 – выходной патрубок, 3 – икра, 4 – сетка-субстрат, 5 – перфорированное дно, 6 – выход личинок. Стрелки – направление потока

На испытании находились два типа дна: гладкое без субстрата и с субстратом (дель 5х5 мм). В дне были проделаны 9-12 отверстий, диаметром 2-3 мм. С верхней стороны корпуса просверлены 2 отверстия (1 мм) для выхода скапливающегося воздуха. В качестве груза для

каждого контейнера использованы гвозди 200 мм, что способствовало придавливанию ко дну всей конструкции. Гнезда не тонирировались краской, как на аналогичных испытаниях, выполненных в р. Лососинке (20.III – 28.V. 2007.), т.к. на стадии развития «глазок» на эмбрион освещение не оказывает летального воздействия. Кроме того, на р. Индере нет необходимости скрывать гнезда от вандалов. Для выхода личинок наружу в каждом контейнере с разворотом против течения закреплен патрубок с диаметром выходного отверстия 7 мм. Это позволило при погружении на дно избежать потери икры через патрубок, как это было при испытаниях на р. Лососинке, где диаметр патрубка составлял 15 мм. При постановке гнезд на дно в р. Индере отверстия патрубков были заклеены делью 5х5 мм, что сделано с целью точного учета выклюнувшихся личинок, а также потому, что использовалась икра, полученная от популяции р. Умбы и выпуск таких личинок в р. Индере был не желателен.

Установка и снятие гнезд-инкубаторов

Перевозка икры, инкубируемой на Умбском рыбоводном заводе, производилась во влажной марле и коробке-термосе и заняла 5 ч. Отход не зарегистрирован. Визуально эмбрионы находились в хорошем состоянии, цвет — ярко-красный. В разобранные гнезда наливалась вода из реки и при помощи мягкой кисточки загружалась икра: от 100 до 150 икринок. Гнезда в перевернутом состоянии закрывались дном с закрепленной на нем сеткой-субстратом (5х5 мм) и закручивались саморезами. Затем на них устанавливались грузы (гвозди 200 мм) (рис. 2).

В связи с тем что считать количество икры, закладываемое в гнездо-инкубатор проблематично (обветривается, излишне испытывает механическое воздействие), ее фотографировали загруженной в конструкции перед закрытием крышек, а подсчет проводили в лабораторных условиях на изображении.

Установку гнезд осуществляли методом плотной «посадки» в небольшие майны (2х3 м), прорубленные во льду, где на дно реки на 1 м² водолазом было закреплено 10 гнезд-инкубаторов, содержащих около 1500 икринок. Отметим, что это весьма высокая плотность посадки, превышающая эффективность естественного нереста.

Снятие гнезд проведено 15.VI, когда уровень воды от весеннего паводка значительно снизился. В это время температура воды достигла 12°C и, как известно, начинается естественное расселение личинок (Веселов, Калюжин, 2001).



Рис. 2. Собранные гнезда-инкубаторы (а), установка их на грунте (б), выклюнувшиеся в гнездах личинки лосося

Результат испытаний

Из 10 установленных конструкций были обнаружены только 5, причем сохранились те, что были закреплены в углублениях дна и дополнительно обложены валунами. По-видимому, как и предполагалось ранее, необходимо навешивать дополнительный груз для достижения отрицательной плавучести конструкции. Недостающие гнезда, как потом выяснилось, были снесены течением на 100-150 м вниз и оказались осушенными на отмелевой косе. Это произошло в результате закупоривания воздушных отверстий в крышке, которые были предназначены для выпуска скапливающегося под ней воздуха. В результате гнезда приобрели положительную плавучесть и в период паводка были снесены с мест установки.

В каждом из снятых гнезд инкубировалось 150 ± 10 икринок. Количество погибшей икры в разных гнездах колебалось в пределах 4-29 шт. Личинки внутри конструкций были весьма подвижны, с наполовину рассосавшимся желточным мешком. Эффективность выклева составила 81-97%.

Заиления внутри гнезд не было, если не считать отдельные песчинки, которые попадали через выходной патрубок. На сетке-субстрате местами встречались следы органического налета – здесь и были обнаружены погибшие эмбрионы.

В вынесенных на берег конструкциях выклюнулось свыше 90% личинок, но все они погибли из-за обезвоживания и сильного заиления. При сносе произошло поступление мелкого песка во внутрь пространства гнезд. Наносы проникали через выходные патрубки, которые также были закупорены.

Отметим, что в апробированных конструкциях на р. Индере еще не использовался полностью очищенный подрусловой поток, т.к. его необходимо «добывать» с глубины не менее 10 см специальным водозаборником, выполненным в виде стальной трубки с мелкими отвер-

стиями. Предложенное к испытанию искусственное гнездо имеет жесткий «фартук», позволяющий осуществлять водозабор из самого придонного слоя, который все же чище в паводок, чем выше лежащие слои потока. Поступлению во внутрь гнезда сносимых осадков дополнительно препятствует поднятое на 2 см от края «фартука» перфорированное дно, на котором закреплен субстрат-сетка. Этому также способствует небольшое количество отверстий в дне с малым диаметром.

Достоинства конструкции

В результате проведенного испытания было установлено, что предлагаемая конструкция работоспособна и выполняет функцию инкубатора. Малые размеры конструкции наиболее оптимальны для быстрой сборки и легкой установки на неровные и твердые галечно-валунные грунты. Такие гнезда можно устанавливать без использования гидрокостюма. Важным моментом является загрузка икры в воду, которая налита в корпус гнезда. Это защищает ее от пересыхания. Сетка из дели оказалась оптимальным субстратом для икры, снижающим ее подвижность внутри гнезда и способствующим равномерному распределению. В гнездах без сетки наблюдался повышенный отход эмбрионов. Конструкции могут быть окрашены в черный или защитный цвет, что делает их не заметными для посторонних лиц. Прозрачность корпуса гнезда не влияет на инкубацию икры, заложенную со стадии «глазок». Экспериментом установлена возможность зимней установки гнезд-инкубаторов и закладки икры на стадии «глазок».

Конструктивные недостатки

К ним следует отнести малый вес гнезда и высокую возможность потери его при прохождении паводка в реке. По-видимому, необходимо соединять гнезда стальной цепочкой (дополнительный груз) и использовать в качестве гру-

за стальное дно. Применение металлической цепочки обеспечит придавливание гнезд к грунту и исключит их потерю, а также ускорит поиск гнезд при весеннем паводке, когда вода замутнена.

Через выходной патрубок во внутрь конструкции, при определенном ее положении к потоку, в период паводка могут интенсивно поступать взвешенные частицы, что приводит к гибели личинок. Это свидетельствует об установлении в некоторых случаях обратного направления течения в гнезде – через патрубок ко дну. Следовательно, необходимо изменить форму, длину, диаметр выходного патрубка. Вероятно, надо делать грузовой фартук, который бы плотно прилегал ко дну. Для исключения скапливания воздуха в гнезде следует подобрать оптимальный размер отверстий, предназначенных для его выпуска. Субстрат в виде деляшки пригоден для использования, однако его необходимо прочно закреплять на дне конструкции, т.к. личинки могут проникать под дель и там гибнуть. Отверстие выходного патрубка следует установить таким образом, чтобы икра не могла вымываться из гнезда при его установке, а личинки свободно находили выход. В дне нет необходимости делать сетку вентиляционных отверстий, и они должны быть малого диаметра (1,5-2 мм). Это предотвратит плавание икры в корпусе гнезда. Необходимо существенно утяжелить конструкцию для обеспечения прижатия ко дну.

Заключение

В результате проведения натурного эксперимента было показано, что устанавливать гнезда можно не только в осеннее время перед ледоставом, но и ранней весной (март), используя для этого икру, находящуюся на стадии развития «глазок». Перевозка икры (лососевых) в этот период на расстояние 200 км и механические воздействия при закладке в гнезда не приводили к ее гибели. К концу марта в р. Индере пороги укрыты ледовым покрытием и сохраняется низкий уровень воды, что также существенно облегчает работу. В целом можно утверждать, что для испытываемой конструкции гнезда удачно выбрана форма и объем. Ее главное достоинство — компактность (14х9 см), возможность загружать 150 икринок. Гнезда позволяют получать личинок, которые самостоятельно расселяются из него.

Таким образом, результаты испытаний показали, что искусственные гнезда-инкубаторы икры лосося работают достаточно эффективно, обеспечивая выход более 90% личинок от жизнеспособной икры. Гнезда могут быть использо-

ваны для воспроизводства популяций лососевых рыб в реках, где по ряду причин этот вид отсутствует или численность стад существенно подорвана в результате хозяйственной деятельности человека. Такая технология выгодно отличается от применяемой на рыбоводных заводах: она несравнимо дешевле, позволяет воспроизводить жизнестойкую молодь лосося и обеспечить воспроизводство рыб в большем количестве рек и нерестовых притоков. Она отличается и от естественного воспроизводства лосося искусственным осеменением, что обеспечивает более высокий процент оплодотворения икры, защищает икру и личинок лосося от поедания их хищниками.

В дальнейшем необходимо осуществить проектирование гнезд с учетом обнаруженных недостатков. Следует провести испытания по массовой установке гнезд и зарыблению личинками экспериментальных участков на реках разного типа, используя икру не только лосося, но и кумжи. Важно оптимизировать структуру течения в проточной части гнезда, устранить причины внутреннего заиливания и создать самоочищающиеся конструкции искусственного гнезда-инкубатора лососевой икры.

Авторы признательны местным жителям А. Н. Тропину, Н. А. Тропину и М. А. Тропину за активную помощь в проведении испытаний искусственных гнезд-инкубаторов на р. Индере.

Работа в 2007 г. выполнена по проекту «Разработка технологии искусственного воспроизводства лососевых рыб в естественных условиях», финансируемой программой фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования».

Литература

- Азбелев В. В. 1960. Материалы по биологии семги Кольского полуострова и ее выживаемости // Тр. ПИНРО. Вып. 12. С. 5-70.
- Алтухов Ю. П. 2003. Генетические процессы в популяциях. Учеб. пособие. 3-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ «Академкнига». 431 с.
- Веселов А. Е., Калюжин С. М. 2001. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.
- Виролайнен М. П. 1946. Нерестилища семги (*Salmo salar*) на р. Кеми // Тр. Карело-финского отд. ВНИОРХ. Т. 2. С. 341-353.
- Гринюк И. Н. 1971. Выход личинок из нерестовых бугров и распределение сеголеток семги в русле реки // Тез. докл. симпозиума по естественному и искусственному воспроизводству атлантического лосося и его промыслу. Мурманск. С. 47-49.
- Гринюк И. Н. О повышении эффективности воспроизводства семги // Мат. рыбохоз. исслед. Северного бас. 1974. Вып. 21. С. 127-137.

- Зубченко А. В., Калюжин С. М., Веселов А. Е. и др.* 2007. Особенности воспроизводства атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в реке Умба (Кольский полуостров). Петрозаводск: Скандинавия. 163 с.
- Ихтиофауна малых рек и озер восточного Мурмана: биология, экология, ресурсы. 2005. Апатиты: изд-во КНЦ РАН. 264 с.
- Казаков Р. В.* 1982. Биологические основы разведения атлантического лосося. М.: Легкая и пищевая пром. 144 с.
- Кузнецов И. И.* Значение промысла лососевых Дальнего Востока и искусственное рыбозаведение, как одно из главных средств для охраны рыбных запасов // Рыбные и пушные богат. Дальнего Востока. Владивосток. 1923. С. 135-214.
- Лупандин А. И., Павлов Д. С., Веселов А. Е., Калюжин С. М.* 2005. Искусственное воспроизводство атлантического лосося (*Salmo salar*) в естественных условиях // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М.: КМК. С. 434-445.
- Никифоров Н. Д.* 1959. Развитие, рост и выживаемость эмбрионов и молоди семги в естественных условиях // Изв. ВНИРО. Т. XL VIII. С. 65-79.
- Новиков П. И.* 1949. Об эффективности естественного нереста атлантического лосося (*Salmo salar*) // ДАН. Т. XL VIII. № 6. С. 1129-1131.
- Новиков П. И.* 1948. Результаты вскрытия гнезд беломорской семги на нерестилищах реки Кемь в апреле 1947 года // Бюл. Рыного хоз. Карело-финской ССР. № 1. С. 57-59.
- Павлов Д. С., Лупандин А. И., Калюжин С. М., Веселов А. Е.* 2004. Патент на полезную модель №38532. Устройство для инкубации икры. Заявка №2004109094 от 10 июля 2004 г.
- Павлов Д. С., Лупандин А. И., Калюжин С. М., Веселов А. Е.* 2005. Патент на полезную модель №46626. Устройство для инкубации икры. Заявка №2005101500 от 27 июля 2005 г.
- Тихий М. И.* 1925. О разведении лососевых в грунте // Изв. отдела прикладной ихтиологии. Л. Т. III. Вып. 2. С. 125-133.
- Щуров И. Л., Широков В. А., Гайда Р. В.* 2000. Репродуктивный потенциал атлантического лосося реки Шуи (бассейн Онежского озера) // Атлантический лосось (биология, охрана и воспроизводство): Тез. докл. международн. конф. (4-8 сентября 2000 г., Петрозаводск). Петрозаводск. С. 64.
- Яковенко М. Я.* 1976. Выживаемость атлантического лосося при естественном воспроизводстве// Тр. ВНИРО. Т. CXIII. С. 43-45.
- Babcock J. P.* 1911. Some experiments in the burial of salmon-eggs suggesting a new method hatching salmon and trout // Transaction Americ. Fisheries Society. P. 393-395.
- Carlin B. A.* 1955. Tagging of salmon smolts in the river Lagan // Inst. Freshw. Res. Drott., Ann. Rep. N 36. P. 57-74.
- Carlin B. A.* 1960. Swedish view of the value of stocking of river with salmon // Salmon and Trout Assoc. P. 1-6.

ОПЫТ ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ВОЗДУШНОЙ СРЕДЫ ГОРОДОВ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ

Н. А. ЕЛЬКИНА, Е. Ф. МАРКОВСКАЯ

Петрозаводский государственный университет

Впервые получены данные о качественном и количественном составе пыльцевого спектра в атмосфере города Петрозаводска. Выявлена динамика содержания пыльцы различных таксонов в воздушной среде города. Установлено преобладание в спектре аллергенной пыльцы древесных таксонов. Пыльца таксонов *Betula*, *Pinus*, *Poaceae*, *Urtica* и *Artemisia* составляет 81,59 % пыльцевого спектра.

N. A. ELKINA, E. F. MARKOVSKAYA. PALYNOLOGICAL INVESTIGATION OF THE AIR IN THE TOWN IN THE TAIGA ZONE

The data on the quality and quantity characteristic of the pollen spectrum in the air of Petrozavodsk, situated in the taiga zone, have been obtained for the first time. Seasonal dynamics of pollen content of different taxa was described. Pollen of the such taxa as *Betula*, *Pinus*, *Poaceae*, *Urtica*, *Artemisia* makes 81,59% of the pollen spectrum. The investigation have shown that allergenic pollen of trees predominates in the pollen spectrum.

Атмосферные загрязнения представляют непосредственную угрозу здоровью человека и окружающей среде (Беленко, 2006). В атмосфере постоянно циркулирует огромное количество частиц естественного и искусственного происхождения, составляющих группу атмосферных аэрозолей (Принципы и методы ..., 1999), которые оказывают существенное влияние на состояние атмосферы, климат и здоровье человека. Среди загрязняющих веществ биологического происхождения особую актуальность приобретает пыльца аллергенных растений. Она является одним из основных факторов, вызывающих сезонные аллергические заболевания, и относится к «биоструктурам», которые в условиях техногенно загрязненной среды могут аккумулировать на своей поверхности аллергенные микроструктуры и транспортировать их на значительные расстояния (Савицкий, Савицкая, 2002).

Поллиноз — классическое аллергическое заболевание, обусловленное сенсibilизацией организма к пыльце растений (Ксендзова, 1999). Оно относится к числу наиболее распро-

страненных аллергических заболеваний людей любого возраста и пола. Важное влияние на эпидемиологию поллиноза оказывают климато-географические особенности флоры региона, что приводит к необходимости организации и проведения локальных аэропалинологических исследований.

Материалы и методы

Исследования проводились на территории г. Петрозаводска — одного из крупных городов таежной зоны Северо-Запада России (61° 47' с. ш. и 36° 25' в. д.). Он расположен на юго-восточном берегу Онежского озера. Большая часть территории города располагается на трех озерных террасах Онежского озера с отметками высот — от 35 м на уровне набережной до 105 м на самой высокой точке. Климат характеризуется умеренно мягкой зимой и умеренно теплым летом, продолжительность периода вегетации с температурой воздуха более 5°C до 160 дней. Среднемесячная температура

января -10 ... -11°C, июля +16°C. Годовое количество осадков около 650 мм, их основная часть приходится на теплый период времени. Относительная влажность воздуха колеблется от 88 (ноябрь, декабрь) до 65% (май). Ветровой режим характеризуется преобладанием в течение года юго-западных и западных ветров. Воздух города загрязнен пылью, двуокисью серы, оксидами азота, окисью углерода, фенолом, формальдегидом. Источниками атмосферного загрязнения являются промышленные предприятия и автомобильный транспорт (Государственный доклад ..., 2006).

Естественная растительность территории города сохранилась на значительных площадях. На плакорах она представлена главным образом *Piceetum mirtillosum* и производными от него мелколиственными лесами, в долинах ручьев и рек преобладают *Piceetum oxalidosum*, встречаются и сосновые леса и болота. Антропогенная растительность включает пионерные сообщества, растительность садов и парков, а также луга (Романов, 1961; Атлас Карелии, 1989). На территории города произрастает 598 видов растений (Антипина, 2002), из них 419 видов являются аборигенными и 178 — адвентивными. Анализ литературы (Куприянова, Алешина, 1972; Адо, 1970; Антипина, 2002) показал, что 105 видов растений (72 аборигенных вида и 33 — адвентивных), произрастающих в городе, продуцируют пыльцу, обладающую аллергенными свойствами. Они составляют 18% от общего количества видов и включают представителей 14 семейств и 49 родов. Из них наиболее распространенными являются 40 видов (33 вида аборигенные и 7 — адвентивные), частота встречаемости которых на территории Петрозаводска — «обычно», «часто» и «очень часто» (Антипина и др., 2001).

В работе представлены данные аэропаллинологических исследований за период с апреля по сентябрь 2005 и 2006 гг. Гравиметрический пылеуловитель Дюрама установлен на высоте 10 м на крыше Детской республиканской больницы. Улавливание пылевых зерен производится на поверхность предметного стекла покрытого смесью вазелина и воска. Стекла меняются раз в десять дней. Каждое стекло препарируется смесью глицерин-желатина с сафранином. Подсчет и идентификация пылевых зерен проводится по общепринятой методике, без предварительной ацетолитической обработки (Гурина, 1994; Принципы и методы ..., 1999). Препарат исследуется под микроскопом, учитывается количество пылевых зерен на площади 1 см² за декаду. Для идентификации пылевых зерен были собраны образцы пыльцы с растений, произрастающих в приго-

роде г. Петрозаводска. Кроме того, использовались атласы пылевых зерен и палинологические пособия: Куприянова, 1965; Куприянова, Алешина, 1972; Принципы и методы ..., 1999; Сладков, 1962; Эрдтман, 1956.

Пыльцевые зерна близких видов под световым микроскопом очень схожи, детальные видовые, а иногда и родовые определения пыльцы затруднены (Принципы и методы ..., 1999). Поэтому чаще всего принадлежность пыльцы может быть определена до рода, а в некоторых случаях — только до семейства.

Результаты

В атмосфере г. Петрозаводска в 2005 г. зарегистрировано 6530 п.з./см² (пылевых зерен), которые принадлежат 11 древесным и 6 травянистым таксонам. В 2006 г. обнаружено 9889 п.з./см², принадлежавших 8 древесным и 6 травянистым таксонам (табл. 1). Наблюдаются значительные различия между общим количеством пыльцы в спектре и количеством пыльцы различных таксонов в разные сезоны наблюдения, что отмечается в литературе и связано со значительными межсезонными колебаниями пылевой продуктивности (Северова и др., 2001).

По усредненным данным за два сезона наблюдения общее количество пылевых зерен можно разделить на пыльцу древесных таксонов (7089 п.з./см², 86,35%), пыльцу травянистых таксонов (442 п.з./см², 5,38%), разрушенные пылевые зерна (202,5 п.з./см², 2,47%), неидентифицированные пылевые зерна (50 п.з./см², 0,61%) и пыльцу таксонов *Picea* A.Dietr., *Larix* Mill., *Apiaceae* Lindl. (426 п.з./см², 5,19%), не обладающую, по литературным данным, выраженными аллергенными свойствами (рис. 1).

Количество пыльцы, обладающей аллергенными свойствами (Levetin, Buck, 1980; Guvensen, Ozturk, 2003) и способной вызывать поллиноз на территории г. Петрозаводска, составляет 7783,5 п.з./см² (94,81%) (рис. 2).

Среди древесных таксонов наибольшее количество аллергенной пыльцы продуцируют *Betula* L. (56,43%), *Pinus* L. (20,21%). Их совместный вклад в аэропаллинологический спектр составляет 76,64%. Для травянистых таксонов доминантами являются *Poaceae* Barnh. (2,74%), *Urtica* L. (1,36%), *Artemisia* L. (0,85%). Их совместный вклад в пылевой спектр — 4,95% (рис. 3).

Установлено, что сезон пыления в г. Петрозаводске имеет три периода. Первый период приходится на апрель-май.

Таблица 1. Таксономический состав аэропалинологического спектра г. Петрозаводска и количество пыльцы за сезоны наблюдения 2005 и 2006 гг. (п.з./см.²/сезон)

	2005 п.з./см ²	2006 п.з./см ²	Среднее п.з./см ²	Процент %
<i>Древесные</i>				
<i>Alnus</i> Mill.	30	530	280	3,41
<i>Betula</i> L.	5156	4110	4633	56,43
<i>Pinus</i> L.	212	3106	1659	20,21
<i>Populus</i> L.	64	350	207	2,52
<i>Salix</i> L.	60	377	218,5	2,66
<i>Ulmus</i> L.	84	7	45,5	0,55
<i>Fraxinus</i> L.	57	0	28,5	0,35
<i>Juniperus</i> L.	1	17	9	0,11
<i>Acer</i> L.	3	8	5,5	0,07
<i>Quercus</i> L.	4	0	2	0,03
<i>Tilia</i> L.	2	0	1	0,01
<i>Всего</i>	5673	8505	7089	86,35
<i>Процент</i>	86,88	86,00	86,35	
<i>Травянистые</i>				
<i>Poaceae</i> Barnh.	168	283	225,5	2,74
<i>Plantago</i> L.	13	26	19,5	0,24
<i>Chenopodium</i> L.	10	8	9	0,11
<i>Urtica</i> L.	137	87	112	1,36
<i>Rumex</i> L.	2	10	6	0,1
<i>Artemisia</i> L.	77	63	70	0,85
<i>Всего</i>	407	477	442	5,38
<i>Процент</i>	6,23	4,82	5,38	
Всего древесных и травянистых	608	8982	7531	91,73
Разрушенные	224	181	202,5	2,47
Неидентифицированные	68	32	50	0,61
Общее количество	6372	9195	7783,5	94,81
Пыльца, не обладающая аллергенными свойствами	158	694	426	5,19
<i>Общее количество</i>	6530	9889	8209,5	100,00

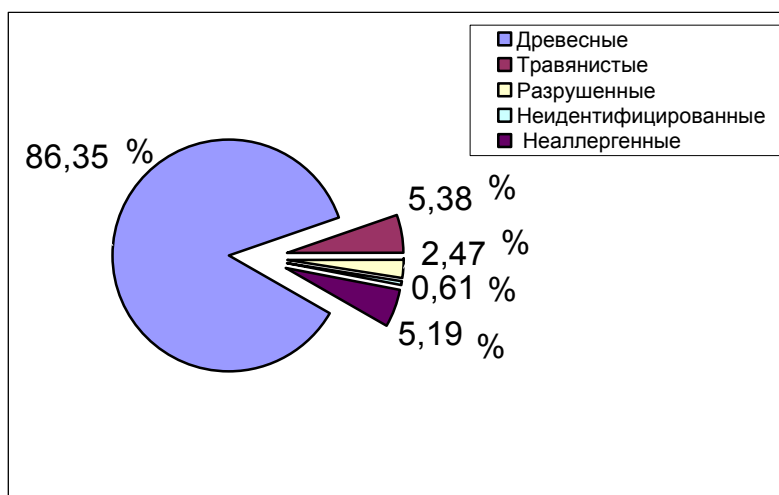


Рис. 1. Соотношение пыльцы древесных и травянистых таксонов

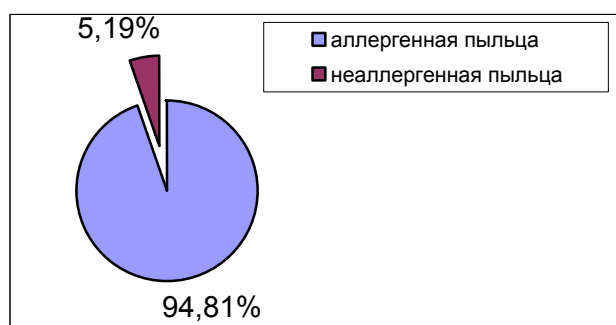


Рис. 2. Соотношение пыльцы, обладающей аллергенными свойствами и неаллергенной пыльцы

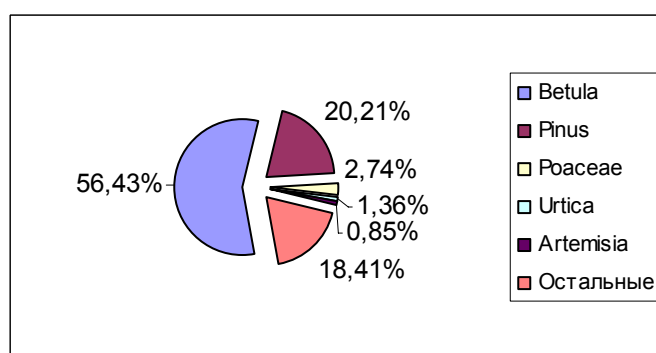


Рис. 3. Совместный вклад пыльцевых зерен доминирующих таксонов в общее количество пыльцы

В это время в воздухе обнаруживается пыльца сережкоцветных (*Alnus* Mill., *Betula*, *Salix* L., *Populus* L., *Fraxinus* L. и *Acer* L.), а также в небольшом количестве присутствует пыльца *Pinus*. Пыльцевые зерна травянистых растений отсутствуют. Второй период пыления начинается в июне и длится до середины июля. Этот период характеризуется наиболее богатым таксономическим составом. В пыльцевом спектре присутствует пыльца *Pinus* L., *Quercus* L., *Tilia* L., *Juniperus* L., *Poaceae* Barnh., *Urtica* L., *Plantago* L. В небольшом количестве обнаруживается пыльца *Betula* L., *Salix* L., *Rumex* L.

Третий период приходится на середину лета – сентябрь. В основном обнаруживается пыльца трав. Обязательными элементами пыльцевого спектра являются пыльцевые зерна *Chenopodium* L. и *Artemisia* L. Также в небольшом количестве обнаружены пыльцевые зерна *Betula* L. и *Pinus* L.

Содержание пыльцы различных таксонов в воздухе значительно варьирует в разные периоды одного сезона наблюдения. Это связано с особенностями фенологии таксонов, различным временем наступления и длительностью периода цветения (рис. 4, 5).

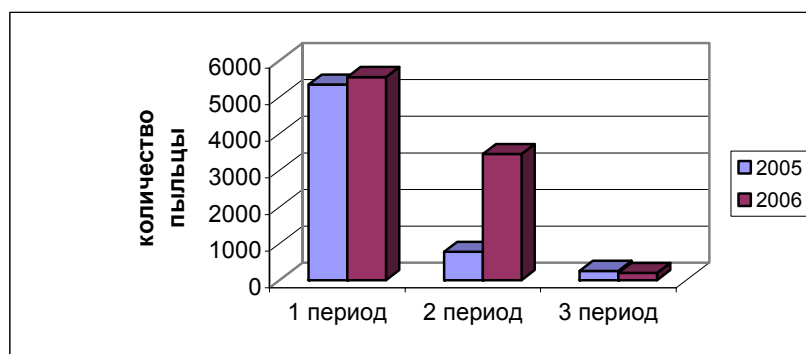


Рис. 4. Содержание пыльцы (п.з./см²) в воздухе в различные периоды сезона наблюдения по годам

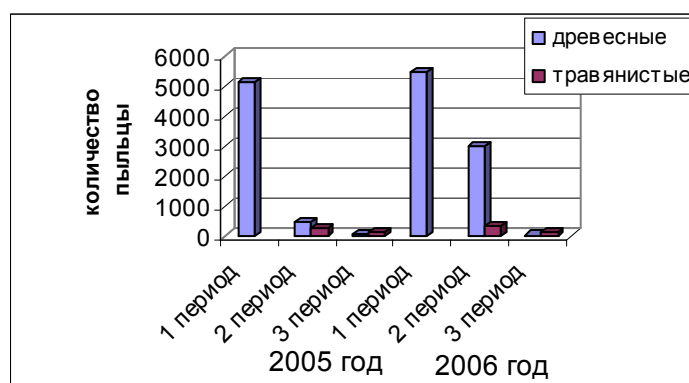


Рис. 5. Соотношение пыльцы (п.з./см³) древесных и травянистых таксонов в различные периоды сезона наблюдения

Динамика содержания пыльцевых зерен, обладающих аллергенными свойствами в атмосфере города в течение двух сезонов пыления 2005 и 2006 гг. представлена в табл. 2.

Первые пыльцевые зерна в атмосфере г. Петрозаводска были зафиксированы в апреле. В третью декаду апреля 2005 г. обнаружена пыльца *Alnus*, что составило 0,03% от общей суммы пыльцевых зерен за сезон наблюдения. В 2006 г. со второй декады апреля в спектре обнаружена пыльца *Alnus* (3,83%), *Betula* (0,04%) и *Populus* (0,06%). Общее количество пыльцевых зерен за месяц в 2005 г. составило 0,03% от общей суммы, а в 2006 г. 3,93%.

Количество пыльцевых зерен в воздухе города резко возрастает в мае. В этот период в спектре присутствует пыльца только древесных таксонов. В 2005 г. обнаружена пыльца *Alnus* (0,32%), *Betula* (74,94%), *Pinus* (0,29%), *Populus* (0,65%), *Salix* (0,78%), *Ulmus* L. (1,29%), *Fraxinus* (0,83%), *Juniperus* (0,05%). Количество пыльцы в воздухе составило 79,15% от общей суммы. В 2006 г. в спектре обнаружена пыльца *Alnus* (1,5%), *Betula* (40,34%), *Pinus* (2,42%), *Populus* (3,47%), *Salix* (3,48%), *Ulmus* (0,07%). Количество пыльцы в воздухе — 51,28%.

В июне содержание пыльцы в воздухе снижается, но остается довольно высоким. В 2005 г. оно составило 8,11% от общей суммы, обнаружена пыльца *Alnus* (0,11%), *Betula* (2,82%), *Pinus* (2,7%), *Populus* (0,34%), *Fraxinus* (0,05%), *Quercus* (0,03%). Со второй декады июня в спектре появилась пыльца травянистых таксонов *Poaceae* (1,34%), *Urtica* (0,03%), *Plantago* (0,55%). В 2006 г. количество пыльцы в июне составило 31,24 %. В этот период в спектре присутствовала пыльца *Alnus* (0,03%), *Betula* (0,87%), *Pinus* (28,45%), *Juniperus* (0,17%), *Acer* (0,08%). Также со второй декады в спектре появляется пыльца трав: *Poaceae* (1,16%), *Urtica* (0,01%), *Plantago* (0,05%).

В июле содержание пыльцы в воздухе резко снижается. Закончено цветение большинства древесных таксонов и увеличивается число трав. В 2005 г. общее количество пыльцы за месяц составило 3,14% от общей суммы за период наблюдения. Обнаружена пыльца *Tilia* (0,03%), *Betula* (0,31%), *Pinus* (0,25%), *Juniperus* (0,02%), *Poaceae* (1,03%), *Plantago* (0,15%), *Rumex* (0,04%), *Urtica* (0,99%), *Chenopodium* (0,07%), *Artemisia* (0,25%). В 2006 г. количество пыльцы за месяц составило 2,97%. В воздухе присутствует пыльца только двух древесных таксонов *Betula* (0,16%), *Pinus* (0,48%). Пыльца шести травянистых таксонов представлена в спектре: *Poaceae* (1,61%), *Plantago* (0,16%), *Rumex* (0,08%), *Urtica* (0,41%), *Chenopodium* (0,04%), *Artemisia* (0,30%). В августе в воздухе города можно обнаружить пыльцу лишь двух древесных таксонов и отмечается снижение количества таксонов трав. Сумма пыльцевых зерен в 2005 г. в этот месяц составила 2,44%, обнаружена пыльца *Betula* (0,51%), *Pinus* (0,10%), *Poaceae* (0,22%), *Plantago* (0,03%), *Urtica* (0,55%), *Chenopodium* (0,10%), *Artemisia* (0,93%). Количество пыльцы в августе 2006 г. было 0,25%. Обнаружена пыльца следующих таксонов: *Betula* (0,05%), *Pinus* (0,03%), *Poaceae* (0,02%), *Urtica* (0,31%), *Rumex* (0,02%), *Chenopodium* (0,03%), *Artemisia* (0,29%). Последние пыльцевые зерна в атмосфере Петрозаводска были зафиксированы во второй декаде сентября. В 2005 г. сумма пыльцевых зерен за месяц составила 0,41% от общего количества пыльцы за сезон, обнаружены пыльцевые зерна только двух древесных таксонов *Betula* (0,38%), *Pinus* (0,03%). В 2006 г. содержание пыльцы в сентябре было 0,6%, обнаружена пыльца *Betula* (0,08%), *Pinus* (0,03%), *Poaceae* (0,07%), *Urtica* (0,11%), *Chenopodium* (0,02%), *Artemisia* (0,33%).

Таблица 2. Динамика содержания пыльцевых зерен различных таксонов в течение сезона пыления

2005 г.

Таксоны	1-й период					2-й период						3-й период					
	апрель		май			июнь			июль			август			сентябрь		
	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	
<i>Alnus</i>		2	13	4	4	6	1										
<i>Betula</i>			6	4579	309	156	20	8	9	7	4	4	5	24	23	2	
<i>Pinus</i>			1	11			163	13	9	3	4	3	3			2	
<i>Populus</i>				26	16	2	20										
<i>Salix</i>				26	25	5	4										
<i>Ulmus</i>				15	69												
<i>Fraxinus</i>				52	2		3										
<i>Juniperus</i>									1								
<i>Acer</i>			3														
<i>Quercus</i>							4										
<i>Tilia</i>										2							
Древесные	2	20	4716	425	169	215	21	19	12	8	7	8	24	23	4		
<i>Poaceae</i>							35	52	57	7	3	8	5	1			
<i>Plantago</i>								2	5	3	1		2				
<i>Chenopodium</i>									1		3	2	1	3			
<i>Urtica</i>							10	26	46	14	5	11	25				
<i>Rumex</i>									1	1							
<i>Artemisia</i>										1	15	29	27	5			
Травянистые						45	80	110	26	27	50	60	9				

1-10
низкое

11-100
среднее

101-1000
высокое

>1000
очень высокое

количество пыльцевых зерен (п.з./см²/декада)

2006 г.

Таксоны	1-й период					2-й период						3-й период					
	апрель		май			июнь			июль			август			сентябрь		
	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	
<i>Alnus</i>	153	225	121	22	6	3											
<i>Betula</i>	1	3	2440	1020	530	33	43	11	9	4	3	1	1	3	6	2	
<i>Pinus</i>			1	3	235	89	2403	321	33	13	2	1	1	1	1	2	
<i>Populus</i>		6	309	35													
<i>Salix</i>			275	49	20	23	9	1									
<i>Ulmus</i>			7														
<i>Fraxinus</i>																	
<i>Juniperus</i>						4	7	6									
<i>Acer</i>						3	5										
<i>Quercus</i>																	
<i>Tilia</i>																	
Древесные	154	234	3153	1129	791	155	2467	339	42	17	5	2	2	4	7	4	
<i>Poaceae</i>							32	83	135	19	5	2				7	
<i>Plantago</i>							1	9	14	2							
<i>Chenopodium</i>										2	2	1	1	1		1	
<i>Urtica</i>							1	4	15	12	14	24	6	1	1	9	
<i>Rumex</i>									3	3	2	2					
<i>Artemisia</i>											3	21	6	2		31	
Травянистые							34	96	167	38	26	50	13	4	1	48	

1-10
низкое

11-100
среднее

101-1000
высокое

>1000
очень высокое

количество пыльцевых зерен (п.з./см²/декада)

Продолжительность нахождения пыльцевых зерен различных таксонов в атмосфере города сильно варьирует. Пыльца некоторых таксонов появляется в атмосфере с началом цветения представителей таксона и выбывает из спектра с окончанием этой фазы. Для некоторых таксонов период пыления значительно превышает время цветения представителей таксона. Так, самый длительный период пыления зафиксирован для пыльцевых зерен древесных таксонов *Betula* (в среднем 15 декад) и *Pinus* (в среднем 12 декад). Среди травянистых наиболее длительный период пыления — для *Poaceae* (7-8 декад) и *Urtica* (в среднем 9 декад).

Для *Alnus* время пыления длится в среднем 6 декад, для *Salix* и *Populus* 4-6 декад. Небольшой период пыления, практически совпадающий с периодом цветения, характерен для представителей *Acer*, *Fraxinus*, *Ulmus*, *Tilia* и *Juniperus* и составляет от 1 до 3 декад. Среди трав самый короткий период пыления зафиксирован для *Rumex* и составил 2-4 декады. Время пыления *Plantago*, *Chenopodium*, *Artemisia* продолжается от 4 до 6 декад.

Обсуждение и выводы

Исследования показали, что в атмосфере таежного города (г. Петрозаводск) преобладают пыльцевые зерна, обладающие выраженной аллергенной активностью. Основу аэропалинологического спектра аллергенной пыльцы в г. Петрозаводске составляет пыльца 11 древесных таксонов (86,35%), но в спектре присутствует и пыльца 6 травянистых таксонов (5,38%). Эти результаты совпадают с данными по другим городам мира. В аналогичных исследованиях показано, что пыльца древесных доминирует в аэропалинологическом спектре Финляндии (82%) (Koivikko et al., 1986), Турции (Анкара) (76%) (Inceoglu et al., 1994), Польши (70%) (Kasprzuk, 1996), Италии (57%) (Romano et al., 1988), Москвы (до 90%) (Принципы и методы ..., 1999). Это соотношение связано с особенностями аборигенной флоры, где доминируют древесно-кустарниковые растения, и структурой озеленения, где часто используют древесную жизненную форму как среди аборигенных, так и среди адвентивных видов.

Наибольшее количество аллергенной пыльцы в воздухе приходится на первый период сезона пыления (май). В 2005 г. оно составило 84,2%, в 2006 г. — 62,71% от общей суммы пыльцевых зерен и связано в основном с пылением *Betula*. Аналогичные данные получены для Москвы, где количество пыльцы в первый период пыления составляет 55% и в основном это

пыльца *Betula* (60%) (Severova, Polevova 1996). Аллергенная пыльца, принадлежащая таксонам *Betula*, *Pinus*, *Poaceae*, *Urtica* и *Artemisia*, также находится в воздухе Петрозаводска в большом количестве и составляет основную часть аэропалинологического спектра (81,59%). Для Европы основное содержание пыльцы спектра принадлежит *Poaceae*, *Artemisia*, *Urtica*, *Alnus*, *Betula* в Нидерландах (Spieksma, 1990); *Pinaceae*, *Alnus*, *Betula*, *Poaceae*, *Artemisia* в Финляндии (Koivikko et al., 1986); *Betula*, *Pinus*, *Urtica* и *Poaceae* в Москве (Severova, Polevova, 1996). Пыльца этих таксонов является основной причиной поллинозов в Европе.

Среди древесных пыльца таксонов *Betula* и *Pinus* имеет наибольший период пыления (в среднем 15 и 12 декад соответственно). Среди травянистых наибольший период пыления у видов *Poaceae* (7-8 декад), *Urtica* (9 декад). Представители этих таксонов продуцируют наибольшее количество пыльцы в атмосферу таежного города. Наши данные близки к результатам, полученным по Москве: для *Betula* — 16 декад, *Pinus* — 10, *Poaceae* и *Urtica* по 11 декад (Северова и др., 2001). Несколько отличные результаты получены для Белоруссии (г. Минск), где оказалось, что период пыления *Betula* составляет 6 декад, *Pinus* — 11, *Poaceae* — 13, а *Urtica* 8 — декад (Методика аэробιοлогическιх исследований, 2005).

Пыльцевые зерна таких таксонов, как *Fraxinus*, *Ulmus*, *Acer*, *Quercus*, *Tilia*, присутствуют в аэропалинологическом спектре в небольшом количестве и обнаруживаются не каждый сезон пыления. Представители этих таксонов являются адвентивными, и их пыльцевая продуктивность невелика.

В результате исследования впервые получены аэропалинологические данные по загрязнению атмосферы аллергенной пылью для таежного города. Они показали сходство таксонов растений, имеющих аллергенную пыльцу по разным странам мира. Различия касаются количественного вклада каждого таксона в общую сумму пыльцевых зерен.

Литература

- Адо А. Д. 1970. Общая аллергология. М.: Медицина, 544 с.
- Антипина Г. С. 2002. Урбанοфлора Карелии. Петрозаводск: ПетрГУ. 200 с.
- Антипина Г. С., Венжик Ю. В., Тойвонен И. М. 2001. Конспект флоры сосудистых растений г. Петрозаводска. Петрозаводск: ПетрГУ. 110 с.
- Атлас Карельской АССР. 1989. М.:ГУГК. 40 с.

- Беленко О. А. 2006. Исследование свойств грубодисперсной фракции атмосферных аэрозолей с применением цифровых изображений / Автореф. дис. ...канд. тех. наук. Новосибирск. 16 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2005 году. 2006. / Мин. сельского, рыбного хозяйства и экологии РК. Петрозаводск: Петропресс. 344 с.
- Гурина Н. С. 1994. Палинологический метод изучения поллинозов // Палинология в стратиграфии. М.: Наука. С. 16-17.
- Ксендзова Л. Д. 1999. Симптомы, диагностики и лечение поллинозов у детей // Принципы и методы аэропалинологических исследований. С. 46-47.
- Куприянова Л. А., Алешина Л. А. 1972. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука. 172 с.
- Принципы и методы аэропалинологических исследований 1999. Мейер-Меликян Н. Р., Северова Е. Э., Гапочка Г. П. и др. 48 с.
- Савицкий В. Д., Савицкая Е. Д. 2002. Экология и распространение пыльцы аллергенных растений в Украине // Астма та алергія. № 2. С. 17-20.
- Северова Е. Э., Кувыкина О. В., Полевова С. В. 2001. Анализ особенностей пыления некоторых таксонов аэропалинологического спектра // Пыльца как индикатор окружающей среды и палеоэкологические реконструкции: Междунар. семинар. СПб. С. 177-181.
- Соколов С. М., Науменко Т. Е., Гриценко Т. Д. и др. 2005. Методика аэробиологических исследований пыльцы и спор грибов для составления календарей пыления. Министерство здравоохранения Республики Беларусь. Минск. 22 с.
- Романов А. А. 1961. О климате Карелии. Петрозаводск: Гос. Изд-во Карельской АССР. 139 с.
- Inceoglu Ö., Pinar N. M., Sorkun K. 1994. Airborne pollen concentration in Ankara, Turkey 1990-1993 // Grana. V. 33. P. 158-161.
- Guvensen A., Ozturk M. 2003. Airborne pollen calendar of Izmir – Turkey // Ann. Agric. Environ. Med. V. 10. P. 37-44.
- Kasprzyk J. 1996. Palynological analysis of airborne pollen fall in Ostrowiec Świętokrzyski in 1995 // Ann. Agric. Environ. Med. V. 3. P. 83-86.
- Koivikko A., Kupias R., Makinen Y., Pohjola A. 1986. Pollen seasons: forecasts of the most important allergenic plants in Finland // Allergy. V. 41. P. 233-242.
- Levetin E., Buck P. 1980. Hay fever plants in Oklahoma // Ann Allergy. V. 45. P. 26-32.
- Romano B., Mincigrucci G., Frenguelli G., Bricchi E. 1988. Airborne pollen content in the atmosphere of central Italy (1982-1986) // Experientia. V. 44. P. 625-629.
- Severova E., Polevova S. 1996. Aeropalinological calendar for Moscow 1994 // Ann. Agric. Environ. Med. V. 3. P. 115-119.
- Spijksma F. T. M. 1990. Pollinosis in Europe: New observations and developments. Rev. Paleobot Paly-nology. V. 64. P. 35-40.

ХАРАКТЕРИСТИКА ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ ЛИСТА ДВУХ ВИДОВ БЕРЕЗ В КАРЕЛИИ

А. А. ЗОРИНА, А. В. КОРОСОВ

Петрозаводский государственный университет

Изучали флуктуирующую асимметрию листьев *Betula pendula* и *Betula pubescens* в четырех точках Карелии вблизи (2 км) от промышленных предприятий (Сегежский ЦБК, Костомукшский ГОК), в зеленой зоне крупного города (г. Петрозаводск) и на условно чистой территории (Заонежье, с. Сенная Губа). Никаких значимых трендов изменения двух показателей асимметрии (традиционного и нормированного), связанных с широтными особенностями среды или антропогенным прессом, не выявлено.

A. A. ZORINA, A. V. KOROSOV. CHARACTERISTICS OF THE FLUCTUATING LEAF ASYMMETRY IN TWO BIRCH SPECIES IN KARELIA

Fluctuating asymmetry of birch (*Betula pendula* and *B. pubescens*) leaves has been studied at four sites in the Republic of Karelia: near (2 km away from) pollution sources (Segezha pulp-and-paper mill and Kostomuksha ore mining and processing enterprise), inside green zone of large town (Petrozavodsk) and on the relatively pure (control) territory (Zaonezje, v. Sennaja Guba). No significant trends of change for two asymmetry indexes (traditional and normalized) connected with latitude peculiarities of the environment and anthropogenic load have been revealed.

Явление флуктуирующей асимметрии (независимая изменчивость билатеральных признаков) наблюдается при нарушении стабильности развития организма и выражается тем отчетливее, чем сильнее внешние воздействия, в первую очередь — антропогенное загрязнение (Kozlov et al., 1996). В Карелии действует ряд крупных предприятий, для которых остается актуальной оценка уровней их негативного воздействия на природу. Показатели флуктуирующей асимметрии рекомендуют в качестве индикаторов отклонения условий внешней среды от оптимальных уровней (Методические ..., 2003; Захаров, 1987). К сожалению, для множества предлагаемых показателей и индексов остаются неизвестными их статистические свойства, что затрудняет использование общепринятых статистических критериев (Гелашвили и др., 2004).

Цель нашего сообщения состоит в том, чтобы охарактеризовать уровень флуктуирующей асимметрии листьев (размерных пластических

признаков) двух видов берез с помощью традиционного и нормированного показателей асимметрии.

Материалы и методы

Объектами исследования послужили древовидные формы березы повислой (*Betula pendula* Roth.) и березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), их видовая принадлежность определялась методом гибридных индексов (Ермаков, 1986). Сбор листьев выполнялся в 4 точках Карелии (рис. 1), в окрестностях следующих населенных пунктов: с. Сенная Губа (2 км на ЮВ, условно чистые территории на о. Б. Климецкий), г. Петрозаводск (4 км на С, зеленая зона), г. Сегежа (2 км на Ю от Сегежского ЦБК) и г. Костомукша (2 на Ю от Костомукшского ГОКа). Выбирались одиночные деревья в возрасте 20-50 лет.

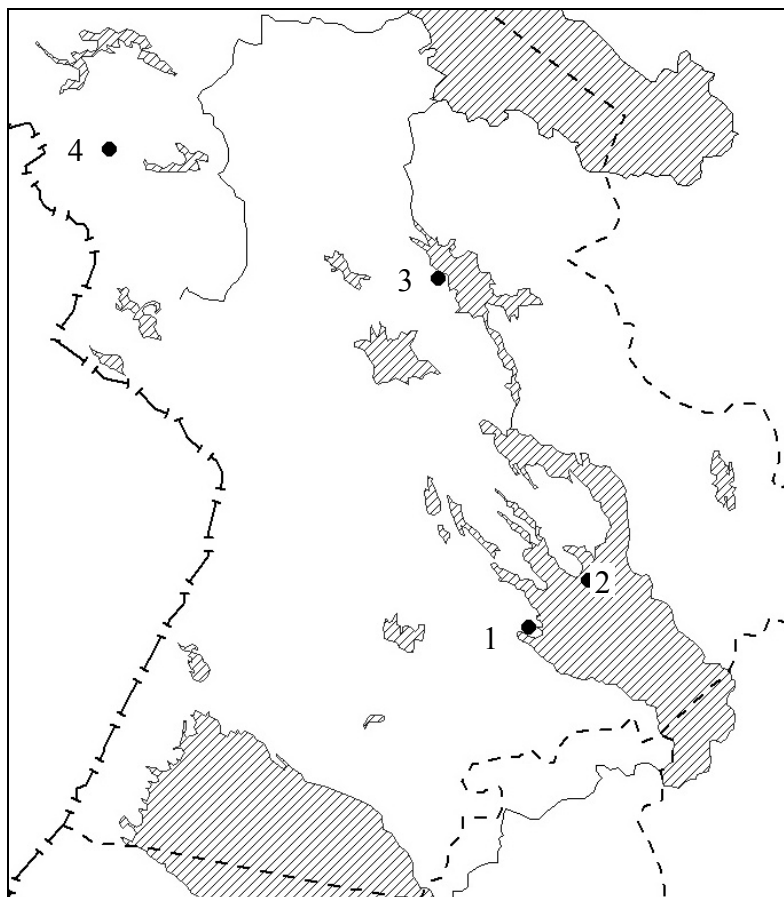


Рис. 1. Места отбора проб

В каждой точке с брахибластов нижней части кроны 10 деревьев собирали по 10 листьев; всего было гербаризировано по 400 листьев березы пушистой и повислой. Листья сканировали на фоне миллиметровой бумаги, изображения измерялись в электронной среде MapInfo (Коросов, Коросов, 2006). Для каждой листовой пластинки ($i = 1, 2 \dots n$, номер листа) брали промеры 5 стандартных метрических билатеральных признаков ($j = 1, 2 \dots m$, номер признака) (Захаров, 2001; рис. 2). Поскольку промеры выполнялись в электронной среде, вместо измерения угла между жилками вычисляли более точный эквивалентный показатель — синус этого угла (отношение разности конечных координат второй жилки второго порядка по оси ОУ к ее длине). Промеры листьев березы повислой, собранных под Петрозаводском, выполняли линейкой с точностью 0,5 мм.

Было сформировано 40 выборок (4 площадки * 2 вида * 5 признаков). Для каждой выборки была проверена гипотеза соответствия нормальному распределению по критериям Колмогорова-Смирнова и Шапиро-Уилка, а также оценена значимость асимметрии и эксцесса с помощью критерия Стьюдента (Урбах, 1964). Для каждой выборки вычисляли два показателя асимметрии (табл. 1).

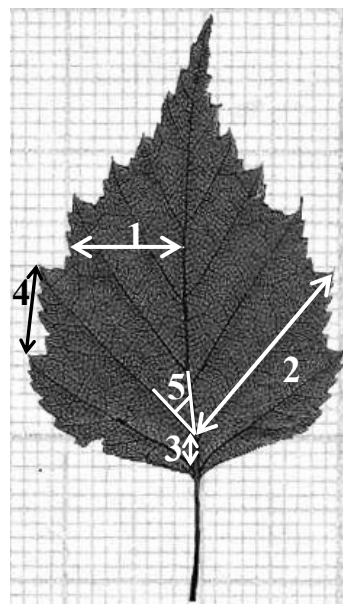


Рис. 2. Промеры левой (L_j) и правой (R_j) сторон листа березы: 1 – ширина (измеряется по середине листовой пластинки), 2 – длина второй жилки второго порядка, 3 – расстояние между основаниями первой и второй жилок второго порядка, 4 – расстояние между внешними концами этих же жилок, 5 – угол между главной и второй жилкой второго порядка

Таблица 1. Формулы расчета показателей флуктуирующей асимметрии и интегральных индексов

Показатель асимметрии	Показатель асимметрии		
	одной особи по одному признаку fa_{ij}	выборки по одному признаку fa_j	одной особи по всем признакам fa_i и интегральный индекс FA
1 (традиционный)	$fa_{ij} = \frac{ L_{ij} - R_{ij} }{(L_{ij} + R_{ij})}$	$fa_j = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{ L_{ij} - R_{ij} }{(L_{ij} + R_{ij})}$	$fa_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \frac{ L_{ij} - R_{ij} }{(L_{ij} + R_{ij})},$ $FA = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_i$
2 (нормированный)	$fa_{ij} = (t_{L_{ij}} - t_{R_{ij}})$ $t_{L_{ij}} = (L_{ij} - M_{L_j}) / S_{L_j}$ $t_{R_{ij}} = (R_{ij} - M_{R_j}) / S_{R_j}$	$fa_j = S_{fa_{ij}}^2$	$fa_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m fa_{ij},$ $FA = S_{fa_i}^2$

Показатели сравнивали с помощью непараметрических и параметрических критериев. Распределения традиционных показателей не подчиняются нормальному закону (Захаров, 2001; Гелашвили и др., 2004; Коросов, Зорина, 2007), поэтому анализировали выборки из разных регионов с помощью критерия U Уилкоксона-Манна-Уитни (Коросов, 2007). Различия двух выборочных показателей $fa_{\chi(1)}$ оценивались при сравнении двух распределений $fa_{\chi(1)}$; различия двух показателей $FA_{(1)}$ оценивались при сравнении двух распределений $fa_{\chi(1)}$. Выборочные показатели $fa_{\chi(2)}$ и $FA_{(2)}$ сравнивались с помощью параметрического критерия Фишера.

Результаты и обсуждение

Выделяются три формы асимметрии биологических объектов: флуктуирующая, направленная и антисимметрия; для флуктуирующей асимметрии характерно нормальное распределение разности между двухсторонними промерами пластических признаков $(L_{ij} - R_{ij})$, причем среднее $M_{(L_{ij} - R_{ij})} = 0$, а оценки асимметрии и эксцесса незначимы (Зорина, Коросов, 2007). При обнаружении направленной асимметрии (смещение центра распределения $M_{(L_{ij} - R_{ij})} \neq 0$) рекомендуется ко всем промерам с одной стороны прибавлять (или отнимать) значение этого смещения (Кожара, 1985), а при наличии антисимметрии предлагается полностью исключать признак из рассмотрения (Palmer, Strobeck, 1986). Лишь после проверки

этих гипотез и внесения необходимых поправок возможна обработка и анализ данных.

Оценка характера асимметрии

Для всех пяти изученных признаков распределения разности между сторонами $(L_{ij} - R_{ij})$ соответствуют нормальному закону (по критерию Колмогорова-Смирнова и Шапиро-Уилка), имеют незначимые показатели асимметрии и эксцесса. Для первых четырех из них средняя арифметическая величина значимо не отличается от нуля, следовательно, в этих случаях наблюдается явление флуктуирующей асимметрии. Для пятого признака обнаружено смещение центра распределения $(L_{ij} - R_{ij})$, что указывает на направленную асимметрию: угол между жилкой I порядка (осевой) и второй жилкой II порядка достоверно больше на правой стороне, чем на левой. Для ликвидации смещения к значениям признака с левой стороны листьев прибавляли среднюю разность между этими промерами. После этого для данного признака стало возможным вычисление показателей флуктуирующей асимметрии.

Сравнение регионов

Смысл предстоящего анализа состоит в поиске регионов с наибольшей выраженностью флуктуирующей асимметрии и возможной интерпретации этого явления в контексте общей антропогенной нагрузки. Наши данные показывают, что проявление асимметрии листьев в разных районах Карелии неоднородно (табл. 2) и по отдельным признакам достигает значимых отличий (табл. 3).

Таблица 2. Значения показателей и интегральных индексов флуктуирующей асимметрии листьев двух видов берез в окрестностях четырех населенных пунктов Карелии

Вид	Показатель	Регион	fa_j					FA	Балл
			$j = 1$	$j = 2$	$j = 3$	$j = 4$	$j = 5$		
Береза пушистая	1	г. Петрозаводск	0,034	0,026	0,090	0,070	0,060	0,056	
		с. Сенная Губа	0,027	0,023	0,100	0,070	0,051	0,054	
		г. Сегежа	0,027	0,022	0,091	0,058	0,043	0,048	
		г. Костомукша	0,029	0,022	0,096	0,056	0,048	0,050	
	2	г. Петрозаводск	0,187	0,128	0,633	0,657	1,90	0,167	
		с. Сенная Губа	0,197	0,148	0,709	0,857	2,44	0,213	
		г. Сегежа	0,183	0,130	0,598	0,859	2,03	0,148	
		г. Костомукша	0,237	0,141	0,535	0,872	2,46	0,190	
Береза повислая	1	г. Петрозаводск	0,040	0,022	0,107	0,064	0,041	0,054	IV
		с. Сенная Губа	0,031	0,018	0,082	0,055	0,042	0,046	III
		г. Сегежа	0,029	0,023	0,077	0,052	0,049	0,046	III
		г. Костомукша	0,028	0,021	0,075	0,053	0,042	0,044	II
	2	г. Петрозаводск	0,331	0,061	0,817	0,356	1,37	0,143	
		с. Сенная Губа	0,222	0,135	0,523	0,712	1,43	0,135	
		г. Сегежа	0,174	0,138	1,014	0,539	1,87	0,185	
		г. Костомукша	0,138	0,108	0,686	0,549	1,87	0,156	

Таблица 3. Результаты сравнения выборок листьев двух видов берез из четырех пунктов Карелии: уровень значимости различия показателей и индексов флуктуирующей асимметрии листьев

Вид	Показатель	Критерий	Номера регионов	fa_j					FA
				$j = 1$	$j = 2$	$j = 3$	$j = 4$	$j = 5$	
Береза пушистая	1	U Уилкоксона	1 и 2	0,001	0,057	0,609	0,866	0,277	0,317
			1 и 3	0,783	0,655	0,322	0,037	0,143	0,028
			1 и 4	0,575	0,770	0,967	0,011	0,545	0,157
			2 и 3	0,001	0,038	0,765	0,063	0,012	0,001
			2 и 4	0,004	0,044	0,690	0,022	0,067	0,014
			3 и 4	0,698	0,778	0,361	0,564	0,376	0,283
	2	F Фишера	1 и 2	0,799	0,473	0,570	0,188	0,213	0,229
			1 и 3	0,705	0,524	0,398	0,988	0,362	0,070
			1 и 4	0,362	0,813	0,161	0,928	0,982	0,569
			2 и 3	0,901	0,936	0,782	0,183	0,738	0,542
			2 и 4	0,244	0,630	0,403	0,159	0,205	0,527
			3 и 4	0,197	0,688	0,576	0,941	0,350	0,214
Береза повислая	1	U Уилкоксона	1 и 2	0,032	0,005	0,019	0,006	0,791	0,000
			1 и 3	0,541	0,001	0,299	0,428	0,026	0,731
			1 и 4	0,155	0,048	0,076	0,703	0,797	0,527
			2 и 3	0,038	0,211	0,002	0,002	0,033	0,000
			2 и 4	0,006	0,599	0,001	0,001	0,885	0,000
			3 и 4	0,300	0,312	0,279	0,797	0,034	0,349
	2	F Фишера	1 и 2	0,049	0,001	0,028	0,001	0,827	0,794
			1 и 3	0,224	0,912	0,001	0,168	0,182	0,121
			1 и 4	0,019	0,273	0,180	0,196	0,187	0,472
			2 и 3	0,002	0,001	0,285	0,040	0,120	0,197
			2 и 4	0,001	0,005	0,385	0,032	0,124	0,647
			3 и 4	0,258	0,227	0,053	0,930	0,986	0,405

В частности, для первого признака ($j = 1$) березы пушистой значение первого показателя $\bar{fa}_{(1)}$ достоверно выше под Петрозаводском нежели около Сенной Губы (0,034 против 0,027, $\alpha = 0,001$) или в окрестностях Сегежи (0,029, $\alpha = 0,001$) и Костомукши (0,027, $\alpha = 0,004$). Большинство значимых результатов сравнения по показателю $\bar{fa}_{(1)}$ относятся к выборкам из-под Петрозаводска (7 из 9, табл. 3). Как показывает первый интегральный индекс (табл. 2, $FA_1 = 0,056$), здесь наблюдаются максимальные показатели асимметрии для березы пушистой, тогда как для районов с крупными промышленными предприятиями эти показатели минимальны (Сегежа – 0,048; Костомукша – 0,050). В то же время, в районе без промышленных предприятий (Кижский архипелаг, с. Сенная Губа) этот показатель ($FA_1 = 0,054$) достоверно не отличается от наибольшего ($FA_1 = 0,056$). Сходный результат обнаруживается и в отношении березы повислой: по уровню асимметрии многих показателей и в общем от остальных выборок отличается петрозаводская, а по признакам 2 и 5 — сенногубская. В целом — по шкале качества среды (Методические..., 2003) — изученные выборки из зеленой зоны г. Петрозаводска и условно чистого района (окрестности с. Сенная Губа) относятся к III–IV группам, а выборки с потенциально наиболее загрязненных территорий — к группам II–III. Получается, что в районах с предполагаемым химическим загрязнением среды у листьев березы повислой наблюдается наименьшая асимметрия.

Этот результат, противоречащий практике применения метода флуктуирующей асимметрии (Захаров и др., 2000), заставляет искать его истоки в первую очередь в конструкции использованного показателя. Дело том, что для избавления от единиц измерения (с целью объединения в интегральный индекс) в формуле показателя используется деление модуля разности билатеральных промеров на их сумму. Эта операция ведет к известному эффекту — формированию распределения с сильной правосторонней асимметрией (рис. 3), поскольку введение модуля обеспечивает объединение случайных разнонаправленных отклонений, как если бы они были однонаправлены. Однако показатель флуктуирующей асимметрии призван не усиливать редкие экстремальные вариации, а отображать массовые ненаправленные отличия между сторонами, которые вызывают изменение размаха варьирования показателей в целом — расширение или сужение основания его распределения. Этому требованию в полной мере отвечает предлагаемый нами нормированный показатель

асимметрии (Коросов, Зорина, 2007). Он базируется на общепринятом способе унификации статистических данных с помощью нормированного отклонения $t = \frac{x - M}{S}$ (Иванова и др.,

1981). При этом в качестве безразмерного показателя флуктуирующей асимметрии выступает дисперсия разности нормированных отклонений билатеральных промеров

$\bar{fa}_{(2)} = S^2_{(t_{Lij} - t_{Rij})}$ (табл. 1). Несмотря на нор-

мирование, различия между билатеральными промерами не утрачиваются: для «симметричных» объектов разница $(t_{Lij} - t_{Rij})$ будет

близка к нулю, для «асимметричных» отличия нормированных промеров будут большими. Знак нормированной разности сохраняется, поэтому, чем больше в выборке объектов с большими различиями между сторонами, тем больше будет показатель их дисперсии $S^2_{(t_{Lij} - t_{Rij})}$.

В числе позитивных свойств этого показателя — сохранение формы нормального распределения показателей $\bar{fa}_j$ и $\bar{fa}_i$, а также возможность применять параметрический критерий Фишера.

Расчеты нормированного показателя дали существенно иные результаты (табл. 2, показатель 2): различия значений показателя асимметрии для березы пушистой не только не имеют региональной направленности, но и ни в одном случае не достигают значимых уровней (табл. 3). Для березы повислой мы имеем один случай значимых ($\alpha < 0,01$) различий между показателями асимметрии третьего признака для выборок из районов Сенной Губы и Сегежи (0,523 против 1,014) (табл. 2). Еще шесть значимых различий относятся к случаям ненаправленных отличий между показателями асимметрии для выборок из-под Петрозаводска и из других регионов: первый показатель здесь выше (0,331), второй (0,061), четвертый (0,356) и пятый (1,37) — ниже (интегральные индексы значимо не отличаются). Причина этой неопределенности состоит в том, что промеры листьев березы повислой из-под Петрозаводска брались линейкой, более грубым инструментом, чем промеры в среде MapInfo. Эти материалы свидетельствуют о том, что в окрестностях изученных городов с развитой промышленностью и в удаленном от них регионе уровень флуктуирующей асимметрии листьев двух видов берез примерно одинаков, какой-либо тренд изученных показателей отсутствует.

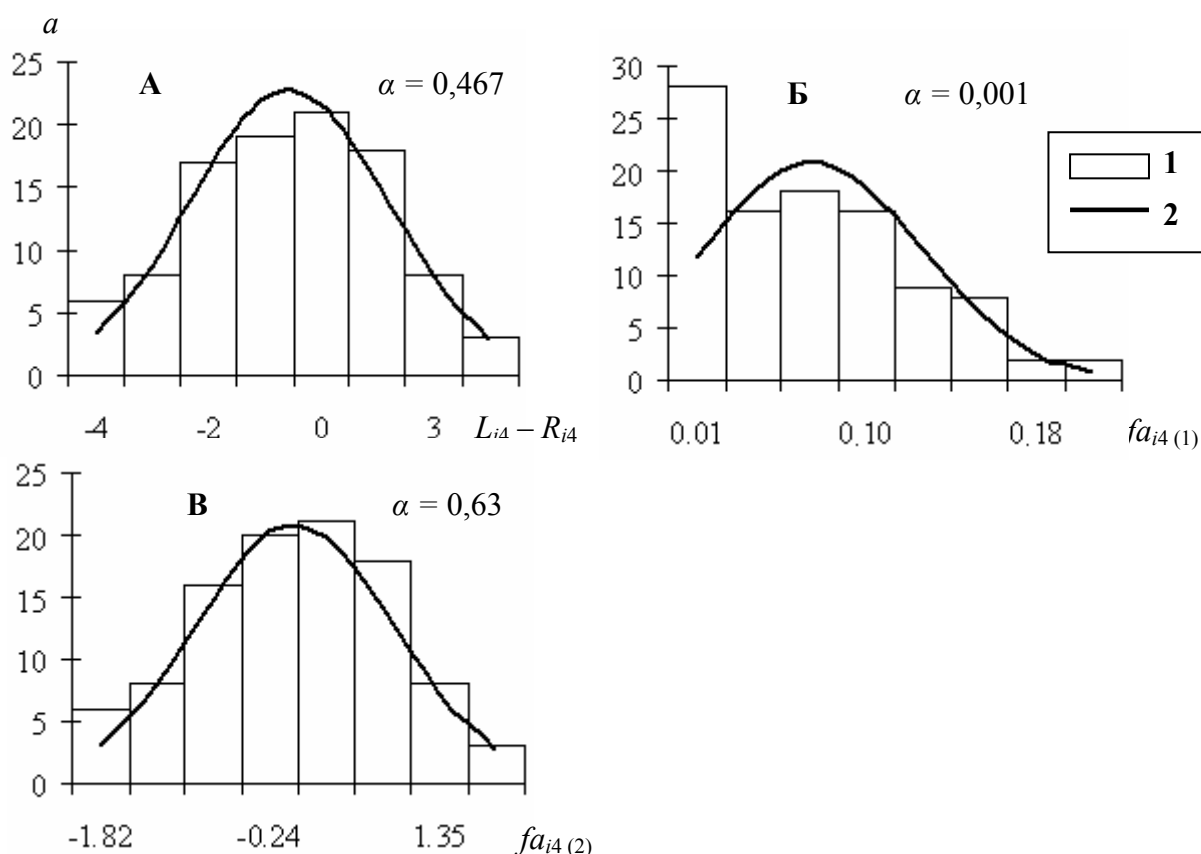


Рис. 3. Эмпирические частоты (а) распределения трех показателей флуктуирующей асимметрии признака $j = 4$ березы пушистой с о.Большой Климецкий (1) и кривые нормального распределения с теми же параметрами (2) (α – уровень значимости соответствия нормальному закону по критерию И/Шапиро-Уилка). А – распределение значений $L_{i4} - R_{i4}$; Б – $fa_{i4}(1)$; В – $fa_{i4}(2)$

Сравнение видов берез

Простейшее сравнение реакции двух видов берез на условия произрастания позволяет сделать диаграмма для интегральных индексов (рис. 4). Первый индекс показывает примерное сходство значений для обоих видов: под Петро-заводском и Сенной Губой индексы выше, чем под Сегежой и Костомукшей. Второй индекс выражает противоположные реакции видов: если для березы пушистой номера районов расположены в градации 3, 1, 4, 2, то для березы повислой – 2, 1, 4, 3.

Более обоснованное заключение о сходстве или различии реакции разных видов на условия существования может дать коэффициент корреляции между показателями асимметрии для всех признаков. Однако непосредственно нельзя включать эти показатели в состав двух массивов, по которым будут рассчитываться корреля-

ции, поскольку все признаки имеют разную степень флуктуирующей асимметрии. Для этого их нужно либо нормировать, либо (что проще) использовать их ранги для последующего расчета коэффициента корреляции Спирмена (Ивантер, Коросов, 2003). Ранги всех показателей асимметрии представлены в табл. 4, где также рассчитаны медианные ранги по всем признакам для каждого региона. Коэффициент корреляции между уровнем асимметрии видов по рангам первых показателей составил $r_{(1)} = -0,04$, а по рангам вторых – $r_{(1)} = 0,002$; обе величины значимо от нуля не отличаются. Судя по учтенным показателям, в реакции берез на факторы среды нет никакой согласованности. Видимо, общее антропогенное воздействие в изученных районах не столь велико, как в окрестностях более крупных источников выбросов (Kozlov et al., 1996).

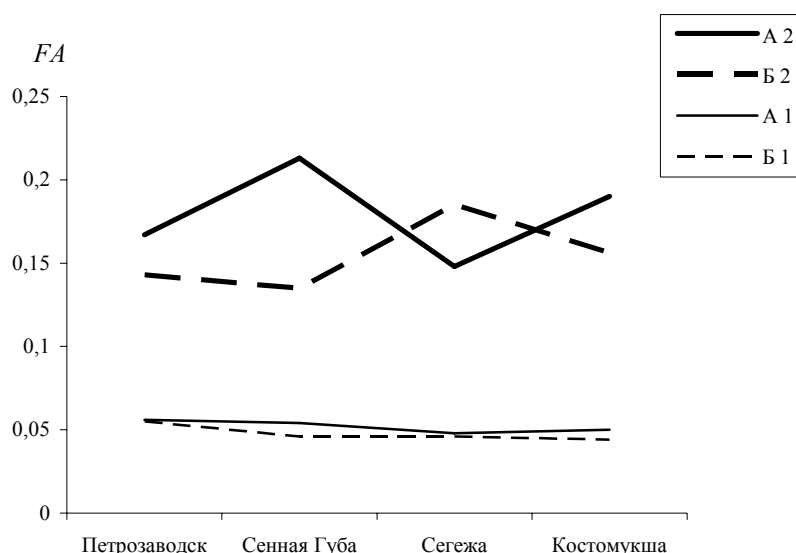


Рис. 4. Уровни традиционного (1) и нормированного (2) интегральных индексов флюктуирующей асимметрии листьев березы пушистой (А) и повислой (Б)

Таблица 4. Ранги районов исследований относительно показателей асимметрии для всех признаков

Показатель	Вид березы	Регион	fa_j					Медиана рангов
			$j = 1$	$j = 2$	$j = 3$	$j = 4$	$j = 5$	
1	пуши-стая	Петрозаводск	4	4	1	3	4	4
		Сенная Губа	1	3	4	3	3	3
		Сегежа	1	1	2	2	1	1
		Костомукша	3	1	3	1	2	2
1	повис-лая	Петрозаводск	4	3	4	4	1	4
		Сенная Губа	3	1	3	3	1	3
		Сегежа	2	3	2	1	4	2
		Костомукша	1	2	1	2	1	1
2	пуши-стая	Петрозаводск	2	1	3	1	1	1
		Сенная Губа	3	4	4	2	3	3
		Сегежа	1	2	2	3	2	2
		Костомукша	4	3	1	4	4	4
2	повис-лая	Петрозаводск	4	1	4	1	1	1
		Сенная Губа	3	3	1	4	2	3
		Сегежа	2	4	3	2	4	3
		Костомукша	1	2	2	3	3	2

Сравнение показателей флюктуирующей асимметрии

Как показывает анализ, традиционный показатель оказывается слишком чувствительным к присутствию в выборках относительно редких отклоняющихся вариантов. Частные отличия выборок на разных сторонах распределений разности билатеральных промеров ($L - R$) благодаря модулю объединяются и обеспечивают значимые различия между совокупностями в тех случаях, когда генеральные тенденции (форма и ширина основания распределений) одинаковы. По этой причине он не годится для исследо-

вания фоновых проявлений флюктуирующей асимметрии и работоспособен только в условиях достаточно сильного негативного (антропогенного) воздействия. При анализе показателей асимметрии (табл. 2) бросается в глаза и тот факт, что их оценки для разных признаков иногда отличаются на порядок. Так, для березы пушистой из окрестностей Сенной Губы $fa_{1(1)} = 0,027$ в три раза меньше, чем $fa_{3(1)} = 0,1$; для березы повислой из-под Сегежи $fa_{1(2)} = 0,174$ в 5,8 раз меньше, чем $fa_{3(2)} = 1,014$. Это означает, что в величину интегрального индекса наибольший вклад будут вносить те признаки, которые имеют макси-

мальную флуктуирующую изменчивость, поглощая тем самым информацию об уровне асимметрии сравниваемых объектов по другим, менее изменчивым признакам. Такой суммативный подход не вполне корректен, поскольку повышенная изменчивость одних признаков по сравнению с другими зависит не только от стабильности их развития (биологический аспект проблемы), но и от абсолютной величины самих показателей (статистический аспект). Как известно, чем больше орган, тем больше его изменчивость, на этом соображении основан

принцип нормировки в первом показателе. Однако названное правило действует далеко не всегда (например, изменчивость генеративных органов существенно ниже, чем соматических) и его реализацию следует специально доказывать, что существенно усложнило бы процедуру оценки флуктуирующей асимметрии. Выход следует искать в более корректном учете величины относительной изменчивости билатеральных признаков, например, в рамках дисперсионного анализа или с помощью информационных показателей биоразнообразия.

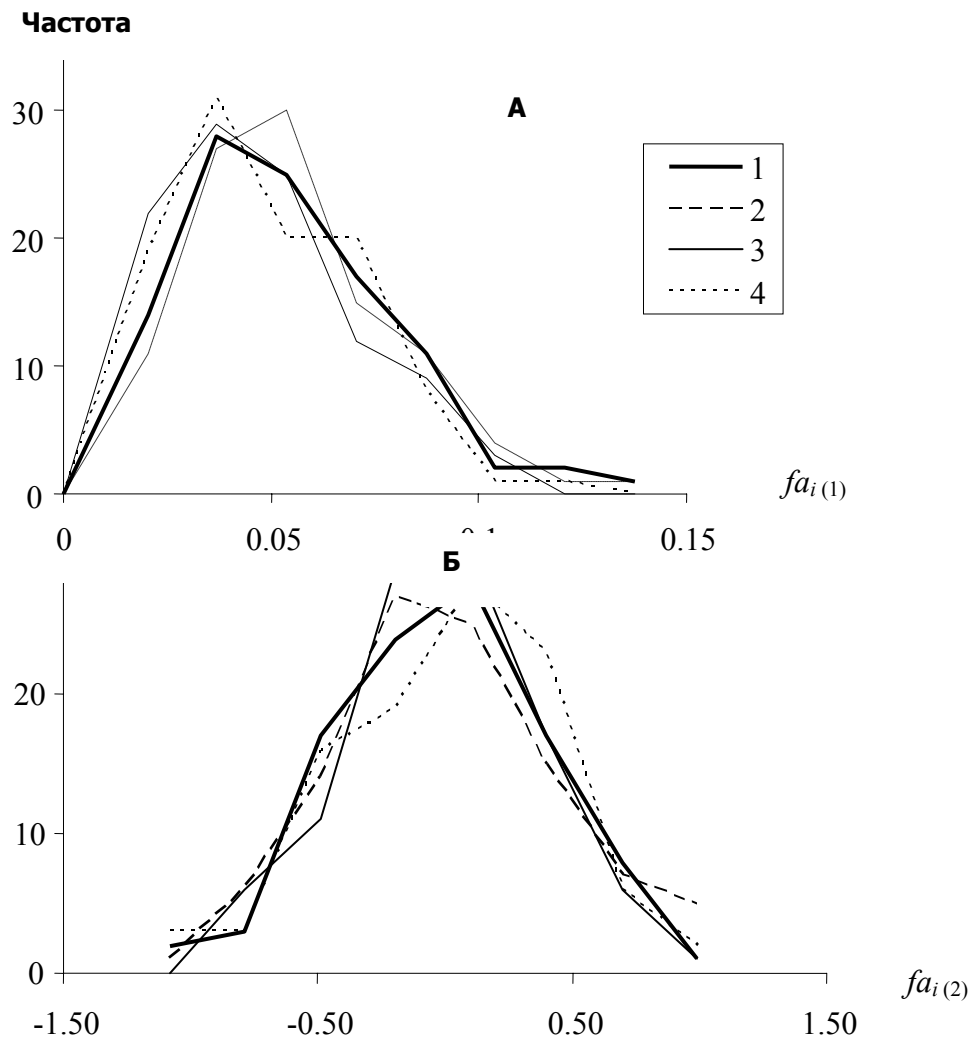


Рис. 5. Распределения двух интегральных показателей флуктуирующей асимметрии березы повислой в четырех пунктах Карелии (1–4, см. рис. 1): А – $fa_i(1)$, Б – $fa_i(2)$.

Выводы

1. Показатели флуктуирующей асимметрии листа древовидных форм двух видов берез в Карелии имеют примерно одинаковый уровень как на удалении 2–4 км от источников выбросов предприятий энергетической, целлюлозно-

бумажной и горнодобывающей промышленности, так и на территориях без предприятий.

2. Изученные показатели не позволяют говорить о какой-либо согласованной реакции разных видов берез на одинаковые условия существования.

3. Значения традиционного показателя асимметрии для березы повислой на условно-чистых площадках (Сенная Губа, зеленая зона Петрозаводска) достигают уровней III и IV классов опасности, а в окрестностях крупных промышленных предприятий (Сегежа, Костомукша) – уровней II и III классов.

4. Традиционные показатели флуктуирующей асимметрии искажают исходно нормальное распределение разности билатеральных промеров ($L - R$), объединяет и усиливают частные ненаправленные различия сторон, способствуя тем самым появлению значимых различий даже в тех случаях, когда они вызваны присутствием в выборках небольшого числа крайних (но не «выскакивающих») значений.

Авторы признательны А. С. Лантратовой за консультации и помощь в определении видовой принадлежности деревьев. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 05-04-97506-р_север_а).

Литература

- Гелашвили Д. Б., Якимов В. Н., Логинов В. В., Епланова Г. В. 2004. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. научных трудов. Тольятти. Вып. 7. С.45-59.
- Ермаков В.И. 1986. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л.: Наука. 144 с.
- Захаров В. М. 1987. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука. 216 с.
- Захаров В. М., Чубинишвили А. Т., Дмитриев С. Г. и др. 2000. Здоровье среды: практика оценки. М. 320 с.
- Захаров В. М. 2001. Онтогенез и популяция (стабильность развития и популяционная изменчивость) // Экология. № 3. С. 164-168.
- Зорина А. А., Коросов А. В. 2007. Оценка флуктуирующей асимметрии // А. В. Коросов Специальные методы биометрии. Петрозаводск. С. 79-88.
- Иванова В. М., Калинина В. Н., Нешумова Л. А., Решетникова И. О. 1981. Математическая статистика. М.: Высшая шк. 371 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. 2003. Введение в количественную биологию. Учебное пособие. Петрозаводск. 304 с.
- Кожара А. В. 1985. Структура показателя флуктуирующей асимметрии и его пригодность для популяционных исследований // Биологические науки. № 6. С. 100-104.
- Коросов А. В. 2007. Специальные методы биометрии. Петрозаводск. 364 с.
- Коросов А. В., Зорина А. А. 2007. Флуктуирующая асимметрия пластических признаков пилеуса обыкновенной гадюки // Проблемы экологии животных. Петрозаводск. С. 86-91.
- Коросов А. В., Коросов А. А. 2006. Техника ведения ГИС: Приложение в экологии. Петрозаводск. 186 с.
- Методические рекомендации по выполнению оценки качества среды по состоянию живых существ (оценка стабильности развития живых организмов по уровню асимметрии морфологических структур). 2003. Распоряжение Росэкология от 16.10.2003 № 460-р. М. 28 с.
- Урбах В. Ю. 1964. Биометрические методы. М. 415 с.
- Kozlov M. V., Wilsey B. J., Koricheva J., Haukioja E. 1996. Fluctuation asymmetry of birch leaves increases under pollution impact // J. Appl. Ecology. N. 33. P. 1489-1495.
- Palmer A. R., Strobeck C. 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 17. P. 391-421.

К ПОПУЛЯЦИОННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПОЛИТИПИЧЕСКОГО ВИДА (НА ПРИМЕРЕ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ – *CLETHRIONOMYS GLAREOLUS* SHREB.)

Э. В. ИВАНТЕР

Петрозаводский государственный университет

Анализ популяционной организации и динамики численности европейской рыжей полевки – типичного представителя мегаареальных политипических видов млекопитающих Палеарктики – подтвердил высказанное нами ранее положение о том, что в экологическом центре (оптимуме) видового ареала плотность популяций не только выше, но и устойчивее, тогда как на периферии она колеблется в широком диапазоне (с большей амплитудой). В условиях пессимума популяции сильно разрежены, не обладают достаточно действенным популяционным контролем, и их численность лимитируется в основном внешними факторами, отличающимися крайним непостоянством и аритмией. Напротив, в зоне оптимума при высокой плотности населения и совершенстве внутренней организации популяции более устойчивы и ритмичны. 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, ускорением хромосомных рекомбинаций и другими явлениями, создающими предпосылки для быстрого обновления генофонда и преодоления эволюционной инертности популяций, обеспечивает эволюционные преобразования, ведущие к завоеванию видом новых территорий, смене экологической ниши, активизации эволюционных преобразований.

E. V. IVANTER. THE ANALYSIS OF POPULATION STRUCTURE OF POLYTYPIC MAMMAL (ON THE EXAMPLE OF BANK VOLE – *CLETHRIONOMYS GLAREOLUS* SHREB.)

The analysis of population structure and dynamics of bank vole, which is a characteristic megarange polytypic palaearctic mammal, has supported earlier suggestion that the population density in the ecological centre (optimum) is not only higher, but also more stable compared to that at the periphery, where it varies greatly (with large amplitude). Under pessimum conditions populations are very sparse, do not possess effective population control and animal number is limited mainly by environmental factors that are extremely variable and arrhythmic. On the contrary, under optimum conditions populations are dense, perfectly organized and more sustainable and rhythmical. Sharp fluctuations in peripheral populations promote genetic turnover (through 'population waves') and along with selection toughening, specific reconstruction of spatial, age and genetic structure, appearance of temporal isolates, reduction of gene exchange, acceleration of chromosomal recombination and other phenomena that create the necessary prerequisites for rapid genetic turnover and overcoming of evolutionary stagnancy provide for evolutionary transformations, which lead to the conquest of new areas, ecological niche changing and speeding up evolutionary transformations.

Введение

Исследований, непосредственно посвященных популяционной структуре вида и закономерностям динамики численности рыжей полевки, немного, к тому же все они носят региональный характер и основываются на сравнительно небольшом числе лет наблюдений.

Более или менее полные сведения содержатся в работах, выполненных на Кольском полуострове (Семенов-Тянь-Шанский, Насимович, 1949; Кошкина, 1957; Семенов-Тянь-Шанский, 1970; Бойко, 1984), в Карелии (Ивантер, 1975, 1981, 2005; Кутенков, 2006), Республике Коми (Турьева, 1961; Теплов, 1960; Петров, Шубин,

1986), Архангельской обл. (Куприянова, Наумов, 1986; Бобрецов, Куприянова, 2002) в зоне европейской южной тайги (Формозов, 1948; Башенина, 1951, 1968; Попов, 1998), в Московской (Заблоцкая, 1957; Жигарев, 1997, 2004) и Тульской обл. (Панина, Мясников, 1960; Садовская и др., 1971; Бернштейн и др., 1972, 1980, 1989; Кузнецов, Михайлин, 1985), Окском заповеднике (Зыкова, Зыков, 1967; Кудряшова, 1975), Волжско-Камском крае (Попов, 1960; Бернштейн и др., 1980б); Удмуртии (Бернштейн и др., 1987, 1995), Республике Мари-Эл (Жигальский, Корнеев, 1996), в Воронежской (Изосов, 1957; Елисеева, 1965), Белгородской (Чистова, 1998) и Саратовской (Щепотьев, 1975) обл., на Среднем Урале (Лукьянов, 1996), в Алтайском (Марин, 1983) и Красноярском (Дулькейт, 1967) краях, а также в ряде стран ближнего и дальнего зарубежья — Эстонии (Паавер, 1957), Латвии (Лопинь, 1963), Белоруссии (Михолап, Терехович, 1965; Гайдук и др., 1986), Украине (Зубко, 1965; Свириденко, 1967), Молдове (Лозан, 1971), средней Финляндии (Skaren, 1972, 1973), Швеции и других государствах Скандинавии (Myrberget, 1965; Bergstedt, 1965; Hansson, 1969), Великобритании (Ashby, 1967), Чехии (Zejda, 1964, 1973) и Польше (Petrusewicz, 1983). На остальной территории обширного ареала вида данные фрагментарны. В многочисленных разнообразных по тематике работах о динамике численности рыжей полевки упоминается лишь вскользь, среди прочих сведений. Сложность сопоставления этих неоднородных материалов, их обобщения и анализа усугубляется также несовпадением сроков и условий наблюдений для разных регионов, хронологических периодов, различиями в подходах и методах количественных учетов. Вопрос о закономерностях и факторах динамики численности рыжей полевки никогда не служил предметом специального рассмотрения в масштабах всего ареала вида.

Плотность населения вида и ее динамика

По литературным и собственным материалам мы располагаем данными о численности рыжей полевки для 110 пунктов ареала, из которых в 40 наблюдения продолжались 10 и более лет подряд. Этого, конечно, недостаточно для исчерпывающего решения вопроса, однако анализ многолетних средних показателей численности в различных географических пунктах и картирования этих данных (рис. 1) позволяет выявить некоторые общие закономерности количественного размещения вида в пределах ареала.

Данные абсолютных учетов (табл. 1) невелики по объему, часто различаются по методике наблюдений, размерам площадей, способам расчета, поэтому на современном этапе могут быть использованы лишь для ориентировки. На основании имеющихся материалов можно сказать, что наиболее высокой и устойчивой численности рыжая полевка достигает в так называемом экологическом оптимуме (центре) видового ареала — в хвойно-широколиственных и широколиственных лесах Западной Европы (Англия, юг Швеции, южные и средние районы Финляндии, Чехия, возможно, север Германии) и в европейской части России. Предельно высокие плотности вида составляют 200-212 особей на гектар. Они были отмечены на о. Скоммер у побережья Великобритании, в южной Швеции, Польше и на юге Пермской обл. На остальной территории, где проводили абсолютные учеты, плотность не превышает 100-148, но чаще остается в пределах 10-40 экз./га.

По данным относительных учетов (табл. 2), самая высокая численность рыжей полевки (до 50-60 экз. на 100 л.с.) в летне-осенний период отмечена в лиственных лесах с преобладанием липы (европейская северная лесостепь, Тульская обл.) и в южнотаежных липово-еловых лесах Приуралья и Башкирии. На этих территориях рыжая полевка доминирует среди других мелких лесных млекопитающих, составляя более 70% от всех выловленных зверьков. В других ландшафтах, где преобладают иные типы леса, уровень ее численности, как правило, ниже.

На протяжении ареала вида меняется также характер динамики численности. В табл.3 и на рис. 2-9 показаны изменения ее в разных частях ареала, причем для сравнения взяты в основном пункты, где наблюдения охватывают не менее 10 лет подряд. При сопоставлении и анализе этих материалов выделяется не только сходство, но и специфичность динамики численности в каждом отдельном пункте. Различия выражаются в изменении частоты, амплитуды и пределов колебаний, а также в сдвиге очередного пика на 1-2 года. Даже в пределах сравнительно небольшой территории со сходными климатическими условиями (например, в южных и северо-западных районах Московской обл.), при весьма близком характере динамики численности, высота пиков различна (рис. 2)¹.

¹ Средняя численность за теплый период года. Поскольку она пропорциональна осеннему пику, точки кривой поставлены для осени

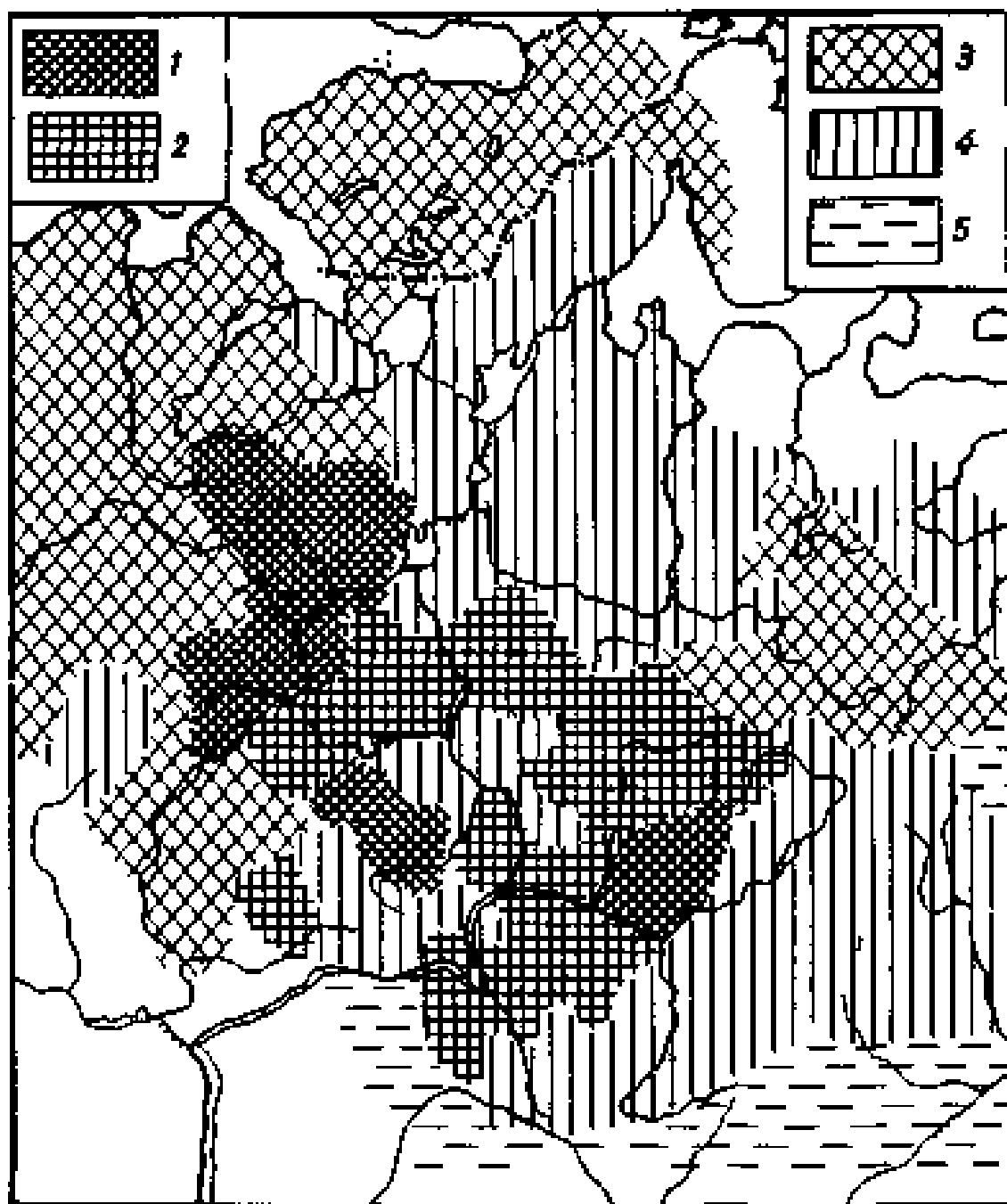


Рис. 1. Распределение средней плотности рыжей полевки на территории центральной и северной части Европейской равнины и Уральского региона по многолетним данным летне-осенних учетов (число экз. на 100 ловушко-суток)

Градации: 1 — 10 и более; 2 — от 7,9 до 9,9; 3 — от 4 до 6,9; 4 — от 1 до 3,9; 5 — менее единицы

Таблица 1. Абсолютная численность рыжик полевых в различных пунктах ареала

Место	Биотоп, тип леса	Сезон	Плотность,	экз./га	Данные
			пределы	среднее	
Северная Швеция	Ельник	Июнь	0-98	29,0	Hansson, 1969
То же	Березняк	"	0-56	9,5	"
Южная Швеция	Дубово-березовый	-	До 200	-	Bergstedt, 1965
Норвегия	Субальпийская зона	Июль-сентябрь	До 24	-	Skar et al., 1971
Дания (Ютландия)	Смешанный лес	Октябрь-декабрь	16,7-26,3	22	Jensen, 1975
ФРГ (восточная часть)	-	-	5,1-50	-	Schmidt, 1975
Англия (о. Скомер)	Заросли орляка	Август-сентябрь	30-212	-	Fullagar et al., 1963
Юг Англии (Хантингдон-шир)	Кустарниково-травянистые заросли	Весь год	До 66	-	Tanton, 1969
Юг Франции	Субальпийский луг	Лето	До 5	-	Le Louarn, 1974
Польша					
Мазурские озера	Смешанный лес	Весна	До 10,2	9,2	Gliwicz, 1975
	То же	Осень	До 100	Около 70	
Беловежская пуца	Дубово-грабовый лес	"	34-64	37,6	Gebczynska, 1966
	Сосняки	"	-	4,0	Aulak, 1967
Неполомицкая пуца	Липово-грабовый лес	Весна	2-4	-	Bobek 1973
	То же	Июнь	До 60	19,0	
Беловеж	Дубово-грабовый лес	Весна	-	26,2	Grodzinski et al., 1966
	То же	Осень	39,7-47,2	43,4	"
Ойцевский национальный парк	Дубовый лес	Весна	-	25,6	"
То же	То же	Осень	-	14,7	"
Кампиновская пуца	Сосняк, сосново-дубовый лес	Весна	-	1,4	"
То же	Липово-грабовый лес и ольшаник	Осень	-	4,7	"
Малые Пенины	Буковый лес	Июль	6,7-10,2	-	Migula et al., 1975
Чехия (Южная Моравия)	Липово-дубовый лес	Весна	До 5-30	1,6-12,6	Pelican et al., 1974
То же	То же	Лето	28,3-89,7	10,5-11,8	"
То же	Березово-дубовый лес	Осень	38,1-148,1	8,6-40,8	"
То же		Зима	63,6-80,7	25,4-34,9	Zejda, 1973
То же	Дубово-грабовый и ильмово-грабовый лес	-	10,0-18,1	16,5	"
Болгария, г. Витоша	Еловый лес	Весна	7-9	-	Markov et al., 1972a, b
То же	То же	Осень	22-29	-	"
Белоруссия, запад	Смешанный лес	Осень	15-55	-	Гайдук и др., 1986
То же	Дубово-грабовый лес	"	15-50	-	"
То же	Сосняк черничный	"	10-35	-	"
Восточная Литва	Березняки	Август	-	10,61	Мальджюнайте, Прусайте, 1976
Московская обл., юг	Смешанный лес	Лето	6,7-18,3	-	Меркова, 1955
То же	То же	-	До 93,3	-	Наумов, 1951
То же, запад	Смешанный и еловый леса	Август-Сентябрь	1,8-38,0	10-20	Смирин, 1964, 1971
То же, юг	Рекреационные и естественные леса	Осень	3,2-101,1	3,1-35,3	Жигарев, 2004
Тульская обл.	Дубово-липовый лес	Осень	70-420	-	Кузнецов, Михайлин, 1985
Воронежская обл.	Дубняки	Июнь	2,1-4,3	-	Меркова, 1955

Место	Биотоп, тип леса	Сезон	Плотность,	экз./га	Данные
			пределы	среднее	
То же	То же	Июль	-	11,6	"
То же	То же	Сентябрь	-	5,2	
То же	То же		До 87	-	
Белгородская обл.	Дубово-ясеневый лес	Осень	2,8-116	-	Чистова, 1998
Удмуртия	Липово-еловый бор	Осень	60-227	-	Бернштейн и др., 1995
Пермская обл.	Елово-липовый лес	Лето	До 194	-	Шилова и др., 1958
Кировская обл.		Июль	23-59	-	Аристова, 1970
Республика Коми		-	До 32	-	Никитина, 1961
То же	Старые вырубки	Осень	До 45	-	Петров, Шубин, 1986
Кемеровская обл.	Осинники и осиново-пихтовые леса	Июнь-Июль	1,0-29,5	11,7	Окулова, Комчина, 1967
Салаир Предгорья Кузнецкого Алатау	Березово-пихтовые леса	Июнь-Июль	1,5-6,8	4,1	"
Красноярский край, юг	"	Лето	До 4,2	-	Штильмарк, 1965

Таблица 2. Средние многолетние показатели относительной численности рыжей полевки в различных частях ареала (лето-осень)

Место исследований	Годы учетов	Численность на 100 л.с.		Доминиро- вание, %	Материалы
		колебания по годам	средняя		
1. <i>Европейский Северо-Запад</i>					
Северная Швеция	1964-1968	0-98,0	16,0	67,4	Hansson, 1969
Финляндия					
Север (Оулу)	1966-1972	1,9-9,7	4,5	-	Viro , 1974 b
Центр, восток (Кухмо)	1957-1972	1,5-25,7	12,5	35,0	Skaren, 1972
Юго-западные районы (Хяме)	1960	-	2,9	11,4	"
То же	1961-1963	1,1-9,6	5,3	85,3	Artimo, 1965
Эстония (Пухту)	1948-1955	16-52	31,3	-	Паавер, 1957
Латвия	1957-1969	3,2-6,9	5,0	54,9	Лапинь, 1963
То же, запад	1973-1975	5-7	5,2	50,9	Окулова (Ивантер, 1981)
II. <i>Север европейской части России</i>					
Мурманская обл., Лапландский и Кандалакшский заповедники	1936-1972	0-35,3	5,4	27,2	Кошкина, 1958; Семенов- Тянь-Шанский, 1970
Ленинградская обл.	1961-1966	0,7-7,8	3,2	51,6	Айрапетьянц, 1970
Архангельская обл.	1936-1941	0,5-9,1	4,9	52,7	Башенина, 1947
То же, Онежский и Верхне- таемский районы	1965-1975	0,2-7,1	2,7	27,3	Губарь, 1976
То же, средняя тайга	1972-1983	0,5-10,5	6,3	-	Куприянова, Наумов, 1986
Вологодская обл., Харовский р-н	1936-1948	0,5-18	2,4	26,2	Башенина, 1947, 1968a
То же	1945-1948	0,5-13,3	4,4	36,3	"
Ярославская обл., Дарвинский заповедник	1955-1965	0,1-7,7	2,2	-	Калецкая, 1968

Место исследований	Годы учетов	Численность на 100 л.с.		Доминиро- вание, %	Материалы
		колебания по годам	средняя		
Костромская обл., Шарья	1931-1940	1,1-15,2	4,9	37,6	Формозов, 1948
То же	1966, 1968	-	9,8	67,1	Сапоженков, 1973
То же	1978-1987	0,4-7,8	4,6	-	Попов, 1998
Кировская обл., таежная часть	1938-1941	-	1,0	11,7	Башенина, 1968а
То же	1940-1941	1,0-2,3	1,4	14,6	"
Пермская обл., Лысьвенский р-н	1954-1963	0,1-11	3,0	59,4	Башенина, 1968а
То же, Прикамье	1967-1971	0,5-4,3	4,3	36,3	Шилова, 1971
Коми					Воронов (Ивантер, 1981)
Приполярный Урал	1968-1972	0-4,7	1,0	6,6	Турьева (Ивантер, 1981)
Печоро-Илычский заповедник	1938-1949	0-28	6,4	35,6	Теплов, 1960
Среднетаежная часть	1951-1974	0,1-6,7	1,9	26,7	Турьева (Ивантер, 1981)
То же	1958-1960	1,8-7	4,3	74,2	Кулик, Никитина, 1960

III. Западная Европа (центр, запад, юго-восток)

Англия, Риптон	-	-	-	53,3	Tanton, 1965
ФРГ, восток	1964-1969	-	-	33,7	Schmidt, 1975
Чехословакия, Врановичи	1964-1971	-	16,5	73,9	Zejda, 1973
То же, долина р. Моравы	1956-1964	9,3-22	5,2	46-88	Zejda, 1967, 1973
Болгария, гора Витоша	1967-1968	7-29	52,0	52,7	Markov et al., 1972b

IV. Прибалтийско-Полесская зона

Эстония	1948-1955	16,0-52,1	-	-	Паавер, 1957
Латвия	1956-1962	4,3-8,1	5,9	51,1	Лапинь 1963
Польша, юг	1965-1967	1,1-4,0	2,2	47,9	Bobek, 1969
То же, северо-запад	1965-1968	1,7-3,9	2,7	34,0	Pucek, 1969
Белоруссия					
Беловежская пуща	1951-1955	1,6-7,2	4,5	58,0	Пивоварова, 1956
Брестская обл.	1955-1970	0,1-11,1	4,3	22,9	Михолап (Ивантер, 1981)
Общее по области	1955-1964	1,8-6,5	3,5	51,5	Михолап, Терехович, 1965
Западные районы	1968-1983	1,6-16,6	5,6	-	Гайдук и др., 1986
Литва	1953-1955	3,2-9,2	5,3	54,6	Ликявичене, 1960
То же	1969-1973	-	4,2	65,2	Монтеюнас, Езерскене, 1974
Калининградская обл.	1953-1963	0,3-3,5	1,4	6,1	Смирнова, 1967

V. Средняя полоса европейской части России

Таверская обл.	1960-1966	3,0-14,5	7,7	-	Викторов, 1971
То же	1985-1991	14,0-56,6	-	-	Карулин и др., 1993
Московская обл., среднее по 6 районам	1940-1976	2,1-47,4	6,3	36,7	Башенина, 1977
Химкинский р-н	1971-1976	7,9-24,2	13,4	52,3	"
Пригородные леса (Лесная дача с. -х. академии)	1940-1946	3,8-8,5	5,7	30,2	"
Ботанический сад РАН	1951-1954	6,6-29	15,4	64,1	Адольф, 1957, цит. по Башениной, 1972
Приокско-террасный зап.	1949-1976	2,0-29,3	10,5	63,0	Заблоцкая (Ивантер, 1981)
Михневский район	1945-1949	4-22	10,5	50,6	Наумов, 1955
Звенигородский район	1956-1963	1,1-20,5	6,6	-	Смирин, 1970
Тульская обл., Тульские Засеки	1936-1940	0,9-15	4,8	64,7	Наумов, 1948
То же, средние по области	1951-1958	3,2-33,2	14,0	73,7	Панина, Мясников, 1960
То же	1958-1976	5,6-34,0	23,7	79,1	Садовская и др., 1971
Щегловская Засака	1961-1968	12,9-53,6	39,1	82,5	Бернштейн и др., 1975
Рязанская обл., Окский заповед- ник	1952-1973	2,5-29,5	11,2	60,6	Зыкова, Зыков, 1967

Место исследований	Годы учетов	Численность на 100 л.с.		Доминиро- вание, %	Материалы
		колебания по годам	средняя		
То же, центр области	1955-1958	1,1-5,0	2,0	24,9	Зыков, Карташов, 1960; Кудряшова, 1975
Нижегородская обл.	1949-1969	0,8-5,0	2,3	22,0	Козлов, 1972
Мордовия, Мордовский заповед- ник	1960-1967	9,2-27,6	17,2	62,2	Бородин, 1966
Мари-Эл	1965-1970	1,4-29,0	8,5	57,0	Наумов и др.(1976
То же	1964-1970	0,1-83,6	18,1	-	Гибет и др., 1983
То же	1972-1986	2,8-76,0	-	-	Жигальский, Корнеев, 1966
Удмуртия, юг	1965-1966	-	12,0	65,0	Ковалевский и др., 1969
То же	1973-1992	2,0-65,0	-	-	Бернштейн и др., 1987, 1995
Кировская обл., Малмыжский район	1960-1964	12-31	17,8	-	Тупикова, Коновалова, 1971
Волжско-Камский край	1935-1958	0,5-26	4,7	65,0	Попов, 1960
Татарстан	1936-1958	1,0-20	8,7	73,0	"
Башкирия, окрестности г. Уфы	1960-1963	13-51	30,3	58,0	Марцинкевич, 1964
<i>VI. Южная лесостепь</i>					
Курская обл.	1951-1965	1,0-9,4	2,4	20,6	Изосов, Лукьянцева, 1969
Белгородская обл.	1983-1993	0,6-33,1	12,4	45,9	Чистова, 1994, 1998
Воронежская обл., Теллерманов- ский лес	1949-1954	1,5-31,0	11,4	36,7	Образцов, Штильмарк, 1961
Воронежский зап.	1941-1955	1,0-13	4,8	-	Изосов, 1957
Центрально-Черноземный за- поведник	1953-1965	0,7-10,8	-	-	Елисеева, 1965
Самарская обл.	1946-1953	-	8,0	39,7	Попов и др., 1954
То же	1974-1981	2,0-33,0	-	-	Дюшаева и др., 1983
Саратовская обл.					
Правобережье	1956-1962	0-9,2	1,7	16,8	Щепотьев, 1967
То же	1951-1968	-	0,9	4,8	Щепотьев, 1975
То же	1960-1971	3,5-22	8,9	54,0	Сигарев, Агафонова, 1976
То же, Заволжье	1966-1967	0,5-5,2	2,8	16,8	Щепотьев, 1967
Волгоградская обл., северо-запад	1951-1968	-	0,1	0,4	Щепотьев, 1975
	1957-1962	0,8-1,7	0,7	6,0	"
Украина					
Киевская обл.	1947-1954	1,5-10,9	5,3	47,1	Свириденко, 1967
Харьковская обл.	1944-1964	1,0-28	5,6	35,0	Зубко, 1965
Западные обл.	1953-1956	0-0,2	0,1	0,9	Рудышин, 1958
Молдова	1958-1968	0,8-12,8	5,2	50,0	Лозан, 1971
<i>VII. Урал и Сибирь</i>					
Средний Урал	1986-1995	0,3-37,1	-	-	Лукьянов, 1996
Свердловская обл. зап. «Денеж- кин Камень»	1949-1961	0-2,1	1,0	10,9	Чернявская, 1959; Марвин, 1966
Южнее заповедника	1949-1961	-	1,7	27,3	Марвин, 1966
Север области	1959- 1968	0,2-2,1	1,8	21,0	Стадухин, 1970
Челябинская обл., Ильменский заповедник	-	-	-	59,0	Каледин, Котельникова, 1973
Тюменская обл.	1962-1965	0-20	4,6	54,0	Малюшина, 1969
Южное Приобье	1970-1971	0,8-1,3	1,0	23,1	Равкин, Лукьянова, 1976
Новосибирская обл., центр	1961	-	0,2	0,3	Юрлов и др., 1965
Томская обл.	1953-1963, 1971 -1972	0-1,8	0,4	7,3	Крыжановская (Ивантер, 1981)
Кемеровская обл., юг	1962-1972	0,2-3,5	1,5	9,0	Окулова, Кошкина, 1967
Алтайский край	1973-1980	0,2-4,6	1,9	-	Марин, 1983
Кызыл-Озек	1956	-	1,2	33,6	Окулова, Кошкина, 1967
Телецкое оз., север	1959-1960				
	1966-1968	0-2,0	1,0	2,8	Новикова (Ивантер, 1981)

То же, юг Красноярский край	1966-1968	0-4,5	3,0	3,5	„
Заповедник «Столбы»	1952-1964	0-1,7	0,2	0,9	Дулькейт, 1967
Козульский р-н	1959-1961	0,2-1,2	0,7	9,0	Никифоров, 1968
Западный Саян	1960-1962	1-3	1,3	6,8	Штильмарк, 1965
То же	1966-1970	1,2-3,4	2,4	-	Соколов (Ивантер, 1981)

Таблица 3. Особенности многолетней динамики численности рыжей полевки в различных частях ареала

Область, место	Число лет наблюдений	Годы пиков*	Промежутки между пиками			Продолжительность пика			Число пиков на 1 десятилетие	Максимальная амплитуда колебаний
			мин.	макс.	среднее	мин.	макс.	среднее		
Мурманская (Лапландский заповедник)	37	1937-1938; 1940-1941; 1945-1946; 1949; 1953; 1957; 1962; 1969-1970	1	6	3,0	1	2	1,5	2,2	100
Карелия (южная и средняя)	60	1949; 1953; 1957-1958; 1963; 1966; 1973, 1977; 1979; 1982; 1990; 1995; 2002	2	6	3,6	1	2	1,2	2,1	81
Там же (зап. «Кивач»)	31	1975; 1979; 1982; 1986; 1990; 1994; 1997; 1999; 2003	2	4	3,3	1	2	1,1	3,7	75
Финляндия (Кухмо)	16	1957; 1961; 1966-1967; 1969; 1971-1972	1	4	2,2	1	2	1,4	3,1	17,1
Архангельская обл.	11	1966; 1971; 1973-1974	1	4	2,5	1	2	1,3	2,7	41,7
Коми (включая Печоро-Илычский заповедник)	37	1938; 1941-1942; 1948; 1952-1953; 1955; 1959; 1965; 1968	1	5	3,2	1	2	1,3	2,1	100
Ярославская обл., Дарвинский заповедник	11	1956; 1960; 1962-1963	1	3	2,0	1	2	1,3	2,7	100
Костромская обл.	10	1932-1934; 1938; 1940	1	2	1,7	1	3	1,7	3,0	15,2
Пермская обл.	10	1956; 1961-1962	2	4	3,0	1	2	1,5	2,0	НО
Московская обл. (Приокско-террасный заповедник)	27	1949; 1952; 1954-1955; 1958; 1961-1966; 1968-1969; 1973; 1975	1	3	1,8	1	6	2,3	3,0	14,6
То же, Химкинский район	17	1963-1964; 1968; 1972; 1975	2	3	2,8	1	2	1,2	2,4	24,1
То же Звенигородский район	10	1958; 1960; 1962-1963	1	1	1,0	1	2	1,3	3,0	18,6
То же, южное Подмосковье	16	1981; 1983; 1985; 1987; 1990; 1992; 1994	1	2	1,3	1	2	1,1	4,6	12,0
Рязанская обл. (Окский заповедник)	22	1952; 1955; 1958; 1964- 1966; 1968-1969; 1971 — 1972	1	2	1,5		3	1,7	3,0	11,8
Тульская обл.	24	1951-1952; 1956; 1958; 1960-1963; 1966; 1968; 1970; 1972-1973	1	3	1,4		4	1,7	3,3	10,9
Кировская обл.	16	1924; 1927; 1932-1934; 1936; 1938; 1941-1942	1	4	2,0		3	1,5	3,7	•3
Мордовия	10	1958; 1962-1963; 1967	2	3	2,7		2	1,3	3,0	3
Татарстан	23	1936-1937; 1940-1941; 1944; 1946-1947; 1952; 1954; 1957-1958	1	4	2,0		2	1,6	3,0	10

Область, место	Число лет наблюдений	Годы пиков*	Промежутки между пиками			Продолжительность пика			Число пиков на 1 десятилетие	Максимальная амплитуда колебаний
			мин.	макс.	среднее	мин.	макс.	среднее		
Нижегородская обл.	21	1949-1951; 1959-1960; 1963-1964; 1968-1969	2	7	4,0	2	3	2,2	2,0	6,2
Калининградская обл.	11	1953; 1955; 1961	1	5	3,0	1	1,0	2,7	11,7	
Белорусская (включая заповедник «Беловежская пуща»)	20	1955; 1959; 1962-1963; 1967; 1970	2	5	3,0'	2	1,2	2,5	111	
Воронежская обл. Воронежский заповедник	15	1942; 1946-1947; 1949; 1951; 1953; 1955	1	2	1,2	2	1,2	4,3	9,0	
Саратовская обл. (Приволжские районы правобережья)	13	1959; 1964; 1967; 1969-1970	1	4	2,3	2	1,2	3,1	9,0	
Молдова	10	1959; 1961; 1964; 1967	1	2	1,6	1	1,0	3,6	16	
Киевская обл. Украины	10	1947-1948; 1950; 1952-1953	1	2	1,3	2	1,6	3,0	13,6	
Томская обл.	13	1956; 1967; 1971	3	7	5,0	1	1,0	2,3	100	
Кемеровская обл.	11	1962-1963; 1967; 1969-1970	1	3	2,3	2	1,6	2,7	17,5	
Красноярский край	19	1960; 1969	8	9	8,5	1	1,0	1,0	100	

Полужирным шрифтом выделены годы наибольших пиков численности.

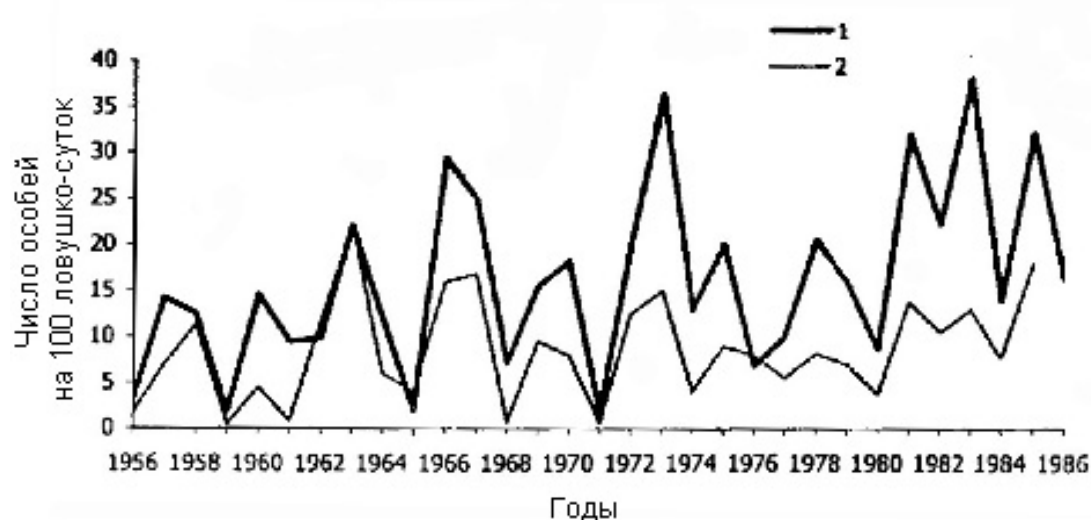


Рис. 2. Многолетние изменения осенней численности рыжей полевки в Московской обл. (экз. на 100 л.с.)

1 — пойма с малонарушенным лесом, оптимальное местообитание;
2 — сосновый лес, субоптимальное местообитание (Смирин, 1971; Иванкина, 1987)

В Химкинском р-не, где преобладают смешанные елово-березовые леса и имеются остатки дубрав с примесью вторичных пород (ель, сосна, береза), общая численность грызунов во время подъемов 1963, 1972 и 1975 гг. была значительно выше, чем в Серпуховском р-не (Приокско-Тerrasный заповедник), тогда как численность рыжих полевок на этом фоне менялась по-разному. В первом случае в 1960-1961 гг. у этого вида была глубокая депрессия, которой не

наблюдали в заповеднике. Во время пика 1972 г., наоборот, в лесах Химкинского р-на рыжие полевки имели более высокую плотность населения. Обращает на себя внимание, что в заповеднике общая численность грызунов фактически определяется количеством рыжих полевков, тогда как в Химкинском районе между этими показателями имеется значительный разрыв. Общая высота пика определяется здесь численностью полевой мыши, а не рыжей полевки.

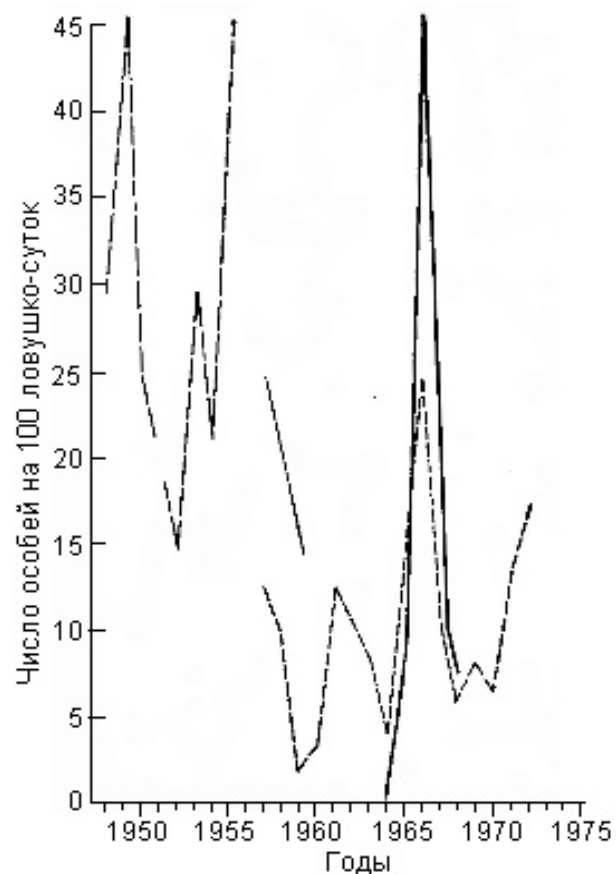


Рис. 3. Изменения численности в северо-западной зоне ареала
1 — Эстония (Пухту); 2 — Латвия; 3 — средняя и южная Финляндия (Skaren, 1972; Artimo, 1965); 4 — Швеция (Hansson, 1969)

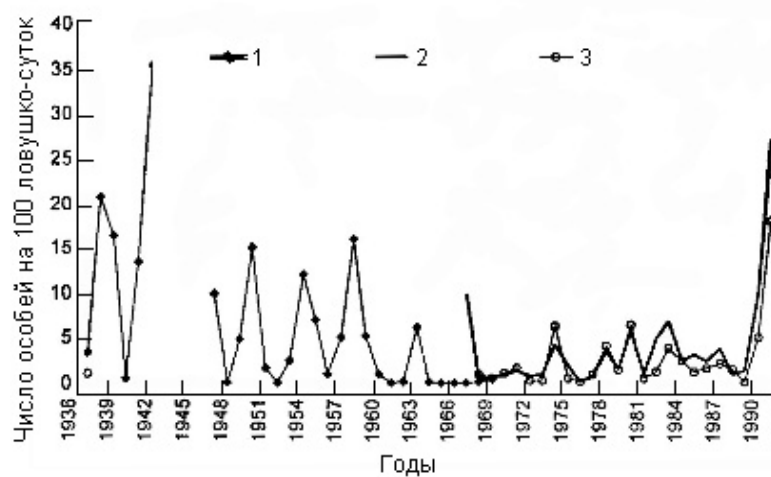


Рис. 4А. Изменения численности на северо-западе и севере европейской части России
1 — Лапландский заповедник (Кошкина, 1966; Семенов-Тянь-Шанский, 1970);
2 — приладожская Карелия, ельники; 3 — там же, производные лиственные и смешанные леса; 4 — заповедник «Кивач»; 5 - Ленинградская обл.

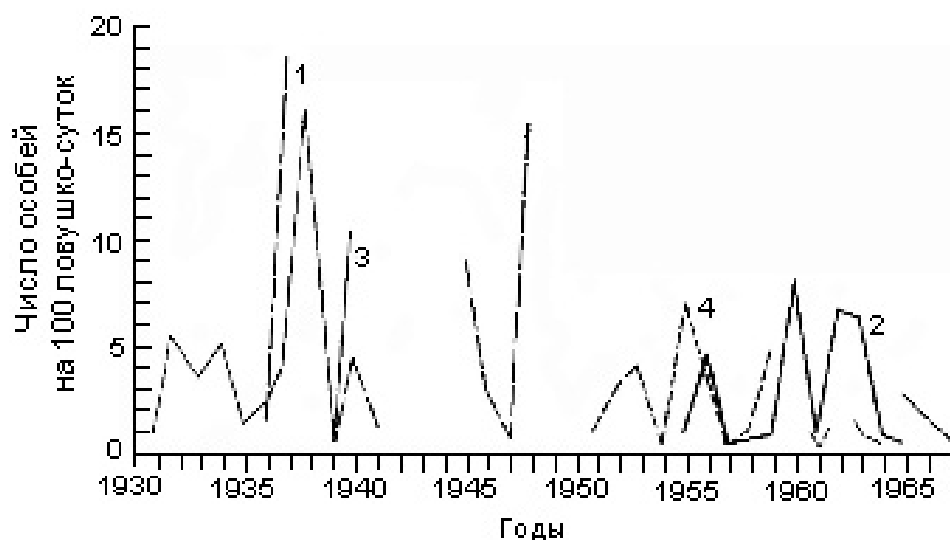


Рис. 4Б. Изменения численности на северо-западе и севере европейской части России

1 — Вологодская обл.; 2 — Ярославская обл. (Дарвинский заповедник); 3 — Костромская обл.; 4 — Коми

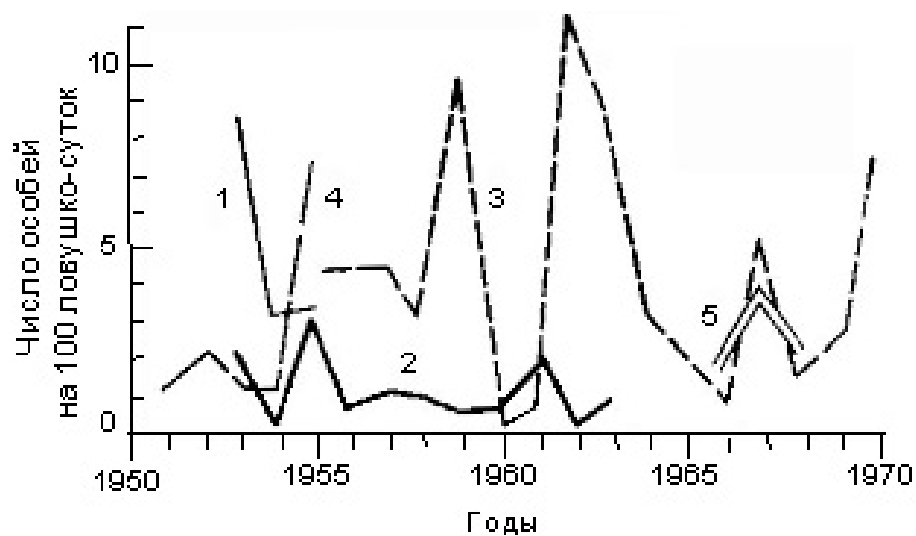


Рис. 5. Изменения численности в Прибалтийско-Полесской зоне

1 — Литва; 2 — Калининградская обл.; 3 — Белоруссия, Брестская обл.; 4 — заповедник «Беловежская пуща» (Белоруссия); 5 — северо-западная Польша (Рисек, 1969)

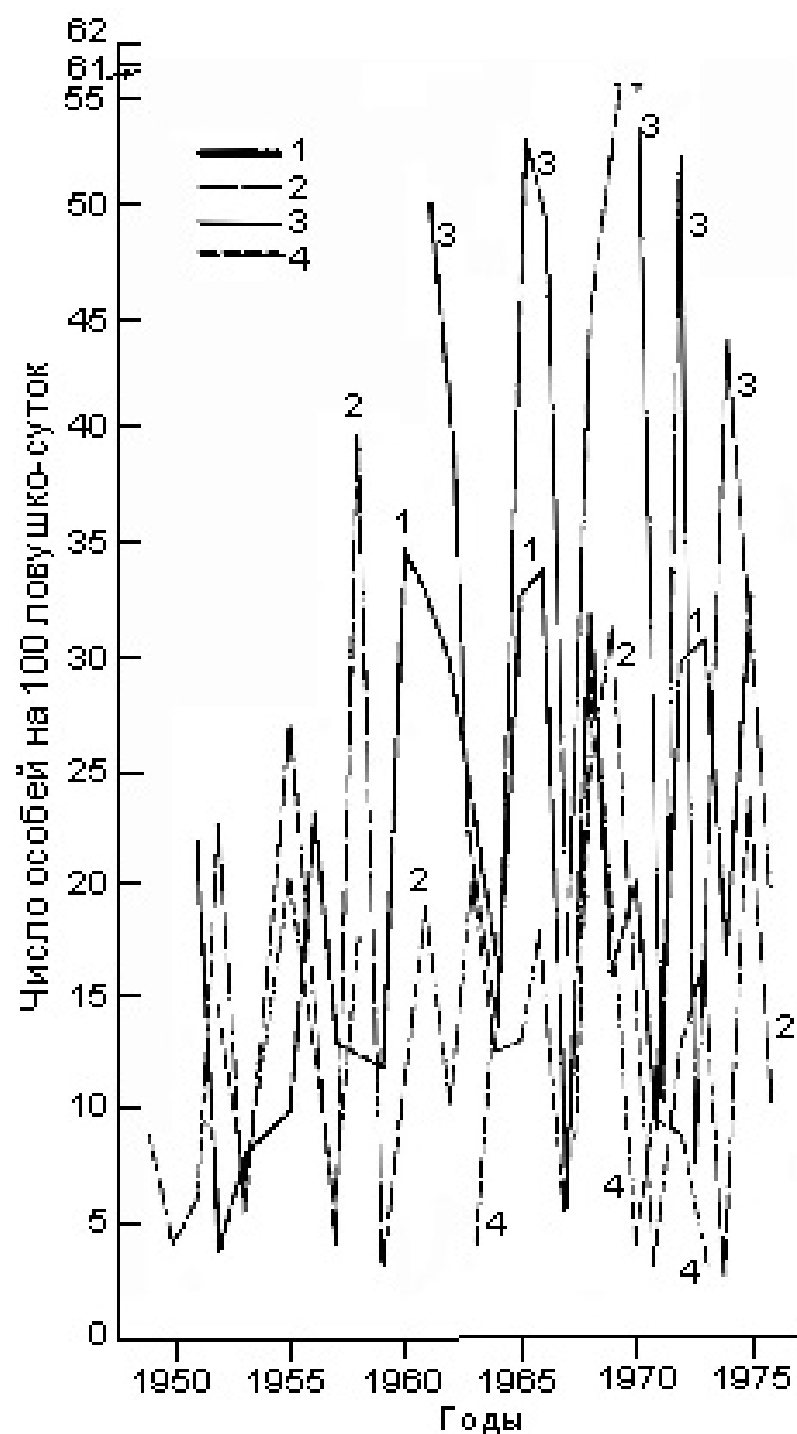


Рис. 6. Изменения численности в лесах средней полосы и северной лесостепи европейской России

1 — Тульская обл.; 2 — Московская обл., Приокско-террасный заповедник (средние данные); 3 — Тульская обл., Щегловская засека;
4 — Рязанская обл., Окский заповедник

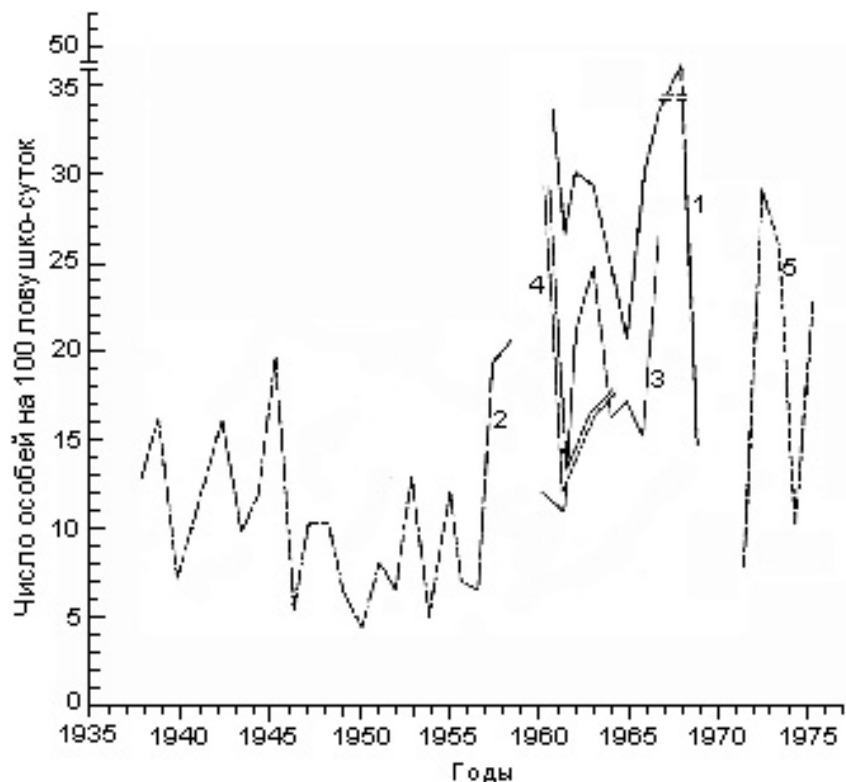


Рис. 7. Изменения численности в волго-камских лесных районах и южном Приуралье

1 — Башкирия (окрестности г. Уфы); 2 — Татарстан; 3 — Мордовский заповедник; 4 — юг Кировской обл., Малмжский р-н; 5 — Удмуртия (юг)

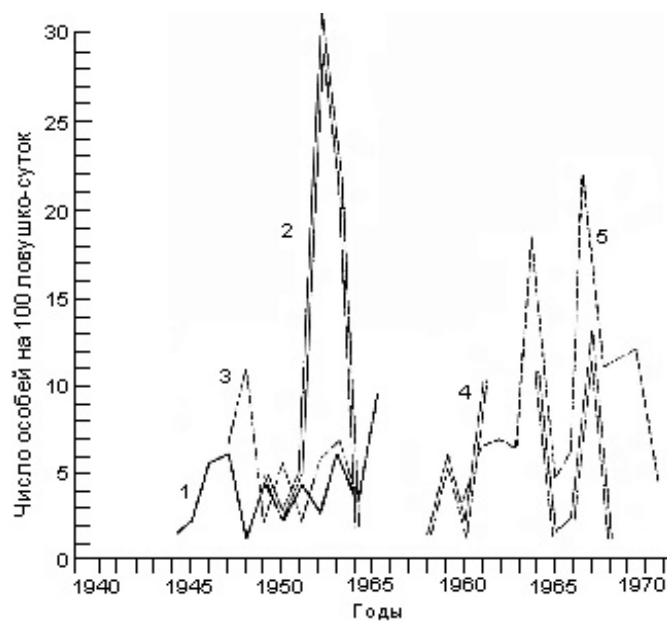


Рис. 8. Изменения численности в лесостепной зоне

1 — Воронежский заповедник; 2 — Теллермановское лесничество (Воронежская обл.); 3 — Киевская обл. Украины; 4 — островные леса Молдовы; 5 — правобережье Саратовской обл.

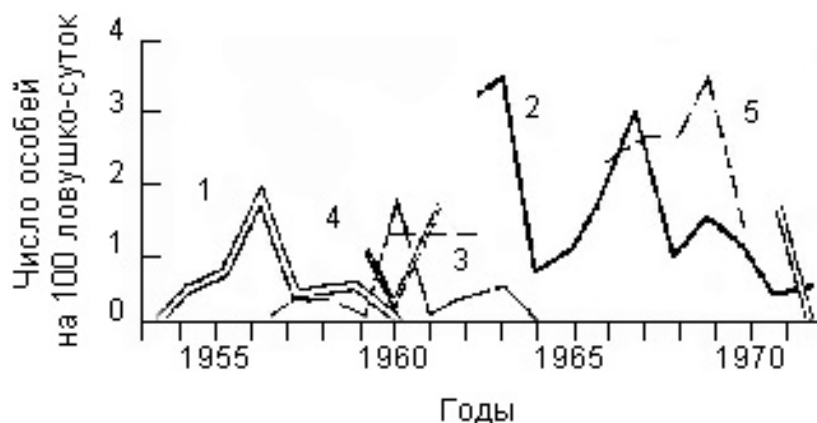


Рис. 9. Изменения численности в Западной Сибири

1 — Томская обл.; 2 — Кемеровская обл.; 3 — заповедник «Столбы», Красноярский край; 4 — Козульский район Красноярского края; 5 — Западный Саян

Эти небольшие различия обуславливаются рядом причин: количественным соотношением видов грызунов, кормовыми условиями, отчасти обычной межпопуляционной изменчивостью, наблюдающейся для любых показателей. Поскольку на кривой численности для заповедника показаны как осенние, так и весенние данные, по ней выявляются годы наиболее глубоких депрессий, когда осеннего сезонного пика почти не было (1950, 1951, 1959, 1967, 1971, 1974).

Если отвлечься от мелких изменений, то за 28 лет наблюдений довольно ясно вырисовывается примерно десятилетняя периодичность, или так называемые большие волны численности.

В Звенигородском районе, расположенном к юго-западу от Москвы, периоды подъемов и падений численности рыжей полевки также в общих чертах совпадают с изменениями в двух других сравниваемых пунктах. Поскольку здесь, как и для Химкинского р-на, показана средняя для теплого периода года, изменения не столь резко выражены, как в заповеднике.

Специального рассмотрения заслуживают и полученные за 40 с лишним лет данные учетов на территории северо-восточного Приладожья (1965-2006 гг., Ивантер, 2006). Как показало применение разработанного О. А. Жигальским (Zhigalski, 1993) метода скринингового анализа главных факторов динамики популяции с оценкой их вкладов в популяционные процессы, численность рыжих полевок находится здесь под контролем большого числа факторов, среди которых наиболее существенны демографический состав популяции в предшествующий и настоящий моменты времени, состояние попу-

ляций совместно обитающих видов, а также погодные и кормовые условия зимнего и весеннего периодов. Иерархия их вкладов в изменения численности и структуры популяции определяется качеством местообитаний, положением популяции в ареале вида и сезоном года (Ивантер, Жигальский, 2000). Вместе с тем максимальные влияния на полевку указанных факторов разделены во времени. В осенне-зимний период и в начале сезона размножения большую роль играют экзогенные факторы, а в течение репродуктивного цикла — эндогенные. При этом экзогенные факторы (метеоусловия, кормовая база, пресс хищников, конкуренция и др.) определяют верхний предел оптимальной для данных условий плотности, а внутривидовые механизмы приводят численность в соответствие с уровнем, адекватным этим условиям. Вполне подтверждается и высказанное нами ранее (Ивантер, 1975, 1981, 2005) положение о характерных различиях в иерархии контролирующей численность грызунов факторов в зависимости от места популяции в ареале вида: в центральных популяциях большое значение приобретают эндогенные механизмы, а в периферических — экзогенные. Все это сказывается и на географических особенностях самой популяционной динамики: в оптимуме ареала она отличается большой частотой и ритмичностью изменений при общем высоком уровне численности и относительно небольшой амплитуде колебаний, тогда как на периферии — низкими показателями плотности популяций, «рваным», неправильным ритмом ее изменений по годам и очень высокой их амплитудой.

Региональные отличия

Сопоставление многолетних данных для различных пунктов ареала наряду с неизбежными мелкими отличиями позволяет выявить некоторое единообразие и аналогию общего хода кривых изменений численности рыжей полевки в пределах обширных природных регионов — ландшафтных зон или физико-географических областей — и выделить на этой основе «*зоны сходной динамики численности*» этого вида, подобно тому, как это было сделано для обыкновенной полевки и ряда других видов мышевидных грызунов Н. В. Башениной (1947, 1962). Такие «зоны» объединяют территории с более или менее близкими экологическими условиями и динамикой численности вида, сходной по интенсивности, ритмике и масштабам, в частности по амплитуде и частоте колебаний. Сходство это, конечно, не абсолютно и не может быть таковым, как мы видели на примере Московской обл., в отдельных пунктах могут наблюдаться различные отклонения. Однако оно достаточно для практического выделения следующих семи зон сходной динамики численности.

1. Северо-западная зона. Судя по неполным данным (естественно, что вся территория зоны не может быть охвачена исследованиями), она включает территорию Скандинавских стран, Прибалтийских республик — Эстонию и Латвию, а в России — часть Ленинградской обл., граничащую с Эстонией. Здесь преобладают северо- и средне-таежные леса в основном сосново-еловые, а в южной части зоны — широколиственные леса европейского типа. При этом площади, занятые коренными лесами, постепенно снижаются из-за промышленных рубок и пожаров и замещаются вторичными мелколиственными и смешанными древостоями. Главная особенность климата — его крайняя нестабильность на протяжении всех сезонов и по годам. В благоприятных местообитаниях обычен довольно высокий уровень численности полевков (в среднем за летне-осенний сезон 5–13% попадания зверьков, или 10–30 экз/га, максимумы до 60–200 экз/га), но на остальной территории она невелика: многолетние средние составляют максимум 2–6 особей на 100 л.с. По причине глубоких и продолжительных депрессий динамику численности характеризуют достаточно резкие перепады. Пики сравнительно высокие и короткие с интервалами через каждые 2–5 лет, амплитуда (1:80–1:100) высокая, но частоты низкие. На севере Прибалтики промежутки между пиками увеличиваются, депрессии становятся глубже, а подъемы меньше. В Норвегии найден четырехлетний цикл, совпадающий для всех грызунов; за 15 лет (1946–1960) отмечено

четыре таких цикла (Myrberget, 1965). В южной Швеции наблюдалась сходная периодичность: большие подъемы численности вида происходили в 1959 и 1963 гг. (Bergstedt, 1965). На севере Швеции (горы Аммариесе), где наблюдения охватывали следующее пятилетие, пик был в 1966 г. (Hansson, 1969).

2. Север европейской части России. Сюда отнесены занятые северной и средней тайгой районы юга Кольского полуострова, Карелии, север Ленинградской, Ярославской, Костромской, таежная часть Кировской и Пермской обл., а также Архангельская и Вологодская обл. и республика Коми. Климатические условия, как и урожаи основных кормов, крайне изменчивы, это создает для грызунов дополнительные трудности. Для большей части этой зоны, в средней и северной тайге, характерен невысокий уровень численности рыжей полевки; средние многолетние показатели летне-осенних учетов обычно находятся в пределах 1–5 экз. на 100 л.с. Подъемы численности невелики (чаще до 8–10 экз. на 100 л.с., очень редко до 35) и кратковременны (рис. 4Б). Депрессии глубокие (0–0,5 на 100 ловушко-суток) и продолжительные. Промежутки между пиками для всей зоны составляют 2–6 лет. Имеются географические различия и в пределах рассматриваемого региона. Так, более высокая плотность населения и доминирование отмечены на Карельском побережье Кольского полуострова, в Вологодской и Пермской обл. и в южной части Коми Республики.

В целом для зоны типична высокая амплитуда колебаний численности (1:50–1:100), главным образом за счет глубоких депрессий, при которых величина уловов падает до долей процента. При высокой амплитуде частоты низкие. Периодичность выражена нечетко, ритм колебаний неправильный. Отчетливые подъемы численности почти по всей территории зоны были отмечены в 1938, 1948, 1949, 1952–1953, 1957–1959; 1962–1963, 1965–1966, 1973–1974, 1979, 1982, 1986, 1990, 1994, 2002 и 2004 гг.

Оптимальными местообитаниями для рыжей полевки на севере зоны служат разнотравные и черничные ельники, а также смешанные леса и зарастающие вырубki. Осенью численность полевков может достигать здесь 35,3 особей на 100 л.с. (Кошкина, 1957). При этом во время расселения в конце лета — начале осени численность полевков во вторичных мелколиственных лесах даже выше, чем в еловых, но постоянно, на протяжении всего года они живут в основном только в ельниках (Ивантер и др., 1991; Ivanter, Osipova, 2000). В средней и южной частях зоны наблюдается характерная синхронность в динамике численности полевков в различных место-

обитаниях (рис. 2). Коэффициент корреляции между многолетними показателями учета зверьков в зеленомошном ельнике и во вторичных мелколиственных и смешанных лесах составил 0,62 (Ивантер и др., 1991). Разрушение коренных местообитаний под влиянием человека может привести к увеличению численности рыжей полевки. Так, по наблюдениям в Республике Коми, к концу июля на старой захлавленной вырубке насчитывалось 45 особей на 1 га, притом в соседнем смешанном березово-сосновом лесу – всего 7 экз. (Петров, Шубин, 1986).

3. Зона Центральной и Западной Европы (включая ее юго-восточную часть). Сюда относятся популяции полевок в широколиственных и горных ландшафтах на территории Великобритании, Франции, ФРГ, Чехии, Словакии, а также Балканских стран. При довольно высоком уровне численности полевок амплитуда годовых колебаний численности на равнинах, видимо, не столь высока. Дж.Зейда (Zejda, 1970, 1973) нашел 4-5-летние циклы численности рыжих полевок в Чехии и Словакии. В Шварцберге (ФРГ) отмечена двухлетняя периодичность пиков (Schmidt, 1975). В лиственных лесах Англии обнаружены хорошо выраженные 5-летние циклы лесных грызунов, в том числе рыжей полевки (Ashby, 1967). Индекс доминирования во всей зоне редко превышает 30-50%, что связано с обилием в широколиственных лесах лесных мышей рода *Apodemus*. В лесах Юго-Восточной Европы он достигает 74% (Zejda, 1973).

4. Прибалтийско-Полесская лесо-луговая зона включает западные и прибалтийские государства, в частности Литву и Белоруссию, а также Польшу и западные области России — Калининградскую, Псковскую и Смоленскую обл., охватывая в основном зону хвойно-широколиственных лесов с обилием болот, влажным прохладным климатом. По общему уровню численности рыжей полевки эта зона приближается к северной; средние многолетние показатели учетов чаще всего невелики — 1-4-5 экз. на 100 л.с. (табл. 1-3, рис. 5). Более или менее сходен и тип динамики численности, интервалы между пиками составляют 2-5 лет; характерны довольно редкие, не очень высокие и нерегулярные подъемы, чередующиеся с длительными и весьма глубокими депрессиями, в связи с чем общий размах колебаний достигает значительной величины. В Белоруссии, например, за 16 лет наблюдений амплитуда превышала стократные размеры. В то же время среди обширных пространств, заселенных рыжими полемками с небольшой плотностью, в пределах зоны встречаются участки с высокой и устойчивой численностью вида, приуроченные к местам

с постоянно благоприятными условиями существования.

По отношению к численности вида и типу ее динамики эта зона сходна с Северо-Западной. Многолетнее среднее значение численности составляет максимум 8 особей на 100 л.с. Пики редки и не очень высоки; интервалы между ними составляют 2-4 года. Депрессия численности может быть глубокой, поэтому наблюдаются достаточно высокие ее амплитуды. В то же время встречаются места с очень высокой и стабильной численностью полевок. К примеру, в островных широколиственных лесах осенняя численность рыжей полевки достигает 54 особей на 100 л.с. (Паавер, 1957). Смешанные хвойные и дубово-грабовые леса создают для нее оптимальные условия. В Белоруссии в этих местообитаниях плотность населения полевок осенью может составлять 20-55 экз., в то время как в сосновом лесу — всего 10-35 (Гайдук и др., 1986).

5. Зона средней полосы европейской части России. Зона хвойно-широколиственных лесов и северной лесостепи охватывает Московскую, Рязанскую, Тверскую, Тульскую и другие центральные области средней полосы, а также леса Средней Волги и Южного Предуралья (Удмуртия, Мордовия и Татарстан, Нижегородскую обл., юг Кировской обл. и др.) (рис. 6, 7, табл. 1-3). Условия обитания в лесах этого типа оптимальны для рыжей полевки, и численность ее достигает здесь наивысших показателей: средние многолетние для разных областей зоны находятся в пределах 7-30 экз. на 100 л.с., а индекс доминирования обычно выше 50%. Для зоны характерны сравнительно частые подъемы численности, большая высота и продолжительность пиков и неглубокие кратковременные депрессии, которые никогда не бывают столь значительны, как в северных областях. Так, в Тульской обл., даже при самом глубоком падении, численность не опускается ниже 1-3 экз. на 100 л.с. (многолетний минимум). Высокие (до 20-30 и более особей на 100 л.с.) подъемы довольно правильно чередуются с кратковременными депрессиями, быстро сменяющимися новыми подъемами, и весь цикл обычно занимает 2-3 года. Таким образом, колебания численности рыжей полевки в рассматриваемой зоне характеризуются большей частотой и довольно четким ритмом при относительно малой амплитуде (1:10-1:20). Однако уменьшение амплитуды в какой-то мере является и арифметическим артефактом, проявляющимся в том числе и за счет отсутствия глубоких депрессий. Несмотря на известное сходство хода динамики численности рыжих полевок в различных областях зоны, полной синхронности нет вследствие многочис-

ленных сдвигов и несовпадений, обусловленных местными причинами (рис. 7). Достаточно крупные вспышки численности, охватившие всю или большую часть территории зоны, происходили в 1938, 1952, 1955-1956, 1958, 1963, 1966, 1968, 1972, 1974, 1983, 1990, 1992 и 1994 гг.

Как уже говорилось, растительность рассматриваемой зоны представлена в основном хвойно-широколиственными и широколиственными лесами (ель, дуб и липа). Однако вследствие большой антропогенной нагрузки, здесь в большом количестве растут и вторичные мелколиственные леса. В восточной части региона между реками Ветлуга и Кама располагается обширный участок с дубово-елово-сосновыми и липово-елово-сосновыми лесами, отчасти напоминающими широколиственные леса Центральной Европы. На юге зоны присутствуют и некоторые типы настоящих сосняков.

В целом среднелесная зона обеспечивает для рыжей полевки оптимальные условия существования, благодаря чему численность этого вида достигает здесь наибольших значений. Максимальные показатели учетов превышают 25 особей на 100 л.с., с достаточно частыми и резкими подъемами, наступающими с периодичностью в 2-4 года. При этом численность полевых в наиболее благоприятных местах обитания никогда не опускается ниже 1-3 особей на 100 л.с. Колебания численности строго цикличны; очень высокие пики чередуются с кратковременными и неглубокими депрессиями. Отсюда и невысокая их амплитуда (1:10-1:20). Колебания численности в различных частях зоны более-менее схожи, но полной синхронности нет. Конкретные детали количественных изменений могут не совпадать даже в одноименных местообитаниях, особенно если обитающие на них популяционные группировки разобщены (Башенина и др., 1987). Асинхронность в колебаниях численности зверьков в различных географических пунктах внутри одного региона (и, соответственно, в различных местообитаниях) была описана для Мари-Эл (Гибет и др., 1983) и Татарстана (Попов, 1960). Тем не менее это не исключает наличия четкой синхронности в колебаниях численности полевых в различных биотопах одного и того же региона. Подобное наблюдалось, например, в ряде районов Московской области (Заблоцкая, 1957; Смирин, 1971; Иванкина, 1987), а также в Республике Мари-Эл (Жигальский, Корнеев, 1996). Некоторая противоречивость в высказываниях по этому поводу разных авторов (в частности для Мари-Эл) может быть связана с различиями мест их исследований.

Анализируя колебания численности зверьков одной популяции, живущих в условиях оп-

тимальных и субоптимальных станций, Е. В. Иванкина (1987, 1988) показала, что скорость сезонного восстановления численности на границе между местообитаниями бывает выше, чем в центре местообитания. В итоге численность полевых в субоптимальных условиях возрастала в 20,8 раза, тогда как в оптимальных — всего в 3,3 раза. Это можно объяснить и более интенсивным репродуктивным перемешиванием зверьков в экотоне (по границам местообитаний), и вынужденной иммиграцией их сюда из более благоприятных и предпочитаемых мест. Нередко части популяций, живущие одни в оптимальных, а другие — в субоптимальных условиях одной и той же территории, различаются по этому показателю даже больше, чем представители разных географических подзон. Так, по данным И. А. Жигарева (1997, 2004), в нарушенных местообитаниях Московской обл. по сравнению с коренными древостоями депрессии численности полевых становятся более глубокими, а сама численность возрастает быстрее и резче. Работавшая в том же регионе Е. В. Иванкина (1987) обнаружила здесь четко проявившуюся после 1980 г. смену стабильных 3-4-летних циклов на 2-летние и также объяснила это возросшей антропогенной трансформацией территории. Причем и в том и в другом случае общая численность зверьков заметно возрастала. Г. В. Кузнецов и А. П. Михайлин (1985) обнаружили аналогичное явление в дубравах «Тульских засек», где численность рыжей полевки в 1970-1980-х гг. увеличилась по сравнению с 1940-ми гг. в несколько раз. Но если Иванкина и Кузнецов с Михайлиным склонны объяснять это явление изменением климата, и в частности повышением среднемесячной температуры весны, то Жигарев и ряд других авторов более мотивированно относят его за счет смены перезревших липовых лесов на средневозрастные вследствие интенсивных рубок.

6. Лесостепная зона. Это зона крупных и мелких лесных участков, окруженных степью или еще чаще сельскохозяйственными угодьями. В древостое преобладают дуб и липа, на западе добавляются бук и граб, местами также береза и осина, а на востоке — клен и вяз. Иногда встречаются сосновые и смешанные леса. Многочисленные искусственные ветрозащитные насаждения состоят в основном из мелколиственных пород деревьев. К ней относятся Воронежская, Курская, Белгородская обл., юг Нижегородской обл., Украина, Молдавия, лесостепные части Саратовской и Самарской обл. Популяции рыжей полевки, населяющие эту территорию, отличаются достаточно высокой (обычно в пределах 4-9 экз. на 100 л.с.) и довольно устойчивой численностью, во всяком случае ам-

плитуда колебаний невелика. В связи с отсутствием глубоких депрессий (многолетние минимумы в благоприятных местообитаниях редко опускаются ниже 2-3% попадания в ловушки) максимальный размах изменений численности, как правило, не превышает 9-16-кратной величины. Местами, причем даже на юго-восточной границе региона, на Нижней Волге, где рыжая полевка заселяет овраги, заболоченные участки леса и старые лесопосадочные полосы, которых обычно избегает, ее осенняя численность тем не менее может достигать 38 особей на 100 л.с. (Щепотьев, 1975). Если же оценивать степень устойчивости популяций не по амплитуде колебаний, а по их частоте и резкости, быстроте смены циклов и продолжительности отдельных фаз (скорости подъемов и падений), то численность рыжих полевок лесостепной зоны оказывается весьма изменчивой (рис. 7). Для нее характерны очень частые и резкие подъемы, следующие друг за другом с интервалом в 1-2 года, так что на каждое десятилетие приходится 3-4 малых пика. Тем не менее в Харьковской обл. Украины, а также в Белгородской обл. и Центральном Поволжье никаких закономерностей в интервалах между пиками численности обнаружено не было (Зубко, 1965; Дюжаева и др., 1983; Чистова, 1998). Отчетливое увеличение численности рыжих полевок в начале 1990-х гг. по сравнению с 1950-ми (Елисева, 1965) наблюдал А. А. Власов (1996), предположивший, что причиной этого могло стать увеличение влажности, характерное в эти годы для среднерусской лесостепи. Восстановление населения полевок после депрессий, как, впрочем, и сокращение после пика, происходит очень быстро – в течение года или двух.

Интересно отметить единообразие общего хода кривых изменений численности в разных областях зоны, даже таких географически удаленных, как Саратовская обл. и Молдавия или Воронежская обл. и Украина. Значительные повышения численности рыжей полевки по всей зоне наблюдали, в частности, в 1947-1948, 1952-1953, 1961, 1964, 1967, 1971, 1975-1976, 1980, 1988-1989, 1992, 1996 гг.

7. Урал и сибирская часть ареала. Эта зона охватывает восточную часть ареала рыжей полевки и включает в себя таежные леса южного и среднего Урала, южнотаежные леса Западно-Сибирской равнины и предгорья Алтае-Саянских гор. По принятому административному делению в этот регион входят Свердловская, Челябинская, Курганская, юг Тюменской, Омская, Новосибирская и Кемеровская обл., Алтайский край и юг Красноярского края. Около 46% территории Западно-Сибирской равнины покрыто болотами, а леса, занимающие 51% площа-

ди, расположены в основном по берегам рек. Такие прибрежные коренные древостои состоят из хвойных пород, главным образом пихты, сосны и ели. Однако в настоящее время большинство таких лесов уничтожено пожарами и вырублено и замещается вторичными березовыми и березово-осиновыми насаждениями либо сосняками. Численность рыжей полевки, невысокая на Урале и в Зауралье, далее к востоку еще более снижается (многолетняя средняя по летне-осенним учетам для большинства пунктов наблюдений составляет 0,2-2,4 экз. на 100 л.с.) и становится крайне неустойчивой. При этом почти на всей территории сибирской части ареала вид регистрируется непостоянно, нередко полностью отсутствуя в учетах в неблагоприятные годы. Так, по наблюдениям в Томской обл. и Красноярском крае (заповедник «Столбы») рыжая полевка иногда на протяжении нескольких лет вообще не появляется в уловах, затем некоторое время встречается (2-3 года) и вновь исчезает на долгие годы. В результате этих периодических продолжительных и глубоких депрессий амплитуда колебаний численности рыжих полевок в Сибири достигает огромной величины, но темп изменений очень низкий: интервалы между волнами крайне продолжительны (до 8-10 лет), а подъемы кратковременны (на графике они пологи и выражены слабо, рис. 9). Вместе с тем в восточной части ареала существует и несколько локальных популяций с более высокой и стабильной численностью. Часто такие популяции приурочены к вторичным сосново-березовым и лиственнично-березовым лесам с обилием элементов широколиственных лесов плиоценовой флоры (юг Тюменской обл., липовые острова и черневые леса Алтае-Саянской горной системы). Примером могут служить участки сосновых лесов (до 4,6 особей на 100 л.с., Марин, 1983, а также упоминавшиеся выше популяции Центрального Салаира, западных предгорий Кузнецкого Алатау и западного Саяна, средняя численность которых изменяется по годам с 10-20-кратной амплитудой (от 0,2 до 3,5 и даже до 6 экз. на 100 л.с.) и пики достаточно регулярно повторяются через каждые 3-4 года (Окулова, Кошкина, 1967). О. А. Лукьянов (1996) обнаружил еще более высокую численность рыжей полевки (до 37 на 100 л.с. осенью) в горной тайге среднего Урала, где пихтово-еловые леса чередуются с небольшими участками липняков.

Нельзя не отметить и тот примечательный факт, что за последние 20-30 лет численность рыжей полевки в Западной Сибири заметно увеличилась, и она заселила здесь многие новые территории. В переходной зоне между южной и средней тайгой многолетние средние значения

численности достигают 0,5-18,5 особей на 100 л.с., а в южной тайге Томской обл. – 0,1-20,0 (Москвитин, Москвитина, 1998). При этом в восточной части видового ареала популяции, обитающие в местах с высокой антропогенной нагрузкой, более стабильны, чем в условиях коренных стадий.

Итак, анализ состояния популяций рыжей полевки в масштабах всего ареала показывает, что максимальной численности этот вид достигает в районах с относительно мягким климатом, где на значительной площади господствуют широколиственные и хвойно-широколиственные леса, представляющие для зверьков оптимальные условия жизни. Следует отметить, что особенно благоприятны для представителей этого вида леса с преобладанием липы; в таких местах они отчетливо доминируют среди мелких млекопитающих, успешно конкурируя с лесными и желтогорлыми мышами, оптимум существования которых соответствует широколиственным лесам с преобладанием крупноплодных пород (дуб, бук, граб, лещина и др.). По мере приближения к северным границам видового ареала эти леса постепенно сменяются мелколиственными и хвойными, а на юго-востоке — лиственными массивами лесостепня, а затем небольшими байрачными лесами и искусственными насаждениями степной зоны, где численность вида заметно снижается. Лишь в особо благоприятных условиях обширных островных дубрав в лесостепной зоне (Воронежская, Белгородская обл., приволжские районы правобережья Саратовской обл.) имеются локальные участки с достаточно высокой плотностью населения рыжих полевок, несмотря на близость границ ареала.

В оптимальных условиях в северной части ареала высокая численность рыжей полевки сочетается с высокой амплитудой ее колебаний и со сравнительно регулярными циклами на юге. Восточная часть области распространения характеризуется нерегулярными изменениями численности с продолжительными циклами: небольшие и кратковременные пики чередуются с длительными и глубокими депрессиями. Тем не менее с 1980-х гг. практически по всему ареалу достаточно отчетливо вырисовывается тренд в сторону увеличения численности рассматриваемого вида. Это отмечено как в Центральной России, так и в южных и восточных частях ареала (Кузнецов, Михайлин, 1985; Иванкина, 1987; Власов, 1996; Бернштейн и др., 1997; Москвитин, Москвитина, 1998).

Анализ приведенных материалов, несмотря на трудности их сопоставления, позволяет выявить не только конкретные географические

отличия в динамике численности рыжей полевки, но и общие черты этой динамики, типичные для вида в целом. Одной из наиболее характерных особенностей является тот факт, что, несмотря на значительную частоту и амплитуду колебаний численности, они не достигают масштабов, характерных для некоторых видов грызунов открытых ландшафтов, для рыжей полевки типична относительная кратковременность пиков (1-2 года), быстрое восстановление численности после депрессий и постепенное сокращение ее после подъемов, хотя в некоторых местах наблюдается резкое падение. Типична также более или менее выраженная цикличность колебаний с периодом в 2-5 лет (свойственная и другим лесным грызунам), которая принимает обычно форму закономерно сменяющихся «малых волн», вызываемых местными причинами.

Географические отличия сводятся к следующему: если считать уровень численности вида критерием благополучия, то в оптимальных местностях на севере европейского ареала высокая численность полевок сочетается со значительными ее колебаниями, а на юге — с ее большей стабильностью и более правильной цикличностью. Для менее благоприятных территорий восточной части ареала характерны (80-100 кратные), редкие, неправильного ритма колебания численности с невысокими пиками и длительными глубокими депрессиями (что приводит к 50-80-кратным изменениям) и растянутость цикла. Свое крайнее выражение это находит у восточных границ ареала.

По всей вероятности, амплитуда колебаний численности в значительной мере отражает климатические особенности местности и связанные с ними запасы кормовых ресурсов, степень континентальности и суровости климата и обусловленные ею специфические для региона особенности в характере изменчивости природных факторов.

Лимитирующие факторы популяционной динамики

Вопрос о причинах изменений численности рыжих полевок неоднократно освещался в литературе, однако в большинстве случаев авторы решают эту проблему строго регионально, применительно к конкретной обстановке.

Многие исследователи связывают движение численности рыжей полевки главным образом с урожаем кормов, особенно семян древесных пород — ели, сосны, пихты, дуба, липы и др. На связь между урожаем семян и динамикой численности рыжей полевки указывают авторы, работавшие в различных регионах (Башенина,

1947, 1951, 1968а; Формозов, 1948; Наумов, 1948; Нестеров, Никсо-Никочо, 1950; Грибова, 1951; Кулаева, 1956; Снигиревская, 1954; Образцов, Штильмарк, 1957; Попов, 1960; Теплов, 1960; Ходашева, 1966; Свириденко, 1967; Зыкова, Зыков, 1967; Zejda, 1970, и др.). По конкретным наблюдениям этих авторов, после обильного урожая семян популяция успешно перезимовывает и терпит гораздо меньший урон от неблагоприятных погодных условий, чем при бескормице; размножение начинается раньше, происходит с большей интенсивностью при массовом участии прибылых и нередко захватывает осенние месяцы. Все это в конечном итоге ведет к росту численности, а при сочетании с благоприятными метеорологическими условиями способствует достижению пика.

Так, по наблюдениям Н. В. Башениной (1951, 1968), в зоне южной европейской тайги хороший урожай кормов в сочетании с благоприятными метеорологическими условиями (ранняя весна, оптимальная сумма положительных температур в период размножения, и прежде всего в мае) служит одной из основных причин увеличения численности всех грызунов, в том числе и рыжей полевки. В средней полосе непереносимым условием благополучной перезимовки, кроме корма, является состояние снежного покрова. Снижение численности после большого урожая происходит по принципу постепенного затухания сезонных пиков по мере истощения кормовых ресурсов (Башенина, 1972). В. А. Попов (1960) в качестве главного фактора, определяющего численность рыжих полевок в Волжско-Камском крае, выдвигает корма, на второе место ставит условия зимовки, в частности глубину снежного покрова и сроки его установления, на третье место — погодные условия в период размножения. По Л. В. Заблоцкой (1957), численность рыжей полевки в Приокско-террасном заповеднике подвержена воздействию сложного комплекса погодных и кормовых условий, из которых решающее значение имеют урожаи плодов липы и условия зимы.

В Карелии среди всего многообразия факторов, определяющих экологическую обстановку года, наиболее существенны для роста численности полевок сроки наступления весны, температура и сумма осадков в конце весны — начале лета и урожай семян хвойных пород (Ивантер, 1975). Как показал дисперсионный анализ, степень влияния этих факторов на популяцию рыжих полевок достаточно велика ($\eta^2 = 0,35-0,61$) и статистически достоверна ($p = 0,95$).

Т. В. Кошкина (1957) считает, что для размножения и выживания рыжих полевок на Кольском полуострове благоприятны обильные уро-

жаи семян, грибов и ягод, теплая и сухая осень, раннее установление снежного покрова с быстрым нарастанием его в высоту в начале зимы, ранняя дружная весна, малочисленность хищников-миофагов.

Достоверная положительная корреляция между популяционной динамикой и кормовыми ресурсами отмечена многими авторами в различных зонах (Ivanter, Osipova, 2000). В широколиственных и хвойно-широколиственных лесах лесостепной и среднелесной зон хорошие кормовые условия обычно приводят к удлинению репродуктивного периода, правда, лишь при благоприятных погодных условиях. В зоне лесостепи это нередко вызывает массовое осеннее размножение (если держится достаточно теплая погода). Согласно Т. Ю. Чисовой (1998), в условиях Белгородской обл. рыжая полевка размножалась в октябре три сезона из одиннадцати лет наблюдений.

В большинстве регионов средней лесной зоны достаточно типично и размножение под снегом (Кудряшова, 1975; Бернштейн и др., 1980, 1987; Bernshtein et al., 1989; Кузнецов, Михайлин, 1985; Жигальский, Корнеев, 1996). К примеру, активное размножение полевок под снегом в липово-пихтово-еловом лесу Удмуртии отмечалось 9 раз в течение 25 лет (1973-1997), причем регулярно каждые три года после 1982 г. (Бернштейн и др., 1997). Весьма характерно, что каждый из этих девяти лет предшествовал году с пиком численности полевок. При этом зверьки либо начинают репродуктивный период очень рано, в феврале-марте, когда снег остается глубоким (снеготаяние нормально начинается в конце апреля), либо размножаются весь год без перерывов. Следует особо подчеркнуть, что размножению под снегом всегда предшествовал большой урожай древесных семян, особенно липы. Вместе с тем феномен подснежного размножения не был обнаружен в таких типичных областях лесостепной зоны, как Харьковская и Белгородская (Зубко, 1965; Чисова, 1998).

Некоторые авторы главным фактором, определяющим численность и состояние популяции полевок, считают погодные условия, а урожаи кормов только как вторичный (Михолап, 1962; Лапкин, 1963; Лозан, 1971). Такое впечатление могло создаться в регионах с неустойчивым снежным покровом и сравнительно стабильным и богатым урожаем семян (Латвия, Белоруссия, Молдова). К близкому выводу приходит и Е. В. Иванкина (1987, 1988), полагающая, что продолжительность и интенсивность размножения рыжей полевки в Московской обл. определяется, как правило, весенними погодными условиями, тогда как урожаи семян хвойных имеют намного меньшее значение.

Отдельные исследователи идут в этом отношении еще дальше и в качестве главной, а то и единственной причины многолетних колебаний численности рыжей полевки указывают только метеорологические условия — сумму температур второй половины апреля и мая (Турьева, 1961), резкие колебания температуры и суммы осадков в зимний и ранневесенний периоды (Турянин, 1958; Михолап, 1961, 1962; Голов, 1962), количество осадков и тепла в бесснежный период и особенности зимы (Лапкин, 1963; Лозан, 1971). Характерно, что эти данные относятся преимущественно к местностям, в которых снеговой покров менее устойчив, а урожаи семян древесных и кустарниковых пород более часты, за счет же сочетания различных пород практически ежегодны.

Высота и время образования снежного покрова, по-видимому, является важным лимитирующим фактором в центральной части Европейской России (Заблоцкая, 1957; Попов, 1960). Снежный наст, образующийся в этом регионе во время теплых зим, может отрицательно повлиять на состояние популяций рыжих полевок и сильно уменьшить численность (Наумов, 1948; Елисеева, 1965; Чистова, 1998).

В некоторых местностях могут проявляться специфические внешние факторы, вызывающие колебания численности грызунов. Таковы, например, сильные половодья, играющие решающую роль в колебаниях численности полевок в бассейнах некоторых больших рек (таких как Ока) (Зыкова, Зыков, 1967). Помимо снижения численности, регулярные сезонные затопления изменяют форму сезонной динамики прибрежных популяций (Кудряшова, 1975) и вызывают массовые миграции зверьков.

Существует взгляд и на равнозначный характер климатических и кормовых условий наряду с некоторыми другими факторами, такими как хищники и внутривидовая конкуренция.

Таким образом, не столько отдельные условия, сколько удачное сочетание их служит основной причиной увеличения численности рыжей полевки, причем имеются характерные географические различия в значении ведущих факторов. О комплексе воздействия экзотической и эндогенной природы, определяющем численность этого вида, пишут и другие авторы (Наглов, 1962; Терехович, 1966; Tast, Kalela, 1971; Кудряшова, 1971, 1975).

Наконец, ряд исследователей, отрицая ведущую роль внешних условий, главной причиной циклических колебаний численности рыжих полевок считает внутривидовые отношения, связанные с плотностью популяции (Кошкина, 1966; Семенов-Тянь-Шанский, 1970; Куприянова, Наумов, 1986; Иванкина, 1987; Кузнецов, Ми-

хайлин, 1985; Klomp, 1962; Platt, 1968). Один из аспектов внутривидовых отношений, влияющих на скорость нарастания численности полевок путем изменения интенсивности размножения (особенно молодняка), — снижение последней при высокой весенней плотности животных. Такие наблюдения имеются в различных частях ареала рыжей полевки (хотя они не всегда объяснимы столь однозначно): на юге Кольского полуострова, в Карелии, липовых лесах юга Кировской обл., Окском заповеднике, Тульской обл., южной Польше, Чехословакии, Англии и некоторых других (Садовская и др., 1971; Тупикова, Коновалова, 1971; Семенов-Тянь-Шанский, 1970; Бернштейн и др., 1972; Шилов, 1972; Ивантер, 1972, 1975; Кудряшова, 1975; Bobek, 1969; Zejda, 1970; Petrusiewicz, 1983 и др.).

Таким образом, на протяжении всего ареала численность рыжей полевки определяется комплексом факторов. Ни один фактор, взятый в отдельности, не может быть единственной, а тем более постоянно действующей причиной динамики не только на протяжении всего ареала, но и даже для отдельного региона, хотя в определенных конкретных случаях может приобретать главенствующее значение (например, обильный урожай). Действие таких факторов, как сроки наступления и характер весны, состояние кормовой базы, зимние условия и некоторые другие, кроме того, накладывается на общее состояние популяции, ее структуру, фазу цикла и т. д., а также зависит и от общей экологической обстановки, в том числе от биоценологических отношений, иными словами, от сочетания конструирующих внешних условий. Именно полифакторная обусловленность динамики численности рыжей полевки и ярко выраженная у этого вида региональная специфика определяют сложный и неоднозначный характер динамики отдельных его популяций во времени и пространстве.

Итак, во взглядах современных экологов явно преобладает многофакторная система воздействий на популяции лесных грызунов. Сравнительный анализ многолетних материалов, полученных в субоптимальных местообитаниях рыжей полевки в Восточной Финляндии (у северной границы обитания) и благоприятных условиях Удмуртии, Мари-Эл и Тульской обл. (экологический оптимум, центр видового ареала), выявил целый перечень факторов, в комплексе определяющих состояние и численность каждой популяции, в том числе в зависимости от ее географического положения и экологической роли (Жигальский, 1989, 1995; Ивантер и др., 1991; Ивантер, Жигальский, 2000). Среди эндогенных это, в частности, возрастные и по-

ловые соотношения и исходная плотность популяции, влияющие на репродуктивную активность молодых полевок и итоговую численность зверьков, а из экзогенных – погодные и кормовые условия, совместно обитающие виды и т.д. В итоге исследования удалось показать, что значение этих факторов для жизни популяции закономерно меняется в зависимости от сезона года, стадии жизненного цикла зверьков и географического положения их местообитаний. В начале периода размножения наиболее критичны погодные условия, причем их влияние возрастает по направлению к северу. В зоне широколиственных лесов «Тульские засеки» и южной тайги (Мари-Эл и Удмуртия) иерархический вклад погодных условий в общее многофакторное влияние на состояние и демографические показатели популяции в осенне-зимний период составляет 37-52%. В Карелии (северная граница ареала) воздействие их еще больше (83%), в том числе и потому, что периферические популяции переживают в этих условиях так называемый «эффект горлышка бутылки». Между тем в оптимальных и субоптимальных местообитаниях Мари-Эл ничего подобного не происходило. Можно предполагать, что степень влияния метеорологических факторов на популяции рыжих полевок весной связано не столько с качеством местообитания, сколько с общими климатическими особенностями каждого участка.

Кормовые условия лимитируют численность вида в Тульской обл., Удмуртии и Мари-Эл (зависимость 3-21,4%), но не в Карелии, где пищевые потребности популяции, по-видимому, находятся в равновесии с природными ресурсами.

Состояние популяции (численность, возрастная структура, интенсивность размножения) в предшествующую осень определяет численность полевок весной, причем в местах с оптимальными условиями на 23-40%, а в субоптимальных — только на 11%. Низкая численность полевок весной объясняется высокой осенне-весенней смертностью (в Карелии она составляет 70, а в Тульской обл., Удмуртии и Мари-Эл — всего 50%). В то же время степень влияния на итоговую численность зверьков текущего состояния популяции (факторы, зависящие от плотности) нигде не превышает 8%. Во время стремительного роста популяции (начало лета), как и в ситуации очень низкой численности, резко увеличивается влияние случайных обстоятельств. Тем не менее зависящие от плотности факторы играют в это время основную роль даже в Карелии, где в самых бедных местообитаниях их влияние составляет 50%. Количество перезимовавших и размножающихся животных играет наиболее важную роль, а зна-

чение зимних погодных условий гораздо меньше — 0,1-21,5%.

Когда процесс размножения затухает, повышается контролирующая роль предшествовавшего состояния популяции и снижается влияние условий настоящего момента. Правда, это наблюдается только в наиболее благоприятных местообитаниях оптимальной части ареала. В субоптимальных условиях периферии ареала численность полевок низка и испытывает существенное влияние действующих эндогенных факторов. К концу лета и особенно во время осеннего ненастья и похолодания воздействие на размножение популяции качества местообитаний и географических условий снова возрастает. Таким образом, сила влияния на популяцию отдельных экологических факторов зависит и от сезона года, и от географического положения территории.

Заключение

Анализ географических особенностей популяционной организации и динамики численности европейской рыжей полевки — типичного представителя широко распространённых, политипических видов млекопитающих — подтвердил известное положение о том, что в экологическом центре (оптимуме) видового ареала плотность популяций не только выше, но и устойчивее, тогда как на периферии она колеблется в широком диапазоне (с большей амплитудой). В условиях пессимума популяция сильно разрежена, не обладает достаточно действенным популяционным контролем, и ее численность 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 и преодоления эволюционной инертности популяций, обеспечивают эволюционные преобразования, ведущие к завоеванию новым видом новых территорий, смене экологической

ниши, формированию новых популяций и даже видов. К периферии видового ареала «рассыпается» оптимальный комплекс абиотических и биотических условий существования данного вида и в связи с этим проявляется мозаичность распределения популяций, формирование небольших по размерам и численности микропопуляций и характерное изменение наследственной внутри- и междупопуляционной изменчивости. На периферии видового ареала повышается вероятность существования относительно небольших и изолированных друг от друга популяций, в связи с чем возрастает частота 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 ареала и такие специфические структурно-популяционные адаптации, как эффект Денеля, закономерная смена сезонно-возрастных генераций, компенсаторная авторегуляция численности и ряд других.

Рассмотренные особенности пространственной дифференциации ареала, характерные исключительно для политипического вида, определяют их значение в качестве важных экологогенетических механизмов микроэволюционного процесса, протекающего по-разному в центре и на периферии области его распространения. Отсюда неоднозначность выполняемых центральными и периферическими популяциями эволюционных функций. Первые обеспечивают поддержание фенотипической специфичности вида, сохранение его экологической и генетической нормы (посредством стабилизирующего отбора, усиления обмена генами, унификации генофонда и т. д.), вторые составляют эволюционный 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 находится в стадии становления, и то обстоятельство, что полной приспособленности так и не достигается, определяет постоянную готовность вида к эволюционным перестройкам в ответ на изменения среды.

Литература

Айрапетьянц А. Э. 1970. Насекомоядные и грызуны // Звери Ленинградской области. Л.: ЛГУ, 1970. С. 160-165.

Аристова В. А. 1970. Особенности использования территории красной полевкой в лесах южной части Кировской обл. // Фауна и экология грызунов. М.: МГУ. Вып. 9. С. 151-159.

Башенина Н. В. 1947. Движение численности мелких грызунов за 1936-1943 гг. // Фауна и экология грызунов. М.: МОИП. Вып. 2. С. 149-214.

Башенина Н. В. 1951. Материалы по динамике численности грызунов лесной зоны // Бюл. МОИП / Отд. биол. Т. 56. Вып. 2. С. 4-13.

Башенина Н. В. 1962. Экология обыкновенной полевки. М.: МГУ. 308 с.

Башенина Н. В. 1968. Материалы к экологии мелких млекопитающих зоны европейской тайги // Учен. зап. Перм. пед. ин-та. Пермь: ПГПИ. Т. 52. С. 3-44.

Башенина Н. В. 1972. Основные пути адаптации мышевидных грызунов. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск. 57 с.

Башенина Н. В. 1977. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука. 355 с.

Бернштейн А. Д., Рыльцева Е. В., Повалишина Т. П., Мясников Ю. А. 1972. О предпосылках развития эпизоотии геморрагической лихорадки с почечным синдромом // Проблемы особо опасных инфекций. Саратов. Вып. 3 (25). С. 189-193.

Бернштейн А. Д., Панина Т. В., Крылов Д. Г. 1975. Динамика популяций рыжей полевки на трех участках леса в очагах ГЛПС Тульской области // Тез. конф. Ин-та полиомиелита и вирусных энцефалитов АМН СССР. М. С. 265-266.

Бернштейн А. Д., Апекина Н. С., Копылова Л. Ф. и др. 1987. Сравнительная эколого-эпизоотологическая характеристика лесных полевков (*Clethrionomys*) Среднего Предуралья // Зоол. журн. Т. 66. № 9. С. 1397-1407.

Бернштейн А. Д., Копылова Л. Ф., Апекина Н. С., Михайлова Т. В. 1997. О прогнозировании подъема заболеваемости геморрагической лихорадкой с почечным синдромом // РАТ-Инфо. Вып. 2. 10 с.

Бернштейн А. Д., Михайлова Т. В., Апекина Н. С. 1995. Эффективность метода ловушко-линий для оценки численности и структуры популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Зоол. журн. Т. 74. Вып. 1. С. 119-127.

Бернштейн А. Д., Рыльцева Е. В., Повалишина Т. П., Мясников Ю. А. 1980. Динамика популяции рыжей полевки в северной лесостепи // Грызуны: Мат. Всесоюз. Сов. М.: Наука. С. 273-275.

Бобрецов А. В., Куприянова И. Ф. 2002. Динамика популяций лесных полевков (*Clethrionomys*, *Rodentia*) на Европейском Севере // Экология. № 3. С. 220-227.

Бойко Н. С. 1984. Мышевидные грызуны островов и побережий Кандалакшского залива и динамика их численности // Мелкие млекопитающие заповедных территорий. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С. 5-24.

Бородин Л. П. 1966. Сравнительная оценка эффективности разных методов лова мелких млекопи-

- тающих // Тр. Мордов. заповедника. Вып. 3. С. 186-202.
- Викторов Л. В. 1971. Сезонная динамика численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в Калининской области // Учен. зап. Рязан. пед. ин-та. Рязань: РГПИ. Вып. 105. С. 78-83.
- Власов А. А. 1996. Изменение населения мелких млекопитающих лесостепных экосистем Центрально-Черноземного заповедника за последние 40 лет // Rus. J. Ecol. Т. 1. Р. 72-76.
- Гайдук В. Е., Буневич А. Н., Блоцкая Е. С. 1986. Динамика численности рыжей полевки в Беловежской пуще // Заповедники Белоруссии. Минск. Вып. 10. С. 102-109.
- Гибет Л. А., Кулюкина Н. М., Никифоров Л. П., Корнеев В. А. 1983. О выделении самостоятельных популяционных единиц мелких грызунов // Грызуны: Мат. Всесоюз. Сов. Л.: Наука. С. 372-374.
- Голов Б. А. 1962. К вопросу о динамике численности мышевидных грызунов и ее прогнозах // Вопр. экологии. Киев. Т. 6. С. 47-49.
- Голикова В. Л. 1958. Заметки по экологии популяций лесных мышей и рыжих лесных полевок // Тр. конф. по защите растений на юго-востоке. Саратов. С. 166-176.
- Грибова З. А. 1951. Численность мелких грызунов и ее изменения в основных ландшафтных зонах СССР в 1949/50 г. // Тр. ВНИИОП. М. № 11. С. 296-308.
- Губарь Ю. П. 1976. Численность лесных полевок и некоторые стороны их взаимоотношений // Фауна и экология животных. Тр. каф. зоол. МГПИ им. Ленина. М. Ч. 2. С. 60-103.
- Дулькейт Г. Д. 1967. Многолетние колебания численности мышевидных грызунов в саянской тайге и вопросы прогноза // Тр. заповедника «Столбы». Вып. 6. С. 118-151.
- Дюшаева И. В., Милкин В. В., Назаров А. В., Мозговой Ю. П. 1983. Особенности динамики численности мышевидных грызунов Красносамарского лесничества // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: КГУ. С. 123-128.
- Елисеева В. И. 1965. Распределение мышевидных грызунов в основных биотопах Центрально-Черноземного заповедника и динамика численности ведущих видов // Тр. Центр.-Чернозем. заповедника. № 8. С. 194-207.
- Жигальский О. А. 1989. Механизмы динамики популяций мелких млекопитающих. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск. 49 с.
- Жигальский О. А. 1995. Факториальный анализ популяционной динамики рыжей полевки и ондатры // Экология популяций: структура и динамика: Мат. совещ. М. С. 531-545.
- Жигальский О. А., Корнеев В. А. 1996. Демографическая структура популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780) в гетерогенной среде обитания // Russian J. Ecology. Т. 6. Р. 459-467.
- Жигарев И. А. 1993. Изменения плотности населения мышевидных грызунов под влиянием рекреационного пресса на юге Подмоскovie // Зоол. журн. Т. 72. № 12. С. 117-137.
- Жигарев И. А. 1997. Влияние рекреации на размножение и смертность грызунов в условиях Южного Подмоскovie // Зоол. журн. Т. 76. № 2. С. 212-223.
- Жигарев И. А. 2004. Мелкие млекопитающие рекреационных и естественных лесов Подмоскovie. М.: Прометей. 230 с.
- Заблоцкая Л. В. 1957. Материалы по экологии основных видов мышевидных грызунов Приокско-Террасного заповедника и смежных лесов // Тр. Приокско-террасного заповедника. Вып. 1. С. 170-240.
- Зубко Я. П. 1965. Численность рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) и ее изменения за 20 лет (1944-1964) в Харьковской области // Вестн. Харьк. ун-та. Сер. биол. Харьков. Вып. 1. С. 110-112.
- Зыков К. Д., Карташов Н. Н. 1960. Значение мышевидных грызунов и мелких насекомых в формировании очагов лугового клеща в пойме р. Оки // Тр. Окск. заповедник Рязань. Вып. 3. С. 105-154.
- Зыкова Л. Ю., Зыков К. Д. 1967. Динамика численности мышевидных грызунов Окского заповедника в период с 1952 по 1963 г. // Тр. Окск. заповедника. Рязань. Вып. 7. С. 216-229.
- Иванкина Е. В. 1987. Динамика численности и структура населения рыжей полевки в Подмоскovie. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 26 с.
- Иванкина Е. В. 1988. Динамика численности и структура населения рыжей полевки в Подмоскovie // Экология популяций: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Новосибирск. Т. 2. С. 77-79.
- Ивантер Э. В. 1972. К теории внутривидовой регуляции численности животных // Науч. конф. биологов Карелии: Тезисы докл. Петрозаводск. С. 175-177.
- Ивантер Э. В. 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 247 с.
- Ивантер Э. В. 1980. Географическая изменчивость динамики численности рыжей полевки в пределах ареала // Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. Владивосток. С. 50-60.
- Ивантер Э. В. 1981. Динамика численности // Европейская рыжая полевка. М.: Наука. С. 245-267.
- Ивантер Э. В. 2005. Популяционные факторы динамики численности рыжей полевки // Биogeография Карелии. Петрозаводск. Вып. 7. С. 44-57.
- Ивантер Э. В., Жигальский О. А. 2000. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки на северном пределе ареала // Зоол. журн. Т. 79. № 8. С. 976-989.
- Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Жигальский О. А. 1991. Закономерности и факторы динамики популяции рыжей полевки (по наблюдениям в северо-

- восточном Приладожье) // Экология наземных позвоночных. Петрозаводск. С. 86-116.
- Изосов А. А. 1957. Материалы по питанию и динамике численности лесной мыши и рыжей полевки в островных лесах Воронежской области // Учен. зап. Курск. пед. ин-та. Вып. 4. С. 84-102.
- Изосов А. А., Лукьянцева В. П. 1969. Мышевидные грызуны Курской области, их распространение и численность // Учен. зап. Курск. пед. ин-та. Т. 59. С. 227-239.
- Каледин В. В., Котельникова А. Г. 1973. К характеристике природных очагов клещевого энцефалита в зоне Ильменского заповедника // Тр. Ильмен. Заповедника. Свердловск. Вып. 10. С. 138-141.
- Калецкая М. Л. 1968. Фауна млекопитающих Дарвинского заповедника и ее изменения под влиянием водохранилища // Рыбинское водохранилище. М.: МОИП. Ч. 1. С. 95-121.
- Карулин Б. Е., Никитина Н. А., Истомин А. В., Ананьина Ю. В. 1993. Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*) — основной носитель лептоспироза в лесном природном очаге // Зоол. журн. Т. 72. С. 113-122.
- Ковалевский Ю. В., Коренберг Э. И., Елесина Ф. С. 1969. Мелкие млекопитающие очагов клещевого энцефалита в Удмуртской АССР // Клещевой энцефалит в Удмуртии и прилегающих областях. Ижевск. С. 168-170.
- Козлов В. И. 1972. Динамика численности мышевидных грызунов в Горьковской области за 20 лет с 1949 по 1969 г. // Учен. зап. Горьк. ун-та. Сер. биол. Вып. 164. С. 22-28.
- Кошкина Т. В. 1957. Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге // Фауна и экология грызунов. М.: МГУ. Вып. 5. С. 3-65.
- Кошкина Т. В. 1958. Мышевидные грызуны Кольского полуострова и динамика их численности // Тр. Кандалакш. заповедника. Вып. 1. С. 161-191.
- Кошкина Т. В. 1967. Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Т. 41. Вып. 56. С. 5-27.
- Кудряшова Л. М. 1971. Подснежное размножение рыжей полевки в пойменных дубравах Окского заповедника зимой 1967/68 г. // Экология. № 2. С. 84-87.
- Кудряшова Л. М. 1975. Движение численности населения рыжей полевки в Окской пойме в 1967-1973 гг. // Тр. Окск. заповедника. Вып. 9. С. 234-254.
- Кузнецов Г. В., Михайлин А. П. 1985. Особенности питания и динамики численности рыжей полевки в условиях широколиственного леса // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука. С. 125-156.
- Кулаева Т. М. 1956. Сравнительная экология рыжих полевок Татарской АССР. Автореф. дис.... канд. биол. наук. Л. 22 с.
- Кулик И. Л., Никитина Н. А. 1960. Фауна мелких млекопитающих лесной зоны Коми АССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 65. Вып. 6. С. 3-16.
- Куприянова И. Ф., Наумов С. П. 1986. Особенности размножения мелких млекопитающих в средней тайге севера европейской части СССР // Там же. С. 17-29.
- Кутенков А. П. 2006. Тридцать лет работы стационаров по учету мелких млекопитающих в заповеднике «Кивач»: основные итоги и обсуждение результатов // Тр. гос. природного заповедника «Кивач». Петрозаводск. Вып. 3. С. 80-106.
- Лапинь И. М. 1963. Биология и паразитофауна мелких лесных млекопитающих Латвийской ССР. Рига: АН Латв. ССР.
- Лозан М. Н. 1971. Грызуны Молдавии. Кишинев: Штиинца. Т. 2. 188 с.
- Лукьянов О. А. 1996. Анализ зависимости подвижности — оседлости мелких млекопитающих на примере флуктуирующей популяции рыжей полевки // Сибирск. экол. журн. Вып. 3. С. 597-606.
- Ликявичене Л. М. 1960. Мышевидные грызуны Латвийской ССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс.
- Малюшина Е. П. 1969. К экологии мелких млекопитающих южной тайги Тюменской обл. // Вопросы краевой инфекционной патологии. Тюмень. С. 37-38.
- Марвин М. Я. 1966. Мышевидные грызуны северных районов Среднего Урала // Учен. зап. Урал. ун-та. Биол. Свердловск. Т. 47. Вып. 3. С. 11-21.
- Марин Ю. Ф. 1983. К популяционной экологии рыжей полевки в Алтайском государственном заповеднике // Исследования актуальных проблем териологии. Свердловск. С. 54-56.
- Марцинкевич Ч. И. 1964. Сезонная жизнь и миграция мелких млекопитающих в природных очагах инфекции в Башкирии // Тр. Уфим. НИИВС. Вып. 8. С. 123-129.
- Меркова М. А. 1955. Некоторые данные по экологии рыжей полевки и желтогорлой мыши на юге Московской области и Теллермановской рощи // Бюл. МОИП / Отд. биол. Т. 60. Вып. 1. С. 21-31.
- Михолап О. Н. 1961. К вопросу о динамике численности мышевидных грызунов Полесья // Первое Всесоюз. совещ. по млекопитающим. Тез. докл. М.: МГУ. С. 62-63.
- Михолап О. Н. 1962. К вопросу о влиянии температуры и осадков на численность мышевидных грызунов Полесья // Вопр. экологии. Т. 6. С. 102-104.
- Михолап О. Н., Терехович В. Ф. 1965. Динамика численности мышевидных грызунов в лесных биотопах Белоруссии // Экология позвоночных животных Белоруссии. Минск. С. 34-41.
- Москвитин С. С., Москвитина Н. С. 1998. Анализ изменений ареалов млекопитающих на юго-востоке Западной Сибири // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск. С. 206-208.
- Мотеюнас Л. И., Езерскене Е. П. 1974. Мелкие млекопитающие природных очагов болезней человека в Литовской ССР // Зоол. журн. Т. 53. № 10. С. 1580-1583.
- Наглов В. А. 1962. Влияние различных факторов на размещение и численность лесных грызунов //

- Тез. докл. науч. конф. Харьк. с.-х. ин-та. Харьков. Вып. 4. С. 25-26.
- Наумов Н. П. 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.; Л.: АН СССР. 204 с.
- Наумов Н. П. 1951. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов // Фауна и экология грызунов. М.: МОИП. Вып. 4. С. 3-21.
- Наумов Н. П. 1955. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопр. краевой, общ. и эксперим. паразитол. и мед. зоол. Т. 9. С. 179-202.
- Наумов С. П., Шаталова С. П., Гибет Л. А. 1976. Некоторые черты сравнительной экологии лесных полевок (*Clethrionomys*) // Тез. Всесоюз. науч. конф. зоологов педвузов. Пермь. С. 298-301.
- Нестеров В. Г., Никсо-Никочин Н. В. 1950. Зависимость размножения вредных для леса животных от изменения климатических условий и урожая лесных семян за последнее столетие // Тез. докл. Второй экол. конф. Киев. Ч. 3. С. 157-163.
- Никитина Н. А. 1961. Результаты мечения мелких млекопитающих в Коми АССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. Вып. 2. С. 15-25.
- Никифоров Л. П. 1968. Млекопитающий природного очага клещевого энцефалита в Козульском районе Красноярского края // Вопр. эпидемиол. клещ. энцефалита и биол. закономерн. в его природн. очаге. М. С. 43-51.
- Образцов Б. В., Штильмарк Ф. Р. 1961. Лесохозяйственное значение мышевидных грызунов в дубравах европейской части СССР // Тр. Ин-та леса АН СССР. Т. 35. С. 5-21.
- Окулова Н. М., Кошкина Т. В. 1967. К зоологической характеристике ландшафта черневой тайги // Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука. С. 243-252.
- Паавер К. Л. О 1957. перенаселении в популяциях лесных мышевидных грызунов в Эстонской ССР в связи с динамикой их численности // Изв. АН ЭССР. Биология. Вып. 2. С. 155-174.
- Панина Т. В., Мясников Ю. А. 1960. Динамика численности и размножения рыжей полевки в природных очагах геморрагической лихорадки с почечным синдромом в Тульской области // Зоол. журн. Т. 29. Вып. 11. С. 1707-1715.
- Петров О. В., Шубин Ю. П. 1986. Численность и территориальное размещение в долинных лесах Средней Вычегды (подзона средней тайги Коми АССР) // IV съезд ВТО. Т. 1. М. С. 314-315.
- Пивоварова Е. П. 1956. Распределение по биотопам и лесохозяйственное значение мышевидных грызунов Беловежской пуши // Учен. зап. МГПИ. Т. 61. С. 305-383.
- Попов В. А. 1960. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань: Казан. фил. АН СССР.
- Попов В. А., Попов Ю. К., Приезжев Г. П. и др. 1954. Результаты изучения животного мира зоны затопления Куйбышевской ГЭС // Тр. Казан. фил. АН СССР. Сер. биол. Вып. 3. С. 13-48.
- Попов И. Ю. 1998. Структура и динамика населения мелких млекопитающих в связи с сукцессиями растительности в европейской южной тайге. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М. 27 с.
- Равкин Ю. С., Лукьянова И. В. 1976. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: СО Наука.
- Рудышин М. П. 1958. Размещения і динаміка численности мышевидных грызунов у Західному лісостепу Української РСР. Київ: Науково-природн. музей АН УССР. 23 с.
- Садовская Е. В., Повалишина Т. П., Штерн М. А. и др. 1971. Многолетние зоологические наблюдения в одном из очагов геморрагической лихорадки с почечным синдромом в Тульской области // Тр. Ин-та полиомиелита и вирусных энцефалитов АМН СССР. Т. 19. С. 84-93.
- Сапоженков Ю. Ф. 1973. К распространению и экологии лесной мыши в Костромской области // Животный мир Костромской области. Кострома. Вып. 31. С. 27-34.
- Свириденко П. А. 1967. Размножение и колебания численности рыжей полевки в условиях Украины // Вестн. зоол. Вып. 2. С. 9-24.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И. 1970. Цикличность в популяциях лесных полевок // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 75. Вып. 2. С. 11-26.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И., Насимович А. А. 1949. Особенности колебаний численности рыжих полевок // Природа. № 3. С. 70-72.
- Сигарев В. А., Агафонова Т. К. 1976. Некоторые особенности динамики численности рыжей и обыкновенной полевок в Саратовской области // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов. Вып. 3 (5). С. 134-138.
- Смирин Ю. М. 1964. Динамика численности мышевидных грызунов в различных типах леса Подмоскovie // Зоол. журн. Т. 43. Вып. 10. С. 134-150.
- Смирин Ю. М. 1970. К биологии мелких лесных грызунов в зимний период // Фауна и экология грызунов. Вып. 9. С. 134-150.
- Смирин Ю. М. 1971. Пространственная структура и динамика популяций мелких лесных грызунов в Подмоскovie. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 24 с.
- Смирнова В. П. 1967. Динамика численности мышевидных грызунов в Калининградской области (1953-1963) // Тр. Ленингр. ин-та эпидемиол. и микробиол. Т. 31. С. 116-124.
- Снигиревская Е. М. 1954. Экология и хозяйственное значение мышевидных грызунов в широколиственных лесах Жигулевской возвышенности. Автореф. дис. канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР. 26 с.
- Стадучин О. В. 1970. Материалы по численности грызунов и бурозубок тайги Северного Урала // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Информ. материалы. Свердловск: ИЭРИЖ РАН. Вып. 2. С. 46-49.
- Теплов В. П. 1960. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных

- Печорской тайги // Тр. Печоро-Илыч. Заповедника. Вып. 8. С. 5-221.
- Терехович В. Ф. 1966. Экология европейской рыжей полевки и желтогорлой мыши в Белоруссии. Автореф. дис.... канд. биол. наук. Минск. 24 с.
- Турьева В. В. 1961. Очерк фауны мышевидных грызунов Коми АССР. Автореф. дис.... канд. биол. наук. Сыктывкар.
- Турянин И. И. 1958. Материалы по изменению численности грызунов в Закарпатской обл. // Науч. зап. Ужгород. ун-та. Т. 31. С. 3--26.
- Тупикова Н. В., Коновалова Э. А. 1971. Размножение и смертность рыжих полевок в южнотаежных лесах Вятско-Камского междуречья // Фауна и экология грызунов. Вып. 10. С. 145-171.
- Формозов А. Н. 1948. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930-1940 гг. // Фауна и экология грызунов. М. Вып. 3. С. 3-110.
- Ходашова К. С. 1966. О географических особенностях структуры населения наземных позвоночных животных // Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука. С. 7-37.
- Чернявская С. И. 1959. Млекопитающие заповедника «Денежкин камень» // Тр. заповедн. «Денежкин камень». Вып. 1. С. 87-113.
- Чистова Т. Ю. 1998. Пространственная организация населения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) лесостепной дубравы. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 22 с.
- Шилов И. А. 1972. Опыт физиологической оценки некоторых форм внутривидовых отношений у мелких грызунов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Вып. 3. С. 21-31.
- Шилова С. А. 1971. Эпизоотологическое значение мышевидных грызунов в очагах клещевого энцефалита в Пермской области // Учен. зап. Перм. пед. ин-та. Т. 84. С. 37-57.
- Шилова С. А., Троицкий Б. Б., Мальков Г. Б., Белькович В. М. 1958. Значение подвижности лесных мышевидных грызунов в распределении клещей *Ixodes persulcatus* F. Sch. в очагах весенне-летнего энцефалита // Зоол. журн. Т. 37. Вып. 6. С. 931-938.
- Штильмарк Ф. Р. 1965. Основные черты экологии мышевидных грызунов в кедровых лесах Западного Саяна // Фауна кедровых лесов Сибири и ее использование. М. С. 5-52.
- Щепотьев Н. В. 1967. Распространение мышевидных грызунов в лесных полосах Нижнего Поволжья // Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука. С. 238-242.
- Щепотьев Н. В. 1975. Очерк распространения и стационального размещения некоторых видов мышевидных грызунов в Нижнем Поволжье // Фауна и экология грызунов. М. Вып. 12. С. 62-97.
- Юрлов К. Т., Юдин Б. С., Потапкина А. Ф., Телегин В. И., и др. 1965. К характеристике фауны мелких млекопитающих северной лесостепи Барабинской низменности // Животный мир Барабы. Новосибирск. С. 184-207.
- Artimo A. 1965. Variations in small mammal populations in dry and damp heath forests of southern Home (S. Finland) // Aquilo. Zool. T. 2. P. 1-16.
- Ashby K. R. 1967. Studies on the ecology of field mice (*Apodemus sylvaticus* L.) and voles (*Clethrionomys glareolus* and *Microtus agrestis*) in Houghall Wood, Durham. // J. Zool. Lond. V. 152. N 4. P. 389-513.
- Aulak W. 1967. Estimation of small mammal density in three forest biotopes // Ecol. Pol. Ser. A. V. 15 (39). P. 759-778.
- Bergstedt B. 1965. Distribution, reproduction, growth and dynamics of the rodent species *Clethrionomys glareolus* (Schreber), *Apodemus flavicollis* (Melchior) and *Apodemus sylvaticus* (Linne') in southern Sweden // Oikos. V. 16. N 1/2. P. 132-160.
- Bernshtein A. D., Zhigalski O. A., Panina T. V. 1989. Multi-annual fluctuation in the size of a population of the bank vole in European part of the Soviet Union // Acta theriol. V. 34. P. 409-438.
- Bobek B. 1969. Survival, turnover and production of small rodents in beech forest // Acta theriol. V. 14. P. 11-19.
- Bobek B. 1971. Influence of population density upon rodent production in a deciduous forest // Ann. Zool. Fenici. V. 8. P. 137-144.
- Bobek B. 1973. Net production of small rodents in a deciduous forest // Acta theriol. V. 12. P. 403-434.
- Chistova T. 1994. Spatial organization of a bank vole population in a forest-steppe oak forest // Pol. Ecol. Stud. V. 20. P. 147-154.
- Fullagar P. J., Lewell P. A., Lockley R. M., Rowlands J. W. 1963. The somer vole (*Clethrionomys glareolus skomerensis*) and long-tailed mouse (*Apodemus sylvaticus*) on Skomer island, Pembrokeshire in 1960 // Proc. Zool. Soc. London. V. 140. N 2. P. 295-314.
- Gebczynska Z. 1966. Estimation of rodent numbers in a plot of Querceto-carpinetum forest // Acta theriol. V. 11. N 11. P. 315-328.
- Gliwicz I. 1975. Age structure and dynamics of numbers in an island population of bank vole // Acta theriol. V. 20. fasc. 1-14. P. 57-59.
- Grodzinski W., Pucek Z., Ryszkowski L. 1966. Estimation of rodent numbers by means of prebaiting and intensive removal // Acta theriol. V. 11. N 10. P. 297-314.
- Hansson L. 1969. Spring populations of small mammals in central Swedish Lapland in 1964-1968 // Oikos. V. 20. N 2. P. 431-450.
- Ivanter E. V., Osipova O. V. 2000. Population dynamics of the bank vole in the eastern part of its distribution range // Pol. J. Ecol. V. 48. P. 179-195.
- Jensen T. S. 1975. Trappability of various functional groups of the forest rodents *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis* and its application in density estimations // Oikos. V. 26. N 2. P. 136-204.
- Klomp H. 1962. The influence of climate and weather on the mean density level, the fluctuations and the regulation of animal populations // Arch. neerl. zool. V. 15. N 1. P. 343-349.
- Louarn le H. 1974. Demographie des rongeurs forestiers // Ecol. Forest. Paris. P. 343-351.

- Markov G., Bujalska G., Christov L. 1972a. A population of *Clethrionomys glareolus pirinus* on the Vitosha Mountain, Bulgaria. II. Nataly // Acta theriol. V. 17. N 21-31. P. 337-342.
- Markov G., Christov L., Gliwicz J. 1972b. A population of *Clethrionomys glareolus pirinus* on the Vitosha Mountain, Bulgaria. I. Variation in numbers and age structure // Acta theriol. V. 17. N 21-31. P. 327-335.
- Migula P., Gano B., Stepin Z., Bugdal U. 1975. Ocena zageszczenia i prizeplyw energii przez populacjt drobnych ssakow w byczynach wawazu Zaskalskie (Male Pieniny) // Prz. Zool. V. 19. N 4. P. 467-474.
- Myrberget S. 1965. Vekslinger i bestandsstorrelsen hos norske smagnagere I arene 1946-1960 // Medd. Stat. viltundersor. Ser. 2. N 19. S. 1-54.
- Pelican J., Zejda J., Holisova V. 1974. Standing crop estimates of small mammals in Moravian forests // Zool. Listy. V. 23. N 3. P. 197-216.
- Platt A. P. 1968. Differential trap mortality as a measure of stress during times of population increase and decrease // J. Mammal. V. 49. N 2. P. 331-335.
- Petrusewicz K. (ed.). 1983. Ecology of the Bank Vole // Acta theriol. V. 28. N 1. 242 p.
- Pucek Z. 1969. Trap response and removal catches // Acta theriol. V. 14. N 28. P. 403-426.
- Schmidt A. 1975. Populationsdynamik und Okologie der terretriscen Kleinsauger der Naturschutzgebiets Schwarzgerge // Naturschuzdienst Berlin und Brandenburg. Bd. 11. N 2-3. S. 78-93.
- Skar H. J., Hagen P., Ostbye E. 1971. The bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) in South Norwegian Mountain areas // Norw. J. Zool. V. 19. N 2. P. 261-266.
- Skaren U. 1972. Fluctuations in small mammals populations in mossy forests of Kuhmo, eastern Finland during eleven years // Ann. Zool. Fenn. V. 9. N 3. P. 147-152.
- Tanton M. T. 1965. Acorn destruction potential of small mammals and birds in British woodlands // Quart. J. Forest. V. 59. N 3. P. 230-234.
- Tanton M. T. 1969. The estimation and biology of population of the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber) and wood mouse (*Apodemus sylvaticus* L.) // J. Anim. Ecol. V. 38. P. 511-529.
- Tast J., Kalela O. 1971. Comparison between rodent cycles and plant production in Finnish Lapland // Ann. Academ. Sci. Fenn. Ser. A IV. Biol. 186. 14 p.
- Viro P. 1974a. Age structure in population of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreb., 1780) in Northern Finland // Aquilo. zool. T. 15. P. 18-24.
- Viro P. 1974b. Age determination in the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb. 1780, from the roots of the teeth // Aquilo, ser. zool. T. 15. P. 18-24.
- Zejda J. 1964. Development of several populations of the Bank vole *Clethrionomys glareolus* Schreb. in a peak year // Zool. Listy. R. 13. C. 1. S. 15-30.
- Zejda J. 1970. Ecology and Control of *Clethrionomys glareolus* Schreber in Czechoslovakia // Public EPPO. Ser. A. N. 58. P. 101-105.
- Zejda J. 1973. Small mammals in certain forest type groups in southern Moravia // Zool. Listy. V. 20. N 3. P. 1-13.
- Zhigalski O. A. 1993. Factorial analysis of population dynamics in rodents // Pol. Ecol. Stud. V. 18. P. 3-158.

РОСТ ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ В НЕКОТОРЫХ ТИПАХ ЛЕСА СРЕДНЕЙ КАРЕЛИИ

И. Т. КИЩЕНКО, И. В. ВАНТЕНКОВА

Петрозаводский государственный университет

Исследования проводились в средней Карелии (северная подзона тайги). Объектами изучения служили приспевающие (78–85 лет) древостои ельника черничного и сфагнового.

Обнаружено, что первыми (конец мая) трогаются в рост побеги, спустя 1–2 недели появляется молодая хвоя, а через декаду начинается деление клеток камбия ствола. Прирост стволов кульминирует в конце июня – начале июля, побегов и хвои – во второй-третьей декадах июля. Рост побегов заканчивается в конце июля, хвои – во второй, стволов – в третьей декаде августа.

Установлено, что начало роста побегов не зависит от типа леса. Между тем формирование хвои и древесины ствола в лучших условиях местопроизрастания начинается раньше на 5–10 дней и заканчивается также на 5–10 дней позже. Все это приводит к увеличению продолжительности формирования вегетативных органов в ельнике черничном по сравнению с ельником сфагновым на 2–3 недели. Интенсивность роста вегетативных органов в лучших почвенно-грунтовых условиях также возрастает. Все это приводит к увеличению годичного прироста побегов, хвои и стволов на 15–30%.

I. T. KISCHENKO, I. V. VANTENKOVA. GROWTH OF *PICEA ABIES* L. (KARST.) IN SOME FOREST TYPES OF MIDDLE KARELIA

Investigations of spruce growth were carried out in middle Karelia (northern boreal subzone) in spruce forests of *Vaccinium myrtillus* – type and *Sphagnum* – type of 78–85 years old.

It was found that shoots begin to grow first in the end of May. Then 1–2 weeks later young needles appear and in a decade division of trunk cambium cells begins. Trunk accretion culminates at the end of June and beginning of July. Accretions of shoots and needles reach maximum in the second and third decades of July. Growth of shoots ceases at the end of July. Cessation of needle and trunk growth takes place in the second and third decades of August, correspondingly. The longest duration of growth (57–79 days) is characteristic of needles. Growth of shoots and trunks lasts for 52–66 days.

It was established that beginning of shoot growth does not depend on forest type, while growth of needles and trunk wood begins 5–10 days earlier and ceases 5–10 days later under favorable conditions.

All these reasons lead to 2–3 week longer period of vegetative growth in spruce forests of *Vaccinium myrtillus* – type compared to spruce forests of *Sphagnum*-type. Besides, the intensity of vegetative growth increases under favorable soil conditions. All these results in increased annual accretion of shoots, needles and trunks by 15–30%.

Изучению сезонного роста и развития растений, в том числе древесных видов, уделяется большое внимание как в России, так и за рубежом. И это понятно, т. к. познание этих важнейших биологических процессов имеет решающее значение в теории и практике выращивания растений. При этом многие исследователи считают, что без знания ритмики сезонных изменений аборигенных лесообразую-

щих видов невозможно раскрыть существенные стороны их биологии и экологии, а также жизни лесных биоценозов, образуемых ими (Сукачев, 1950; Dietrichson, 1964; Елагин, 1976). Биологическая продуктивность и устойчивость древостоев в конечном итоге зависит от продолжительности и интенсивности роста всех органов дерева.

При этом динамика формирования древесного органического вещества определяется лесорастительными условиями конкретного биогеоценоза. Поэтому выявление особенностей в реакциях различных меристем лесообразующих видов в разных типах леса представляет большой интерес в фундаментальных исследованиях. Сведения о сезонном ходе формирования всех вегетативных органов позволят более эффективно проводить лесохозяйственные мероприятия с целью повышения продуктивности древостоев.

Сезонный рост ели европейской, занимающей 31% лесопокрытой площади в Карелии, ранее не изучался. Тип леса является интегральным показателем, отражающим влияние климата и почвенно-грунтовых условий на интенсивность биопродукционных процессов в лесных фитоценозах (Елагин, 1976). Естественно предположить, что в пределах одной лесорастительной зоны наряду с общими закономерностями, связанными с динамикой погодных условий, сезонный рост ели европейской в различных типах леса характеризуется своими, присущими только ему особенностями.

Материалы и методы

Настоящая работа посвящена изучению продолжительности и интенсивности сезонного роста побегов, хвои и стволов ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) в разных типах леса. Исследования проводились в 2002–2003 гг. в средней Карелии (северная подзона тайги). Объектами исследований служили приспевающие (78–85 лет) древостои ельника черничного (III класс бонитета) и ельника сфагнового (V класс бонитета) (табл. 1).

Закладку пробных площадей и геоботаническое описание лесных фитоценозов проводили по общепринятым методикам (Полевая ..., 1964; Программа ..., 1974). На каждой пробной площади выбирали по 10 учетных деревьев II–III классов роста и развития (по Крафту).

Наблюдения за ростом вегетативных органов проводили по методике А. А. Молчанова и В. В. Смирнова (1967). С помощью линейки измеряли длину побегов второго порядка с юго-западной части кроны на высоте около 2 м с момента набухания почек до заложения зимующих почек через каждые 2–3 дня. Объем выборки по каждому объекту исследований – 25 побегов. Величину суточного прироста определяли как разницу в длине побегов между последующим и предшествующим наблюдениями, деленную на число суток этого периода. Рост хвои изучали на тех же побегах, с тем же временным

интервалом. Объем выборки по каждому виду – 75 хвоинок.

Для изучения сезонного радиального прироста древесины ствола у каждого учетного дерева отбирали высечки древесины на высоте 1, м по методике А. А. Молчанова и В. В. Смирнова (1967). Высечки отбирали через каждые 5 сут. после начала деятельности камбия. Препараты древесины готовили для просмотра при помощи микротомы (Яценко-Хмелевский, 1954). Ширину слоя древесины текущего года измеряли в трех местах с точностью до 1 мкм, используя микроскоп МБМ с микрометром МОВ-1х15.

По результатам наблюдений за ростом вегетативных органов сформировали банк данных, обработанный с помощью рекомендуемых для этих целей методовариационной статистики (Зайцев, 1984). Статистическая обработка материалов наблюдений показала, что при определении среднеарифметической величины прироста побегов показатель точности опыта составляет 3–7%, а коэффициент вариации – 15–30%; хвои – соответственно 2–4% и 10–20%; ствола – 7–9% и 20–35%.

Результаты и обсуждение

Итоги наблюдений, приведенные в табл. 2, показывают, что линейный рост побегов второго порядка ветвления начинается почти одновременно во всех исследуемых типах леса. За годы исследований это явление наблюдалось с 26 по 29 мая. Между тем в худших условиях местопроизрастания рост побегов заканчивается на 6–10 дней раньше. Так, в ельнике черничном прекращение деятельности апикальной меристемы наблюдалось 20–26 июля, а в ельнике сфагновом – 14–16 июля. В связи с этим продолжительность формирования побегов в исследуемых типах леса различается соответствующим образом: в ельнике черничном – 57–60 дней, в ельнике сфагновом – 52–57 дней.

Наряду с этим в лучших экологических условиях усиливается интенсивность роста побегов (рис.). Так, во время кульминации их суточный прирост в ельнике черничном составил – 3,3–3,6 мм, а в ельнике сфагновом – 2,7–2,8 мм (табл. 3). Несмотря на эти различия, основные черты характера кривой, отображающей рост побегов в различных типах леса, остаются неизменными. Увеличение продолжительности и интенсивности линейного прироста побегов ели европейской в более продуктивных типах леса в различных частях ареала отмечалось ранее другими исследователями (Бусарова, 1961; Аникиева, Чертовской, 1972).

Таблица 1. Таксационная характеристика еловых древостоев

Тип леса	Возраст, лет	Состав пород	Высота, м	Диаметр, см	Число стволов на 1 га	Полнота	Запас, м ³	Текущий прирост, м ³	Класс бонитета
Ельник черничный	78	8Е2Б	17	22	1571	0,7	175	5,6	III
Ельник сфагновый	85	7Е2С1Б	15	14	865	0,6	125	3,5	V

Таблица 2. Сроки прохождения некоторых фаз ели европейской на разных этапах онтогенеза

Тип леса	Годы наблюдений	Начало роста			Кульминация прироста			Окончание роста		
		побеги	хвоя	ствол	побеги	хвоя	ствол	побеги	хвоя	ствол
Ельник черничный	2002	26.V	1.VI	Не опр	9-15.VII	16-22.VII	Не опр	20.VII	18.VIII	Не опр
	2003	28.V	3.VI	12.VI	13-19.VII	1-10.VII	27.VI-3.VII	26.VII	21.VIII	25.VIII
Ельник сфагновый	2002	28.V	10.VI	Не опр	12-19.VII	9-15.VII	Не опр	14.VII	10.VIII	Не опр
	2003	29.V	12.VI	20.VI	10-17.VII	8-15.VII	27.VI-3.VII	16.VII	13.VIII	20.VIII

Таблица 3. Некоторые характеристики прироста вегетативных органов ели европейской в разных типах леса

Тип леса	Годы наблюдений	Максимальный суточный прирост, мм			Годичный прирост, мм			Продолжительность роста, сут		
		побеги	хвоя	ствол	побеги	хвоя	ствол	побеги	хвоя	ствол
Ельник черничный	2002	3,6	2,0	Не опр.	73	27	Не опр.	57	79	Не опр.
	2003	3,3	1,5	0,04	61	20	3,3	60	74	70
Ельник сфагновый	2002	2,8	1,9	Не опр.	70	26	Не опр.	52	61	Не опр.
	2003	2,7	1,4	0,03	54	17	3,0	57	57	66

Благодаря продолжительному и интенсивному росту побегов величина их годового прироста в лучших экологических условиях значительно возрастает. Длина побега, сформировавшегося в ельнике черничном, за период наблюдения составила 61-73 мм, а в сфагновом — 54-70 мм (табл. 3).

Исследования показали, что рост хвои по длине в нижней части кроны в отличие от побегов в лучших условиях местопроизрастания начинается раньше, а заканчивается позже, примерно на 10 дней (табл. 2). Так, в ельнике черничном начало роста хвои за годы исследований отмечалось 1-3 июня и заканчивалось 18-21 августа, а в сфагновом — соответственно 10-12 июня и 10-13 августа. Естественно, такие различия приводят к значительному увеличению периода формирования хвои в лучших почвенно-грунтовых условиях. За годы исследований продолжительность роста хвои в ельнике черничном составила 74-79 дней, а в ельнике сфагновом — 57-61 день (табл. 3).

В лучших экологических условиях интенсивность роста хвои также усиливается (рис.). Так, во время кульминации ее суточный прирост в ельнике черничном составил 1,5-2,0 мм, а в

сфагновом — 1,4-1,9 мм (табл. 3). Несмотря на отмеченные различия, и кривые отображающие рост хвои, во всех типах леса имеют одни и те же характерные черты.

Исследованиями установлено, что увеличение продолжительности и интенсивности роста хвои в лучших условиях местопроизрастания приводит к возрастанию ее размеров: длина хвои в ельнике черничном достигала 20-27 мм, а в ельнике сфагновом — 17-26 мм.

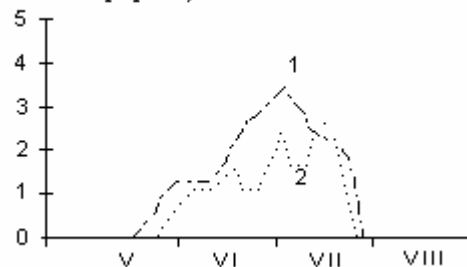
Как показали исследования, формирование древесины ствола на высоте 1,3 м по аналогии с хвоей начинается раньше и заканчивается позже почти на неделю в лучших почвенно-грунтовых условиях (табл. 2). В ельнике черничном функционирование камбия ствола в 2003 г. началось 12 июня, а закончилось 25 августа, а в ельнике сфагновом — соответственно 20 июня и 20 августа. Естественно, сроки данной фазы в этих типах леса в связи с погодными изменениями могут несколько изменяться, но общая закономерность, по-видимому, останется. Так И. С. Мелехов (1948) и В.В. Смирнов (1964) отмечают, что образование древесины ствола в более продуктивных типах леса из года в год начинается раньше на 10-30 дней.

2002 г.

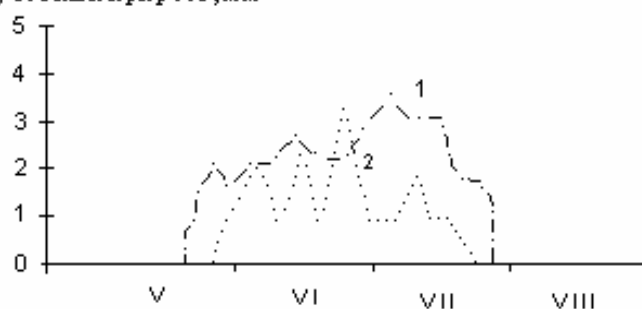
2003 г.

А (побеги)

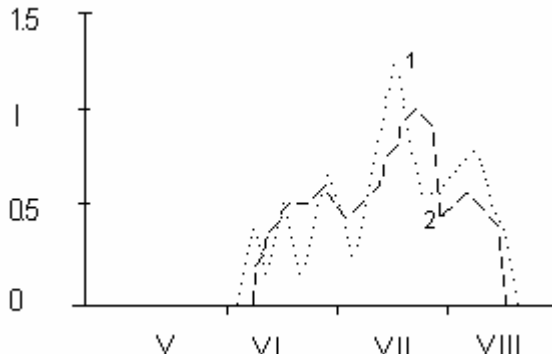
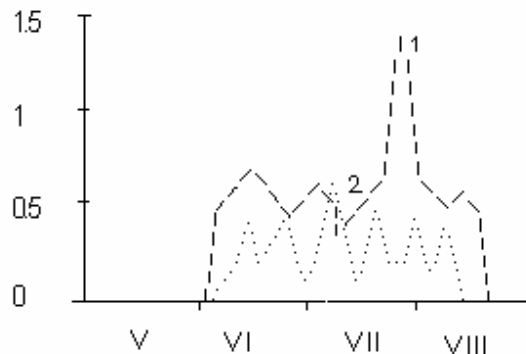
Суточный прирост, мм



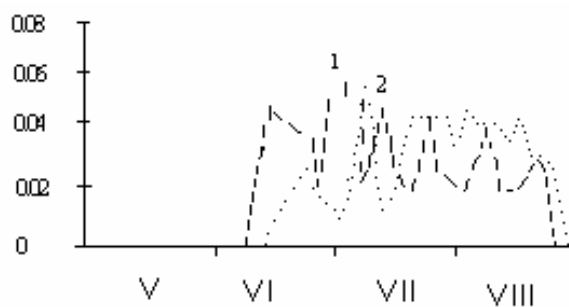
Суточный прирост, мм



Б (хвоя)



В (стволы)



Сезонная динамика суточного прироста вегетативных органов ели европейской в разных типах леса

Вегетативные органы: А – побеги (второй порядок ветвления с юго-западной части кроны на высоте 2 м у деревьев II–III классов роста); Б – хвоя; В – стволы. Типы леса: 1 – ельник черничный, 2 – ельник сфагновый

При этом, как показали исследования многих авторов (Micola, 1950; Елагин, 1976; Leikola, 1969), характер сезонной динамики прироста ствола существенно не изменяется. Интенсивность роста ствола по аналогии с побегами и хвоей с улучшением почвенного плодородия возрастает (Харитонович, 1955; Вомперский, 1968; Молчанов, 1970).

Данные рис. наглядно свидетельствуют о том, что с увеличением продуктивности древостоя возрастает интенсивность формирования древесины ствола. Например, во время кульминации суточный радиальный прирост ствола достигал в ельнике черничном 40 мкм, а в ельнике сфагновом 30 мкм (табл. 3).

Увеличение продолжительности и интенсивности деления клеток камбия в более благоприятных почвенно-грунтовых условиях приводит к возрастанию годичного радиального прироста стволов. Так, ширина годичного ствола за период наблюдений в ельнике черничном составляла 3,3, а в ельнике сфагновом — 3 мм. Все обнаруженные различия оказались достоверными.

Как известно, тип леса характеризуется комплексом экологических факторов, отражая климатические, эдафические и орографические условия. Таким образом, обнаруженные различия в сезонном росте вегетативных органов ели европейской в разных типах леса одного климатического района являются следствием влияния специфических почвенно-грунтовых условий.

Выводы

Изучение особенностей сезонного роста побегов, хвои и стволов *Picea abies*, произрастающей в условиях ельника черничного и ельника сфагнового в средней Карелии (северная подзона тайги), позволяет отметить следующее.

Выявлены сходство и различия в ростовых процессах деревьев изучаемого вида в разных типах леса. Рост вегетативных органов надземной части дерева происходит в определённой последовательности. Первыми (конец мая) трогаются в рост побеги, спустя 1-2 недели появляется молодая хвоя, а через декаду начинается деление клеток камбия ствола. Прирост стволов кульминирует в конце июня-начале июля, побегов и хвои — во второй-третьей декадах июля. Рост побегов заканчивается в конце июля, хвои — во второй, стволов — в третьей декадах августа. Наибольшая продолжительность роста характерна для хвои — 57-79 дней, у побегов и стволов она составляет 52-66 дней.

Установлено, что начало роста побегов не зависит от типа леса. Между тем формирование хвои и древесины ствола в лучших условиях местопроизрастания начинается на 5-10 дней

раньше. В этих же древостоях процессы роста заканчиваются на 5-10 дней позже. Все это приводит к увеличению продолжительности формирования вегетативных органов в ельнике черничном по сравнению с ельником сфагновым на 2-3 недели. Интенсивность роста вегетативных органов в лучших почвенно-грунтовых условиях также возрастает. Все это приводит к увеличению годичного прироста побегов, хвои и стволов на 15-30%.

Литература

- Аникиева В. А., Чертовской В. Г. 1972. О сезонном росте древесных пород на вырубках средней подзоны тайги // Некоторые вопросы типологии леса и вырубок. Архангельск. С. 171-213.
- Бусарова Е. И. 1961. Влияние некоторых факторов среды на рост ели и сосны в заболоченных типах леса // Лесное хозяйство. № 5. С. 11-14.
- Вомперский С. Э. 1968. Биологические основы эффективности лесоосушения // Рост древостоев в связи с важнейшими факторами среды осушаемых торфяных почв. М.: Наука. 312 с.
- Зайцев Г. Н. 1984. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. 424 с.
- Елагин И. Н. 1976. Сезонное развитие сосновых лесов. Новосибирск. 230 с.
- Мелехов И. С. 1948. Влияние пожаров на лес. М.; Л., 124 с.
- Молчанов А. А. 1970. Изменчивость ширины годичного кольца в связи с изменением солнечной активности // Формирование годичного кольца и накопление органической массы у деревьев. М. С. 7-50.
- Молчанов А. А., Смирнов В. В. 1967. Методика изучения прироста древесных растений. М. 5 с.
- Полевая геоботаника. 1964. М.: Изд-во АН СССР. Т. 3. 530 с.
- Программа и методы биогеоэкологических исследований. 1974. М. 404 с.
- Смирнов В. В. 1964. Сезонный рост главных пород. М. 167 с.
- Сукачев В. Н. 1950. Стационарное изучение растительности. Землеведение // Бюлл. Московского общества испытателей природы. Новая сер. М. Т. III (XLIII). С. 219-225.
- Харитонович Ф. Н. 1955. Сезонный прирост у древесных пород в насаждениях Велико-Анадольского леса // Науч. зап. Днепропетровского ун-та. Харьков. № 48. С. 93-104.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1954. Основы и методы анатомического исследования древесины. М. 338 с.
- Dietrichson J. 1964. Proveniensproblemat belyst ved studies av vekstrytme og klima // Meddelelser fra det Norske skogsforssvesen. Bd. 19. N 5. P. 23-32.
- Leikola M. 1969. The influence of factors on the diameter growth of forest trees // Äcta For. Fen. V. 92. 144 p.
- Micola P. 1950. On variation in tree growth and there significance to growth studies // Comm. Inst. For. Fenn. № 38. P. 126-131.

ГИС-АНАЛИЗ ФАКТОРОВ ТЕРРИТОРИАЛЬНОГО РАЗМЕЩЕНИЯ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*) В МОЗАИЧНОМ ЛАНДШАФТЕ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

**А. В. КОРОСОВ¹, Ю. М. МАТРОСОВА¹, С. В. БУГМЫРИН²,
В. С. АНИКАНОВА², Л. А. БЕСПЯТОВА²**

¹Петрозаводский государственный университет

²Институт биологии Карельского научного центра РАН

На основании материалов 13-летних исследований на юге Карелии проведена оценка влияния 15 факторов среды на территориальное размещение рыжей полевки в мозаичном ландшафте, нарушенном многолетними рубками. В зависимости от фазы динамики численности и сезона учтенный набор факторов на 40–80% определяет уровень численности зверьков в разнообразных местообитаниях. Рыжая полевка привязана к лесам с преимущественным участием березы, где находит благоприятные кормовые и защитные условия. Скальные сосняки и переувлажненные депрессии рельефа полевки избегают. С помощью ГИС-технологии получены оценки численности рыжей полевки в разные годы и сезоны для всей изученной территории.

**A. V. KOROSOV, Yu. M. MATROSOVA, S. V. BUGMYRIN, V. S. ANIKANOVA,
L. A. BESPYATOVA. THE ANALYSIS OF FACTORS AFFECTING TERRITORIAL
DISTRIBUTION OF BANK VOLE (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*) IN MOSAIC
LANDSCAPES OF SOUTHERN KARELIA**

Based on the materials of thirteen-year investigations carried out in the south of the Republic of Karelia there have been estimated the effects of 15 environmental factors on the territorial distribution of bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in mosaic landscape disturbed by many years' felling. Depending on the phase of population dynamics and season, included set of factors by 40-80% determines the number of bank vole in different habitats. The bank vole prefers forests with birch domination, where it is able to find favorable food and safety conditions. Rocky pine forests and wet relief depressions are avoided by bank voles. The number of bank vole in different years and seasons was estimated on the studied area using GIS-technology.

Территориальное размещение животных в целом соответствует размещению факторов среды, важных для поддержания их жизни и размножения. Известно, что в центре ареала рыжие полевки находят благоприятные для жизни условия в лиственных и смешанных лесах (Ивантер, 1975; Европейская ..., 1981). Судя по индексу верности биотопу (Курхинен и др., 2006), градация предпочитаемых местообитаний в Карелии такова: зарастающие вырубки (+0,49), спелые лиственные и смешанные леса (+0,18), граница леса и луга (0), ельники травяно-зеленомошные (–0,03), сосняки-зелено-

мошники (–0,11), мелколесье (–0,23), сосняки лишайниковые (–0,64). Стойкое сохранение биотопических предпочтений прослеживается на разных фазах динамики численности, хотя к концу сезона размножения отмечается выселение зверьков в менее благоприятные станции (Ивантер, 1975). К важным факторам распространения относится и кормовой: урожаи семян березы, хвойных и ягоды (Ивантер, 1976). Эту картину важно дополнить оценками роли других характеристик среды, включая орографические и фенологические. Необходимо рассмотреть вопрос о возможной смене предпочтений в разные

сезоны (места обитания на зимовке и во время летнего размножения) и на различных фазах динамики численности.

Исследовать вопросы территориальной динамики биосистем удобнее с помощью картографических методов, для которых имеются эффективные компьютерные средства — ГИС (Коросов, Коросов, 2006). Их главное достоинство заключается в возможности собирать информацию с любых точек электронных карт распространения факторов среды и оценок численности животных и в автоматическом режиме формировать базы данных, доступные для многомерных (регрессионного, факторного, компонентного) методов обработки. Результатом анализа такого рода может быть численное выражение зависимости животных от условий существования, которое позволяет (помимо теоретического интереса) экстраполировать расчетные значения численности на всю изучаемую территорию и получать оценки абсолютной численности вида, необходимые для зооценотических исследований (в первую очередь для исследования системы хозяин–паразит).

Цель работы состоит в определении роли отдельных компонентов среды в территориальном размещении населения рыжей полевки на разных фазах жизненного цикла.

Материалы и методы

Работы выполнялись в 1994–2007 гг. на территории площадью 9 км² (окрестности д. Гомсельга Кондопожского района Карелии, стационар КарНЦ РАН). Животных отлавливали давилками в разнообразных местообитаниях, обрабатывали по стандартной методике (Коросов, 1994). Размер одной линии ловушек обычно составлял 25 или 50 шт.; в августе 2002 и 2003 гг. отловы проводились в серию из 33 линий по 6 давилок. Всего было поставлено 276 линий, отработано 28218 давилко-суток (д-с), отловлено 727 особей рыжей полевки. Геоботанические описания факторов среды выполнялась в июле–августе 2002 и 2003 гг. в соответствии с общепринятыми методиками (Суслова, Егорова, 2001) в 223 точках территории. Кроме того, были составлены карты расположения сплошных снеговых полей разной мощности по итогам съемки изучаемого участка весной, 28.04 и 29.04.2004. На маршруте поля наносили на лист с распечаткой космического снимка, затем их контуры переводили в электронный формат. Для определения высоты местности на основе топографических карт масштабом 1:50000 строили электронные карты с выделами примерно равных высот между горизонталями с шагом 10 м (40–50...110–120 м); в базе данных

каждому выделу приписывали среднее значение (45, 55...115 м). Высоты точек местности считывались в автоматическом режиме в базу данных. На основе значений абсолютной высоты рассчитывался показатель «выпуклости рельефа» («возвышенность») — разность между высотой местности в некоторой точке и средней высотой четырех соседних с ней точек, отстоящих от нее на 100 м по четырем сторонам света. Вся полученная информация была привязана к топографическим картам и переведена в формат электронных тематических карт среды MapInfo (Коросов, Коросов, 2006). Всего было построено пять электронных слоев: карта основных топографических компонентов (озера, реки, дороги и пр.), карта локализации участков геоботанических описаний, карта высотных выделов, карта снеговых полей, карта расположения линий давилок. Кроме того, была использована и обновлена построенная ранее карта биотопических выделов, основанная на анализе топографической карты, аэрофотоснимка, космического снимка и хорошего знания местности (Коросов и др., 2003). Новая карта биотопов содержит 219 выделов, непосредственно примыкающих к каждой точке, где оценивались геоботанические характеристики. Карты биотопических выделов позволили распространить точечные описания на всю территорию каждого выдела, т.е. привязать к выделу численные показатели. В итоге все объекты всех электронных карт были снабжены частными базами данных, содержащими информацию об их свойствах. Важная техническая задача состояла в объединении частных картографических баз данных в общую таблицу, доступную для количественной обработки.

Формирование баз данных

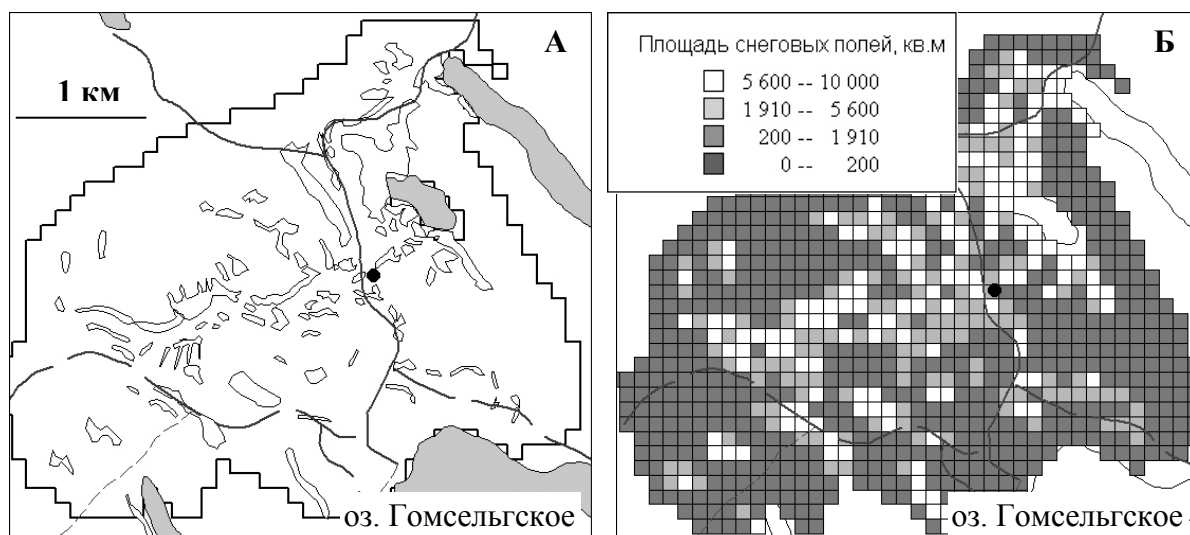
Объединение разнородной эколого-географической информации (обобщение нескольких слоев карт) выполнялось с помощью известного картографического приема — создания регулярной сети квадратных выделов с последующим присваиванием каждому такому выделу характеристик объектов, находящихся на других картах в том же месте.

Карта изучаемой территории была разбита на сеть из 904 ячеек размером 100*100 м (рис. 1). Выбранная нами площадь элементарной ячейки (1 га) примерно равна площади индивидуального участка рыжих полевок (Никитина, 1980), т.е. представляет собой единицу территории, где зверек кормится, которую хорошо знает и может выбрать в качестве участка обитания или уйти с нее. По этой причине дробление территории на более мелкие ячейки не имеет смысла, а при их укрупнении произойдет

исключение с карт небольших местообитаний, площадь которых хотя и достаточна для обитания здесь животных, но целиком поглощается ячейкой. Таковы, например, перелески (лиственное мелколесье на лугах), где наблюдается скопление рыжей полевки, но которые не будут представлены на крупноячейковых картограммах. Этим приемом все карты, имеющие плавные контуры биотопических выделов, рои точек описаний или линии давилок, были превращены в генерализованную растровую (ячейковую) карту, в определенном смысле огрубляющую исходную информацию (рис. 1), но дающую возможность организовать регулярный сбор информации со всех подготовленных карт.

В каждую из ячеек картограммы методами ГИС считывались значения характеристик объектов других карт, над которыми эти ячейки находились. Каждой ячейке была приписана строчка данных, состоящая из 14 следующих

переменных: доля сосны в составе древостоя (в таблицах обозначается как S, Сосна, %), доля ели (Е, Ель, %), доля березы (В, Береза, %) доля осины (Os, Осина, %), доля ольхи (Ol, Ольха, %), доля ивы (Iv, Ива, %), средний возраст древостоя (Age, Возраст, лет), сомкнутость крон (Den, Сомкнутость, %), средняя высота древостоя (Hd, Высота деревьев, м), общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (PPg, Покрытие травой, %), общее проективное покрытие мохово-лишайникового яруса (PPm, Покрытие мхом, %), площадь полей снега на участке 1 га (Snow, Снег, кв. м), высота над уровнем моря (Hum, Высоты, м), локальные возвышенности рельефа (Top, Возвышенности, м). Так была сформирована исходная матрица переменных среды размером 14 столбцов ($j = 1, 2, \dots, m$) на 905 строк ($i = 1, 2, \dots, n$). Эта таблица использовалась для анализа взаимной зависимости факторов.



	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P
1	Descri	N	S	E	B	O	Ol	Iv	Age	Den	Hd	PPg	PPm	Hum	Top	Ssnow
2	C31	0.7	0	10	10	60	20	0	30	85	7	70	5	95	3.3	0
3	C31	2	0	10	10	60	20	0	30	85	7	70	5	95	3.3	0
4	C32	0.7	0	10	10	60	20	0	30	85	7	70	5	85	-4	0
5	C32	2	0	10	10	60	20	0	30	85	7	70	5	85	-4	0
6	D31	0.7	0	0	70	0	0	30	20	65	4	60	3	85	-5	0
7	D31	2	0	0	70	0	0	30	20	65	4	60	3	85	-5	0
8	F21	4.5	0	0	0	0	0	0	4	50	4	50	5	85	-3	508
9	F22	4.5	0	0	0	0	0	0	4	50	4	50	5	85	-3	66.3
10	F23	4.5	0	0	0	0	0	0	4	50	4	50	5	85	-2	3138
11	F25	27	10	10	80	0	0	0	2	50	16	50	5	95	5.6	0

В

Рис. 1. Превращение векторной карты расположения сплошных полей снега (А) в картограмму показателя «площадь снеговых полей на площадках 10000 кв. м» (Б) и фрагмент соответствующей базы данных по отловам осенью в годы пика (В)

Сбор информации по отловам животных осуществлялся следующим образом. Для каждой из 276 работавших линий давилок были рассчитаны характеристики численности рыжей полевки (N , число экз./ 100 д-с). Эти данные объединялись (но не усреднялись) в шесть отдельных таблиц, в которых были сгруппированы отловы, соответствующие двум сезонам (весна и осень) и трем фазам динамики численности: депрессия (1996, 2000, 2004 гг.), рост (1995, 1997, 1998, 2001, 2002 гг.), пик (1999, 2003, 2007 гг.): весна–депрессия, осень–депрессия ... осень–пик. Затем эти значения численности приписывались тем ячейкам картограммы, которые они пересекали. Линия из 25 давилок имеет длину около 125 м и пересекает 2-3 ячейки, линия из 50 (250 м) — 3-4 ячейки. В разные годы и сезоны использовалось различное число линий, поэтому число ячеек, содержащих оценки численности для разных групп «сезон–фаза», было различным в разные периоды учета. Например, весной на фазе депрессии популяции отловы велись в 24 линии, полученные оценки численности были переданы в 65 ячеек картограммы (минимальные объемы отловов); отлов осенью на фазе роста вели в 62 линии, полученные оценки были приписаны 139 ячейкам картограммы. Так формировались таблицы с данными для расчетов зависимости численности от факторов среды: они содержали по 15 полей (14 факторов плюс численность) и разное число строк (соответствующих ячейкам картограммы).

Для обработки материалов применили метод главных компонент, факторный анализ, многофакторный дисперсионный анализ и множественную регрессию (Лоули, Максвелл, 1967; Коросов, 1996; Коросов, Горбач, 2007); расчеты выполняли в среде пакетов MapInfo, Excel, StatGraphics.

Результаты и обсуждение

В статистическом плане изучение зависимости комплекса характеристик биоты от комплекса переменных среды обитания является типичной задачей для метода канонических корреляций (Джефферс, 1981). Однако стандартные пакеты (StatGraphics, Statistica) при построении исходной матрицы данных для этого анализа ограничивают величину выборки, ориентируясь на переменную с минимальным набором значений. В нашем случае объемы учета животных в некоторые годы были невелики и полученная объединенная матрица оказалась неоправданно небольшой и малоинформативной. По этой причине был выполнен детальный поэтапный ана-

лиз переменных среды, численности животных и их корреляций.

Соотношения биотопических характеристик

Мозаичный ландшафт района исследований, сформированный за длительную историю сельскохозяйственного освоения территории, предоставляет мелким млекопитающим широкий спектр условий существования (табл. 1) в биотопах самого разного качества: от лугов, болот и голых вырубков до спелых сосняков и ельников (табл. 2). Перед анализом зависимости населения животных от изученных факторов важно разобраться со структурой взаимозависимостей самих факторов и выделить ведущие направления их сопряженной изменчивости. Первое впечатление складывается при анализе матрицы коэффициентов парной корреляции (табл. 3). Из-за большого объема выборки значимыми оказываются корреляции на уровне $r = 0,1$, но наш опыт говорит о том, что содержательную экологическую интерпретацию могут иметь коэффициенты не ниже уровня $r \approx 0,3$. Наиболее тесные зависимости ($r > 0,5$) наблюдаются между возрастом (Age), высотой древостоя (Hd) и сомкнутостью крон (Den), а также между долей сосны (S), возрастом насаждений (Age) и проективным покрытием мхов (PPm). Первое направление сильной сопряженной изменчивости выражает факт присутствия на территории разновозрастных лесонасаждений, второе противопоставляет спелые сосняки-зеленомошники вторичным лесам, появившимся после вырубки. Менее сильное, но аналогичное направление отделяет спелые ельники-зеленомошники (E, Hd, PPm) от вторичных лесов и открытых стадий, старые березняки (B, Den) и осинники (Os, Den) от молодняков. В отдельную группу выделились особенности рельефа (Hum, Top) — высокие и «выпуклые» компоненты местности противопоставляются низинным ($r_{Hum, Top} = 0,46$). Все эти тенденции вполне очевидны, и обращает на себя внимание лишь относительно невысокий уровень корреляции между факторами. Причина, видимо, состоит в том, что структура растительных ассоциаций окрестностей Гомсельги не соответствует естественной, коренные леса сильно трансформированы рубками. Спелые сосняки сохранились лишь на труднодоступных гребнях скальных выходов и на озах, заболоченные и пока еще не вырубленные ельники — на удалении от дорог, а остальная территория покрыта фитоценозами разных стадий сукцессии почти независимо от типа почв, степени ее дренированности и богатства. Все это смазывает карти-

ну территориальных корреляций между биотопическими факторами.

Таблица 1. Статистическое описание (средняя, стандартное отклонение, пределы, $n = 904$) факторов среды на всех ячейках картограммы

	Сосна	Ель	Береза	Осина	Ольха	Ива	Возраст	Сомкнутость	Высота деревьев	Покров травой	Покров мхами	Высота местности	Выпуклость	Снег
M	13,3	5,5	36,3	19,4	2,0	2,7	28,3	42,5	13,0	62,1	23,4	78,5	-0,2	910
<i>S</i>	27,2	17,6	31,5	24,8	9,2	7,9	22,1	26,2	9,4	21,8	28,3	14,5	4,4	1891
<i>Min</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	55	-13	0
<i>Max</i>	100	100	100	100	100	30	100	85	35	100	95	115	16	10000

Таблица 2. Площадь биотопов на изученной территории

Биотоп	Площадь, км ²	%
Луг	1,2	13
Перелесок	0,6	7
Вырубка свежая	0,05	1
Вырубка молодая	0,4	4
Молодняк	2,0	22
Лиственный лес	2,2	24
Смешанный лес	1,5	17
Сосняк	0,6	7
Ельник	0,3	3
Болото	0,2	2
<i>Всего</i>	9,0	100

Таблица 3. Коэффициенты корреляции между значениями факторов среды ($n = 904$), приписанных ячейкам картограммы (обозначения факторов см. выше)

S	-0,02	-0,27	-0,24	-0,11	-0,17	0,53	0,08	0,27	-0,04	0,52	0,00	0,15	0,04
	E	-0,22	-0,10	-0,06	-0,11	0,29	0,25	<u>0,30</u>	-0,06	<u>0,36</u>	0,03	0,02	-0,01
		B	0,04	-0,04	<u>0,39</u>	0,04	<u>0,32</u>	0,19	-0,26	-0,21	0,23	-0,06	0,05
			Os	0,04	-0,24	0,20	<u>0,36</u>	0,32	-0,24	-0,09	0,04	-0,06	0,07
				OI	-0,07	-0,04	-0,02	0,04	-0,22	-0,11	0,00	0,04	0,04
					Iv	-0,20	-0,04	<u>-0,35</u>	0,05	-0,21	0,22	0,00	-0,02
						Age	<u>0,48</u>	0,74	-0,22	<u>0,39</u>	-0,06	0,08	0,15
							Den	0,50	<u>-0,32</u>	0,21	0,13	-0,01	0,11
								Hd	-0,40	0,17	-0,08	0,00	0,10
									PPg	-0,11	-0,05	0,00	-0,03
										PPm	-0,01	0,11	-0,01
											Hum	<u>0,46</u>	-0,13
												Top	-0,07
													Snow

С целью контрастирования структуры взаимосвязей характеристик среды выполнены компонентный и факторных анализы. Оба этих метода «расслаивают» матрицу корреляций между переменными в форму набора факторных нагрузок, в обобщенном виде выражают сопряженную изменчивость исходных переменных. Отдельному направлению изменчивости соответствует один вектор факторных нагрузок. Сильно коррелирующие переменные обретают в векторе большие значения нагрузок ($u > 0,7$). Различие между методами состоит в том, что компоненты не коррелируют, т.е. векторы нагрузок выражают строго независимые направления изменчивости переменных. Поскольку в факторном анализе выполняется поворот осей главных компонент с условием максимизации больших нагрузок и обнуления небольших (в стремлении максимально контрастировать группы зависимых переменных), полученные факторы могут коррелировать друг с другом. В этом случае факторные нагрузки выражают более «естественные» группы переменных среды, но зачастую взаимозависимых. (Заметим, что факторные нагрузки используются как коэффициенты в формулах расчета значений главных компонент и факторов для каждого изученного объекта, это «новые, обобщенные характеристики» объектов.)

Используемые методы несколько по-разному представили структуру корреляций между переменными среды изучаемой территории (табл. 4). Первая компонента и первый фактор представлены общей группой наиболее тесно взаимосвязанных признаков: Возраст ($u = 1,00$ и $u = 0,85$), Сомкнутость (0,77 и 0,96), Высота деревьев (0,98 и 1,00). С меньшими положительными нагрузками к ним примыкают доля осины в древостое (Осина, 0,38 и 0,74), Доля сосны в древостое, Покрытие мхами, а с отрицательными — Покрытие травой (–0,53 и –0,62) и Доля ивы (Ива, –0,46 и –0,62). Эта компонента и фактор отчетливо противопоставляют все облесенные территории открытым, т.е. явно выявляют сукцессионный ряд фитоценозов. Если значения первой компоненты или фактора нанести на карту, мы получим картограмму стадий сукцессии или степени «облесенности» территории (рис. 2). На карте хорошо проявляются луга (белая заливка ячеек), старые ельники и сосняки на севере и северо-западе площадки (интенсивная серая заливка), разновозрастные зарастающие вырубki и лиственных леса (градации серого). Остальные компоненты и факторы не совпадают.

Вторая по мощности (15% от общей дисперсии) главная компонента учитывает отсутствие березы (–1,00), осины (–0,60), ольхи (–0,24), ивы (–0,46), низкую сомкнутость (–0,55), наличие сосны (0,72), ели (0,30), травы (0,57) и мхов (0,65) (табл. 4). Такую компоненту можно понять как «не лиственные, не березовые фитоценозы». Если на картограмме более интенсивным тоном отображать минимальные значения компонент, то получится обратная картина, а именно — распространение «березовых лесов» (рис. 3, А); луга, сосняки и ельники получают белую заливку, чистые березовые леса — темно серую. Факторный анализ поворачивает вторую компоненту в сторону максимизации роли сосны (1,00), покрытия мхами (0,74) и возраста древостоя (0,61) (табл. 4, графа Фактор, 2), поэтому второй фактор представляет собой «сосняки». Сопоставляя картограммы второго фактора (рис. 3, В) с картограммой доли сосны в древостое (рис. 3, Г), можно увидеть их сильное сходство. Прочие компоненты и факторы выявляют сходные явления, но не совпадают по номерам.

Третья компонента может быть названа «депрессии рельефа», или «понижения», поскольку переменные «высота местности» и «выпуклость рельефа» имеют в ней большие отрицательные факторные нагрузки (–1,00 и –0,88) (табл. 4). Эту же пару, но с положительными нагрузками («холмы») выявляет четвертый фактор (1,00 и 1,00); картограммы этих компоненты и фактора четко вписываются в изолинии горизонталей.

Четвертая компонента описывает невысокий вклад в общую изменчивость комплекса признаков (9% от дисперсии) (табл. 4). В ней противопоставляются заросли ольхи (1,00) и осины (0,68) на локальных возвышениях (0,90), но без ивы (–0,88) и березы (–0,68). Эти фитоценозы ассоциируются с перелесками на лугах и на молодых вырубках в северной части района, на склонах северной экспозиции. Аналогичную, но инвертированную и более контрастную структуру имеет третий фактор, который может быть назван «березово-ивовое мелколесье», в большей мере выраженное на молодых вырубках в юго-восточной части района.

Пятая компонента из-за диспропорции нагрузок между долей сосны и долей ели в древостое (0,73 и –1,00) можно назвать «сосняки без ели и со снегом» (0,64). Пятый фактор выражает обратную корреляцию: это — «ельники без снега» (нагрузка для ели 1,00, для снега –0,45) (табл. 4).

Таблица 4. Факторные нагрузки значимых ($S^2 > 1$) компонент и факторов, полученных при обработке матрицы 15 переменных среды для 904 ячеек картограммы (нормированы на максимальное значение в данном векторе) и коэффициенты корреляции между факторами

	Компоненты						Факторы					
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
Сосна	0,57	0,72	-0,34	-0,25	0,73	0,17	0,11	1,00	-0,17	0,10	-0,19	-0,07
Ель	0,49	0,30	-0,12	-0,11	-1,00	-0,71	0,27	0,17	-0,08	-0,08	1,00	0,00
Береза	0,03	-1,00	-0,32	<u>-0,68</u>	0,18	-0,05	0,47	-0,27	0,90	0,07	-0,24	0,04
Осина	0,38	<u>-0,60</u>	0,44	<u>0,68</u>	-0,27	0,77	0,74	-0,53	-0,48	0,10	-0,24	-0,06
Ольха	0,00	-0,24	0,22	1,00	0,55	-1,00	-0,08	-0,09	-0,13	0,03	-0,06	1,00
Ива	-0,46	-0,44	-0,58	-0,88	0,09	-0,34	-0,26	-0,09	1,00	0,10	-0,01	-0,08
Возраст	1,00	0,08	-0,07	-0,27	0,20	0,15	0,85	<u>0,61</u>	-0,12	-0,04	0,03	-0,03
Сомкнутость	0,77	-0,55	-0,13	-0,26	-0,28	0,08	0,96	0,03	0,21	0,06	0,16	-0,03
Высота	0,98	-0,27	0,17	0,01	0,00	0,04	1,00	0,25	-0,18	-0,11	0,07	0,14
Покрывтне травой	-0,53	0,57	-0,02	-0,30	-0,26	<u>0,64</u>	<u>-0,62</u>	-0,01	-0,17	-0,02	-0,03	<u>-0,63</u>
Покрывтне мхами	<u>0,62</u>	<u>0,65</u>	-0,31	-0,19	-0,07	-0,25	0,20	0,74	-0,17	0,06	0,42	-0,06
Высота места	-0,03	-0,35	-1,00	0,55	-0,13	0,21	0,09	-0,08	0,32	1,00	0,06	-0,02
Выпуклость	0,09	0,12	-0,88	0,90	0,18	0,27	-0,04	0,23	-0,11	1,00	-0,04	0,07
Снег	0,19	-0,12	0,31	-0,45	<u>0,64</u>	0,12	0,22	0,21	0,09	-0,38	-0,45	0,07
Дисперсия, %	22	15	12	9	8	7	28	16	10	8	6	5
Матрица корреляций												
Ф1							0,39	-0,16	-0,01	0,23	0,30	
Ф2							-0,42	0,03	0,45	-0,08		
Ф3								0,23	-0,27	-0,04		
Ф4									0,07	0,03		
Ф5										-0,09		
Ф6												

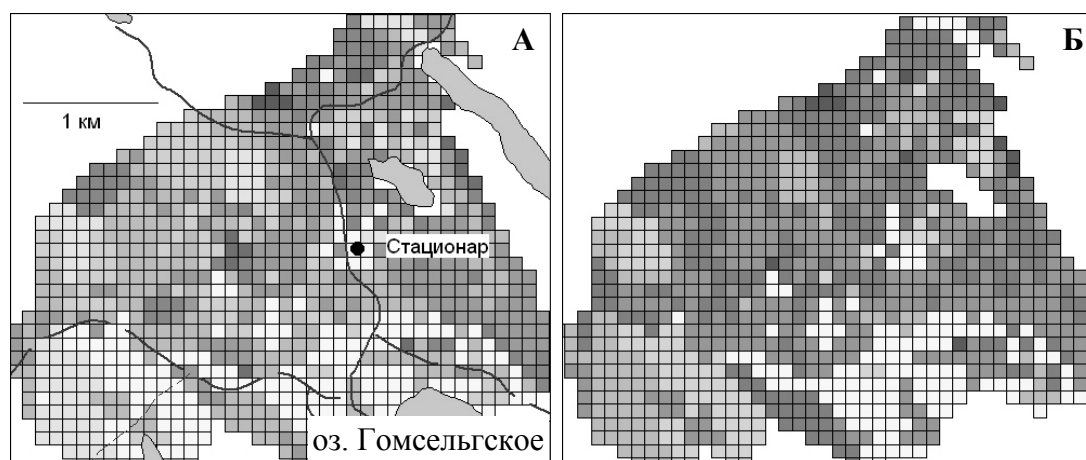


Рис. 2. Картограммы значений первой главной компоненты (А) и первого фактора (Б); более интенсивной заливкой выражена большая степень «облесенности» территории

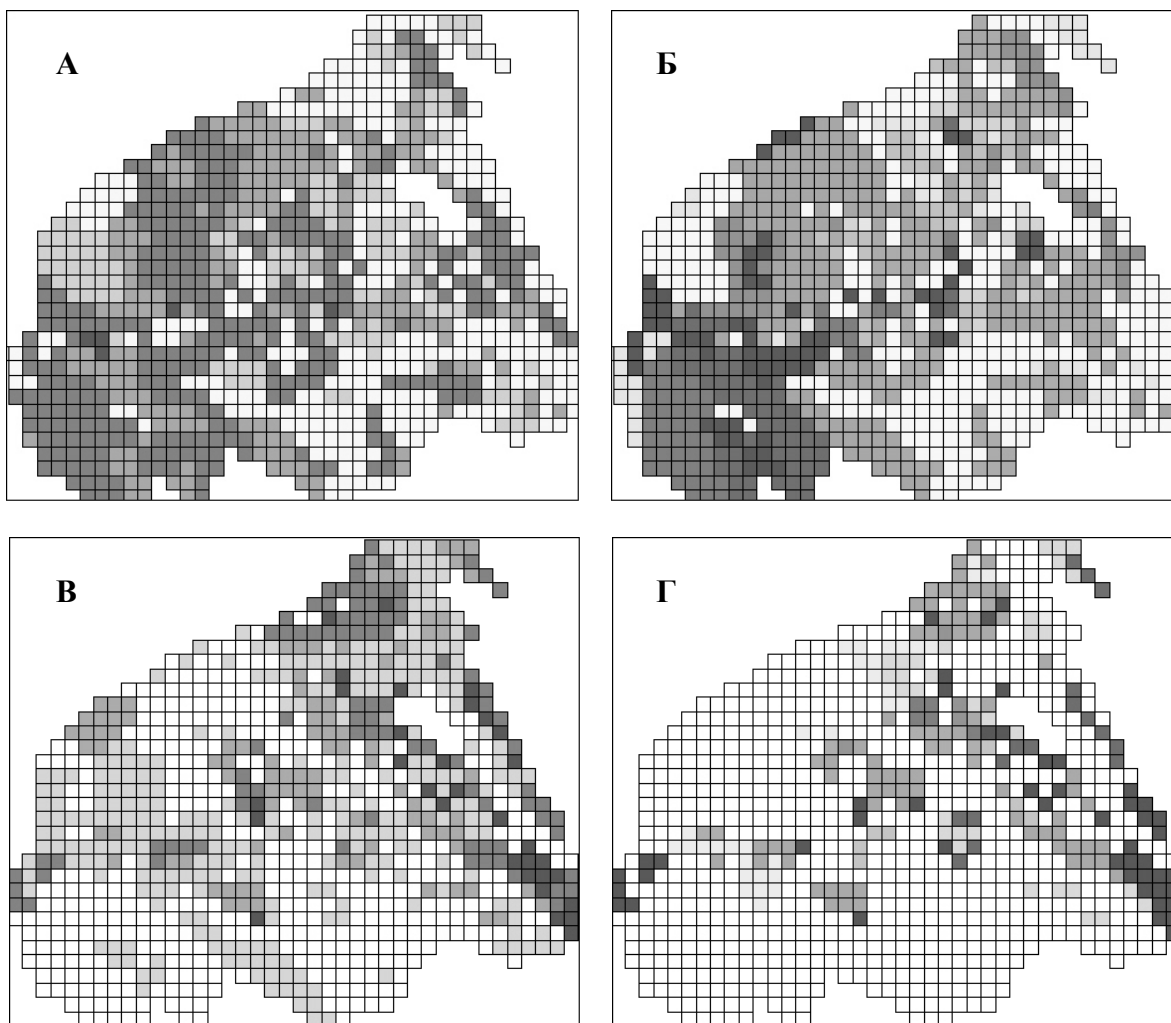


Рис. 3. Картограммы отрицательных значений второй главной компоненты, выражающей распространение «лиственных, преимущественно березовых лесов» (А), переменной «Доля березы в древостое, %» (Б), третьего фактора «Сосняки» (В) и переменной «Доля сосны в древостое, %» (Г)

При сравнении этих двух методов создается впечатление, что результаты факторного анализа имеют более конкретный характер: если ориентироваться на немногие значимые факторные нагрузки, то интерпретировать (назвать) фактор легче, чем компоненту. Однако упрощение таблицы факторных нагрузок не приводит к более транспарантному отображению корреляционной структуры взаимоотношений изучаемых переменных. Преобразование компонент в факторы связано с «перекачиванием» корреляционной изменчивости из одного фактора в другой, при этом происходит параллельное изменение факторных нагрузок в разных факторах. Например, участие «Доли сосны в древостое» в первой и второй компоненте оценивается значениями 0,57 и 0,72 (табл. 4, компоненты 1 и 2). Факторный анализ усилил это различие в разных факторах до уровня 0,11 и 1,00 (табл. 4, факторы 1 и 2); то же произошло с весами других переменных. Из-за этого взаимодействия

между исходно разными направлениями изменчивости (учтенными компонентами) «повернутые» факторы стали коррелировать между собой ($r_{\phi 1.2} = 0,39$). На наш взгляд, интерпретировать взаимозависимые факторы существенно сложнее, нежели независимые компоненты, и в дальнейшем изложении мы будем ориентироваться на результаты компонентного анализа.

Связь полевых с переменными среды

Практика показывает, что попытки проанализировать биотопические приоритеты мелких млекопитающих безотносительно от популяционной динамики оказываются несостоятельными (Проскурина, Кривошеева, 1989): численность этих эфемерных видов в значительной степени определяется этапом репродуктивного цикла (сезоном года и фазой популяционной динамики) и непосредственно не пропорциональна выраженности факторов среды. Другое дело, если

анализируются учеты в один сезон и на одной фазе динамики численности, т.е. при соблюдении «равенства прочих условий». Тогда текущий уровень численности животных в том или ином биотопе правомочно рассматривать как характеристику степени удовлетворения их биологических потребностей в данном местообитании. В это случае открывается возможность исследовать основные факторы территориального перераспределения особей и по локальным характеристикам численности животных восстановить общую картину их пространственного размещения на более обширной территории (Коросов, Фомичев, 1999).

Многолетние данные по отловам рыжей полевки были объединены в шесть блоков, соответствующих разным фазам популяционного цикла и сезонам года. При общей численности 4.3 экз. / 100 д-с диапазон варьирования значений в разных линиях составил 0–37,1, а по средним оценкам в разные периоды — 0,4–11,1 (табл. 5), т.е. говорить о выравнивании обилия полевки во времени и в пространстве не приходится. Региональные механизмы временной динамики численности полевки изучены ранее (Коросов, Зорина, 2007). Общий характер биотопического размещения животных также установлен (Коросов и др., 2003). Задача дальнейшего изложения состоит в том, чтобы объяснить причины варьирования численности вида по территории.

Самое общее представление о приоритетах рыжей полевки дает матрица корреляций между численностью зверьков в отдельные периоды с одной стороны и расчетными главными компонентами и факторами среды с другой (табл. 6). Во-первых, отчетливо видно, что численность регулярно имеет значимую положительную корреляцию с первыми компонентой и фактором, которые выражают «облесенность» территории. Во-вторых, многочисленные значимые коэффициенты корреляции численности со второй ком-

понентой выявляют отрицательное отношение полевки к фитоценозам без участия березы, причем в основном осенью. Третий эффект связан с тем, что весной полевки явно избегают локальные возвышения (значимые положительные корреляции с компонентой «понижения» и отрицательные — с фактором «холмы»). Результаты анализа говорят о том, что почти всегда рыжая полевка приурочена к лесным массивам, в которых береза занимает ведущее место. Исключение составляет окончание периода плавного популяционного роста (осенью, $r = -0,02$) и начала вспышки численности (весной, $r = 0,06$), когда осенью многочисленные зверьки расселяются по разнообразным местообитаниям, где успешно переживают зиму и начинают повсеместно размножаться (Ивантер, 1975). Отрицательное отношение к локальным возвышенностям связано, видимо, с тем, что на них по разным причинам сохраняются зеленомошные сосняки — местообитания, далеко не самые благоприятные для рыжей полевки.

Некоторую дополнительную расшифровку связей полевки с главными компонентами среды дает матрица корреляций между численностью животных и конкретными характеристиками местообитаний (табл. 7). Например, помимо положительного влияния березы выявляется постоянная (хотя и небольшая) отрицательная роль ивы, приуроченной в основном к переувлажненным местностям (болотам и заболоченным вырубкам), которые полевка избегает. Столь же отчетливо проявляется круглогодичное отрицательное отношение полевки к биотопам с мощным травяным покровом (луга, недавние вырубки, болота). Можно также заметить, что осенью в годы популяционной депрессии отловы проводились всего в 6 линиях, что определило не вполне репрезентативный набор изученных биотопов для этого периода времени и появление нехарактерных корреляций.

Таблица 5. Статистическое описание отловов рыжей полевки в линии (невзвешенная средняя, стандартное отклонение, медиана, пределы)

Параметры	Сезон и фаза динамики численности						В целом
	весна, крах	осень, крах	весна, рост	осень, рост	весна, пик	осень, пик	
M	0.4	0.8	1.2	5.4	2.7	11.1	4.3
<i>S</i>	0.0	0.7	0.7	4.0	1.3	8.6	6.1
<i>Me</i>	0.8	0.9	1.3	5.9	3.3	8.9	2.0
<i>Min</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Max</i>	3.2	2.7	4.7	27.3	13.0	37.1	37.1
Число линий	23	8	40	61	42	50	276
Число д-с	4100	1300	7499	5640	5876	3803	28218

С целью оценки силы выявленных связей провели дисперсионный анализ многомерных комплексов данных (табл. 8). Поскольку число факторов было большим, а объемы выборок ограниченными, дисперсионный комплекс никогда не был полномерным, т.е. некоторые сочетания градаций изученных факторов оказались не заполненными данными. В силу этого удалось отследить сочетания не всех факторов. Тем не менее многие характеристики среды получили оценки своего влияния на рыжую полевку. В от-

дельные периоды популяционного цикла учтенные факторы объясняли до 79% изменчивости оценок видового обилия (обычно 40–60). Наибольшим эффектом обладает участие березы в древостое, в среднем 31%; это участие положительно, о чем говорит знак перед рассмотренными выше коэффициентами корреляции. Наибольшее отрицательное влияние имеет травостой (в среднем 26%); довольно большой оказалась (негативная) роль сосны (15%), а также высоты местности (12%).

Таблица 6. Коэффициенты корреляции между численностью рыжей полевки в соответствующий сезон (весна, осень) и на определенной фазе популяционной динамики (крах, рост, пик) с главными компонентами (ГК) и факторами (Ф) условий существования (**петитом** выделены корреляции, значимые при $p = 0,05$, подчеркнуты – при $p = 0,1$)

Условное название		Крах		Рост		Пик		В целом		
		весна	осень	весна	осень	весна	осень	весна	осень	осень
ГК1	облесенность	<u>0,22</u>	<u>0,21</u>	0,18	–0,02	0,06	0,21	0,15	0,13	0,14
ГК2	без березы	–0,08	–0,19	0,09	–0,26	–0,18	–0,19	–0,06	–0,21	–0,13
ГК3	понижения	0,25	0,01	0,00	–0,02	0,18	0,01	0,14	0,00	0,07
ГК4	мелколесье	<u>–0,15</u>	–0,03	–0,04	0,03	0,00	–0,03	–0,07	–0,01	–0,04
ГК5	сосна без ели	–0,02	0,00	<u>0,14</u>	<u>0,12</u>	–0,06	0,00	0,02	0,04	0,03
Ф1	облесенность	0,26	<u>0,26</u>	<u>0,13</u>	0,06	<u>0,14</u>	0,26	0,18	0,19	0,19
Ф2	березовые леса	0,06	0,05	0,20	<u>–0,12</u>	<u>–0,12</u>	0,05	0,04	–0,01	0,02
Ф3	мелколесье	–0,08	0,04	–0,08	0,18	–0,01	0,04	–0,05	0,09	0,02
Ф4	холмы	–0,27	–0,02	–0,05	0,04	<u>–0,12</u>	–0,02	–0,15	0,00	–0,07
Ф5	ельники	0,03	0,07	0,03	–0,16	–0,03	0,07	0,01	–0,01	0,00

Таблица 7. Коэффициенты корреляции между численностью рыжей полевки в соответствующий сезон (весна, осень) и на определенной фазе популяционной динамики (крах, рост, пик) с характеристиками условий существования (**петитом** выделены корреляции, значимые при $p = 0,05$)

Переменная среды	Крах		Рост		Пик		В целом		
	весна	осень	весна	осень	весна	осень	весна	осень	все данные
Сосна	–0,05	–0,42	0,22	–0,09	–0,12	0,06	–0,03	0,03	–0,02
Ель	0,08	0,12	0,00	–0,07	0,00	0,03	0,02	–0,03	–0,05
Береза	0,16	–0,03	0,14	0,26	0,16	0,25	0,07	0,23	0,22
Осина	0,17	0,37	–0,06	–0,04	0,17	–0,05	0,11	–0,08	–0,02
Ольха	0,07	0,64	0,08	0,10	0,01	–0,11	0,08	–0,02	–0,02
Ива	–0,13	0,26	–0,14	–0,15	–0,06	–0,20	–0,09	–0,16	–0,12
Возраст	0,17	–0,31	0,20	–0,03	0,11	0,00	0,08	–0,01	–0,02
Сомкнутость	0,17	0,45	–0,10	0,00	0,06	0,03	0,02	0,01	0,02
Высота деревьев	0,27	–0,40	0,11	0,23	0,15	0,40	0,12	0,31	0,22
Покрывание травой	0,02	–0,05	–0,28	–0,18	–0,11	–0,42	–0,12	–0,30	–0,29
Покрывание мхами	0,11	–0,32	0,15	–0,17	–0,17	0,02	–0,05	–0,07	–0,13
Высоты	–0,26	0,36	–0,17	0,13	–0,17	0,04	–0,12	0,09	0,03
Возвышенность	–0,18	–0,23	0,00	–0,06	–0,10	–0,06	–0,06	–0,05	–0,07
Снег	0,13	–0,28	–0,08	0,06	–0,08	–0,07	–0,02	0,06	–0,01
Число д–с	4100	1300	7499	5640	5876	3803	17475	10743	28218

Таблица 8. Оценки силы влияния (%) значимых ($p = 0,05$) переменных среды на численность рыжей полевки (доля объясненной дисперсии, %), полученные методом многофакторного дисперсионного анализа

Переменная среды	Крах		Рост		Пик		В среднем	В целом		
	весна	осень	весна	осень	весна	осень		весна	осень	все данные
Сосна			15	14			15	9	13	5
Береза	25	66	41	14	16	22	31	10	12	9
Ольха							4	4		1
Ива			9			11	10	3		3
Возраст							10			10
Покрывание травой	34			25		20	26	16	16	7
Высоты	19			7		10	12			2
Всего	79	66	65	60	16	64	58	42	41	37

Выяснив общую структуру зависимостей рыжей полевки от характеристик среды, следует определиться с тем, в какой мере изученные переменные детерминируют численность вида в целом. С этой целью был проведен множественный регрессионный анализ (табл. 9). Судя по регулярности значимого проявления факторов в разных схемах расчета, можно оценить направление влияния отдельных характеристик среды. Как и в предыдущих расчетах, здесь лидирует негативное влияние травостоя, локальных возвышенностей, зарослей ивы, выявляется поло-

жительное влияние высоты местности, доля березы в древостое и высоты деревьев. Регрессионный анализ почти повторил результаты дисперсионного анализа. Небольшие наборы по 4–7 факторов среды оказались достаточными, чтобы их влиянием объяснить от 32 до 78% (в среднем 58%) изменчивости оценок численности (R^2 для $a_0 = 0$, табл. 9).

Наглядное представление о степени соответствия реальных и расчетных значений численности дает диаграмма на рис. 4.

Таблица 9. Значимые ($p = 0,05$) коэффициенты множественной регрессии в уравнениях (константа $a_0 = 0$) связи между численностью рыжей полевки и характеристиками условий существования

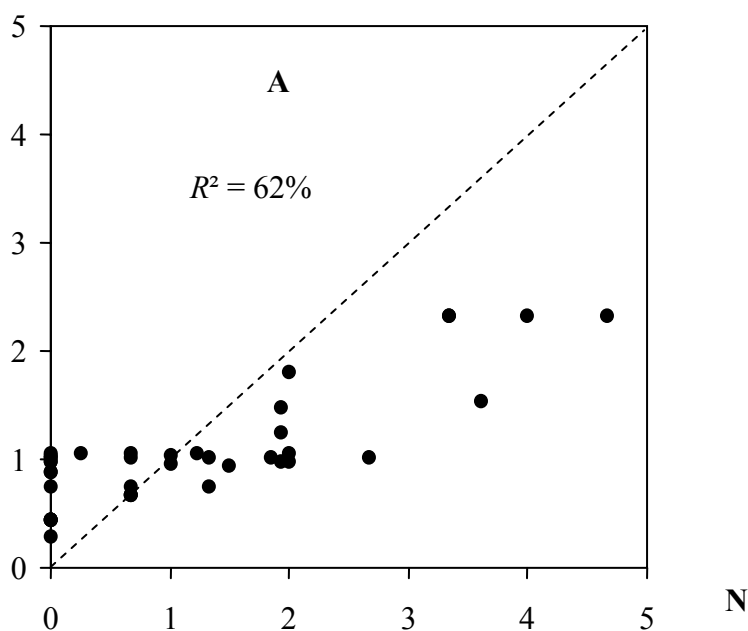
Переменная среды	Крах		Рост		Пик		Все данные	Макс. число коэффициентов с одним знаком
	весна	осень	весна	осень	весна	осень		
Сосна				–0,08				1 (–)
Ель				–0,08				1 (–)
Береза			0,02		0,02		0,03	3 (+)
Осина			0,01	–0,06	0,02			2 (+)
Ольха		0,08						1 (+)
Ива			–0,05	–0,17			–0,10	3 (–)
Возраст			0,02			–0,07	–0,05	2 (–)
Сомкнутость			–0,02			–0,12	–0,05	3 (–)
Высота деревьев	0,03		–0,07	0,24		0,64	0,24	3 (+)
Покрывание травой		–0,03	–0,02	–0,04	0,02	–0,13	–0,08	5 (–)
Покрывание мхами			0,02	0,09				2 (+)
Высоты		0,03	0,03			0,21	0,11	4 (+)
Возвышенность	–0,04	–0,07	–0,07			–0,34	–0,18	5 (–)
Снег								0
R^2 ($a_0 = 0$), %	32	78	62	57	42	78	45	
R^2 ($a_0 \neq 0$), %	26	68	67	12	9	41	36	

Здесь представлено сравнение «отловов» из ячеек картограммы, содержащих значения расчетной численности, с результатами реальных отловов, выполненных в природе на тех же местах (рис. 5). Положение точек (рис. 4), далекое от идеальной прямой пропорции, указывает на две причины неполного соответствия расчетной и реальной оценок. Это, во-первых, естествен-

ный стохастический шум, размывающий линейную зависимость в эллипс рассеяния, во-вторых, неточный прогноз высоких значений численности.

Например, предсказанные моделью значения для весны (рис. 5,А) не превышают уровня 2,4 экз./100 д-с, хотя натурные оценки доходили до 5 экз./100 д-с.

N, расчет



N, расчет

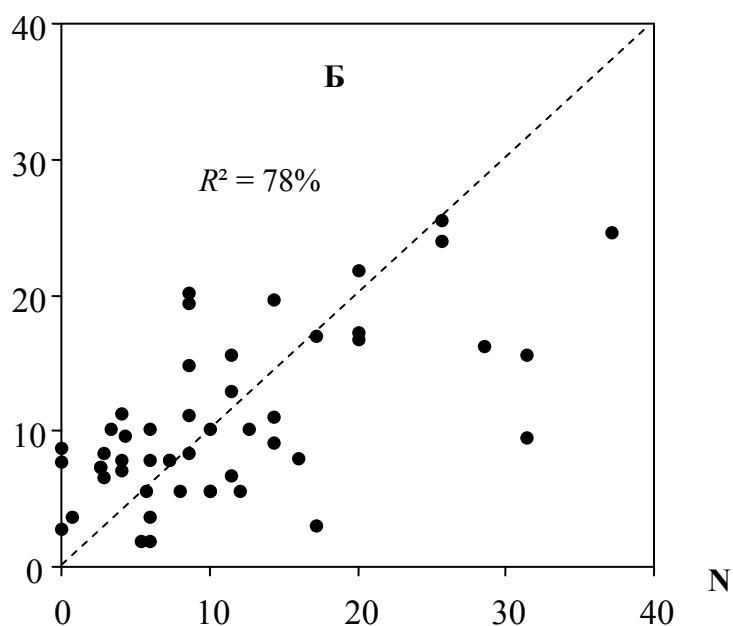


Рис. 4. Соотношение между расчетными и реальными значениями численности рыжей полевки на фазе популяционного роста весной (А) и на фазе пика осенью (Б) (пунктиром отмечена прямая пропорция)

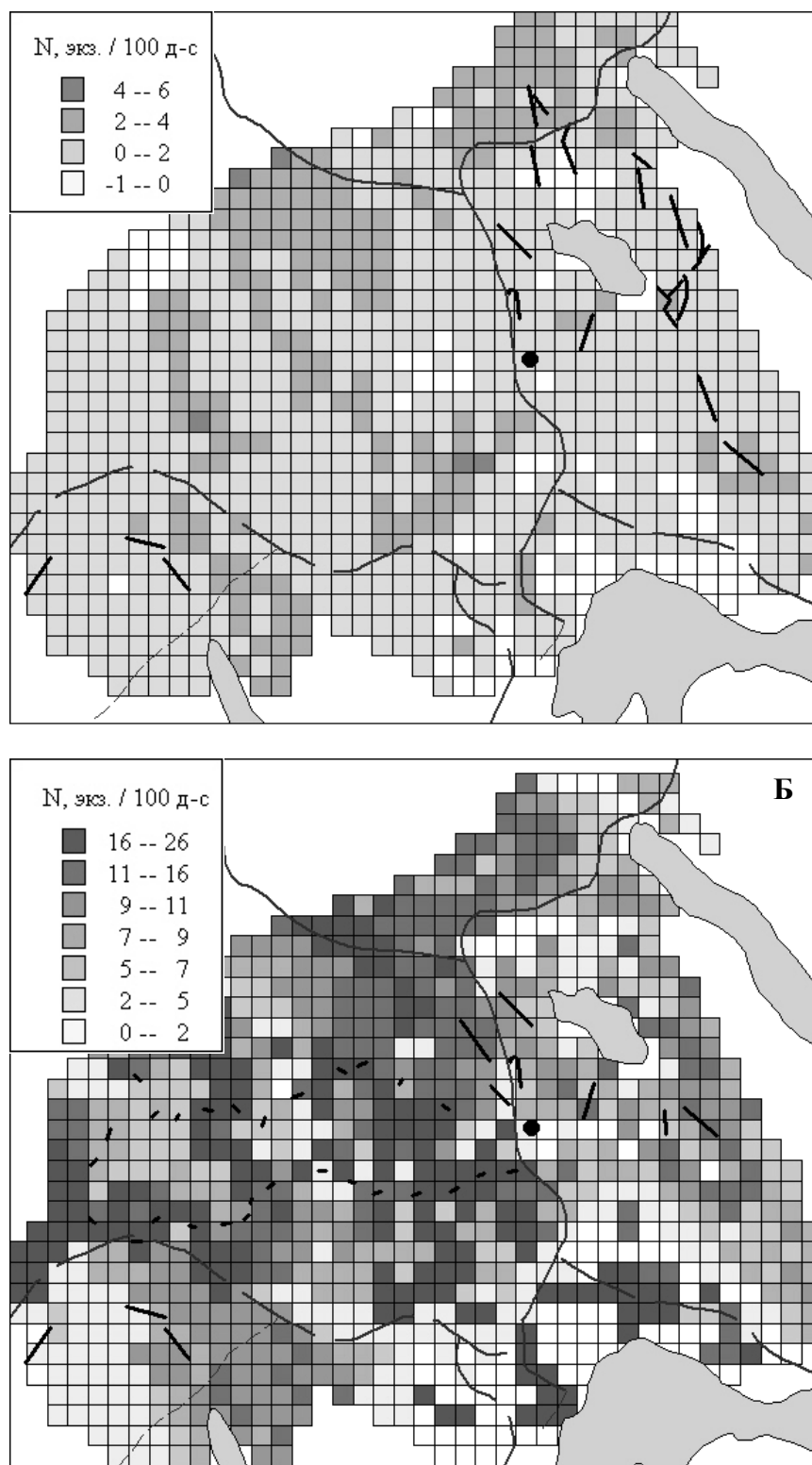


Рис. 5. Картограмма расчетной численности рыжей полевки весной на фазе популяционного роста (А) и осенью при пике численности (Б).

Линиями отмечены места расположения давилок

Здесь напрашивается предположение о криволинейном характере изучаемых зависимостей, которые проще всего исправить с помощью предварительного преобразования данных. Специальный анализ показал, что иногда рекомендуемое логарифмирование значений численности (Шитиков и др., 2003) в нашем случае не приводит к росту коэффициентов детерминации уравнений регрессии. Например, для весенней фазы популяционного роста линейная модель объяснила 67% изменчивости оценок численности (табл. 9), а логарифмическая модель — лишь 31%, для осени тех же лет аналогичные показатели составили 57 и 37%. Логарифмировать оценки численности имеет смысл только в том случае, если они прямо пропорциональны реальной плотности популяции и поэтому соответствуют разным фрагментам экспоненциальной кривой роста (в логарифмических осях становится линией). В случае же с показателем «численность на 100 д-с» это далеко не так, плотность популяции растет быстрее оценок по давилкам (Соколов и др., 1977; Коли, 1979), которые, таким образом, заранее «выпрямляют» экспоненту. Видимо, по этой причине линейные модели и оказались более адекватными, чем логарифмические. Причина меньшей величины расчетных значений численности, нежели исходных оценок, очевидно, состоит в том, что нами были зарегистрированы далеко не все факторы среды (или их индикаторы), существенные для животных.

Сказанное выше в целом соответствует представлениям о биотопических приоритетах рыжей полевки: этот лесной обитатель сохраняет свои стереотипы, сформированные в центре ареала (где населяет лиственные леса) и на его периферии. Наш анализ не только подтвердил отмеченную тенденцию, но и во многом детализировал картину проявления и смены этих предпочтений, связав территориальную динамику с конкретными факторами среды. В частности, среди пород лиственных деревьев рыжая полевка отчетливо ассоциируется с пространственным размещением именно березы, причем как на заростающих вырубках, так и в спелых лесах. Видимо, это дерево способно образовывать важные для полевки условия жизни: при среднем уровне сомкнутости в березняках выражен травяно-кустарничковый ярус с ягодниками; обильный лиственный и ветошный опад формирует толстую подстилку, удобную для устройства гнезд; немаловажен и регулярный урожай семян. В числе других обстоятельств обнаружилось устойчиво отрицательное отно-

шение полевки к пониженным переувлажненным местам и скальным соснякам.

Выводы

1. В мозаичном ландшафте окрестностей д. Гомсельга выделяются три сильных и относительно независимых направления сопряженной изменчивости 14 эколого-географических характеристик среды — это «облесенность» территории, распространение преимущественно березовых лиственных лесов и высотная дифференциация; на них приходится 50% общей изменчивости всех переменных.

2. В территориальном распространении рыжей полевки ведущая роль принадлежит обобщенному фактору «облесенность» и «участие березы»; полевки преимущественно заселяют спелые, но не старые лиственные и смешанные леса с преобладанием березы, со слабо развитым травяным и моховым покровом, не на возвышенностях и не на болотах.

3. Изученный набор факторов среды на 40-80% (в среднем на 58) определяет уровень численности рыжей полевки в разнообразных местообитаниях (независимо от фазы популяционного цикла и сезона), еще 20–30% связаны с действием неизученных агентов среды, остальное — случайная изменчивость.

4. На разных фазах популяционного цикла меняется степень приверженности полевок к тем или иным условиям обитания. В наименьшей степени зависимость размещения полевок от каких-либо биотопических факторов выражена весной в годы достижения максимальной численности, видимо, вследствие выживания полевок в самых разнообразных местообитаниях.

Авторы признательны Е. П. Иешко за постоянное организационное содействие при выполнении исследований. Работа поддержана РФФИ (грант 05-04-97506-р_север_а) и программой «Университеты России» (грант ур.07.01.244).

Литература

- Джефферс Дж. 1981. Введение в системный анализ: применение в экологии. М.: Мир. 253 с.
- Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. 351 с.
- Ивантер Э. В. 1976. Основные закономерности и факторы динамики численности мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С. 95-112.

- Ивантер Э. В.* 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 246 с.
- Коли Г.* 1979. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир. 362 с.
- Коросов А. В.* 1996. Экологические приложения компонентного анализа. Петрозаводск. 152 с.
- Коросов А. В., Горбач В. В.* 2007. Компьютерная обработка биологических данных. Метод. пособие. Петрозаводск. 76 с.
- Коросов А. В., Зорина А. А.* 2007. Исследование динамики численности рыжей полевки с помощью функций последования // Экология. №1. С. 49-54.
- Коросов А. В., Коросов А. А.* 2006. Техника ведения ГИС: Приложение в экологии. Петрозаводск. 186 с.
- Коросов А. В., Матросова Ю. М., Бугмырин С. В. и др.* Опыт реконструкции территориального размещения рыжей полевки в мозаичном ландшафте южной Карелии // Биogeография Карелии (флора и фауна таежных экосистем). Вып. 4. Петрозаводск. С. 204-212.
- Коросов А. В., Фомичев С. Н.* 1999. Кадастровая характеристика населения мелких млекопитающих Кижского архипелага // Острова кижского архипелага. Биogeограф. характеристика. Тр. КарНЦ РАН. сер. «Биogeография Карелии». Вып. 1. Петрозаводск. С. 100-106.
- Курхинен Ю. П., Данилов П. И., Ивантер Э. В.* 2006. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука. 208 с.
- Лоули Д. И., Максвелл А. Э.* 1967. Факторный анализ как статистический метод. М.: Мир. 144 с.
- Никитина Н. А.* 1980. Рыжие полевки // Итоги изучения млекопитающих. М.: Наука. С. 189-219.
- Проскурина Н. С., Кривошеева Н. В.* 1989. Использование графов для изучения сопряженности пространственной структуры населения мелких растительноядных млекопитающих и пространственной неоднородности среды // Метод графов в экологии. Владивосток. С. 66-81.
- Соколов В. Е., Швецова В. Я., Балагура Н. Н.* 1977. Опыт учета абсолютной численности мелких млекопитающих в лесах Западного Саяна // Экология популяций лесных животных. Новосибирск: Наука. С. 77-86.
- Суслова Е. Г., Егорова Н. А.* 2001. Ботанико-географическая практика // Комплексная геоэкологическая практика в южной тайге. М. С. 57-83.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д.* 2003. Количественная гидрoэкология: методы системной идентификации. Тольятти. 463 с.

ТЕРРИТОРИАЛЬНОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ БУРЫХ ЛЯГУШЕК В ПЕРИОД РАЗМНОЖЕНИЯ

А. В. КОРОСОВ, С. Н. ФОМИЧЕВ

Петрозаводский государственный университет

Изучали локализацию мест икрометания бурых лягушек в контексте территориального распределения ведущих факторов среды (обводнение, растительность, микро- и макрорельеф) на о. Кижы с помощью ГИС-технологии и компонентного анализа. Кладки травяной лягушки диффузно разбросаны по территории, поскольку обнаружены в основном в многочисленных скоплениях снеговой талой воды. Икрометание остромордой лягушки наблюдается в зонах весеннего подтопления болот озерной водой и обычно территориально приурочено к узкой приозерной полосе прибрежных болот.

A. V. KOROSOV, S. N. FOMICHEV. TERRITORY LOCALIZATION OF *RANA TEMPORARIA* AND *R. ARVALIS* SPAWNING

The localization of *Rana temporaria* and *R. arvalis* spawning sites with regard to territory distribution of leading environmental factors (water supply, vegetation, micro- and macro- relief) on the Kizhi Island has been investigated using GIS-technology and component analysis. Spawn layings of *R. temporaria* are diffusively spread on the territory because spawn is preferably laid in the large pools of water from melted snow. Spawning of *R. arvalis* takes place in zones of spring waterlogging of mires by lacustrine water and therefore is attached to a narrow lakeside zone of near-shore mires.

Среди разнообразных направлений биогеографического мониторинга особое место занимает «изучение формы использования животными территории и исследование внутривидовой изменчивости как важнейшего приспособительного механизма вида» (Наумов, 1969, с. 145). Определяющая роль здесь принадлежит экологической зоогеографии, которая изучает влияние факторов среды на распространение животных (Ивантер, 1993) (вопросы, находящиеся на стыке географии и экологии). Отчетливый экологический мотив таких исследований связан с изучением процессов функционирования популяций в контексте сезонной смены действия ведущих факторов (исследование кормовых, репродуктивных миграции, расселения молодых животных и др.) или в связи с антропогенным прессом (зонирование объемов нагрузки вблизи от источников загрязнения). География в этом альянсе обеспечивает как ме-

тодологию, принципы пространственного анализа геосистем, так и методику, картографический метод исследований, который рассматривает карту в первую очередь как источник информации (Исаченко, 1995), а не только как наглядный способ представления результатов исследования.

В связи с широким распространением программных средств «настольной картографии» (например, пакет MapInfo) в арсенале биологов появляется мощный инструмент эффективного сбора первичных данных с карты (Коросов, Коросов, 2006). В то же время примеров его использования не так и много (Горелик, 1989; Шагнев, 1990; Китов, 2000). Одна из целей нашего сообщения состоит в разработке, апробации и популяризации техники такого рода исследования.

Изучаемые нами животные, бурые лягушки (травяная, *R. temporaria*, и остромордая,

R. arvalis), служат удобными объектами эколого-зоогеографического исследования, поскольку при относительной малоподвижности активно отыскивают благоприятные факторы среды, в первую очередь для откладки икры, в силу чего кладки закономерно распределяются в пространстве. Сопряженный анализ размещения животных (кладок) и области распространения тех или иных экологических (экоклимат) и географических (рельеф) факторов позволяет установить биологически значимые зависимости. Особую роль здесь играет площадь и качество этих репродуктивных водоемов, в большей степени определяющих уровень численности лягушек у северных границ ареала (Кутенков и др., 1990). Не случаен и выбор места работы, островов Кижского архипелага (Онежское озеро), на которых средняя численность каждого вида приближается к 150 экз./га (Коросов, Фомичев, 1999). Эта величина превышает даже максимальные показатели обилия на материковой части Карелии (120 экз./га и 30 экз./га для травяной и остромордой лягушек, соответственно;

Кутенков, 1988; Кутенков, Коросов, 2001) и позволяет собирать репрезентативные выборки.

Цель работы состояла в изучении факторов территориального размещения бурых лягушек в период икрометания.

Материалы и методы

Работы выполняли в мае 1997-1998, 2000-2001, 2006 гг. на одном из приозерных болот о. Кизи (Причальное, площадь 5.4 га) (рис. 1), где идет нерест лягушек. Болото граничит с высокотравным лугом, здесь преобладают эвтрофные хвощовые и осоковые растительные сообщества (Кузнецов и др., 1999).

Технология географического исследования включает этапы полевого построения карт (абрисов) изучаемых характеристик, считывание с карты данных, формирование массивов данных, доступных для обработки, их анализ с помощью количественных методов (Quantitative geography, 1981). ГИС-технология автоматизирует некоторые этапы и добавляет новые; мы рассмотрим их детальнее.

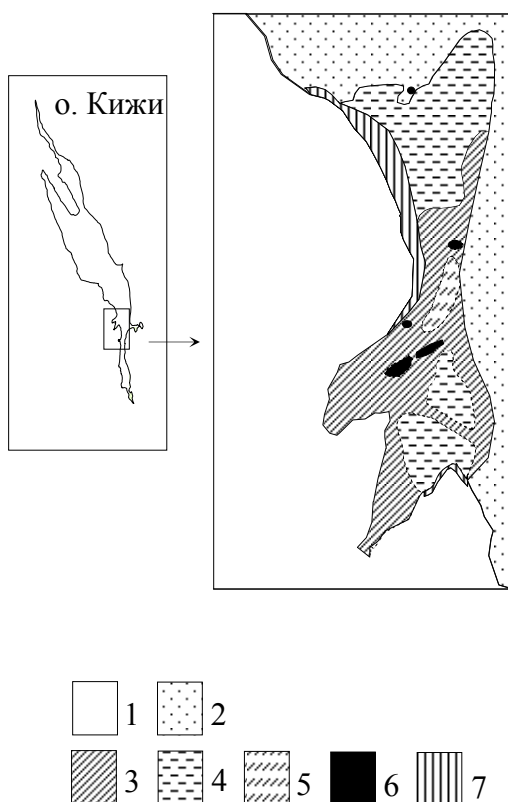


Рис. 1. Распространение факторов на изученной территории

1 – озеро, 2 – луг, 3 – лиственное мелколесье и кустарники, 4 – осоковое болото, 5 – хвощевое болото, 6 – обширные мочажины (лужи), 7 – заросли тростника и камыша

Получение исходных абрисов. С помощью сети пикетов (шаг 10 м) были выполнены карты распространения значимых для лягушек факторов укрытия (затенения, зарастания) и обводнения. Отмечены границы болота с лугом и озером, выделы мелколесья, тростника, зарослей хвоща, открытые участки воды в разные фазы весеннего половодья (09, 13, 21.05.1997; 09, 13, 21.05.1998; 24, 26, 28.05.2000; 05, 09, 15.05.2001) с отметками глубины, нанесено размещение всех кладок икры в отмеченные периоды. Всего получено 4 карты растительности, 12 карт обводнения, 12 карт размещения кладок (рис. 1). Выделы среды «луг», «озеро», «лес», «тростник», «хвощ», «лужи» получали значение 1,

если фактор присутствовал в данной точке болота, или 0 – при отсутствии. «Обводнение» (S) оценивали значениями из диапазона от 0 до 3. При отсутствии воды в данной точке в день учета показатель S получал значение 0; если в день следующего учета площадка была залита водой (около 30%), то предыдущее значение увеличивалось на 1. Этот прием позволил одновременно охарактеризовать и наличие воды на площадке, и ее относительную глубину. По исходным картам подсчитывали число свежих кладок данного вида лягушки (N), найденных в каждом квадрате к определенной дате (рис. 2 А).

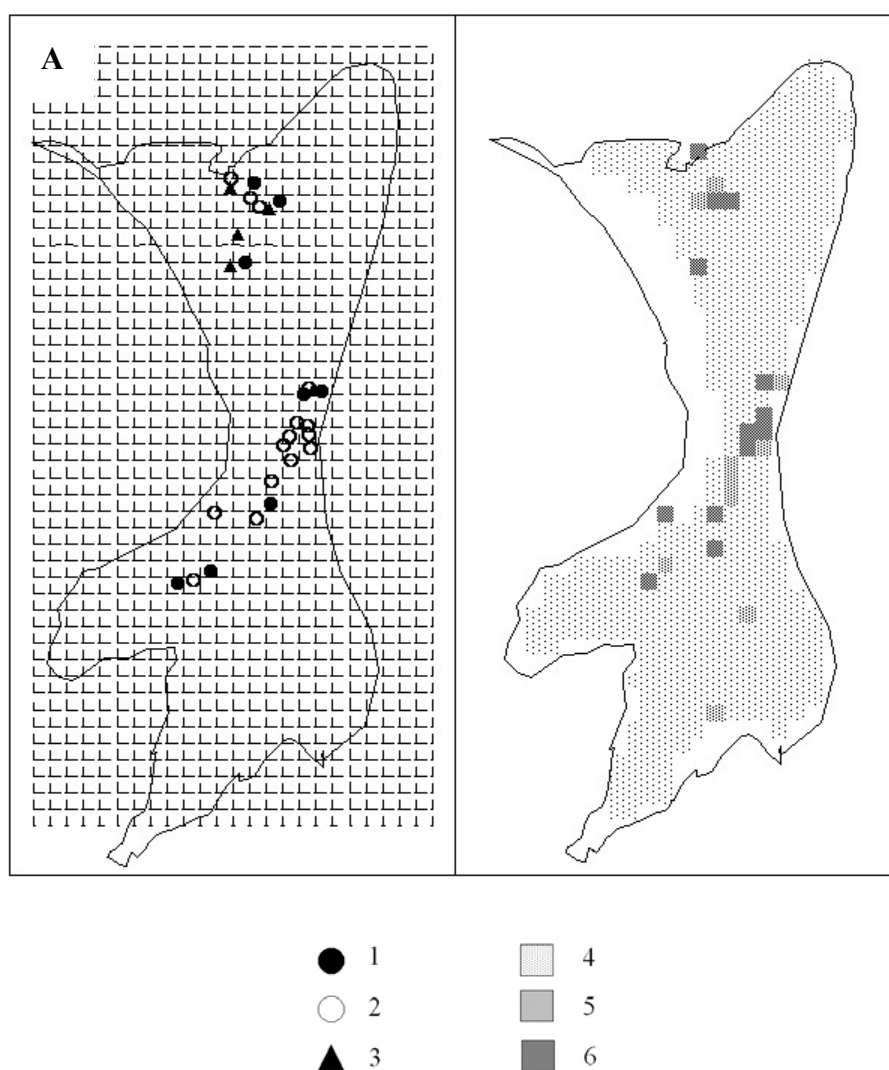


Рис. 2. Анализ территориального размещения лягушек во время нереста

А — смена мест скопления кладок травяной лягушки на протяжении весны 1998 г.

(на фоне сети регулярных ячеек): 1 – 09.05.1998; 2 – 13.05.1998; 3 – 21.05.1998

Б – картограмма значений первой компоненты C_1 для весны 1997 г. (см. табл. 3):

4 – от 0 до 1; 5 – от 1 до 2; 6 – больше 2 (ячейки с отрицательными значениями не раскрашены)

Создание электронных векторных карт выполнено вручную в среде MapInfo по сканограммам абрисов (растровым файлам исходных карт).

Построение сетки равновеликих квадратных ячеек автоматически выполняется в среде MapInfo приложением GRIDMAKR.MBX. Сеть создает основу географической базы данных для считывания информации с карт: «данные снимают в пересечениях линий сетки, наложенной на карту» (Александрова, 1975, с. 21). В нашем случае для покрытия всей территории болота потребовалась сеть из 136 площадок размером 20*20 м.

Считывание данных с карт выполняется в полуавтоматическом режиме в среде MapInfo с помощью SQL-запросов. В результате строка данных для каждой ячейки подготовленной сети пополняется значениями всех характеристик среды, над выделами которых находится центр данной ячейки. Результирующая база данных содержала 31 поле (3 индексных и 28 атрибутивных).

Расчеты выполнялись в среде Excel, куда данные экспортировались из среды MapInfo. Общий смысл анализа состоял в том, чтобы найти корреляции между числом отложенных кладок и условиями среды и таким образом определить биотопические предпочтения лягушек. С технической стороны пробная площадка, разбитая на серию ячеек, представляет собой таблицу, в которой одна запись соответствует ячейке, а отдельный столбец — характеристике среды или показателю размножения лягушек. Парный коэффициент корреляции, рассчитанный между столбцами, будет иметь смысл географической корреляции между картами распространения этих двух переменных в пространстве, т. е. покажет зависимость между фактором среды и охватом процессами репродукции этой территории. Для представления этих связей в компактной форме применили компонентный анализ (Коросов, 1996, 2007). В качестве основного результата метода главных компонент рассчитывается матрица факторных нагрузок (U), исполняющих роль интегрированных коэффициентов корреляции между исходными признаками. Кроме того, этот метод на основе реальных значений позволяет рассчитать индексы (C), «главные компоненты», замещающие собой по информативной насыщенности исходные признаки. Как и исходные признаки, их можно отображать на картах в форме обобщенных показателей.

Результаты и обсуждение

Бурые лягушки выбирают для нереста разнообразные временные (лужи, колеи, придорожные канавы, естественные карстовые пруды) и постоянные (приозерные болота) водоемы, но на о. Кизи большая часть размножается в болотах (Фомичев, Коросов, 2001). По мере снеготаяния (конец апреля — 5 мая) талая вода начинает прибывать: сначала заполняются временные водоемы, затем — окраины болот; постепенно сходит керза (болотный лед). В это время (обычно 25.04-20.05, пик 02-12.05) идет икрометание травяной лягушки. Со второй декады мая начинается быстрый подъем воды в Онежском озере (в отдельные годы выше 52 см), подтапливаются приозерные болота и начинается нерест остромордой лягушки (обычно 03-25.05, пик 14-20.05). Ход весны 1997 и 2001 гг. был типичным и привел к равномерному и последовательному затоплению болот сначала талыми водами, затем озерными. В 1998 и 2000 гг. раннее таяние снега и незначительное поднятие уровня озерной воды привело к тому, что затопленными остались лишь прибрежные участки болот. Для откладки икры лягушки выбирают специфические условия обводнения, которые меняются год от года в зависимости от запаса снега, хода снеготаяния, уровня воды в озере. В результате места откладки икры меняются как в течение весны, так и в разные годы (табл. 1).

В самой обобщенной форме описать эти закономерности территориального распределения лягушек в контексте наличных факторов среды позволяет компонентный анализ (табл. 2). Показательны обычно лишь две первые главные компоненты, содержащие значимые ($U > 0,7$) значения факторных нагрузок для показателя «число кладок». Эти значения следует рассматривать как аналоги коэффициентов корреляции между числом кладок и теми факторами среды, факторные нагрузки которых также велики ($U > 0,7$) (Коросов, 1996, с. 61).

Для травяной лягушки первая главная компонента почти во все годы отчетливо показывает известную динамику числа кладок. Так для числа кладок в начале, середине и конце размножения 1997 г. нагрузки U_1 составили, соответственно, 0,83, 0,98 и 1,00 от степени затопления болота озерной водой (показатель обводнения S имеет нагрузки U_1 0,68, 0,93, 0,95). Интерпретация эффекта очевидна, область распространения кладок на болоте четко связана с площадью, залитой талой водой (рис. 1, 2А). Обводнение болот — важнейший фактор территориального распределения травяной лягушки (Кутенков и др., 1990).

Таблица 1. Ход икрометания травяной (Rt) и остромордой (Ra) лягушек и динамика затопления исследуемого болота в мае 1997, 1998, 2000 и 2001 гг.

Период			Количество кладок						уровень в озере, см	Доля затопления, %		площади от целиком залитой части
			от- ложен-ных за период между уче- тами	от- ложен-ных к данному числу	ля от кладок сезон, %	до от всех за	всей щади та	от пло- боло-				
ата учета	Д	ата учета	т	а	т	а	т	а				
Начало	На-	09.05.97	5		5				28		18	39
	Сере- дина	12.05.97	71		06		7		37		29	65
Конец	Ко-	21.05.97	1	8	97	8	00	00	56		46	10
	На-	09.05.98	8		8		2		18		2	7
Начало	Се-	13.05.98	30		89		8		27		22	67
	Ко-	21.05.98	10	43	99	43	00	00	34		33	10
Конец	Се-	24.05.00	6	7	6	7		9	29		18	39
	Се-	26.05.00	03	0	39	17	4	8	31		20	61
Начало	Ко-	28.05.00	65	3	01	20	00	00	35		34	10
	На-	05.05.01	4	4	4	4	4	4	48		42	91
Начало	Се-	09.05.01	5	42	49	96	3	3	50		44	97
	Ко-	15.05.01	1	53	60	07	00	00	52		46	10

Таблица 2. Компонентный анализ влияния факторов среды на динамику икрометания травяной лягушки в 1997-1998 и 2000-2001 гг.
(выделены значимые факторные нагрузки первых трех компонент)

Фактор	1997		1998		2000		2001		
	U ₁	U ₂	U ₁	U ₂	U ₁	U ₂	U ₃	U ₁	U ₂
Хвощ	0,68	-0,62	0,23	0,70	0,09	-0,18	0,78	0,07	-0,08
Тростник	0,38	0,50	0,65	-0,22	0,55	-0,18	-0,68	0,18	-0,62
Луг	-0,32	-0,21	-0,02	-0,64	-0,18	0,49	-0,34	-0,23	-0,14
Озеро	-0,44	-0,15	-0,20	-0,23	-0,20	0,11	-0,20	-0,27	0,21
Лужи	0,80	-0,23	0,21	1,00	0,17	-0,79	1,00	0,75	0,12
Лес	0,36	-0,50	0,22	0,66	0,08	-0,72	0,90	0,36	-0,04
С начало	0,68	1,00	0,98	-0,14	0,67	-0,60	-0,58	1,00	-0,95

S середина	0,93	0,85	0,83	0,13	0,99	-0,27	-0,56	1,00	-0,98
S конец	0,95	0,79	0,74	0,42	1,00	-0,33	-0,22	0,98	-0,98
N начало	0,83	-0,72	0,77	-0,39	0,44	0,34	0,55	0,99	0,99
N середина	0,98	-0,63	1,00	-0,27	0,68	0,96	0,60	0,99	1,00
N конец	1,00	-0,55	1,00	-0,14	0,67	1,00	0,73	0,99	1,00
Дисперсия	3,96	2,70	4,66	1,75	3,13	2,03	1,53	4,28	2,20
Дисперсия, %	33	22	38	14	26	16	12	35	18

Вторая главная компонента (1997, 2001 гг.) показывает на первый взгляд странную тенденцию — отрицательную корреляцию числа кладок травяной лягушки со степенью затопления болота (высокие нагрузки для N и S имеют разные знаки: в 1997 г. -0,72 против 1,00, 0,85, 0,79; в 2001 г. 1,00-0,99 против -0,95 - -0,99). Фактически же коэффициенты показывают, что кладки травяной лягушки не могли появиться на участках, которые лишь позже будут затоплены озерной водой. Иными словами, размножение лягушек идет на участках болота, уровень воды в которых зависит в основном от снеготаяния, а не от уровня воды в озере.

Третья главная компонента редко бывает интересна. Для 2000 г. она четко показала наличие кладок травяных лягушек в мелководных теплых лужах, где растет хвощ (в том числе и в мелколиственном лесу), но куда не проникает озерная вода: нагрузка для числа кладок ($U_{3, N}$ конец) в конце размножения 0,73 так же велика, как и нагрузки для факторов «хвощ», «лужи» и «лес» — 0,78, 1,00 и 0,90.

В целом можно сказать, что расположение мест икротения животных определяется несколькими факторами и связано не только со степенью затопления болота. В обычные годы, когда есть возможность выбора (1997, 2000, 2001 гг.), травяные лягушки предпочитают нереститься в теплых лужах, где растет хвощ, и в бочажках между корнями невысокого кустарника (рис. 2 Б). При нарушении снеготаяния (пессимальные условия 1998 г.) места размножения этого вида определялись только степенью затопления болота: лягушки размножались в мочажинах, образовавшихся в узкой полосе вдоль границы болота с озером, поскольку остальная часть болота оставалась сухой.

Для остромордой лягушки во все годы наблюдений проявлялась жесткая связь между числом кладок и степенью обводнения болота. Высокая корреляция четко проявилась в 1998-2001 гг. (нагрузки в первой главной компоненте для N и S выше 0,6) (табл. 3). Массовый нерест лягушек в относительно глубоких

местах (мочажинах) начинается лишь в тот момент, когда вода из озера затопливает прибрежные части болот.

Остальные учтенные факторы не играют для остромордых лягушек положительной роли. Вторая главная компонента (для 2000, 2001 гг.) выявила свойственное остромордым лягушкам избегание мелких луж и хвощовых участков болота — они всегда размножались на открытых участках в глубоких мочажинах среди тростников. По этой причине область распространения кладок остромордой лягушки год от года меняется: чем ниже уровень воды в озере, тем уже приозерная полоса репродуктивных водоемов.

Таблица 3. Компонентный анализ влияния факторов среды на динамику икрометания остромордой лягушки в 1997-1998 и 2000-2001 гг. (выделены значимые факторные нагрузки первых трех компонент)

Фактор	1997		1998		2000		2001	
	U1	U2	U1	U2	U1	U2	U1	U2
Хвощ	0,15	0,86	0,36	0,91	0,05	0,73	0,05	-0,40
Тростник	0,50	-0,49	0,64	-0,62	0,36	0,64	0,39	0,19
Луг	-0,31	-0,05	-0,16	-0,53	-0,14	-0,55	0,02	0,68
Озеро	-0,36	-0,41	-0,33	0,06	-0,04	-0,51	-0,26	0,07
Лужи	0,41	1,00	0,40	1,00	0,05	1,00	0,39	-0,82
Лес	0,02	0,98	0,20	0,97	0,03	0,74	0,38	-0,10
S начало	0,91	-0,37	0,86	-0,09	0,93	0,30	0,99	-0,50
S середина	1,00	-0,03	1,00	-0,44	0,92	0,68	1,00	-0,47
S конец	0,98	0,05	0,99	-0,17	0,85	0,89	1,00	-0,46
N начало	-	-	-	-	0,99	-0,63	0,58	0,72
N середина	-	-	-	-	1,00	-0,73	0,65	1,00
N конец	0,33	-0,49	0,76	0,10	0,95	-0,78	0,67	0,99
Дисперсия	3,34	1,74	3,23	1,66	3,83	2,07	3,76	2,27
Дисперсия, %	33	17	32	16	31	17	31	18

Наш анализ показал, что территориальное размещение травяной лягушки во время икрометания диффузное, занимает более обширные площади разнообразных местообитаний и не сильно привязано к берегу озера. Это дает ей возможность апробировать самые разные условия для эффективного размножения.

Остромордая лягушка гораздо более зависима от наполнения болот озерной водой, привязана к береговой линии болот и, следовательно, более уязвима к действию неблагоприятных факторов. Видимо, поэтому ее численность высока только в окрестностях приозерных болот (как на Кижском архипелаге), но существенно ниже на остальной территории Карелии.

Работа выполнена при финансовой и организационной поддержке музея-заповедника «Кижский», РФФИ (грант 05-04-97506-р_север_а) и программы «Университеты России» (грант ур.07.01.244).

Литература

- Александрова Т. Д. 1975. Статистические методы изучения природных комплексов. М.: Наука. 96 с.
- Горелик И. С. 1989. Географические информационные системы и дистанционное зондирование // Географические информационные системы, дистанционное зондирование и их практическое использование. М. С. 3-80.
- Ивантер Э. В. 1993. Общая зоогеография. Петрозаводск. 68 с.
- Исаченко А. Г. 1995. Экологическая география Северо-запада России. СПб. 206 с.
- Китов А. Д. 2000. Компьютерный анализ и синтез геоизображений. Новосибирск. 220 с.
- Коросов А. В. 1996. Экологические приложения компонентного анализа. Петрозаводск. 152 с.
- Коросов А. В. 2007. Специальные методы биометрии. Петрозаводск. 364 с.
- Коросов А. В., Коросов А. А. 2006. Техника ведения ГИС: Приложение в экологии. Петрозаводск. 186 с.
- Коросов А. В., Фомичев С. Н. 1999. Фауна амфибий и рептилий Кижского архипелага // Острова Кижского архипелага. Биогеографическая характеристика. Петрозаводск. С. 96-99
- Кузнецов О. Л., Бразовская Т. И., Стойкина Н. В. 1999. Флора, растительность и генезис болот в охранной зоне музея-заповедника «Кижский» // Острова Кижского архипелага. Биогеографическая характеристика. Петрозаводск. С. 48-54
- Кутенков А. П. 1988. Земноводные и пресмыкающиеся // Фауна заповедника «Кивач». Флора и фауна заповедников СССР. М. С. 9-11.
- Кутенков А. П., Коросов А. В. 2001. Материалы по биогеографии амфибий Карело-Кольского края // Тр. Карельского научного центра РАН. Биогеография Карелии. Серия Б. Биология. Выпуск 2. Петрозаводск. С. 103-109.
- Кутенков А. П., Панарин А. Е., Шкляревский Ф. Н. 1990. Экология размножения бесхвостых амфибий Карелии и Кольского полуострова // Наземные позвоночные животные в заповедниках севера европейской части РСФСР. М. С. 54-70.

Наумов Г. В. 1969. Краткая история биогеографии. М.: Наука. 201 с.

Фомичев С. Н., Коросов А. В. 2001. Специфика видовой структуры населения амфибий Заонежья // Биоразнообразие Европейского Севера: Тез. докл. Петрозаводск. 3-7 сент. 2001 г. Петрозаводск. С. 202-203.

Шагнев Е. А. 1990. Реализация на ЭВМ алгоритма отбора данных для составления картоматериалов // Анализ данных и моделирование процессов в природных системах. Владивосток. С. 21-26.

Quantitative geography. 1981. London. 419 p.

ФЕРТИЛЬНОСТЬ ПЫЛЬЦЫ МУТАНТНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ И РАСТЕНИЙ-РЕВЕРТАНТОВ ПО ХЛОРОФИЛЛДЕФЕКТНОСТИ *FESTUCA PRATENSIS* (POACEAE)

Т. С. НИКОЛАЕВСКАЯ, О. Н. ЛЕБЕДЕВА

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Исследована фертильность пыльцы у растений овсяницы луговой, различающихся генетическим происхождением (мутантные популяции и растения с супрессированной хлорофиллдефектностью) и онтогенетическим возрастом. Показано, что уровень фертильности пыльцы и характер ее изменчивости зависят от ряда специфических и неспецифических факторов. В процессе индуцированного мутагенеза формирование жизнеспособной пыльцы связано как с типом мутагенов (химические, гамма-радиация), так и с действием условий среды на протяжении пяти генераций. У растений-ревертантов по хлорофиллдефектности в течение шести лет их жизни фертильность пыльцы определялась характером проявившегося в ювенильной фазе хлорофилльного дефекта и особенностями восстановления пигментации. Стабилизирующий отбор в большей мере благоприятствует мутантным популяциям, сформированным на основе применения химических мутагенов, а также растениям-ревертантам с менее выраженным хлорофиллдефектным фенотипом (виридис и ксанта).

T. S. NIKOLAEVSKAYA, O. N. LEBEDEVA. POLLEN FERTILITY IN MUTANT POPULATIONS AND PLANTS WITH SUPPRESSED CHLOROPHYLL DEFICIENCY IN *FESTUCA PRATENSIS* (POACEAE)

In allogamous species meadow fescue the pollination system is accompanied by producing of large amount of pollen possessing ecological plasticity and genetic quality what affects the microgametes value during selection and competition ability of mature pollen. In this connection the state and the level of diversity of microgametophyte fertility were investigated in meadow fescue plants differing in genetic background (mutant populations and plants with suppressed chlorophyll deficiency) and ontogenetic age. 7 mutant populations cultivated for 5 generations and 110 revertant in chlorophyll deficiency clones cultivated for 6 vegetation periods were studied.

It was shown that fertility of the male gametophyte in experimental meadow fescue plants during 5 generations as well as 6 years of life was remarkable for diversity and large varying values. The level of expression and variability of pollen fertility depended on specific genetic (genotypic features of mutant populations and revertants) and non-specific (number of generations, age) factors. Specific adaptive state in populations was determined by natural selection, particularly by its stabilising form (based on deviation from the mean analysis in the pollen fertility trait). Stabilising selection was mostly favourable to mutant populations formed on the basis of chemical mutagens as compared with gamma-populations and revertants with lighter expression of chlorophyll deficiency phenotype (viridis and xantha) as well.

Овсяница луговая является преимущественно аллогамным растением со слабовыраженной автогамией и преобладанием хазмогамного типа цветения (Auquier, 1977). Подобная система опыления обычно сопровождается продуцированием большого количества пыльцы, характеризующейся определенной экологической пластичностью и генетической разнокачественно-

стью (Геодакян, 1978). Это свойство лежит в основе микрогаметофитного отбора, когда ценность микрогамет определяет и конкурентоспособность зрелой пыльцы (Лях, 1995). Следствием естественного отбора в мужском гаметофитном поколении могут быть существенные изменения в структуре популяций — повышение уровня самофертильности растений,

ухудшение качества потомства и др. (Попова, 1971; Агаджанян, 1987; Mulcahy, Mulcahy, 1987; Орлова, 1994). Поскольку уровень жизнеспособности пыльцы во многом определяется как внутренним состоянием спорофита, так и внешними условиями (Welch, Klatt, 1971; Jones, 1976), то этот критерий представляется необходимым условием при оценке состояния и изменчивости растений, характеризующихся различной степенью выживаемости в условиях экспериментов. Так, фертильность мужского гаметофита используется в качестве теста на жизнеспособность растений в генетических исследованиях и селекционной работе с мутантными, гибридными и трансгенными растениями (Freeling, 1981; Georgiew, 1981; Nilan et al., 1981; Николаевская, 1997; Luna et al., 2001; Westgate et al., 2003; Wang et al., 2003).

Настоящее исследование предпринято с целью оценки состояния и уровня изменчивости фертильности микрогаметофита у растений овсяницы луговой, различающихся генетическим происхождением (мутантные популяции и растения с супрессированной хлорофиллдефектностью) и онтогенетическим возрастом.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили растения овсяницы луговой *Festuca pratensis* Huds. Одна группа растений представляла собой мутантные популяции, полученные после обработки семян химическими (этилметансульфонат — ЭМС, этиленмин — ЭИ и азид натрия — NaN_3) мутагенами независимо и в комбинации с гамма-облучением (Олимпиаенко, Лебедева, 1985). Мутантные популяции культивировали на протяжении пяти семенных поколений, анализируя в каждом из них уровень фертильности пыльцы.

Вторую группу составили растения, характеризующиеся появлением у проростков, выращенных при высокой температуре (35°C) и постоянном освещении, разнообразного спектра хлорофильных мутаций (Land et al., 1971). Это особый класс пигментных мутаций, которые не обнаруживаются в естественных условиях, вследствие деятельности гена-супрессора, маскирующего первичные мутации (Титов и др., 1978; Олимпиаенко и др., 1982). В определенных экстремальных условиях функция его подавляется (Инге-Вечтомов и др., 1994), и весь спектр хлорофильных изменений может быть оценен визуально. При переходе к нормальным температурным условиям (25°C) у проростков происходило восстановление (реверсия) пигментации к дикому типу (зеленая окраска первого листа). Степень хлорофильного дефекта и его восста-

новление маркировали по общепринятой классификации (Калам, Орав, 1974). Растения объединяли в 7 групп соответственно типу депигментации их проростков: V — виридис, VN — виридо-норма, VX — виридо-ксанта, X — ксанта, XN — ксанта-норма, XV — ксанта-виридис, A — альбина. Ревертанты разделяли на две группы: с быстрым восстановлением к дикому типу (в течение 4 дней проращивания при 25°C), маркированные как $V>N$ — вирида-до нормы, $X>N$ — ксанта до нормы, $A>V$ — альбина до виридис и с медленным (более 14 дней), обозначенные как $V>V$ — виридо-нет, $X>X$ — ксанта-нет, $A>A$ — альбина-нет. Исходно зеленые проростки представляли собой дикий тип — W-type (N, норма). Взрослые особи, выращенные из маркированных проростков, рассматривались нами как растения-ревертанты и культивировались в полевых условиях в течение 7 лет в виде 110 клонов (8 растений в каждом ряду с расстоянием 60×60 см). Клонировали (вегетативное размножение) делением материнских растений.

Фертильность пыльцы изучали на протяжении 6 вегетационных периодов (1997-2002 гг.). Во время цветения пыльники фиксировали в 70% спирте. Уровень фертильности (жизнеспособности) пыльцевых зерен оценивали по интенсивности окрашивания их раствором 1% ацетокармина. К группе фертильных относили пыльцу, содержащую два спермия и вегетативную клетку с окрашенной в темно-розовый цвет зернистой цитоплазмой. Стерильной считалась сморщенная, неокрашенная, с видимыми повреждениями пыльца. Общее число пыльцевых зерен (до 2000 для каждого варианта) просматривали в 50 полях зрения микроскопа.

Для оценки достоверности различий между контролем и мутантными популяциями и между растениями-ревертантами по процентному содержанию фертильной пыльцы использовали критерий Стьюдента. При оценке влияния различных факторов (поколение, возраст растений, мутагенная обработка, хлорофиллдефектность) на характер изменения доли фертильности пыльцы применяли метод двухфакторного дисперсионного анализа. Для оценки действия естественного отбора (стабилизирующая форма) вычисляли среднюю арифметическую для четырех разных по составу дисперсионных комплексов: контроль, гамма-популяции, популяции, полученные на основе действия химических мутагенов и комбинированного применения с гамма-радиацией, а также разность между средним и конкретным значением соответственно для каждого комплекса. Полученные ряды разностей ранжировали. По диаграммам рядов разностей от средней вычисляли тренды (линии рас-

сеивания) и по углу их наклона (крутизны) устанавливали степень различий между популяциями в отношении действия стабилизирующего отбора. Использовали формулу: $y=a+bx$, где y – разность между средним и конкретным значением фертильности пыльцы; a – значение пересечения линии тренда с осью Y ; b – tg угла наклона линии тренда, x – номер ранга популяции. Коэффициенты детерминации для полученных линейных трендов достаточно велики (0,82-0,94). Аналогично оценивали влияние стабилизирующего отбора у растений-ревертантов, различающихся степенью хлорофиллдефектности. Коэффициенты детерминации для их линейных трендов колебались от 0,54 до 0,88. Расчеты проводили с использованием MS Excel 6.0.

Результаты и обсуждение

У растений мутантных популяций фертильность мужского гаметофита отличалась значительной величиной варьирования в течение пяти поколений (табл. 1). В первом поколении после воздействия мутагенов выделились три группы популяций: одна – с высокой жизнеспособностью пыльцы по сравнению с контролем, объединившая варианты с обработкой химическими мутагенами (ЭМС и ЭИ) и γ -радиацией; вторая – популяции с более низкой, чем в контроле, фертильностью пыльцы, представленная вариантами с комбинированной обработкой мутагенами (γ +ЭМС, γ +ЭИ) и NaN_3 -популяции; у γ + NaN_3 -популяции жизнеспособность пыльцы соответствовала контрольному уровню. В последующих поколениях (M_2 - M_5) доля фертильных пыльцевых зерен повысилась у всех мутантных популяций, но зависимость от мутагенного воздействия все так же четко прослеживалась. Так, стабильно высокую фертильность

пыльцы сохраняли популяции, сформированные на основе действия химических мутагенов: ЭМС, ЭИ и NaN_3 . У популяций с использованием γ -радиации независимо и совместно с химическими мутагенами наблюдалось колебание значений признака от поколения к поколению.

Количество фертильной пыльцы у растений, маркированных по характеру хлорофильного дефекта в ювенильной фазе развития и наблюдаемых в полевых условиях на протяжении одного поколения в течение шести вегетационных периодов, зависело как от генотипических, так и от возрастных особенностей. Фенотипические группы, объединяющие варианты с тем или иным типом депигментации, различались между собой (табл. 2). Наибольшая стабильность присуща растениям дикого типа (W-type) и виридис-ревертантам, у которых растения второго года жизни не отличались от старовозрастных по количеству фертильной пыльцы.

Меньшая доля фертильных пыльцевых зерен по сравнению с растениями дикого типа отмечалась у альбина- и VN-ревертантов на протяжении почти всех вегетационных периодов, так же как и у XN-и VX-ревертантов в первые два года жизни. Варьирование процента фертильной пыльцы на протяжении шести лет жизни оказалось самым значительным у растений, отличающихся большей степенью хлорофильного дефекта, фиксированного в ювенильной фазе. Так, у VN-, XV- и альбина-ревертантов значения фертильности пыльцы с возрастом уменьшались, тогда как у VX-, X- и XN-ревертантов увеличались, что говорит о различных возможностях растений-ревертантов поддерживать высокий уровень фертильности пыльцы в изменяющихся возрастных и средовых условиях ее формирования.

Таблица 1. Фертильность пыльцы у растений мутантных популяций овсяницы луговой в M_1 - M_5 -поколениях

Мутантные популяции	Фертильности пыльцы, %				
	M_1	M_2	M_3	M_4	M_5
γ +ЭМС	48,3 $\pm$ 1,3***	75,1 $\pm$ 0,8***	91,2 $\pm$ 0,2***	88,0 $\pm$ 0,8	87,5 $\pm$ 1,2
ЭМС	74,1 $\pm$ 1,0***	86,1 $\pm$ 0,5***	82,0 $\pm$ 0,6***	95,3 $\pm$ 0,6***	90,8 $\pm$ 1,1**
γ +ЭИ	64,3 $\pm$ 1,1***	79,8 $\pm$ 0,6***	85,2 $\pm$ 0,3**	94,1 $\pm$ 0,5***	91,1 $\pm$ 0,3***
ЭИ	81,4 $\pm$ 0,8***	77,2 $\pm$ 0,7***	96,1 $\pm$ 0,2***	94,4 $\pm$ 0,6***	92,7 $\pm$ 0,7***
γ + NaN_3	69,2 $\pm$ 1,1	48,8 $\pm$ 0,6***	92,3 $\pm$ 0,2***	88,2 $\pm$ 1,0	88,3 $\pm$ 1,5
NaN_3	64,4 $\pm$ 1,1**	68,4 $\pm$ 0,81**	91,2 $\pm$ 0,2***	90,4 $\pm$ 0,7*	89,4 $\pm$ 0,3*
γ -облучение	76,5 $\pm$ 0,9***	77,2 $\pm$ 0,6***	69,0 $\pm$ 0,4***	88,6 $\pm$ 1,0	91,5 $\pm$ 0,6***
Контроль	69,4 $\pm$ 1,1	64,5 $\pm$ 0,7	87,5 $\pm$ 0,2	88,5 $\pm$ 0,9	85,3 $\pm$ 1,5

Примечание. Различия между контрольной и мутантными популяциями достоверны при * – $p<0,05$, ** – $p<0,01$, *** – $p<0,001$.

Таблица 2. Фертильность пыльцы у растений-ревертантов овсяницы луговой на протяжении шести лет культивирования

Фенотип де- пигмен- тации	Фертильность пыльцы, %, годы исследования					
	1997	1998	1999	2000	2001	2002
W-type	85,9±1,9	82,4±1,6	89,7±1,3	88,3±1,2	89,0±0,8	87,1±1,6
V	88,6±1,5	80,7±2,7	90,3±1,7	91,6±1,2	91,9±1,0	89,7±0,9
VN	88,3±1,4	59,4±5,7***	70,1±3,3***	82,0±1,5**	81,1±1,4***	77,3±2,1*
VX	79,8±2,4*	81,7±2,1	90,9±0,9	88,4±1,0	90,3±0,8	87,7±1,3
X	84,9±1,2	78,0±2,2	88,8±1,9	87,1±0,9	89,9±0,8	88,1±1,0
XN	71,4±3,7***	76,8±1,6*	86,8±0,8	88,4±1,3	90,5±0,7	90,7±0,9*
XV	90,5±1,7	88,4±1,6	91,2±1,5	86,2±1,6	90,6±1,7	87,4±2,5

Примечание. Здесь и в табл. 3: различия между диким фенотипом (W-type) и растениями-ревертантами достоверны при * – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$, *** – $p < 0,001$.

Подобные различия оказывались более значимыми при анализе доли фертильной пыльцы у растений-ревертантов, отличающихся типом и скоростью восстановления (реверсии) зеленой окраски листа в ювенильной фазе, при этом фенотипические особенности четко прослеживались (табл. 3). Так, у виридис-ревертантов, независимо от скорости и характера восстановления, процент фертильности пыльцы оставался в течение всего периода жизни растений довольно стабильным и высоким. У ксанта-ревертантов большее количество жизнеспособной пыльцы формировалось при медленном, а у альбина-ревертантов, наоборот, при быстром восстановлении окраски листа проростков до дикого типа. С возрастом процент фертильной пыльцы у ксанта-ревертантов с быстрым типом восстановления увеличивался в два раза и достигал уровня дикого типа, а у альбина-ревертантов с медленным типом восстановления этот показатель хотя и возрастал, однако оставался ниже уровня дикого типа.

Как показывают представленные данные, количество жизнеспособной пыльцы зависит у растений от целого ряда факторов (генетиче-

ских, возрастных, условий среды) и потому значения признака существенно колеблются. В связи с этим были проанализированы не только экспрессия показателя, но и его изменчивость на основе сравнения компонент фенотипической дисперсии разных по составу комплексов. Для этой цели применен метод двухфакторного дисперсионного анализа, позволяющий оценить влияние генетических факторов и условий среды на процент фертильной пыльцы. У растений мутантных популяций в M_1 - M_5 -поколениях специфичность варьирования количества фертильных пыльцевых зерен в значительной степени обусловлена влиянием фактора «поколение» (возрастные особенности мутантных популяций и условия их выращивания в каждом поколении) и составила 61,08% общей фенотипической дисперсии. Влияние генетического фактора (генетические особенности мутантных популяций) оказалось несущественным (табл. 4). В то же время при различных способах опыления растений влияние специфического генетического фактора (мутантные популяции) на уровень изменчивости процент фертильной пыльцы было значительным.

Таблица 3. Фертильность пыльцы у растений-ревертантов овсяницы луговой с различной скоростью реверсии хлорофиллдефектного фенотипа к дикому типу в ювенильной фазе

Фенотип восстанов- ления	Фертильность пыльцы, %, годы исследования					
	1997	1998	1999	2000	2001	2002
<i>Фенотипы с быстрым восстановлением зеленой окраски</i>						
V>N	89,6±1,1	72,6±2,5	92,9±1,2	95,2±0,7	93,0±1,4	94,9±0,4
X>N	40,5±2,7	69,7±2,2	85,5±1,3	73,4±0,9	83,7±1,3	82,6±1,4
A>N	93,9±0,3	83,8±1,5	91,6±0,4	90,9±1,4	86,2±1,3	91,9±0,4
<i>Фенотипы с медленным восстановлением зеленой окраски</i>						
V>V	87,4±1,9	88,5±2,5	93,9±1,7	93,5±0,9	97,8±0,1	94,7±0,7
X>X	89,9±1,1	85,9±1,7	90,4±1,0	89,8±0,9	90,3±0,8	90,1±0,8
A>A	39,9±6,4	51,7±2,1	54,4±2,8	70,4±2,1	64,1±3,3	63,4±5,3
A	85,1±1,9	66,3±1,6***	88,1±1,2	79,9±1,6**	77,0±2,1**	74,6±3,3*

Таблица 4. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа изменчивости фертильности пыльцы у растений мутантных популяций и растений-ревертантов овсяницы луговой

Варьирование данных	Степень свободы	Дисперсия	Критерий Фишера		Влияние фактора, %
			F (факт.)	F (эмпир.)	
Мутантные популяции	7	73,57	1,19	2,36	8,93
Поколения	4	880,84	14,26	2,71	61,08
Остаточное	28	61,78			29,99
Общее	39				
Хлорофиллдефектность	7	135,59	5,90	2,29	39,64
Возраст растений	5	128,09	5,57	2,49	26,74
Остаточное	35	22,99			33,62
Общее	47				

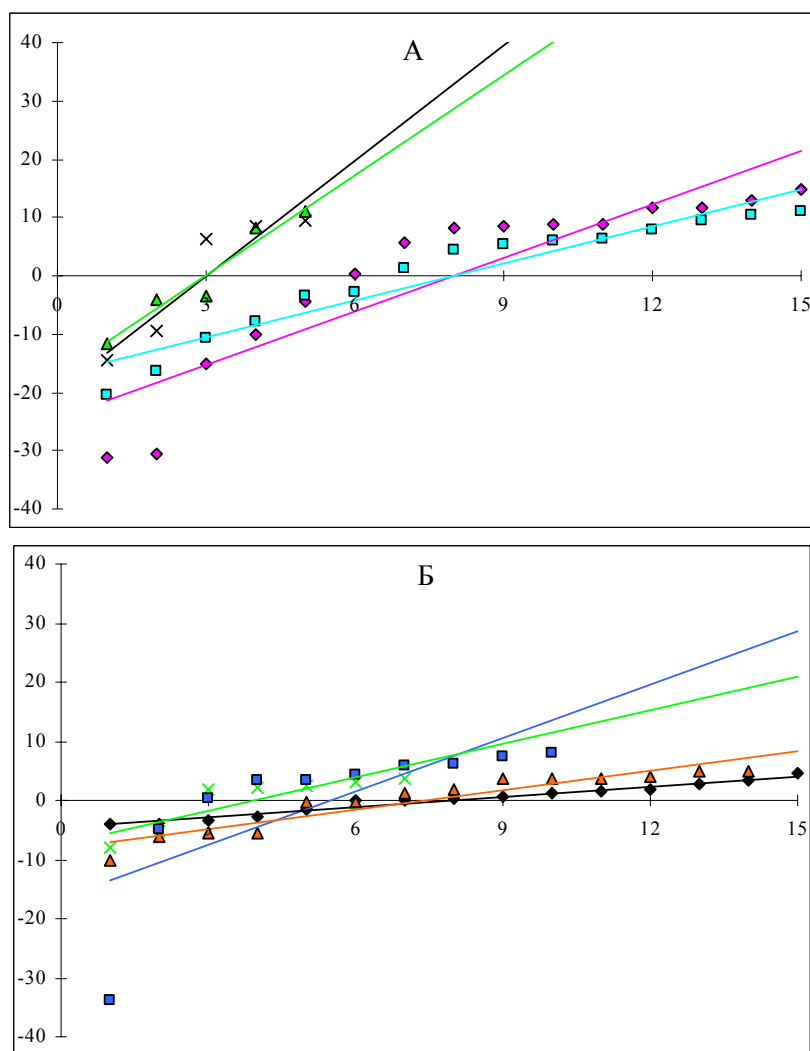
Примечания: F(факт.) – критерий Фишера фактический, F(эмпир.) – критерий Фишера эмпирический при $p=0,95$.

Так, при гибридизации оно составило 30,92%, при инбридинге — 26,15, а при аут-кроссе — 12,52% от общей дисперсии. Таким образом, при изучении влияния на изменчивость фертильности пыльцы различных факторов необходим анализ разных по составу дисперсионных комплексов, с различным набором и сочетанием специфических (генетических и негенетических) и неспецифических факторов.

У растений-ревертантов другой изученной группы установлено влияние обоих факторов (генотипа и возраста) на уровень изменчивости фертильности пыльцы, но генотипические особенности ревертантов оказались существеннее, чем возраст растений (табл. 4). Последний фактор, как и фактор «поколение» в случае с мутантными популяциями, является неспецифическим, т.к. отражает не только старение растений, но и варьирующие условия их культивирования.

Несомненный интерес как в генетических, так и в селекционных исследованиях представляет оценка действия естественного отбора (стабилизирующей его формы) для признаков, характеризующих жизнеспособность популяций с естественным (супрессированная хлорофилл-дефектность) и индуцированным (мутагенез) генетическим грузом. Действие стабилизирующего отбора может быть оценено на основе анализа отклонений от среднего арифметического значения признака (Шмальгаузен, 1969; Алтухов, 2003). Отклонения от среднего значения процента фертильной пыльцы (+ или –) графически представлены прямыми (линии рассеяния, тренды) с разными углами наклона к оси абсцисс, которые отчетливо характеризуют различия как между мутантными популяциями, так и между хлорофиллдефектными фенотипами. Фертильность пыльцы у двух групп мутантных популяций, сформированных на основе дейст-

вия химических мутагенов и их комбинированного применения с гамма-радиацией, ближе к среднему арифметическому, и это отражается в меньшей крутизне принадлежащих им линейных трендов (рис., А). Напротив, значительно отличается от среднего фертильность пыльцы у контроля и гамма-популяции с соответствующими им крутыми трендами. Пары растений-ревертантов ксанта и виридис также соответствуют пологие линии рассеяния и наименьшие отклонения от среднего значения процента фертильности пыльцы (рис., Б). Альбина-ревертанты и дикий тип имеют более крутые тренды, что связано с большими отклонениями значений от среднего. Если рассматривать эти данные как отражение специфического адаптивного состояния популяций, находящегося под контролем естественного отбора (стабилизирующая форма), то очевидно, что стабилизирующий отбор в большей мере благоприятствует мутантным популяциям, сформированным на основе применения химических мутагенов, и в меньшей — гамма-популяциям. По-видимому, в этом заключается одна из особенностей химического мутагенеза. Ксанта- и виридис-ревертантам стабилизирующий отбор благоприятствует в большей мере, чем альбина-ревертантам, характеризующимся значительными структурными дефектами фотосинтетического аппарата (Венжик и др., 2002) и, как следствие, подвергающимся более жесткому действию естественного отбора. Последние, не являясь летальными, все же частично вносят деструктивный элемент в процессы формирования микророгаметофита, что и отражается на количестве фертильных пыльцевых зерен. Следствием таких структурных нарушений может быть и ухудшение жизнеспособности потомства.



Фертильность пыльцы, выраженная в отклонениях значений от средней арифметической, мутантных популяций и растений-ревертантов по хлорофиллдефектности. *F. pratensis*

А – мутантные популяции: × – контроль, ♦ – комбинированные и ■ – химические варианты обработки; ▲ – γ-облучение.

Б – растения-ревертанты по хлорофиллдефектности: ♦ – дикий тип, × – виридис-, ▲ – ксанта-, ■ – альбина-ревертанты.

По оси ординат – отклонения от средних значений процента фертильности пыльцы; по оси абсцисс – номер ранга растений в мутантной популяции (А) и выборке растений-ревертантов (Б)

Выводы

Таким образом, анализ процента фертильных пыльцевых зерен у растений овсяницы луговой, различающихся генетическим происхождением и онтогенетическим возрастом, показал, что количество зрелой сформированной пыльцы зависит от ряда специфических и неспецифических факторов. В процессе индуцированного мутагенеза формирование доли фертильной пыльцы связано как с типом мутагенов (химические, гамма-радиация), так и с действием средовых условий на протяжении исследованных пяти генераций. У растений-ревертантов по

хлорофилл-дефектности на протяжении шестилетнего периода их жизни фертильность пыльцы определялась в большей степени характером проявившегося в ювенильной фазе хлорофильного дефекта и особенностями восстановления пигментации у взрослых особей. В отношении экспрессии данного признака стабилизирующий отбор благоприятствовал более мутантным популяциям, сформированным на основе применения химических мутагенов, по сравнению с гамма-популяцией, а также растениям-ревертантам с менее выраженным хлорофиллдефектным фенотипом (виридис и ксанта).

Авторы благодарят Т. Н. Каичеву и А. И. Савушкина за помощь в обработке материалов и подготовке настоящей статьи.

Литература

- Агаджанян А. М. 1987. Количество пыльцы как регулятор уровня самофертильности и степени развития пола у гермафродитных видов растений // Успехи совр. биол. Т. 103. № 2. С. 298-313.
- Алтухов Ю. П. 2003. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ «Академкнига». 431 с.
- Венжик Ю. В., Николаевская Т. С., Олимпиенко Г. С. и др. 2002. Особенности структуры клеток мезофилла у хлорофиллдефектных мутантов *Festuca pratensis* (Poaceae) // Бот. журн. Т. 87. № 12. С. 48-58.
- Геодакян В. А. 1978. Количество пыльцы как передатчик экологической информации и регулятор эволюционной пластичности растений // Журн. общ. биол. Т. 39. № 5. С. 743-751.
- Инге-Вечтомов С. Г., Миронова Л. Н., Тер-Аванесян М. Д. 1994. Неоднозначность трансляции: версия эукариот // Генетика. Т. 30. № 8. С. 1022-1035.
- Калам Ю., Орав Т. 1974. Хлорофильная мутация. Таллин: Валгус. 60 с.
- Лях В. А. 1995. Микрогаметофитный отбор и его роль в эволюции покрытосеменных растений // Цитол. и генет. № 6. С. 76-82.
- Николаевская Т. С. 1997. Морфологические особенности пыльцы в отдаленных потомствах мутантных растений *Festuca pratensis* (Poaceae) // Бот. журн. Т. 82. № 8. С. 88-93.
- Олимпиенко Г. С., Лебедева О. Н. 1985. Радиорезистентность семян, сформировавшихся при свободном опылении растений М₁ овсяницы луговой, и модифицирующий эффект кофеина // Сельскохоз. биол. № 11. С. 56-59.
- Олимпиенко Г. С., Титов А. Ф., Николаевская Т. С. 1982. Генетические эффекты отбора у многолетних трав. Л.: Наука. 112 с.
- Орлова И. Н. 1994. Ядерно-цитоплазматические взаимодействия и частичная нестабильность отдаленных гибридов злаков // Генетика. № 10. С. 1423-1431.
- Попова И. С. 1971. Морфологические типы пылевых зерен у тетраплоидных форм озимой ржи. // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Вып. 3. С. 62-66.
- Титов А. Ф., Олимпиенко Г. С., Павлова Н. А. 1978. О возможной селективной ценности температурочувствительных хлорофильных мутаций у овсяницы луговой // Журн. общ. биол. Т. 39. № 4. С. 628-632.
- Шмальгаузен И. И. 1969. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука. 494 с.
- Auquier P. 1977. Biologie de la reproduction dans le genre *Festuca* L. (Poaceae). 1. Systemes de Pollinisation // Bull. Soc. roy. bot. Belg. V. 110. P. 129-150.
- Freeling M. 1981. Toward monitoring specific DNA lesions in the gene by using systems // Environ. Health Perspect. V. 37. P. 13-17.
- Georgiew S. A. 1981. Male sterile mutants induced in *T. aestivum* after EMS treatment // Докл. Болг. АН. Т. 35. С. 241-244.
- Jones A. G. 1976. Environmental effects on the percentage of stainable and presumed normal pollen in *Aster* (Compositae) // Amer. J. Bot. V. 63. P. 657-663.
- Land J. B., Whittington W. J., Norton G. 1971. Environment dependent chlorosis in mutant plant of *Festuca pratensis* Huds. // Ann. Bot. V. 35. P. 605-613.
- Luna S. V., Figueroa M., Baltazar M. et al. 2001. Maize pollen longevity and distance isolation requirements for effective pollen control // Crop. Sci. V. 41. P. 1551-1557.
- Mulcahy D. L., Mulcahy G. B. 1987. The effect of pollen competition // Amer. Sci. V. 75. P. 44-50.
- Nilan R. A., Rosichan J. L., Arenaz P., Hodgdon A. L., Kleinhofs A. 1981. Pollen genetic markers for detection of mutagens in the environment // Environ. Health. Perspect. V. 37. S. 19-25.
- Wang Z.-Yu., Ge Y., Scott M., Spangenberg G. 2004. Viability and longevity of pollen from transgenic and nontransgenic tall fescue (*Festuca arundinacea*) (Poaceae) plants // Amer. J. Bot. V. 91. P. 523-530.
- Welch J. R., Klatt A. R. 1971. Effects of temperature and photoperiod on spring wheat pollen viability // Crop. Sci. V. 11. P. 864-865.
- Westgate M. E., Lizano J., Batchelor W. 2003. Quantitative relationships between pollen shed density and grain yield in maize // Crop. Sci. V. 43. P. 934-942.

АНАДРОМНАЯ МИГРАЦИЯ ВАРЗУГСКОГО СТАДА АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*Salmo salar* L.) В БЕЛОМ МОРЕ

А. Г. ПОТУТКИН¹, А. Е. ВЕСЕЛОВ², А. В. ЗУБЧЕНКО¹, С. М. КАЛЮЖИН³

¹Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии

²Институт биологии Карельского научного центра РАН

³Варзугский научно-исследовательский центр полярных экосистем

В Белом море вдоль Терского берега (Кольский п-ов) на протяжении 150 км от Горла исследованы закономерности анадромной миграции крупнейшего стада атлантического лосося, нерестящегося в р. Варзуге. Ранее отдельные факты миграции лососей регистрировались лишь на основе поимки одиночных экземпляров рыб. С помощью мечения более 1000 экз. лосося и повторного их отлова ставными неводами на 20 рыболовецких тонях были установлены скорости и длительности миграции рыб в годы с разными условиями ледостава на реках, а также выяснено влияние на эти показатели приливно-отливных течений и участков распресненных речными стоками. Это позволило составить целостную картину миграции лососей вдоль берега.

A. G. POTUTKIN, A. Ye. VESELOV, A. V. ZUBCHENKO, S. M. KALIUZHN. ANADROMOUS MIGRATION OF ATLANTIC SALMON FROM THE RIVER VARZUGA IN THE WHITE SEA

The regularities of anadromous migration of the largest Atlantic salmon herd spawning in the River Varzuga have been studied in the area 150 km along the Tersky coast (Kola Peninsula) in the White Sea. Previously only a few isolated instances of Atlantic salmon migration have been registered based on solitary fish catches. In this study migration rate and duration in the years with different conditions of freezing-over of rivers have been estimated by tagging 1000 fishes with subsequent catches by fixed fish traps in 20 fisheries. The effects of tidal currents and freshened river flows on the migration have been also revealed, which allowed completing the picture of Atlantic salmon migration along the coast.

Известно, что в Белом море перед заходом в реки анадромная миграция атлантического лосося (семги) происходит вдоль Терского берега Кольского п-ова (Мельникова, 1959, 1962; Мельникова, Персов, 1968; Бакштанский, Яковенко, 1976; Кузьмин, 1981; Салмов и др., 1982; Zubchenko et al., 1995) (рис. 1). Можно предположить, что осенняя биологическая группа семги, наиболее многочисленная в р. Варзуге и достигающая до 70% численности стада (Мельникова, 1962; Лысенко, Берестовский, 1999), в больших количествах облавливаются на морских тонях вдоль Терского берега до захода на нерест в эту реку. Предположение построено на том, что численность семги в соседних вместе взятых малых реках (Чапома, Стрельна, Чавань-

га и Индера) составляет в среднем всего 4500 экз. (Калюжин, 2003). Тогда как численность лосося варзугского стада изменяется в пределах 30 000-135 000 экз. Кроме того, во все указанные небольшие реки в основном мигрирует лосось летней биологической группы (Кузьмин, 1984; Долотов, 1997), т.е. в мае-июле. В связи с этим, с одной стороны для практических целей необходимо было выяснить какие стада мигрирующей семги в основном облавливаются на участке, длиной 150 км, от реки Чапома (с. Чапома) до с. Кашкаранцы (35 км от устья р. Варзуги). С другой стороны, при проведении массового мечения анадромных мигрантов представилась уникальная возможность проследить некоторые закономерности миграции вдоль

Терского берега, такие как ее скорость, длительность, а также выяснить влияние на эти показатели приливно-отливных течений, особенно сильных в Горле Белого моря.

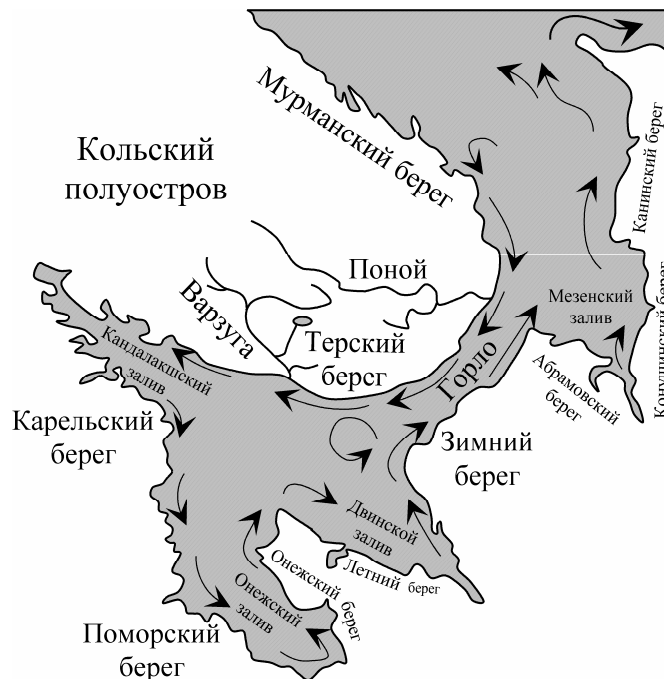


Рис. 1. Горло Белого моря и Терский берег, вдоль которого происходит миграция лосося до устья р. Варзуги. Стрелки – направление преобладающих течений

Ранее отдельные факты миграции лососей регистрировались на основе поимки лишь отдельных экземпляров рыб. Поэтому в целом картины миграции не прослеживалось. Результаты представленных исследований основаны на мечении более 1000 экз. лосося и повторном их отлове ставными неводами на 20 рыболовеческих тонях в 1982-1983 гг. (ранее эти данные не анализировались и не публиковались). Все указанные тони более-менее равномерно расположены на протяжении 150 км Терского берега Белого моря (Кольский п-ов).

Направления миграций производителей лосося

Известно, что надежным и наиболее простым способом исследования миграции рыб является их мечение. При помощи подвесных моток, нами в сентябре-октябре 1982 г. на рыболовеческой тоне «Стрельнинские Новинки» было помечено 223 экземпляра лосося, пойманного ставными неводами. В этот же период на других 18 тоневых участках Терского берега и двух рыбоучетных заграждениях (РУЗ), установленных в р. Варзуге и ее притоке Кица, регистрировали

этих помеченных лососей при их вторичной поимке. Ниже на схемах приводятся названия рыболовеческих тоней и рек, расположенных вдоль Терского берега Белого моря. Это позволило проследить направление миграции и оценить ее скорость. Всего в 1982 г. повторно был выловлен 71 экз. рыб или 32% от числа помеченных.

В 1982 г. из 223 меченых рыб 8 были отловлены там, где и были выпущены, т.е. на тоне «Стрельнинские Новинки». Собранные остальные данные от рыбаков свидетельствуют о том, что 35 экз. рыб совершили обратную основному направлению к р. Варзуге миграцию. Причем только 3 лосося проделали обратный путь расстоянием 34 км, 2 лосося — на 19 км, а 30 рыб или их основное количество — на 12 км (рис. 2).

Отметим, что в районе мечения рыб наблюдаются наиболее сильные приливно-отливные течения, которые, по-видимому, и определили значительный по численности «откат» мигрантов. Об этом также свидетельствуют данные опроса местных рыбаков.

В прямом направлении (к нерестовой реке) было обнаружено 28 экз. из числа помеченных рыб. Половина из этих производителей была выловлена на тонях, расположенных в 33–54-х

км от тони «Стрельнинские Новинки» (в сторону р. Варзуга), а другая часть выловлена непосредственно на РУЗе рек Варзуга и Кица, мигрировав по морю на расстояние более 90 км (рис. 2).

В 1983 г. в период с сентября по октябрь на рыболовецкой тоне «Стрельнинские Новинки» было помечено 150 экз. нерестовых мигрантов лосося (рис. 3).

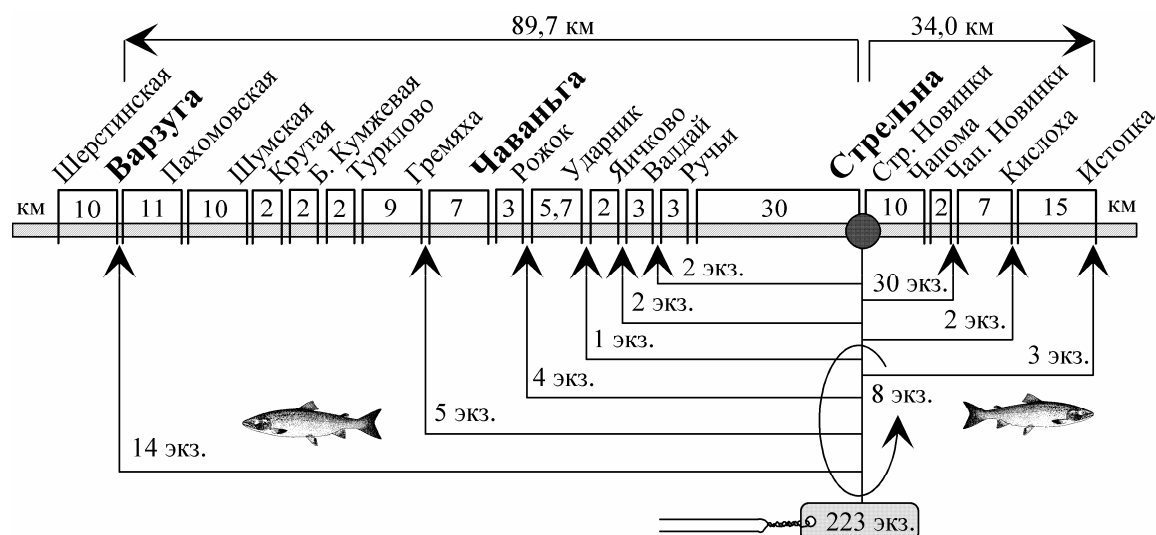


Рис. 2. Схема отлова мигрирующих лососей, помеченных на тоне «Стрельнинские Новинки» в 1982 г.

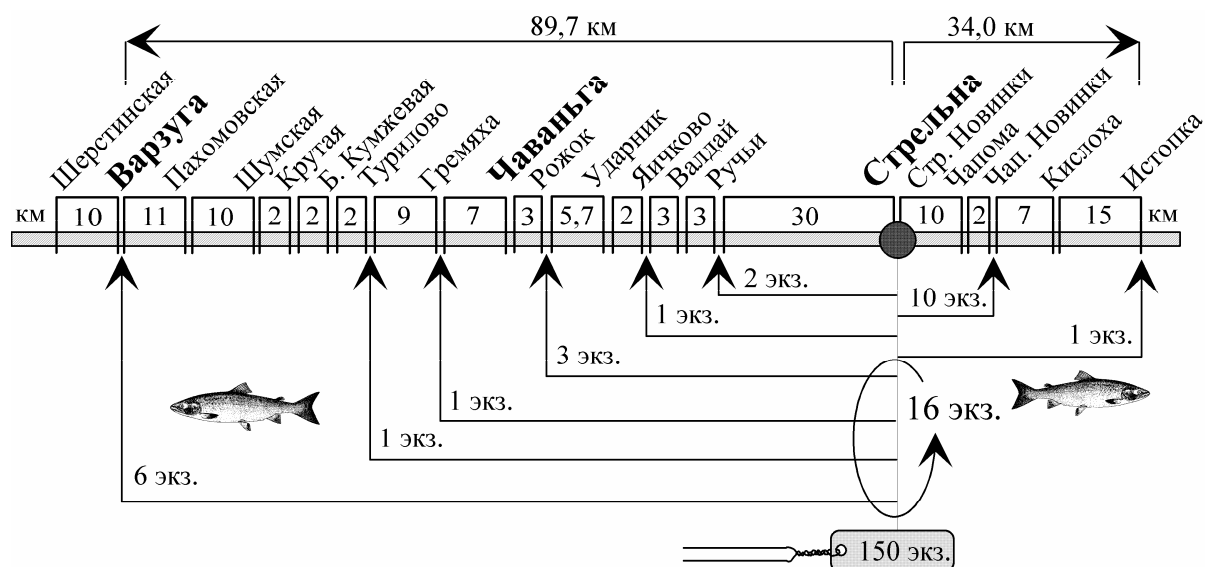


Рис. 3. Схема отлова мигрирующих лососей, помеченных на тоне «Стрельнинские Новинки» в 1983 г.

Из них повторно отловлен 41 экз. или 27%, т.е. результат сопоставим с прошлым годом, когда было выловлено 32% меченых рыб. В этом году в 2 раза больше рыб (16 экз.) выловлено на тоне мечения «Стрельнинские Новинки», что, по-видимому, может быть связано с частой сменой сильных ветров с запада на восток. В обратном направлении в 1983 г. мигрировало только 11 экз. семги, причем 10 на расстояние 12 км, а 1 – на 34 км. К р. Варзуге зарегистрирована миграция 14 рыб. Из них 6 экз. были отловлены непосредственно на РУЗе в реке. Эти особи проделали путь в 103 км. Другие 8 лососей были выловлены рыбаками в ставные невода на участке от 30 до 63 км по направлению к р. Варзуге. Около устья р. Чаваньга зарегистрировано 3 особи лосося (рис. 3). В этом месте, как и в районе р. Стрельна, вероятно, происходит некоторая задержка мигрантов из-за дезориентирующего влияния весьма сильно распресненной морской воды. Однако, как показали контрольные ловы непосредственно в реках Стрельна и Чаваньга, осенний лосось в них не мигрирует и, следовательно, он продолжает путь в сторону р. Варзуга.

В 1982 и в 1983 гг. нами также проводилось мечение мигрирующих лососей на морской рыболовецкой тоне «Рожок», расположенной значительно ближе к устью р. Варзуга (46 км) и дальше от Горла Белого моря. В этой области прибрежные морские течения преимущественно направлены к Кандалакшскому заливу и способствуют прямой миграции рыб.

В 1982 г. на тоне «Рожок» было помечено 312 анадромных мигрантов лосося (рис. 4).

Из них повторно отловлено 132 экз. или 42%. Результат значительно лучший, чем при мечении на тоне «Стрельнинские Новинки». Непосредственно на месте выпуска было поймано 7 рыб. В обратном направлении мигрировало 7 экз. лосося, причем 2 рыбы на расстояние 7,7 км, а 5 — на 10,7 км. Этот участок «отката» значительно короче, чем от тони «Стрельнинские Новинки». Кроме того, основная миграция наблюдалась по направлению к устью р. Варзуга – 118 лососей из 132 повторно отловленных. Так 80 экз. лососей было зарегистрировано уже на РУЗе р. Варзуги, а 14 и 7 рыб на удалении 10 и 11 км с права и слева от устья этой реки (тони «Шерстинская» и «Пахомовская»). Другие 17 экз. мигрантов были отмечены на пути к Варзуге, т.е. на удалении от места мечения (тона «Рожок») от 7 до 22 км (рис. 4).

В 1983 г. на той же морской тоне «Рожок» было помечено 150 экз. мигрирующего на нерест лосося (рис. 5). Затем, как и в предыдущий год, меченые экземпляры регистрировались при

попадании в ставные невода многочисленных рыболовецких тоней.

Так повторно было отловлено 65 рыб или 43% лососей – это результат аналогичный данным 1982 г. (42%). Из них в прямом направлении мигрировало 50 экз., а в обратном – только 8. На месте мечения (тона «Рожок») повторно встретилось 7 рыб.

Таким образом, как и в 1982 г., в этом районе (удаленном от Горла Белого моря и влияния сильных приливно-отливных течений) анадромная миграция лососей шла преимущественно к нерестовой р. Варзуге. В самой реке, на РУЗе «Колониха», зарегистрировано 38 рыб от числа меченых (рис. 5).

Скорости миграций производителей лосося

В 1982 г., когда лососи метились на тоне «Стрельнинские Новинки», длительность «прямой» миграции от одной рыболовной тони к другой (Валдай–Яичково–Ударник–Рожок–Гремяха) варьировала незначительно – в пределах 2-х суток, ее увеличение до 9 суток (задержка) отмечалось лишь только в районе эстуария р. Варзуги (рис. 6). В обратном направлении длительность миграции от тони к тоне (Чапомские Новинки–Кислоха–Истопка) была в пределах 2–3-х суток.

В отношении скорости «прямой» миграции отметим, что в 1982 г. она стабильно изменялась (от тони к тоне) в пределах 12–17 км/сут. Однако на подходе к устью Варзуги скорость мигрантов снизилась до 10 км/сут. Скорость обратной миграции не превышала 6–9 км/сут., т.е. как минимум в 2 раза была ниже скорости «прямой» миграции (рис. 6). Это, по-видимому, связано с противодействием обратной миграции преимущественно восточного направления берегового течения (без учета приливно-отливных колебаний).

Анализируя результаты измерения характеристик миграций в 1983 г. для лососей помеченных также на тоне «Стрельнинские Новинки», отметим, что в целом существенно увеличилась длительность миграции в обратном направлении – до 8–11 суток (рис. 7). По направлению к р. Варзуге длительность миграции изменялась от 2 до 10 суток, причем значения 8–10 суток отмечались только у тони «Стрельнинские Новинки» (ближе к Горлу моря). Далее по всему пути длительность миграции от тони к тоне (Яичково–Рожок–Гремяха) колебалась в пределах 2–3-х суток, и только с приближением к Варзуге (Турилово, Варзуга) длительность миграции возросла до 4–8 суток. Последнее связано с тем, что в этот год из реки уже выносилась шуга, которая препятствовала быстрой миграции лососей в нее.

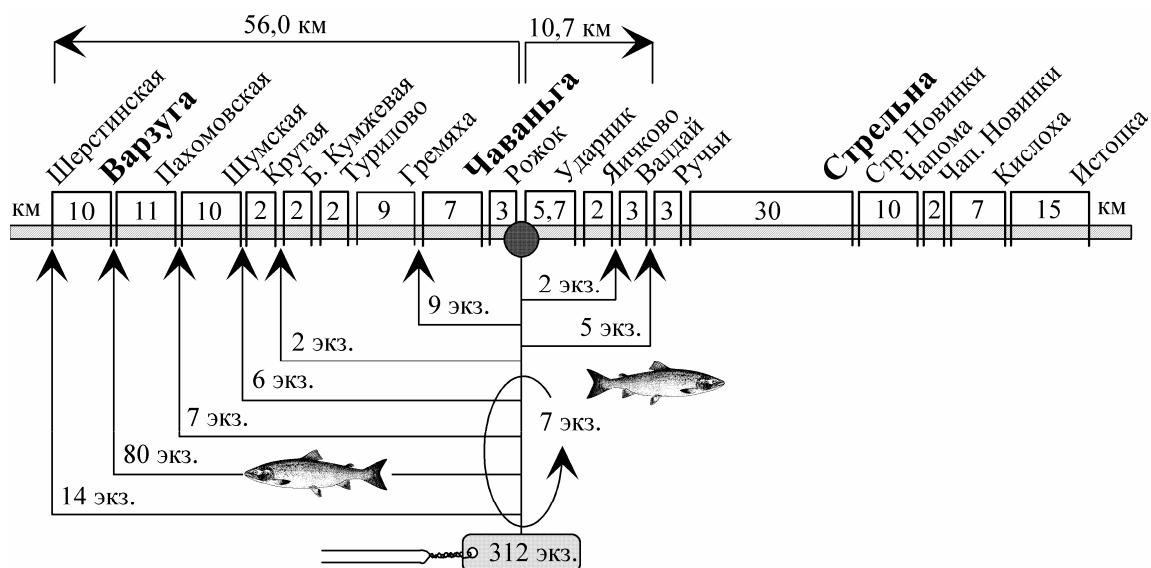


Рис. 4. Схема отлова мигрирующих лососей, помеченных на тоне «Рожок» в 1982 г.

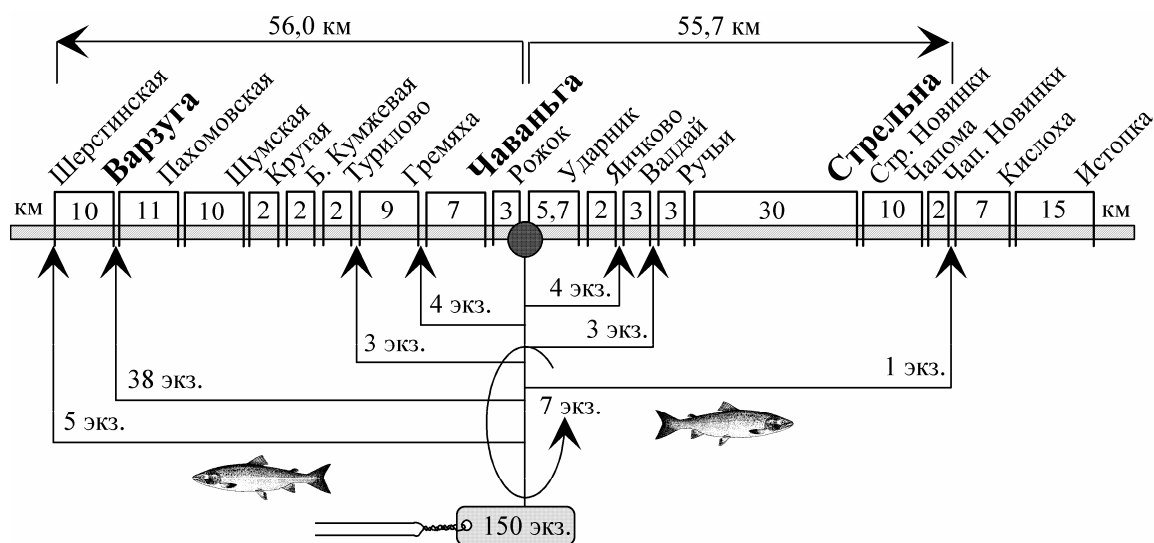


Рис. 5. Схема отлова мигрирующих лососей, помеченных на тоне «Рожок» в 1983 г.

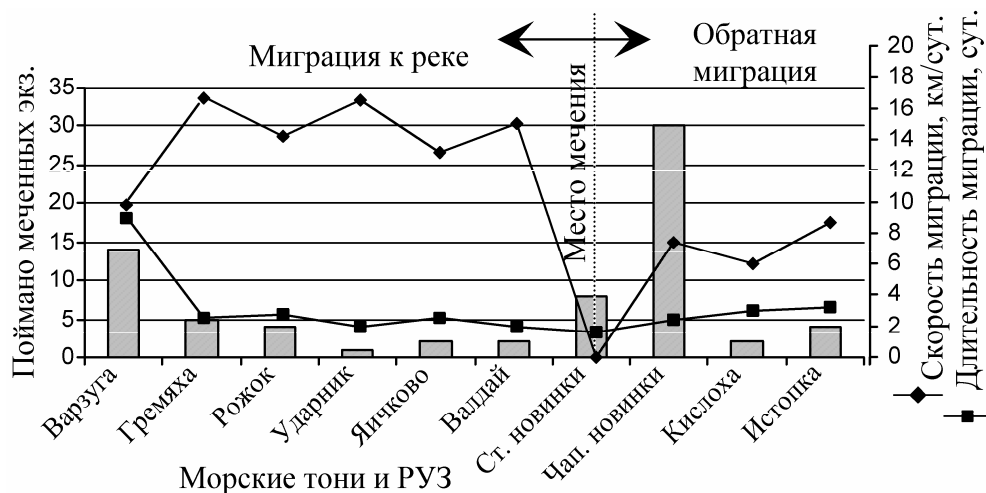


Рис. 6. Распределение лосося вдоль Терского берега, помеченного на тоне «Стрельнинские Новинки» в 1982 г., длительность и скорость миграции

Скорость «прямой» (к реке) миграции снова была выше, чем обратной. Однако частая смена ветров и раннее шугование на реках привели к значительным колебаниям скорости миграции, особенно в прямом направлении она изменялась от 2 до 49 км/сут, тогда как в обратном направлении составляла всего 2–3 км/сут. (рис. 7).

В целом для мест (районов тоней) с меньшим распреснением наблюдается большая скорость миграции, например для тони «Гремяха» — 17–49 км/сут.

Снижение скорости миграции в районе Горла Белого моря связано с сильными морскими течениями, а также с привлечением мигрантов пресными струями впадающих в этом месте многочисленных малых рек, вызывающих кратковременную их дезориентацию или заход в небольшие заливы.

Ближе к устью р. Варзуги (50–60 км) малых рек становится меньше и уже проявляется влияние ее мощной распресненной струи на стабильную (без отката) миграцию производителей семги в прямом направлении.

Лососи, помеченные в 1982 г. на тоне «Рожок», которая удалена на 43 км от тони «Стрельнинские Новинки» (в сторону устья Варзуги), и вторично выловленные, позволили установить, что длительность «прямой» и «обратной» миграции варьировала в пределах 2–5 суток (рис. 8). В отношении скорости миграции можно констатировать, что она стабильна в прямом и обратном

направлении — 8–10 км/сут. и лишь возрастала в районе устья Варзуги (тони Шерстинская и Пахомовская). Наблюдаемая тенденция обусловлена отсутствием влияния сильных течений Горла моря и усилением мощной привлекающей распресненной струи в районе устья Варзуги.

В 1983 г. для лососей, помеченных также на тоне «Рожок», длительность миграции от тони к тоне в основном была в пределах 1–4 суток (рис. 9). Однако возле устья Варзуги (тоня Шерстинская) длительность миграции возрастала до 8,5 суток. Скорость «прямой» миграции изменялась в от 5 до 12 км/сут. Скорость обратной миграции колебалась в пределах 4–8 км/сут.

Динамика скоростей прямой миграции на тонях близких к устью Варзуги в 1982 г. была более стабильна (8–11 км/сут.), чем в 1983 г., когда скорость возрастала от 6 до 12 км/сут. Скорость обратной миграции изменялась в пределах 4–8 км/сут. Эти различия, по-видимому, следует объяснить температурными режимами: в 1982 г. лед на реке встал на декаду раньше обычного, что и определило равномерную миграцию лосося в реку, в отличие от теплого 1983 г.

В районе устья р. Варзуги миграция лосося преимущественно была направлена в русло реки, несмотря на то, что возникала некоторая задержка лососей у соседних тоней (Шерстинская, Пахомовская, 10 км от устья) (рис. 10).

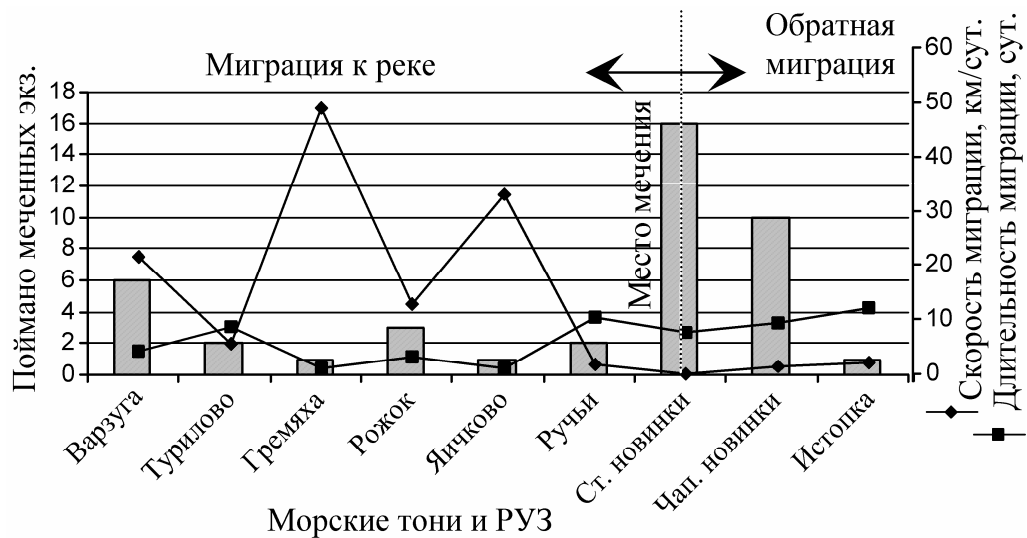


Рис. 7. Распределение лосося вдоль Терского берега, помеченного на тоне «Стрельнинские Новинки» в 1983 г. и характеристики миграции

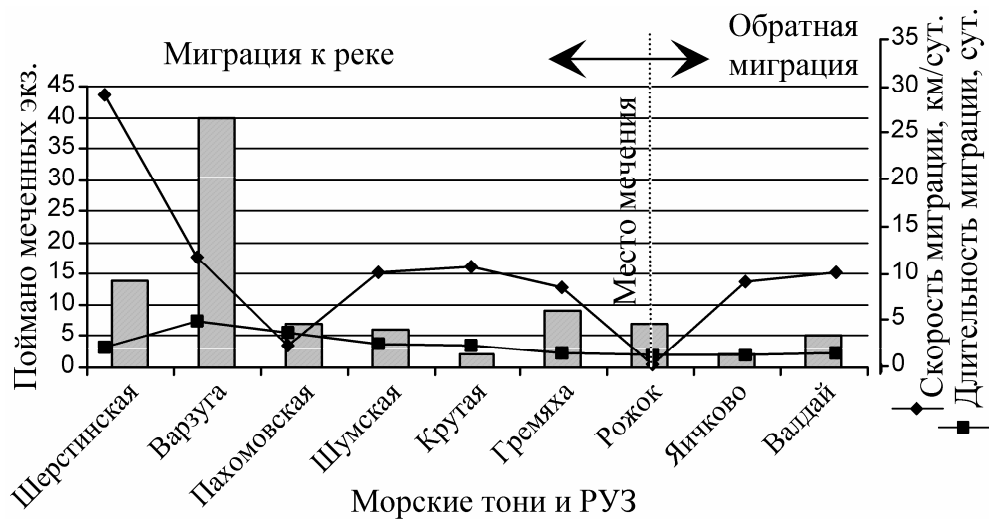


Рис. 8. Распределение лосося вдоль Терского берега, помеченного на тоне «Рожок» в 1982 г., скорость и длительность миграции

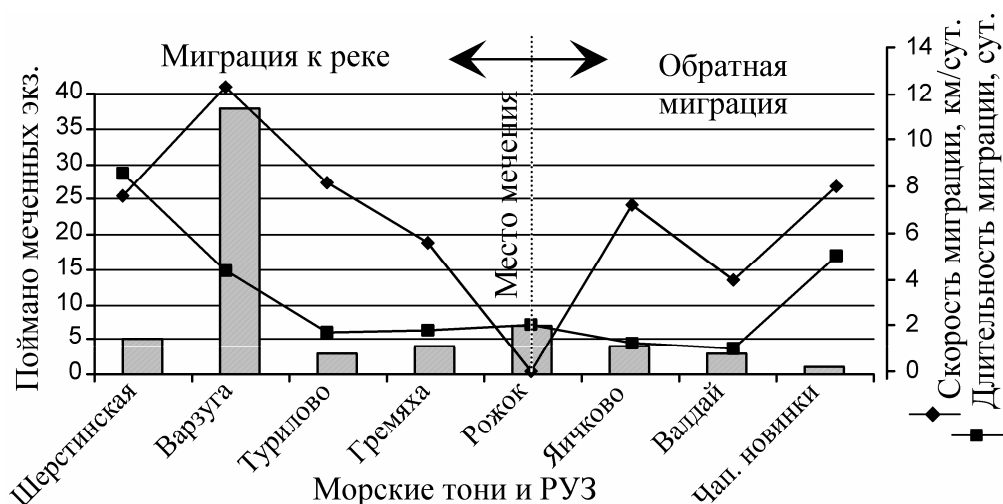


Рис. 9. Распределение лосося вдоль Терского берега помеченного на тоне «Рожок» в 1983 г. и характеристики миграции

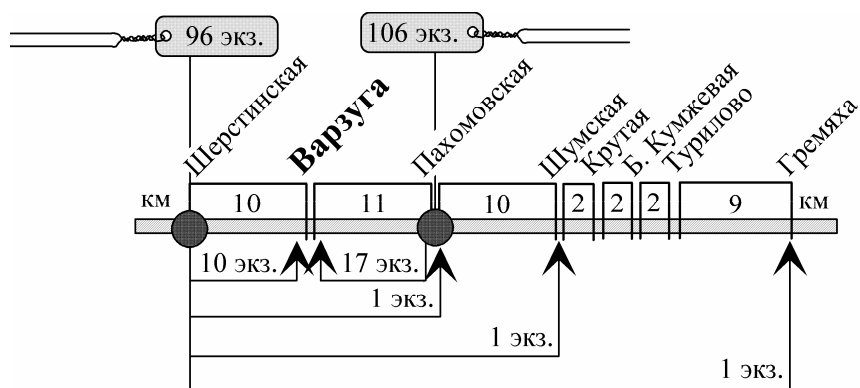


Рис. 10. Схема отлова мигрирующих лососей, помеченных вблизи устья р. Варзуги в 1982 и 1983 гг.

Заключение

Таким образом, миграция осенней биологической группы семги происходит вдоль Терского берега Белого моря с середины августа и до начала декабря. Массовая миграция в р. Варзугу наблюдается в октябре-ноябре в зависимости от среднемесячных температур года: чем ниже температура, тем интенсивнее лосось мигрирует в реку. Сильные приливно-отливные течения в Горле Белого моря существенно влияют на картину осенней миграции лосося: происходит многократное маятникообразное изменение направления хода с постепенным продвижением рыбы в сторону устья р. Варзуги. В районе р. Чаваньги происходит расширение Горла и плавный переход Белого моря в основной Бас-

сейн, снижаются скорости и протяженность обратного хода приливно-отливных течений воды, которые становятся преимущественно направленными вдоль берега и в сторону р. Варзуги. Поэтому миграция лосося к устью р. Варзуга ускоряется и имеет незначительное обратное отклонение. Однако температура воды, направление и сила ветра могут в значительной степени влиять на приостановку или замедление миграции. В районе устья р. Варзуги ориентация рыб происходит на значительный поток опресненной воды ($86,0 \text{ м}^3/\text{с}$) и миграция их преимущественно направлена в реку. Незначительные вправо и влево от устья отклонения скапливающейся рыбы связаны с раскачиванием приливно-отливным течением выносимого в море речного потока. Чем дальше от Горла Белого

моря расположен участок миграции, тем меньше маятниковобразные колебания течения и, соответственно, вектор миграции реже изменяется на противоположный. Одновременно сокращается протяженность обратной миграции и возрастает скорость миграции к устью р. Варзуги. От р. Стрельны до р. Варзуги средняя скорость миграции лосося в 1982 г. составила 15 км/сут., а в 1983 г. 30 км/сут, т.е. расстояние в 90 км может преодолеваться рыбой за 3–6 сут.

Предположение о том, что в период ледохода, зимовавшая в низовье р. Варзуги рыба была отпугнута движущимся льдом в период ледостава и скатилась в море, не подтвердилось. На следующий год в РУЗе не зарегистрировано ни одной из 1076 помеченных прошлой осенью рыб. Следует отметить, что ни одной из помеченных рыб не было выловлено в реках, впадающих на исследованном пути миграции, что также подтверждает, что в указанный период (октябрь–декабрь) вдоль Терского берега мигрирует лосось, принадлежащий к осенней биологической группе многочисленной Варзугской популяции.

Работа завершена в 2007 г. при поддержке проекта: «Информационное обеспечение программ сохранения, восстановления и рациональной эксплуатации запасов атлантического лосося, воспроизводящихся в реках Восточной Фенноскандии» (№ г.р. 01.2.00608827).

Литература

- Бакштанский Э. Л., Яковенко М. Я. 1976. Миграции вальчаков атлантического лосося из р. Варзуги // Тр. ВНИРО. Т. 63. С. 33-38.
- Долотов С. И. 1997. Лососевые реки Кольского полуострова. Река Стрельна. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 39 с.
- Калужин С. М. 2003. Атлантический лосось Белого моря: проблемы воспроизводства и эксплуатации. Петрозаводск: ПетроПресс. 264 с.
- Кузьмин О. Г. 1981. Опыт мечения анадромных мигрантов атлантического лосося // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов. II сессия Уч. Совета: Тез. докл. Петрозаводск. С. 79-80.
- Кузьмин О. Г. 1984. Экологическая характеристика малых рек Кольского полуострова // Экология биологических ресурсов Северного бассейна и их промысловое использование. Мурманск. С. 36-48.
- Лысенко Л. Ф., Берестовский Е. Г. 1999. Лососи реки Варзуги. Препринт. Мурманск. 36 с.
- Мельникова М. Н. 1959. Результаты мечения семги на реке Варзуге в 1958 г. // Научно-технич. бюлл. ГосНИОРХ, № 9. С. 52-53.
- Мельникова М. Н. 1962. Методика и результаты мечения вальчаков семги в р. Варзуге в 1958-1959 гг. // Научно-технич. бюлл. ГосНИОРХ. № 15. С. 78-81.
- Мельникова М. Н., Персов П. М. 1968. О мечении семги на р. Варзуге и лосося на р. Неве // Тр. Карельс. отд. ГосНИОРХ. Т. 5. Вып. 2. С. 81-83.
- Салмов В. З., Гошева Т. Д., Кулида С. В. и др. 1982. О результатах мечения нерестовых мигрантов семги в бассейне Белого моря в 1981 году // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря: Мат. 1 координ. совещ. Ленинград, май 1982. Ленинград. С. 126-128.
- Zubchenko A. V., Loenko A. A., Popov N. G. 1995. Salmon rivers of the Kola peninsula. Some data on Salmon migrations and estimation of marine fishery influence // ICES C.M. M: 37 Poster. P. 1-12.

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЛЕЙКОЦИТОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ, РАЗВОДИМЫХ В НЕВОЛЕ В УСЛОВИЯХ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА

Л. Б. УЗЕНБАЕВА, А. Г. ГОЛУБЕВА, В. А. ИЛЮХА, Н. Н. ТЮТЮННИК, С. А. КОРОСОВ

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Представлены данные о морфофункциональных особенностях лейкоцитов крови различных видов животных из отряда *Carnivora* — норок, песцов, лисиц и енотовидных собак, разводимых в неволе в условиях Карелии. Выявлены различия в составе крови, морфологии и активности щелочной фосфатазы лейкоцитов у некоторых видов плотоядных и по сравнению с растительноядными млекопитающими. Установлено, что енотовидные собаки по ряду параметров значительно отличаются от других видов хищных пушных зверей из семейства *Canidae*.

**L. B. UZENBAEVA, A. G. GOLUBEVA, V. A. ILUKHA, N. N. TYUTYUNNIK, S. A. KOROSOV.
MORPHOFUNCTIONAL SPECIFICITY OF BLOOD LEUCOCYTES IN MAMMALS BRED IN
CAPTIVITY UNDER CONDITIONS OF THE EUROPEAN NORTH**

The paper presents the data on morphofunctional specificities of blood leucocytes in different *Canidae* species (mink, polar fox, silver fox and raccoon dog) bred in captivity in Karelia. Differences in blood composition, morphology and activity of leucocyte alkaline phosphatase in some carnivores and in comparison with herbivores were demonstrated. It was established that raccoon dog differs significantly from other species of *Canidae* fur animals.

Введение

Лейкоцитам, обладающим широким набором биологически активных соединений, принадлежит важная роль в сохранении гомеостаза организма и поддержании его устойчивости. Вследствие уникальных свойств, в частности, подвижности, способности к клеточному обновлению и высокой реактивности, они являются чувствительными индикаторами состояния организма. Изменения в системе крови, возникающие под влиянием факторов среды, служат надежным критерием степени неблагоприятных воздействий. Исследования функций лейкоцитов позволяют проводить прижизненное наблюдение за большими группами животных как в условиях неволи, так и в естественной среде обитания. Использование цитохимического анализа, сочетающего чувствительность биохимических методов и наглядность цитологических, позволило получить данные о химическом со-

ставе и метаболизме лейкоцитов у лабораторных, сельскохозяйственных животных и человека и установить видовые различия (Лецкий, 1973; Бутенко и др., 1974).

Физиология лейкоцитов животных из природных популяций исследована недостаточно. Введенные в зоокультуру животные, имеющие различный экогенез и сохранившие при разведении в неволе многие особенности диких предков, представляют хорошую экспериментальную модель для изучения механизмов устойчивости в сравнительно-видовом и эволюционном аспектах. Цель настоящей работы состояла в изучении морфофункциональных особенностей лейкоцитов крови у млекопитающих из отряда *Carnivora*, приспособленных к вынужденной гипоксии норок (*Mustela vison* Br.), а также типичных сухопутных животных — песцов (*Alopex lagopus* L.), лисиц (*Vulpes vulpes* L.) и способных впадать в зимний сон енотовидных собак (*Nyctereutes procyonoides*).

Материалы и методы

Исследование проведено на половозрелых темно-коричневых стандартных норках (сем. *Mustelidae*), а также вуалевых песцах, серебристо-черных лисицах и енотовидных собаках (сем. *Canidae*). Содержание лейкоцитов в крови и состав лейкоформулы определяли общепринятыми методами, используя для окраски мазков краситель Мая–Грюнвальда и Романовского–Гимза (Справочник ..., 1975). Щелочную фосфатазу (ЩФ) выявляли цитохимическим методом одновременного азосочетания по М. Берстону (1965) в модификации. В качестве субстрата использовали фосфат-нафтола-AS, а в качестве сочетающего агента — гранатовый прочный GBC или прочный синий ВВ. Подсчитывали количество ферментопозитивных лейкоцитов в процентах, а также средний цитохимический коэффициент (СЦК). В каждом образце производили оценку 100 сегментоядерных лейкоцитов, выделяя среди фосфатазопозитивных 4 типа: 1-, 2-, 3- и 4-й — соответственно с низкой (+), умеренной (++) , высокой (+++) и очень высокой (++++) степенью активности. Лейкоциты, в которых фермент не был обнаружен, относили к нулевому типу. Для получения микрофотографий использовали компьютерную систему анализа изображений с цветной цифровой видеокамерой и программным пакетом «Ви-деотест».

Результаты и обсуждение

Морфо-цитохимическое исследование лейкоцитов показало, что хищные пушные звери имеют эволюционно сложившийся состав крови. Данные о содержании лейкоцитов и характере лейкоцитарной формулы у норок, песцов, лисиц и енотовидных собак представлены на рис. 1. Количество лейкоцитов у этих видов изменяется в достаточно больших пределах, зависит от физиологического состояния и уменьшается или увеличивается при патологии. Из четырех исследованных нами видов хищных пушных зверей у енотовидных собак наблюдается самое высокое количество лейкоцитов, которое колеблется от $12,5 \cdot 10^9/\text{л}$ до $14,2 \cdot 10^9/\text{л}$, что выше, чем у лисиц в — 2, а песцов — в 1,5 раза. Сходные значения приведены В. 3. Газизовым и др. (2007), показавшими, что в крови у самок енотовидных собак шестимесячного возраста содержится в среднем $12,42 \pm 0,12 \cdot 10^9/\text{л}$, у самцов — $13,3 \pm 0,12 \cdot 10^9/\text{л}$ лейкоцитов.

Изученные виды плотоядных млекопитающих различаются между собой и по соотношению отдельных клеточных элементов в перифе-

рической крови. У норок в лейкоцитарной формуле среди различных типов клеток преобладают нейтрофилы (рис. 2а). Представители семейства собачьих — песцы и особенно лисицы по сравнению с норками отличаются более низким уровнем нейтрофильных лейкоцитов (рис. 2б, в) и соответственно высоким количеством лимфоцитов. Наибольшее относительное содержание лимфоцитов характерно для лисиц, что может быть обусловлено анатомо-физиологическими особенностями лимфоидной и гипофизарно-адреналовой системы, которой принадлежит важная роль в адаптации организма к факторам внешней среды.

Для енотовидных собак характерно высокое относительное (от 9 до 27%) и абсолютное (от $1,3 \cdot 10^9/\text{л}$ до $3,6 \cdot 10^9/\text{л}$) содержание эозинофилов. По некоторым данным у домашних собак (Бутенко и др., 1974) наблюдается более низкое количество лейкоцитов ($8,37 \pm 2,37 \cdot 10^9/\text{л}$) и эозинофилов ($10 \pm 7\%$). Повышенный по сравнению с наземными млекопитающими уровень эозинофилов в среднем до $19,3 \pm 2,6\%$ выявлен у гренландских тюленей (Кавцевич, Ерохина, 1996).

В абсолютном выражении соотношение отдельных форменных элементов в крови у исследованных нами видов выглядит иначе, чем в относительных величинах, вследствие различного общего количества лейкоцитов. Однако из рис. 1 видно, что енотовидные собаки превосходят другие виды хищных пушных зверей по отношению к абсолютному содержанию эозинофилов.

Известно, что количество, размер, а в некоторых случаях и форма гранул в эозинофильных лейкоцитах не одинаковы у различных видов животных. У плотоядных млекопитающих параметры цитоплазматических гранул в эозинофилах также варьируют. Это подтверждают данные В. А. Берестова (1971), который обратил внимание на особенности морфологии эозинофилов крови норок по сравнению с песцами и лисицами. Существует мнение, что свойства гранул в лейкоцитах могут изменяться в зависимости от состояния организма. Гранулы эозинофильных лейкоцитов норок имеют округлую форму, ярко розового цвета, полностью заполняют свободную от ядра цитоплазму (рис. 2д). Величина их намного меньше, а количество больше, чем у песцов, лисиц и енотовидных собак. Из трех видов семейства собачьих наибольшее сходство обнаружено у лисиц и песцов, в эозинофилах которых содержатся крупные гранулы розовато-коричневого цвета, округлой или продолговатой формы, иногда разного размера.

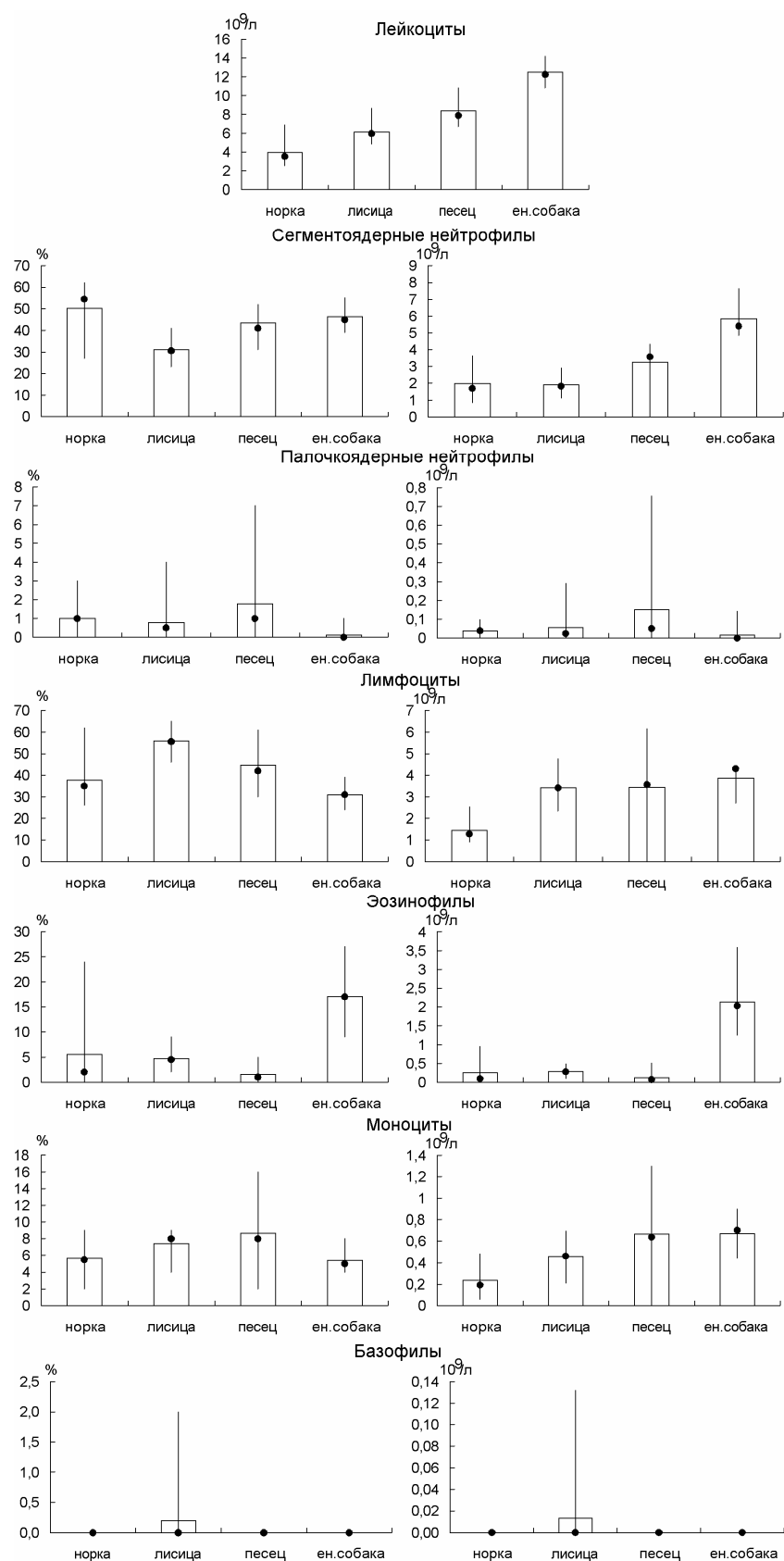


Рис. 1. Количество лейкоцитов ($\cdot 10^9/\text{л}$), относительное (%) и абсолютное ($\cdot 10^9/\text{л}$) содержание форменных элементов крови у различных видов млекопитающих из отряда *Carnivora*. Представлено среднее значение (столбики), медиана (точка) и границы колебаний

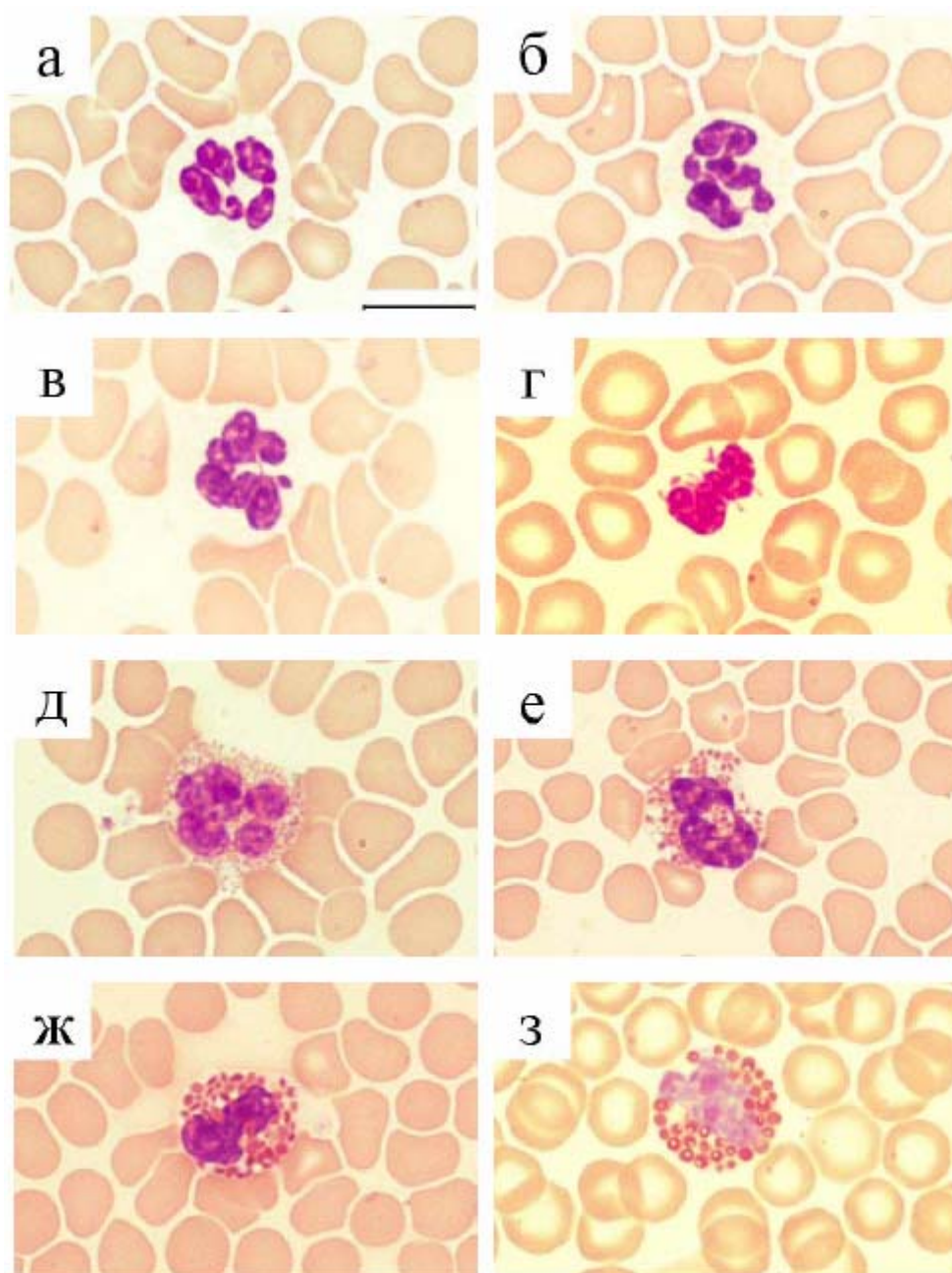


Рис. 2. Периферическая кровь млекопитающих различных видов из отряда *Carnivora*. Окраска по Паппенгейму, иммерсия, об.×100, ок.×10. Масштаб 10 мкм. а, д – соответственно нейтрофилы и эозинофилы норки, б, е – песца, в, ж – лисицы и г, з – енотовидной собаки

Однако при тщательном просмотре отчетливо видно, что эозинофильные гранулы у песцов (рис. 2е) чаще продолговатые, иногда с расплывчатыми контурами, а у лисиц — круглые или эллипсовидные (рис. 2ж). У енотовидных собак они круглые и крупнее, чем у других изученных хищников (рис. 2з).

Изменение уровня эозинофилов является одним из самых чувствительных показателей иммунореактивности организма. Обычно повышение их количества ассоциируется с защитой

организма от паразитических гельминтов (Кей, 1983). Эозинофилия — у человека это повышение в крови более 5% — сопровождает многие инфекционные заболевания вирусной и бактериальной этиологии, глистные инвазии, а также аллергические, воспалительные и аутоиммунные процессы (Лебедева, Понякина, 1990). С одной стороны, высокое содержание эозинофилов у енотовидных собак можно рассматривать как более интенсивную по сравнению с другими видами животных ответную реакцию на патоген-

ны. С другой, необходимо учитывать и экологическую специализацию видов, относящихся к двум семействам отряда хищных и находящихся в неволе в одинаковых условиях. Не исключено, что цитознимологические свойства в определенной степени зависят от экологии видов, их приспособленности к естественной среде обитания, и в частности к существованию в условиях зимнего сна, как енотовидные собаки или вынужденной гипоксии, как норки. Эти состояния, как известно, связаны со значительными изменениями в системе крови. Так, во время зимней спячки тромбообразованию препятствует повышение содержания гепарина в крови за счет увеличения продукции тучными клетками. Предполагается, что в качестве пускового момента, усиливающего их функциональную активность, выступает низкая температура (Слоним, 1979).

Эозинофилы, по-видимому, также могут участвовать в адаптационных механизмах, влияя на свертываемость крови и фибринолиз, так как по имеющимся данным содержат профибринолизин, или вследствие способности связывать гепарин (Алмазов и др., 1979; Паркер, 1989). Несмотря на известные факты о роли эозинофилов в иммунологических процессах, их функция изучена недостаточно из-за отсутствия модели животных с их высоким уровнем и трудностью выделения. В обзоре В. В. Роговина и др. (1977) представлены сведения об участии эозинофилов, имеющих пероксидазосодержащие гранулы, в метаболизме эстрогенов, катехоламинов и меланина. Кроме того, известно, что эозинофилы способны участвовать в нейтрализации серотонина (Александр, Гуд, 1974; Мовэт, 1975), которому принадлежит существенная роль в возникновении и поддержании зимней спячки (Попова и др., 1978). Необходимо также учитывать и особенности физиологии енотовидной собаки, выделяющейся не только среди исследуемых животных, но и в семействе собачьих в связи с их способностью переносить неблагоприятные условия, впадая в зимний сон наряду с такими животными, как барсуки и медведи (Яковлев, 1986).

И еще один важный момент, касающийся центральной регуляции в системе крови у животных, адаптированных к низким температурам и недостатку корма. Известно, что в период спячки повышается чувствительность парасимпатического, а при выходе из нее — симпатического отдела вегетативной нервной системы (Слоним, 1979; Яковлев, 1986). Возможно, подобные механизмы действуют и у енотовидной собаки, уровень метаболизма которой снижается в течение зимнего сна, состояния, близкого к спячке. Вследствие этого особенности состава

лейкоформулы и главное высокое количество эозинофилов у енотовидных собак можно объяснить изменением функционального состояния нервной системы. В частности, повышение тонуса ее симпатического отдела приводит к уменьшению, а парасимпатического, наоборот, к повышению содержания эозинофилов в крови (Степанова, 1986).

У енотовидных собак кроме высокого уровня лейкоцитов и эозинофилов и более крупных, чем у других видов собачьих, эозинофильных гранул выявлена весьма интересная особенность морфологии ядра нейтрофилов. У этих животных ядро кроме сегментов, как и у других видов хищных, содержит довольно многочисленные, чаще нитевидной или в форме капли, отростки (рис. 2г). Эти образования, по-видимому, не имеют ничего общего с половым хроматином, так как наблюдаются и у самок, и у самцов. Показано, что у человека дифференцирует несколько разновидностей ядерных отростков — А, В, С и Д, но только, по одним данным, тип А — в виде барабанной палочки, а, по другим, тип В — в виде сидящих на ядерном сегменте узелков или капель, связаны с женским полом и представляют спирализованный участок одной X-хромосомы (Гольдберг, Гольдберг, 1975; Алмазов и др., 1979). Определение половых сателлитов, частота которых зависит от физиологического состояния, в том числе и от гормональной активности, используется в различных областях теоретической и практической медицины. Причины появления ядерных образований, отличных от полового хроматина, до настоящего времени не изучены.

В целом сравнительно-видовой анализ свидетельствует о том, что енотовидная собака — представитель рода *Nyctereutes* занимает особое место в семействе *Canidae*. По морфологическим и биологическим признакам она представляет собой сильно уклонившуюся от других видов этого семейства форму (Насимович, 1985). Исходя из проведенных нами морфохимических исследований, лейкоциты половозрелых молодых енотовидных собак характеризуются рядом свойств, отличающих их от таксономически близких видов. На биохимическом уровне также выявлены особенности, заключающиеся в большей аэробизации изоферментного спектра ЛДГ печени, почек и сердца енотовидной собаки по сравнению с песцами и лисицами (Тютюнник и др., 2005).

Межвидовые различия отчетливо проявляются при исследовании активности лейкоцитарной ЩФ у млекопитающих. Хорошо известно, что этому ферменту принадлежит исключительно важная роль в осуществлении фагоцитарной функции нейтрофилов. Согласно результатам

электронно-цитохимического и биохимического анализа ЩФ обнаружена во вторичной или так называемой специфической зернистости нейтрофильных лейкоцитов совместно с другими ферментами — нейтральными протеиназами, лизоцимом, а также неэнзиматическим компонентом — лактоферрином. Это послужило основанием для использования ЩФ в качестве маркера вторичных гранул нейтрофилов. В других гранулоцитах — эозинофилах и базофилах — фосфатазная активность отсутствует или очень низкая. Как следует из данных, полученных на лабораторных, сельскохозяйственных животных и у человека, изменение уровня ЩФ и соответственно функционального состояния нейтрофильных лейкоцитов наблюдается при некоторых патологиях (Шубич, Нагоев, 1980).

У хищных пушных зверей обнаружен низкий уровень лейкоцитарной фосфатазы. Так, в период полового созревания у норок, песцов и лисиц цитохимическая реакция на ЩФ присутствует только в незначительной части сегментоядерных лейкоцитов (рис. 3А). Причем наблюдается не только низкое содержание фосфатазоположительных лейкоцитов, но и активность фермента в отдельных клетках невысокая (рис. 3Б, 4а, б). У енотовидных собак по крайней мере в этот период вообще не удалось обнаружить фосфатазопозитивных лейкоцитов. Слабая активность или отсутствие ЩФ в лейкоцитах характерно и для других хищных — кошек и собак (Rausch, Moore, 1975; Хейхоу, Кваглино, 1983; Bertram, 1985; Styrt, 1989).

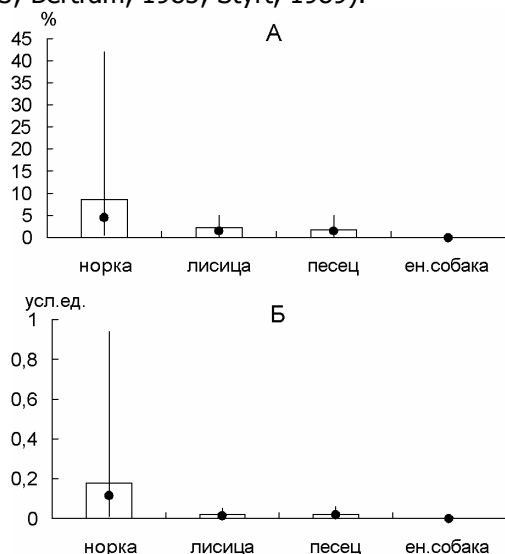


Рис. 3. Количество фосфатазоположительных (А) и средний цитохимический коэффициент ЩФ лейкоцитов крови (Б) у различных видов млекопитающих из отряда *Carnivora*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1

Данные о внутриклеточном распределении фермента также свидетельствуют о межвидовых различиях в его локализации. Даже на светооптическом уровне видно, что у норок, песцов и лисиц активность ЩФ сосредоточена вне специфических гранул в эозинофилах.

Предыдущее исследование (Узенбаева и др., 2004) показало, что такое же распределение ЩФ имеют и норки других генотипов, в частности, серебристо-голубые, отличающиеся от темно-коричневых более высоким уровнем эозинофилов. Применение корреляционного анализа позволило установить у них тесную связь между количеством эозинофилов, фосфатазопозитивных лейкоцитов ($r = 0,78$, $p < 0,01$) и величиной СЦК ЩФ ($r = 0,80$, $p < 0,01$). У песцов и лисиц, несмотря на то, что не удалось выявить корреляцию между этими показателями, в большинстве случаев цитохимическая реакция на ЩФ наблюдалась в эозинофильных лейкоцитах — клетках с большим сегментированным ядром и специфическими гранулами. Аналогичные данные получены нами у норок сапфирового окраса, имеющих генетический дефект лейкоцитов. Наличие аномально увеличенных гранул дало возможность изучить распределение некоторых биологически активных соединений в лейкоцитах у этих норок. Так, удалось показать, что ЩФ не входит в состав эозинофильных гранул, а локализована в других цитоплазматических структурах.

В отличие от хищников лейкоциты животных с преимущественно растительноядным типом питания, разводимых в неволе (шиншиллы и новозеландские белые кролики) и лабораторных (крысы линии ЛИО), характеризуются высокой фосфатазной активностью (неопубл. данные). При этом в нейтрофилах интенсивная цитохимическая реакция на ЩФ выявлена у шиншилл (рис. 4в, г), кроликов (рис. 4д, е) и крыс (рис. 4ж, з), а в эозинофилах — у крыс. Из обследованных нами видов растительноядных млекопитающих отрицательная реакция на ЩФ характерна для содержащихся в неволе нутрий (стандартные и перламутровые), которые, как и норки, относятся к полуводным животным. Из литературы известно, что исключение из числа видов из отряда грызунов, характеризующихся, как правило, высокой фосфатазной активностью, составляют белые мыши, у которых данный фермент или не обнаружен или наблюдается его низкий уровень (Rausch, Moore, 1975; Хейхоу, Кваглино, 1983; Styrt, 1989).

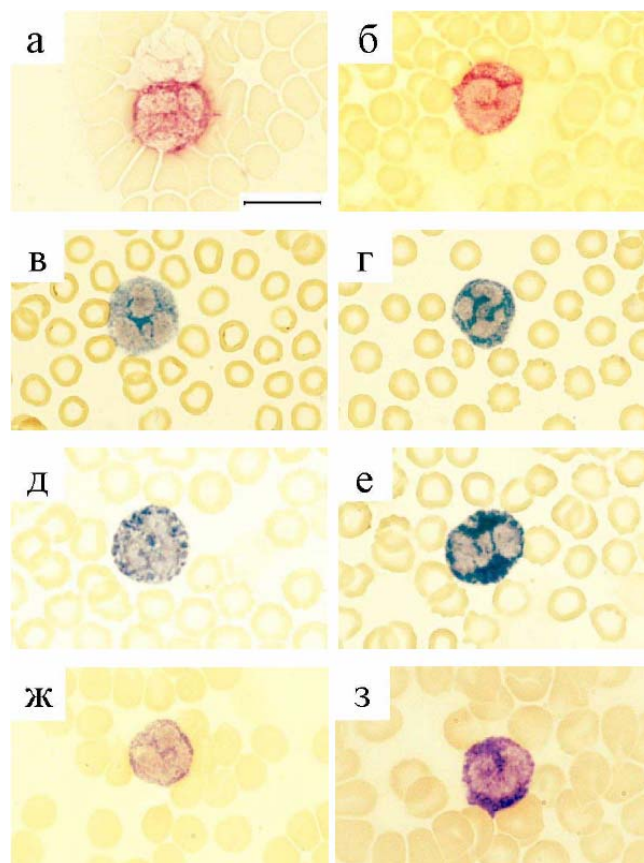


Рис. 4. Щелочная фосфатаза лейкоцитов периферической крови у различных видов млекопитающих из отрядов *Carnivora*, *Rodentia* и *Lagomorpha*. Реакция одновременного азосочетания нафтола-AS-фосфата с гранатовым прочным GBC (а, б) и прочным синим BB (в–з). Ядро докрашено гематоксилином (в–з). Иммерсия, об.·100, ок.·10. Масштаб 10 мкм.

Лейкоциты: а – норки с низкой (вверху) и с умеренной (внизу), б – песца с умеренной, в – шиншиллы с умеренной и г – с высокой, д – кролика с умеренной и е – с очень высокой, ж – крысы с низкой и з – с высокой степенью активности

Результаты исследований лейкоцитов у млекопитающих, относящихся к двум систематически близким семействам отряда хищных, дополнили данные о существовании межвидовых различий в уровне активности ЩФ. Норки, песцы и лисы занимают особое место, отличаясь как от животных, имеющих в лейкоцитах высокую фосфатазную активность (кролики, крысы, морские свинки), так и от тех видов, у которых она цитохимически практически не обнаружена (собаки, кошки, белые мыши). Видовые различия в содержании ЩФ в лейкоцитах показаны и в биохимических исследованиях, результаты которых тесно коррелируют с таковыми при использовании гистохимических методов (Styrt, 1989).

Анализ полученных разными авторами данных и результатов собственных исследований показал, что в большинстве случаев интенсивность цитохимической реакции на ЩФ в лейкоцитах коррелирует с таковой при использовании гистохимических методов (Styrt, 1989). Активность щелочной фосфатазы нейтрофильных лейкоцитов крови

у растительноядных животных (грызуны и зайцеобразные) выше, чем у хищных (табл.). Однако наличие исключений не позволяет сделать какое-либо предположение о причинах, вызывающих видовые различия в активности ЩФ. Вследствие этого Ф. Г. Дж. Хейхоу и Д. Кваглино (1983) из 18 видов животных не удалось найти модель для изучения изменений ЩФ у человека. Какое отношение межвидовые вариации в содержании и локализации ЩФ в лейкоцитах имеют к устойчивости животных, до конца не выяснено. Однако известно, что особенности молекулярного строения в некоторых случаях определяют наследственную конституциональную устойчивость. Так, исследованиями, проведенными на полуденных песчанках, установлена зависимость врожденной иммунности к чуме от уровня активности ферментов, в том числе пероксидазы, амилазы и фосфатдегидрогеназы (Румянцев, 1984).

у различных видов млекопитающих

Вид	Активность ЩФ	Авторы
Норка	Низкая	Узенбаева, 2000
Песец	«	Собств. неопубл. данные
Лисица	«	«
Енотовидная собака	Отсутствует	«
Собака	Низкая или отсутствует	Бутенко и др., 1974; Rausch, Moore, 1975; Шубич, Нагоев, 1980; Хейхоу, Кваглино, 1983; Bertram, 1985
Кошка	«	Rausch, Moore, 1975; Шубич, Нагоев, 1980; Хейхоу, Кваглино, 1983; Bertram, 1985; Styr, 1989
Кролик	Высокая	Бутенко и др., 1974; Шубич, Нагоев, 1980; Хейхоу, Кваглино, 1983; собств. неопубл. данные
Шиншилла	«	Собств. неопубл. данные
Крыса	«	Бутенко с др., 1974; Rausch, Moore, 1975; Шубич, Нагоев, 1980; Хейхоу, Кваглино, 1983; собств. неопубл. данные
Мышь белая	Низкая или отсутствует	Rausch, Moore, 1975; Шубич, Нагоев, 1980; Хейхоу, Кваглино, 1983; Styr, 1989
Хомяк	Очень высокая	Бутенко и др., 1974; Rausch, Moore, 1975; Хейхоу, Кваглино, 1983
Морская свинка	«	Бутенко и др., 1974; Шубич, Нагоев, 1980; Хейхоу, Кваглино, 1983; Styr, 1989
Нутрия	Отсутствует	Собств. неопубл. данные

Таким образом, у норок, песцов, лисиц и енотовидных собак, относящихся к двум семействам отряда *Carnivora*, установлены особенности морффункциональной организации лейкоцитов крови, играющих важную роль в защитных реакциях организма. Несмотря на одинаковые условия содержания в неволе, у этих животных выявлены некоторые различия в характере лейкоформулы, количестве лейкоцитов, уровне активности лейкоцитарной ЩФ, а также величине и форме цитоплазматических гранул в эозинофилах. Из исследованных видов пушных зверей выделяется енотовидная собака, у которой в период подготовки к зиме наблюдаются наиболее высокий уровень лейкоцитов, эозинофилов, отсутствие в лейкоцитах ЩФ и, что весьма интересно, своеобразная форма ядра нейтрофилов, с четкой, как и у других млекопитающих, сегментацией, но имеющих многочисленные выступающие отростки. Исследование лейкоцитов у различных видов животных, введенных в зоокультуру, и в первую очередь у енотовидной собаки, обладающей целым рядом физиологических особенностей, перспективно с точки зрения изучения механизмов устойчивости при адаптации организма к факторам внешней среды.

Работа выполнена в рамках гранта Президента РФ НШ-4310.2006.04.

Литература

Александр Дж. У., Гуд Р. А. 1974. Иммунология для хирургов / Пер. с англ. М.: Медицина. С. 17.

- Алмазов В. А., Афанасьев Б. В., Зарицкий А. Ю. и др. 1979. Физиология лейкоцитов человека. Л.: Наука. 135 с.
- Берестов В. А. 1971. Биохимия и морфология крови у пушных зверей. Петрозаводск. 291 с.
- Берстон М. 1965. Гистохимия ферментов / Пер. с англ. М.: Мир. 464 с.
- Бутенко З. А., Глузман Д. Ф., Зак К. П. и др. 1974. Цитохимия и электронная микроскопия клеток крови и кроветворных органов. Киев. 246 с.
- Газизов В. З., Жданов С. Л., Бояринцев Л. Е. 2007. Физиологические и зооигиенические основы повышения продуктивности пушных зверей клеточного содержания. Киров. 912 с.
- Гольдберг Д. И., Гольдберг Э. Д. 1975. Справочник по гематологии. Томск. С. 113-114.
- Кавцевич Н. Н., Ерохина И. А. 1996. Биохимические и цитологические исследования морских млекопитающих в Арктике. Апатиты. 169 с.
- Кей А. Б. 1983. Роль эозинофилов в физиологических и патологических процессах // Последние достижения в клинической иммунологии. М.: Медицина. С. 159-200.
- Лебедева К. А., Понякина И. Д. 1990. Иммунограмма в клинической практике. М.: Наука. С. 155-158.
- Лецкий В. Б. 1973. Цитохимические исследования лейкоцитов. Возрастные колебания цитохимических показателей: Метод. рекомендации. Л.: 33 с.
- Мовэт Г. 1975. Острое воспаление // Воспаление, иммунитет и гиперчувствительность. М.: Медицина. С. 94.
- Насимович А. А. 1985. Енотовидная собака // Песец, лисица, енотовидная собака. М.: Наука. С. 116-159.
- Паркер Ч. В. 1989. Медиаторы: высвобождение и функции // Иммунология. М.: Мир. Т. 3. С. 185-188.

- Попова Н. К., Науменко Е. В., Колпаков В. Г. 1978. Серотонин и поведение. Новосибирск, Наука. С. 181.
- Роговин В. В., Пирузян Л. А., Муравьев Р. А. 1977. Пероксидазосомы. М.: Наука. С. 138-140.
- Румянцев С. Н. 1984. Микробы, эволюция, иммунитет. Л.: Наука. С. 126-128.
- Слоним А. Д. 1979. Учение о физиологических адаптациях // Экологическая физиология животных. Л.: Наука. Ч. 1. С. 205-213.
- Справочник по клиническим лабораторным методам исследования. 1975 / Ред. Е. А. Кост. М.: Медицина. 383 с.
- Степанова С. И. 1986. Биоритмологические аспекты проблемы адаптации. М.: Наука. С. 43-92.
- Тютюнник Н. Н., Кожевникова Л. К., Унжаков А. Р., Мелдо Х. И. 2005. Изоферментные спектры лактатдегидрогеназы органов пушных зверей различного экогенеза // Журн. эвол. биох. и физиол. Т. 41. № 3. С. 240-246.
- Узенбаева Л. Б. 2000. Щелочная фосфатаза у норок в репродуктивный период // Проблемы экологической физиологии животных. Петрозаводск. Вып. 2. С. 43-52.
- Узенбаева Л. Б., Илюха В. А., Тютюнник Н. Н., Голубева А. Г. 2004. Особенности морфологии лейкоцитов крови у норок сапфирового окраса // Проблемы экологической физиологии животных. Петрозаводск. Вып. 3. С. 46-54.
- Хейхоу Ф. Г. Дж., Кваглино Д. 1983. Гематологическая цитохимия / Пер. с англ. М.: Медицина. 320 с.
- Шубич М. Г., Нагоев В. С. 1980. Щелочная фосфатаза лейкоцитов в норме и патологии. М.: Медицина. 224 с.
- Яковлев Н. Н. 1986. Живое и среда. Л.: Наука. 175 с.
- Bertram T. A. 1985. Neutrophilic leukocyte structure and function in domestic animals // Advances in Veterinary science and comparative medicine. V. 30. P. 91-129.
- Rausch P. G., Moore T. G. 1975. Granule Enzymes of Polymorphonuclear Neutrophils: A phylogenetic Comparison // Blood. V. 46. N 6. P. 913-919.
- Styrt B. 1989. Species variation in neutrophil biochemistry and function // J. Leukocyte Biol. V. 46. P. 63-74.

РОЛЬ ИЗОФЕРМЕНТОВ ЛАКТАТДЕГИДРОГЕНАЗЫ В АДАПТАЦИЯХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ КАРЕЛИИ

А. Р. УНЖАКОВ, В. А. ИЛЮХА, Н. В. МАЦУК, В. В. БЕЛКИН

Институт биологии Карельского научного центра РАН

В экстрактах тканей сердца, почек, скелетных мышц, печени, легких, селезенки у американской норки (*Mustela vison* L.), песца (*Alopex lagopus*), лисицы (*Vulpes vulpes* L.), лесной куницы (*Martes martes* L.), лося (*Alces alces* L.), европейского бобра (*Castor fiber* L.), канадского бобра (*Castor Canadensis* Kuhl), зайца-беляка (*Lepus timidus* L.), рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) в пластинках агарового геля методом электрофореза выявлены видовые особенности в органном распределении изоферментов лактатдегидрогеназы (ЛДГ; НФ 1.1.1.27). При сохранении общей закономерности распределения изоферментов ЛДГ в различных органах обнаружены видовые различия. Изоэнзимный спектр печени зайца-беляка отличается от изоспектра грызунов значительным содержанием гибридных фракций. В изоферментном спектре тканей почек, легких, селезенки и печени у лося выявлено высокое содержание ЛДГ-1, что свидетельствует о смещении равновесия гликолитических процессов у жвачных животных в сторону образования пирувата – основного субстрата для глюконеогенеза. Европейский и канадский бобры, близкие в систематическом отношении виды, имели выраженные различия на уровне изоэнзимного спектра ЛДГ легких и почек.

A. R. UNZHAKOV, V. A. ILUKHA, N. V. MATSUK, V.V. BELKIN. THE ROLE OF ISOENZYMES OF LACTATE DEHYDROGENASE IN MAMMALS ADAPTATION IN KARELIA

Specificity of organ distribution of isoenzymes of lactate dehydrogenase (LDH; EC 1.1.1.27) was studied by electrophoretic method in agar plates. Extracts of tissues of heart, kidney, skeletal muscle, liver, spleen, lungs of American mink (*Mustela vison* L.), Arctic fox (*Alopex lagopus*), silver fox (*Vulpes vulpes* L.), pine marten (*Martes martes* L.), moose (*Alces alces* L.), European beaver (*Castor fiber* L.), Canadian beaver (*Castor Canadensis* Kuhl), mountain hare (*Lepus timidus* L.) and bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) were examined. In the presence of common pattern of LDH isoenzymes distribution in different organs the specific differences were revealed though. The spectrum of isoenzymes in liver tissue of mountain hare differs from the one in rodents by considerable content of LDH hybrid fractions. Isoenzyme spectrum in the tissues of kidney, lungs, spleen and liver in moose has high content of LDH-1, which testifies to the disbalance of glycolytic processes in ruminants towards formation of piruvate, which is the basic substratum for gluconeogenesis. European and Canadian beavers being systematically closed species, have specific differences in LDH isoenzyme spectrum, which are the most pronounced in lungs and kidney.

Введение

Проблема взаимоотношения организма животных и его окружающей среды нашла отражение в работах отечественных исследователей — Е. М. Крепса, Л. А. Орбели, Н. И. Калабухова, П. А. Коржуева, А. Д. Слонима и мн. других. В своих трудах эти исследователи подчеркивали важность познания биохимических и физиологических особенностей организма млекопитаю-

щих в его сложных взаимоотношениях с внешней средой.

Известно, что одним из самых древних в эволюционном отношении биохимическим процессом получения энергии является гликолиз. Он достаточно хорошо изучен, но есть вопросы, которые до сих пор остаются мало исследованными, особенно, это касается роли данного процесса в адаптациях различных видов животных.

Использование для приспособления к условиям среды различных наборов изоферментов является одной из стратегий биохимической адаптации (Хочачка, Сомеро, 1988). Многочисленные молекулярные формы ферментов, участвующие в процессах приспособления организма, обеспечивают специфический обмен для каждого типа тканей (Райдер, Тейлор, 1983). Установление органной специфичности набора изоферментов, в частности изоферментов лактатдегидрогеназы (ЛДГ), позволяет выявить присущий тканям метаболический профиль, а также определить направленность реакций гликолиза (Кожевникова, 1987; Глазко, 1988). Хорошо известно, что уровень энергетического обмена зависит от экологических особенностей вида (Соколов, 2003). Изоферменты ЛДГ, поддерживая определенный для цитоплазмы клеток уровень восстановительных эквивалентов, сопряжены с процессами углеводного и энергетического обмена в клетках и в общем играют важную роль в адаптивных реакциях целого организма (Ленинджер, 1985).

Учитывая то, что исследуемые нами животные — представители различных экологических групп, постоянно испытывающие воздействие специфических экологических факторов, представляет интерес сравнительно-видовое изучение изоферментных спектров ЛДГ у данных видов.

Материалы и методы исследования

Объектами изучения являлись пушные звери клеточного содержания: американская норка (*Mustela vison* L.) — 6 экз., песец (*Alopex lagopus*) — 17, лисица (*Vulpes vulpes* L.) — 10 экз., а также млекопитающие, добытые в природе: куница лесная (*Martes martes* L.) — 2 экз., лось (*Alces alces* L.) — 9, европейский бобр (*Castor fiber* L.) — 9, канадский бобр (*Castor Canadensis* Kuhl) — 3, заяц-беляк (*Lepus timidus* L.) — 3, рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) — 3 экз. Норки, песцы и лисы были выращены в зверохозяйстве ЗАО «Пряжинское». Органы остальных видов млекопитающих, добытых в природе на территории Карелии, были любезно предоставлены сотрудниками лаборатории зоологии Института биологии КарНЦ РАН.

Образцы тканей сердца, почек, легких, селезенки, печени и скелетной мышцы исследуемых животных до проведения биохимического анализа хранили в низкотемпературной камере ($t^{\circ} = -25^{\circ}\text{C}$). Для исследования изоферментного спектра ЛДГ гомогенаты тканей готовили на

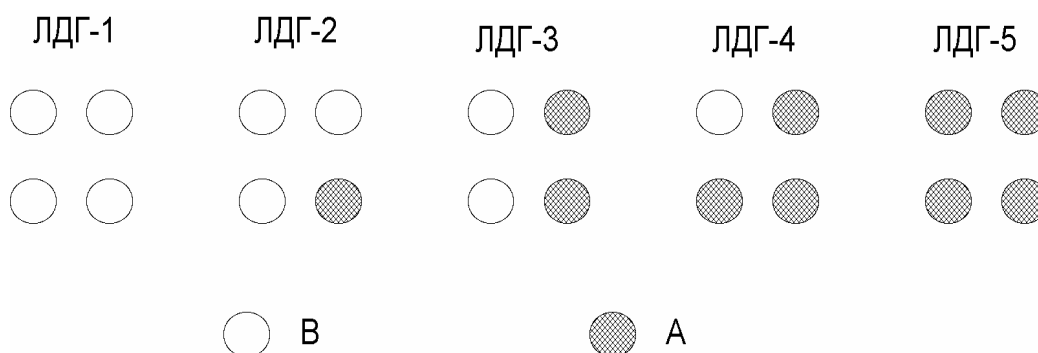
0,05 М фосфатном буфере ($\text{pH}=7,0$). После центрифугирования при 6000g в течение 15 мин. в супернатантах проводили разделение изоферментов ЛДГ методом горизонтального энзим-электрофореза на пластинках агарового геля с последующим окрашиванием и сканированием фореграмм (Кожевникова и др., 2000). Содержание каждого изофермента выражали в процентах от общей ферментативной активности.

Результаты были обработаны общепринятыми методами вариационной статистики (Ивантер, Коросов, 2003). Оценку достоверности различий проводили с помощью непараметрического критерия Вилкоксона-Манна-Уитни с использованием компьютерной программы Statgrafics 2.0 for Windows.

Результаты и обсуждение

У большинства млекопитающих и птиц ЛДГ в органах представлена пятью изоформами (Райдер, Тейлор, 1983). Каждый изофермент ЛДГ (рис.) представляет собой тетрамер и образуется при различных сочетаниях четырех субъединиц двух типов — мышечного (muscle) — М (или А) и сердечного (heart) — Н (или В), синтез которых контролируется двумя неаллельными аутосомными генами — LDH-A и LDH-B (Уилкинсон, 1968; Корочкин и др., 1977; Глазко, 1988). Эволюционное значение появления генных локусов LDH-A или LDH-B, которые произошли в прошлом в порядке дупликации единого предка LDh (Корочкин и др., 1977) заключалось в необходимости приспособления животных к среде обитания.

Лактатдегидрогеназа катализирует реакцию взаимопревращения лактата и пирувата, сопровождаемую изменением $\text{НАД}^{\cdot}\text{Н}$ и НАД^+ . Показано, что изоформа ЛДГ-5 (A_4) характеризуется низким сродством к пирувату, т.е. действует наиболее эффективно при концентрации пирувата 10^{-3}М . В то же время ЛДГ-1 (B_4) обладает высоким сродством к пирувату и лучше функционирует при его концентрации $2 \cdot 10^{-4}\text{М}$. Если пируват занимает ключевое положение в углеводном обмене, то роль лактата не столь велика и он служит лишь временным акцептором электронов или окислителем в условиях недостаточного снабжения тканей кислородом. Отсюда, важная функция ЛДГ — это не восстановление пирувата или окисление лактата, а регуляторное соотношение количества НАД^+ и $\text{НАД}^{\cdot}\text{Н}$, поскольку именно оно влияет на скорость многих каталитических реакций. Из этого следует, что присутствие ЛДГ-5 наиболее желательно в тех тканях, которые испытывают дефицит кислорода (т.е. функционирует в анаэробных условиях).



Тетрамерная структура изоферментов ЛДГ млекопитающих

В отсутствие кислорода НАД·Н не может быть вновь окислен до НАД⁺ и, следовательно, гликолиз должен бы остановиться. Наличие же ЛДГ-5, характеризующееся низким сродством к пирувату, делает возможным окисление НАД·Н до НАД⁺ вследствие превращения пирувата в лактат, т.е. энергия выделяется в анаэробных условиях до тех пор, пока концентрация лактата не будет критической. В аэробных тканях, где нет дефицита O₂, желательное присутствие ЛДГ-1, для которой характерно высокое сродство к субстрату.

Напряжение O₂ в тканях и наличие субстратов окисления являются одним из решающих факторов в регуляции активности того или иного типа субъединиц, а два крайних («чистых») изофермента ЛДГ-1 и ЛДГ-5 несут на себе основную регуляторную нагрузку в процессе метаболической перестройки (Everse, Kaplan, 1973). В тех тканях, в которых периодически создаются как аэробные, так и анаэробные условия, совместное присутствие обоих изоферментов А и В-типа является наиболее выгодным (Оно, 1973).

В результате изучения было установлено, что лактатдегидрогеназа присутствует во всех исследованных органах в пяти молекулярных формах: от быстрой анодной фракции — ЛДГ-1 до медленной катодной — ЛДГ-5. У большинства изученных видов млекопитающих можно выделить три группы тканей, характеризующихся определенным набором изоферментов. Первая группа объединяет ткани сердца и почек, в которых преобладают анодные фракции, отражающие аэробный тип метаболизма. Анализ полученных данных показал, что суммарное содержание анодных форм в сердце млекопитающих составляет более двух третей от общего содержания ЛДГ (табл. 1.). Суммарное количе

ство ЛДГ-1 и ЛДГ-2 варьировало от 68,8% у норки до 92,4 у лося. Доля катодных фракций ЛДГ-4 и ЛДГ-5 была незначительной — от 0% у рыжей полевки до 5,5 у песка. В количественном отношении все пять фракций ЛДГ сердца укладываются в ряд в порядке убыви активности: ЛДГ-1 > ЛДГ-2 > ЛДГ-3 > ЛДГ-4 > ЛДГ-5. Исключением являются изоферментные спектры ЛДГ сердца у куницы лесной и норки американской. У этих видов доля ЛДГ-2 больше, чем ЛДГ-1.

Источником работы почек, осуществляющих выделительную функцию, служит гликолиз, энергия которого реализуется в процессах клубочковой фильтрации и канальцевой реабсорбции и затрат на образование концентрированной мочи (Наточин, 1982). Имеются данные о способности почек к аэробному гликолизу (Райдер, Тейлор, 1983), что подтверждается относительно высоким суммарным содержанием анодных изоферментов ЛДГ-1 и ЛДГ-2 у большинства исследованных зверей (табл. 2). Активность электрофоретических фракций, так же как и в сердце, убывала в ряду ЛДГ-1 > ЛДГ-2 > ЛДГ-3 > ЛДГ-4 > ЛДГ-5.

Вместе с тем у некоторых из изучаемых млекопитающих обнаружены видовые особенности. Так, в тканях почек лося суммарное содержание ЛДГ-1 и ЛДГ-2 по сравнению с другими видами было самым высоким, составляя 92,5%, ЛДГ-4 — самым низким (0,5% от общей активности), фракция ЛДГ-5 практически отсутствовала (соотношение субъединиц В:А равнялось 90:10). Это свидетельствует о значительном преобладании аэробных процессов у этих представителей парнокопытных, что, возможно, связано с особенностью питания и обмена веществ у исключительно растительноядного лося (Кочанов и др., 1981; Вебер и др., 1992).

Таблица 1. Изоферментные спектры ЛДГ сердца у млекопитающих

Виды	Фракции, %					%	
	ЛДГ-1 (BBBB)	ЛДГ-2 (BBBA)	ЛДГ-3 (BBAA)	ЛДГ-4 (BAAA)	ЛДГ-5 (AAAA)	В	А
Американская норка	33,3±0,5	35,5±0,4	28,2±0,4	2,6±0,5	0,5±0,2	74,6	25,4
Песец	54,2±0,5	36,1±0,7	4,2±0,5	3,0±0,4	2,5±0,4	84,1	15,9
Лисица	36,6±1,6	37,2±1,8	20,6±1,2	3,8±0,7	1,8±0,3	75,8	24,2
Европейский бобр	48,7±4,8	34,8±1,9	13,7±4,0	2,4±1,3	0,4±0,3	82,3	17,8
Канадский бобр	59,5±13,0	24,2±2,0	13,2±11,6	3,1±3,1	0	85,0	15,0
Заяц-беляк	43,8±8,1	38,1±1,4	16,9±7,3	1,2±0,8	0	81,1	18,9
Лесная куница	37,7±7,9	42,4±3,9	16,7±11,8	3,2±0,2	0	78,7	21,4
Лось	60,0±7,4	32,4±5,4	6,4±3,0	1,2±0,2	0	87,8	12,2
Рыжая полевка	50,1±0,8	38,2±1,8	11,7±1,8	0	0	84,6	15,4

Таблица 2. Изоферментные спектры ЛДГ почек у млекопитающих

Виды	Фракции					%	
	ЛДГ-1 (BBBB)	ЛДГ-2 (BBBA)	ЛДГ-3 (BBAA)	ЛДГ-4 (BAAA)	ЛДГ-5 (AAAA)	В	А
Американская норка	37, ±1,2	33,1±0,9	23,9±1,1	5,7±0,5	0,3±0,2	75,2	24,8
Песец	31,5±0,8	16,4±0,5	9,3±0,3	9,5±0,5	33,3±0,8	50,8	49,2
Лисица	25,5±1,5	17,4±1,2	16,1±1,4	17,0±1,1	24,0±1,2	50,9	49,1
Европейский бобр	55,2±3,5	29,7±2,1	12,7±1,8	1,9±0,6	0,5±0,3	84,3	15,7
Канадский бобр	32,7±1,0	23,0±2,3	30,4 ±2,8	13,1±3,0	0,8±0,4	68,4	31,6
Заяц-беляк	47,9±3,3	25,8±2,7	19,8±2,9	5,8±1,6	0,7±0,7	78,6	21,4
Лесная куница	38,0±2,1	32,1±2,9	21,7±0,5	4,9±2,1	3,3±3,3	74,2	25,9
Лось	67,9±2,6	24,6±1,6	7,0±1,2	0,5±0,3	0	90,0	10,0
Рыжая полевка	32,5±5,5	29,5±0,9	18,2±3,8	13,7±4,7	6,1±2,1	67,2	32,9

Интересно отметить, что в почках песцов и лисиц, по существу, содержание В- и А- субъединиц было почти равным. Их соотношение составляло 51:49, т.е. аэробный гликолиз в почках уравнивался анаэробным. Последнее является видовой особенностью работы почек у песцов и лисиц как у представителей отряда Собачьих (Наточин, 1982; Давыдов, 1982; Шмидт-Ниельсон, 1972). Известно, что у песцов, как и у других собачьих, в почках наблюдается усиленный синтез ЛДГ-5. Его содержание составляет, по данным J. Everse, O. N. Kaplan (1975), 30,7±1,9% от общей активности, что обеспечивает достаточно высокое содержание А-субъединиц фермента.

У канадского бобра в изоферментном спектре почек при общем доминировании анодных фракций ЛДГ-1 и ЛДГ-2 (55,6%) значительная доля приходится на гибридную форму ЛДГ-3 (30,6%). В количественном отношении изоферментный спектр ЛДГ выглядит следующим обра-

зом: ЛДГ-1 > ЛДГ-3 > ЛДГ-2 > ЛДГ-4 > ЛДГ-5. При сравнительном анализе изоферментных спектров ЛДГ двух видов бобров обнаружено, что в изоэнзимном спектре почек у европейского бобра по сравнению с канадским выявляется более высокое относительное содержание аэробной фракции ЛДГ-1.

В легких (табл. 3.) у исследованных животных преобладали гибридные фракции ЛДГ. Так, суммарное содержание ЛДГ-2, ЛДГ-3 и ЛДГ-4 варьировало от 47% у полевки до 84,2% у канадского бобра. Значительная доля в изоферментном спектре полевки приходилась на катодную фракцию ЛДГ-5, содержание которой составляло соответственно 46,2 и 31,6%.

У лося максимальное содержание приходилось на анодную фракцию ЛДГ-1, которая составляла 45,4%. В порядке убыви относительного содержания фракции ЛДГ располагаются следующим образом: ЛДГ-1 > ЛДГ-2 > ЛДГ-3 > ЛДГ-4 > ЛДГ-5.

Таблица 3. Изоферментные спектры ЛДГ легких у млекопитающих

Виды	Фракции					%	
	ЛДГ-1 (BBBB)	ЛДГ-2 (BBBA)	ЛДГ-3 (BBAA)	ЛДГ-4 (BAAA)	ЛДГ-5 (AAAA)	В	А
Американская норка	3,1±0,5	6,8±1,1	29,7±2,5	33,7±3,1	26,7±2,2	31,5	68,5
Песец	9,9±0,8	23,4±0,8	27,3±0,8	12,4±1,3	27,0±1,4	44,2	55,8
Европейский бобр	26,0±4,4	30,8±1,9	27,8±2,7	12,1±2,8	3,3±1,2	66,0	34,0
Канадский бобр	15,0±3,7	30,1±3,3	36,4±3,5	17,8±4,6	0,7±0,7	60,2	39,8
Заяц-беляк	29,3±17,5	31,4±0,9	21,3±10,8	4,5±3,2	13,5±2,7	64,6	35,4
Лесная куница	16,9±3,1	34,9±0,6	29,6±2,9	17,6±0,8	1,0±0,1	62,3	37,7
Лось	45,4±5,4	32,1±1,4	17,8±3,7	2,6±1,0	2,0±1,7	79,1	20,9
Рыжая полевка	21,5±3,3	17,4±0,6	15,0±2,4	14,5±3,2	31,6±3,0	45,7	54,3

При сравнительном анализе изоферментных спектров ЛДГ двух видов бобров обнаружено, что спектре тканей легких у европейского вида по сравнению с канадским проявляется более высокий уровень аэробного изофермента ЛДГ-1. При этом относительное содержание аэробного изоэнзима составило у европейского бобра $26,0 \pm 4,4\%$, а у канадского — $15,0 \pm 3,7\%$. У полевки и лося отмечено примерно равное содержание гибридных фракций лактатдегидрогеназы (ЛДГ-2, ЛДГ-3 и ЛДГ-4) и остальных изоферментов (ЛДГ-1 и ЛДГ-5).

В селезенке (табл. 4) практически у всех видов млекопитающих наблюдали доминирование гибридных фракций ЛДГ. Суммарное содержание ЛДГ-2, ЛДГ-3 и ЛДГ-4 варьировало от 53,9% у куницы до 86,4 у европейского бобра.

Количественное преобладание ЛДГ-5 (60,6%) отмечено в изоферментном спектре рыжей полевки, анодные фракции (ЛДГ-1 и ЛДГ-2) не выявлены. В целом на долю катодных фракций (ЛДГ-4 и ЛДГ-5) в изоферментном спектре этого вида приходилось 93,74%. Высокое содержание анодных фракций ЛДГ-1 и ЛДГ-2 отмечено у лося, количество которых составляло в сумме 38,7 и 35,2% соответственно, наряду с относительно высоким содержанием гибридной фракции ЛДГ-3 (23,4%). Доля катодных форм лактатдегидрогеназы была незначительной. Несмотря на большое количество анодных фракций, относительное содержание гибридных форм ЛДГ все же доминировало и составляло 63,9%.

Также значительное содержание анодной фракции ЛДГ-1 выявлено у зайца-беляка (22,3%), причем наличие пятой катодной фракции ЛДГ не было обнаружено.

Таким образом, легкие и селезенка составляют группу тканей с доминированием гибридных фракций ЛДГ. В изоферментном спектре селезенки содержание гибридных фракций превышало 53%. У лося в изоферментном профиле

ЛДГ при общем доминировании гибридных фракций наблюдалось значительное количество первой анодной фракции (примерно треть от общего содержания фермента) и ничтожно малое количество пятой катодной фракции (менее 1%). Похожая картина наблюдалась в тканях легких, где преобладало содержание гибридных фракций. Несколько иное распределение изоферментов было в легких у лося, у которого отмечено высокое процентное содержание анодных фракций ЛДГ.

Наиболее выраженная видовая специфика распределения изоферментов ЛДГ отмечена в печени (табл. 5.). Для этого органа характерна высокая степень анаэробного гликолиза. Подтверждением этого является высокое относительное содержание катодных фракций ЛДГ-4 и ЛДГ-5 в изоферментном профиле ЛДГ, которое превышало 60% у большинства исследуемых видов. Суммарное количество этих фракций варьировало от 62,9% у бобра канадского до 88,9 у полевки рыжей. Особенно высокое содержание ЛДГ-5 отмечено у песка и полевки, количество которой составляло 68,7 и 65,6% соответственно.

Весьма специфичными оказались изоферментные спектры ЛДГ печени лесной куницы, зайца-беляка и особенно лося. Содержание ЛДГ-4 и ЛДГ-5 у последнего не превышало 10%. При этом отмечено доминирование анодных фракций над катодными почти в 8 раз. Значительное количество анодных фракций у жвачных животных свидетельствует о смещении равновесия гликолитических процессов в сторону образования пирувата — основного субстрата для глюконеогенеза.

У лесной куницы в изоферментном спектре наблюдали высокое содержание анодной фракции ЛДГ-1 (42,5%), а количество катодных фракций ЛДГ-4 и ЛДГ-5 составило только 40,3%.

Таблица 4. Изоферментные спектры ЛДГ селезенки у млекопитающих

Виды	Фракции					%	
	ЛДГ-1 (BBBB)	ЛДГ-2 (BBBA)	ЛДГ-3 (BBAА)	ЛДГ-4 (BAAA)	ЛДГ-5 (AAAA)	В	А
Американская норка	3,2±0,4	19,0±1,2	38,0±1,4	25,8±1,5	14,0±1,7	42,9	57,1
Песец	7,7±0,8	29,1±0,5	34,4±0,9	9,9±0,4	18,9±0,8	49,2	50,8
Европейский бобр	6,9±1,0	26,0±1,4	38,9±1,6	21,5±1,3	6,7±1,8	51,2	48,8
Канадский бобр	4,8±0,5	21,6±2,6	45,6±4,6	19,1±4,4	8,9±2,7	48,6	51,4
Заяц-беляк	22,3±6,0	36,6±4,8	30,8±5,0	10,3±3,9	0,0±0,0	67,7	32,3
Лесная куница	12,5±2,8	17,1±4,1	17,7±2,5	19,2±5,9	33,5±1,5	39,0	61,0
Лось	35,2±3,1	38,7±1,6	23,6±3,5	1,8±1,2	0,7±0,4	76,5	23,5
Рыжая полевка	0	0	6,2±3,0	33,2±1,8	60,6±1,6	11,4	88,6

Таблица 5. Изоферментные спектры ЛДГ печени у млекопитающих

Виды	Фракции					%	
	ЛДГ-1 (BBBB)	ЛДГ-2 (BBBA)	ЛДГ-3 (BBAА)	ЛДГ-4 (BAAA)	ЛДГ-5 (AAAA)	В	А
Американская норка	2,0±0,5	10,8±4,1	22,8±1,2	32,7±6,3	31,7±10,2	29,7	70,3
Песец	5,4±0,5	4,6±0,3	8,8±0,6	12,5±1,0	68,7±1,1	16,4	83,6
Лисица	21,2±1,4	13,6±1,1	16,2±1,6	19,6±1,3	27,4±0,9	44,4	53,6
Европейский бобр	3,1±1,0	14,1±2,7	19,8±2,7	30,6±7,5	32,4±8,1	31,2	68,8
Канадский бобр	1,8±0,9	11,6±6,7	23,6±1,7	33,1±10,3	29,9±15,8	30,6	69,4
Заяц-беляк	12,0±2,0	28,9±0,5	39,7±6,6	16,4±5,0	3,0±3,0	57,6	42,4
Лесная куница	42,5±15,8	13,9±5,9	3,2±1,9	19,0±1,5	21,4±21,4	59,3	40,7
Лось	34,1±8,5	30,6±2,9	27,0±4,8	6,2±2,7	2,1±1,4	72,1	27,9
Рыжая полевка	0	2,1±0,8	9,0±5,7	23,3±20,1	65,6±26,6	11,9	88,1

У зайца-беляка в изоферментном спектре печени доминировали гибридные фракции ЛДГ, суммарное содержание их 85,1%. На долю анодной фракции ЛДГ-1 приходилось 12,0%, а содержание ЛДГ-5 находилось в минимальном количестве. Аналогичные результаты получены Д. Плагеманном с соавт. (1960) при исследовании изоферментных спектров печени кролика. У этих близкородственных видов гибридные фракции в печени составляли более 80%.

Ткани скелетных мышц позвоночных принято относить к анаэробным тканям, хотя известно, что они содержат два типа волокон, обладающих гликолитическим и окислительным обменом (Усатенко и др., 1974). В скелетной мышце (табл. 6.) у большинства исследованных животных доминировало содержание катодных фракций ЛДГ-4 и ЛДГ-5, суммарное количество которых варьировало от 52,1% у лося до 72,1% у норки. Значительное содержание ЛДГ-5 отмечено у зайца-беляка (50,6%), норки американской (50,1) и песца (51,4%).

В изоферментном спектре канадского бобра и лесной куницы доминировало содержание гибридных фракций ЛДГ-2, ЛДГ-3 и ЛДГ-4. Суммарное количество гибридных форм составляло 61,7% у бобра канадского и 63 у куницы лесной.

При сравнительном анализе изоферментных спектров ЛДГ органов исследованных млекопитающих обнаружены следующие особенности: у представителей отряда Хищные (*Carnivora*) — американской норки, песца и лесной куницы максимальные межвидовые различия были отмечены в печени, почках и селезенке. В изоферментном спектре печени наблюдалось доминирование ЛДГ-4 и ЛДГ-5 у американской норки и песца, а у куницы отмечено высокое содержание анодной фракции ЛДГ-1, при этом катодных фракций содержалось в меньшем количестве. Значительное содержание ЛДГ-5 по сравнению с другими хищными млекопитающими отмечено в данном органе у песца (около 70%).

Таблица 6. Изоферментные спектры ЛДГ скелетной мышцы у млекопитающих

Виды	Фракции					%	
	ЛДГ-1 (BBBB)	ЛДГ-2 (BBBA)	ЛДГ-3 (BBAА)	ЛДГ-4 (BAAA)	ЛДГ-5 (AAAA)	В	А
Американская норка	0	3,9±1,0	24,0±1,5	22,0±1,9	50,1±2,2	20,4	79,6
Песец	8,7±1,6	17,7±1,3	12,7±1,2	9,5±1,0	51,4±2,6	30,7	69,3
Европейский бобр	6,5±1,8	18,8±2,0	22,0±0,9	15,4±1,5	37,3±3,1	35,5	64,6
Канадский бобр	6,8±4,6	20,9±2,0	26,8±2,9	14,1±2,1	31,4±4,4	39,4	60,6
Заяц-беляк	12,6±2,2	10,7±3,2	8,8±1,5	17,3±3,9	50,6±4,1	29,4	70,7
Лесная куница	13,5±0,5	28,6±1,6	19,7±0,1	14,5±0,1	23,7±2,3	48,4	51,6
Лось	12,5±4,7	15,0±2,3	20,4±1,9	15,4±3,3	36,7±6,3	37,8	62,2

Из представителей отряда Грызуны (*Rodentia*) изучены виды, которые ведут полуводный образ жизни (европейский и канадский бобры) и сухопутные млекопитающие (рыжая полевка). Доминирование катодных фракций отмечено в печени у всех видов грызунов, суммарное содержание которых практически достигало 90%. Известно, что ткани почек имеют высокую способность к аэробному гликолизу, что подтверждают данные о преобладании в изоферментном спектре ЛДГ у грызунов анодных форм фермента. В изоферментном спектре селезенки отмечено преобладание гибридных фракций ЛДГ у европейского и канадского бобров. У последнего вида также наблюдалось значительное содержание ЛДГ-5 (примерно треть от общего содержания ЛДГ). Доминирование катодной пятой фракции ЛДГ обнаружено в изоферментном спектре селезенки у рыжей полевки, причем анодных фракций не найдено.

Раньше зайцев относили к отряду Грызуны, но особенности строения, эмбрионального развития, биологии и происхождения позволили выделить их в самостоятельный отряд — *Lagomorpha*. Наши исследования показали, что в изоферментных спектрах грызунов и зайца-беляка также имеются отличия. В изоферментном спектре печени у этого вида доминировали гибридные фракции (85%). К. С. Даниелян и С. Г. Мовсесян (1975) при изучении изоферментных спектров в тканях кролика также обнаружили доминирование гибридных фракций (81,5%) в печени. Китайские исследователи, изучая изоферментные спектры ЛДГ в тканях зайца, получили подобные результаты. Суммарное содержание гибридных форм в печени зайца-беляка составило 74,9% (Zeng Kew et al., 1989). Изоферментный спектр почек и селезенки у зайца-беляка похож на изоферментные спектры грызунов. Количество анодных фракций в почках и гибридных в селезенке преобладало. Наличие ЛДГ-5 в изоферментном спектре

селезенки не было обнаружено. По сравнению с грызунами у представителя отряда Зайцеобразных наблюдалось самое высокое содержание в данном органе анодной фракции ЛДГ-1 (22,3%).

При сравнении изоферментных спектров близкородственных видов — европейского и канадского бобров, наблюдалась в основном общая закономерность распределения изоферментов ЛДГ в органах: в сердце и почках преобладали анодные, в печени и скелетной мышце — катодные, а в легких и селезенке — гибридные фракции ЛДГ. Были отмечены различия в изоферментных спектрах ЛДГ почек и легких. В почках наблюдалось более высокое содержание ЛДГ-1 и ЛДГ-3 у европейского бобра (55,2% — ЛДГ-1 и 26,0 — ЛДГ-3) по сравнению с канадским бобром (32,7% — ЛДГ-1 и 15,0% — ЛДГ-3). В легких, наоборот, содержание этих фракций доминировало у канадского бобра (30,6% — ЛДГ-1 и 36,3% — ЛДГ-3) по сравнению с европейским бобром (12,7% — ЛДГ-1 и 27,9 — ЛДГ-3).

Известно, что тип обмена тканей формируется в соответствии со спецификой условий внешней среды (Галанцев, 1977). Большое значение в формировании изоферментного спектра ЛДГ имеет наличие кислорода. Анализ изоферментных профилей ЛДГ у млекопитающих, ведущих исключительно наземный образ жизни, таких как заяц-беляк, лось, куница лесная, песец и полевка рыжая, и полуводных млекопитающих, таких как бобр европейский, канадский и американская норка, показал, что условия обитания нашли отражение в специфических чертах изоферментного спектра ЛДГ. Преобладание катодных фракций в изоферментных профилях ЛДГ в ряде органов и тканей млекопитающих, ведущих полуводный образ жизни, свидетельствует о сдвиге метаболизма в сторону анаэробного гликолиза. Особенно хорошо этот сдвиг демонстрируется при расчете величины соотношения активности ЛДГ-5:ЛДГ-1,

т.е. коэффициента анаэробнозиса. В хорошо аэрируемых тканях сердца, где содержание ЛДГ-5 незначительно, различия в данном коэффициенте малоуловимы, но в тканях с анаэробным типом энергопродукции, например в печени, коэффициент анаэробнозиса у полуводных животных выше, чем у млекопитающих, ведущих наземный образ жизни. Значение данного коэффициента у европейского бобра составляет 10,4, у канадского — 16,8, у норки американской — 15,9. В то же время у сухопутных видов величина данного показателя незначительна: 0,3 — у зайца-беляка, 0,5 — у куницы лесной и 0,1 — у лося.

Полуводные животные обладают рядом других приспособлений к специфическим условиям среды. Под водой они переходят на анаэробный тип обмена, так как потребление организмом кислорода уменьшается на 20–25% (Галанцев, 1977). У этих млекопитающих наблюдается устойчивость к высоким концентрациям лактата (Хочачка, Сомеро, 1988). Все эти факторы способствуют тому, что у видов, ведущих полуводный образ жизни, в изоферментном спектре ЛДГ формируются специфические черты, связанные с особенностями существования (Кожевникова, 1987).

Таким образом, в результате исследования было установлено, что изоферментные спектры ЛДГ экстрактов тканей различных органов млекопитающих имеют сходства и отличия. Выявлено, что изученным видам животных — норке американской, песцу, лисице, бобрам европейскому, канадскому, зайцу-беляку, лесной кунице, лосю и полевке рыжей — свойственно органоспецифичное распределение фракций ЛДГ.

Отличия в изоферментных спектрах ЛДГ обуславливаются прежде всего спецификой образа жизни млекопитающих. Так, у лося — животного с четырехкамерным желудком, питающегося растительной пищей (Кочанов и др., 1981), в изоферментном спектре печени отмечено высокое содержание ЛДГ-1. Значительное количество аэробных фракций способствовало интенсификации процесса глюконеогенеза, который обеспечивает организм животного глюкозой.

Среди хищных млекопитающих на фоне общего сходства изоферментных спектров имеются различия в печени и селезенке у лесной куницы, а также в почках у песца и лисицы.

Изоферментные спектры зайца-беляка — представителя отряда Зайцеобразные, и речных бобров, и рыжей полевки — представителей отряда Грызуны отличаются прежде всего тем, что в печени у зайца наблюдается максимальное содержание гибридных фракций ЛДГ.

У представителей семейства *Castoridae* — у европейского и канадского бобров — выявлены

общие для млекопитающих закономерности распределения изоферментов ЛДГ. Однако у обоих видов бобров в тканях легких обнаружено относительно более высокое содержание аэробных форм ЛДГ, что свидетельствует о смещении равновесия гликолитических процессов у этих грызунов в сторону аэробного метаболизма. Кроме того, в тканях почек и легких именно у европейского бобра наблюдалось преобладание аэробного изофермента ЛДГ-1. Ранее нами показано (Кожевникова и др., 2000), что в неблагоприятных условиях, например, зимой при понижении температуры окружающей среды, в ряде органов клеточных норок и песцов происходит усиление аэробных путей метаболизма, что можно рассматривать как своеобразную адаптацию энергетического обмена. В конечном счете именно к энергетическому обмену сводится все разнообразие приспособлений организма к условиям обитания (Калабухов, 1946).

Данные, полученные в результате исследования изоферментных спектров ЛДГ в органах млекопитающих, позволяют расширить представления в области биохимических особенностей животных, обитающих в различных условиях окружающей среды.

Работа выполнена в рамках гранта Президента РФ НШ-4310.2006.04 и программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

Литература

- Берестов В. А., Кожевникова Л. К. 1981. Ферменты крови пушных зверей. Л.: Наука. 184 с.
- Вебер А. Э., Симаков А. Ф., Чувьурова Н. И. и др. 1992. Физиология питания и обмен веществ лося. Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН. 128 с.
- Галанцев В. П. 1977. Эволюция адаптации ныряющих животных. Л.: Наука. 191 с.
- Глазко В. И. 1988. Генетика изоферментов сельскохозяйственных животных // Итоги науки и техники. Сер. общ. генетики. М.: ВИНТИ. Т. 10. С. 1-212.
- Давыдов А. Ф. 1982. Гомойотермные организмы бореальной климатической зоны // Экологическая физиология животных. (В сер.: Руководство по физиологии). Л.: Наука, С. 110-130.
- Даниелян К. С., Мовсесян С. Г. 1975. Распределение изоферментов лактатдегидрогеназы в тканях кролика. Ереван. (Деп. № 1396-75).
- Ивантер Э. В., Коросов А. А. 2003. Введение в количественную биологию. Петрозаводск. 304 с.
- Калабухов Н. И. 1946. Сохранение энергетического баланса как основа процесса адаптации // Журн. общ. биол. Т. 7. № 6. С. 417-434.
- Кожевникова Л. К. 1987. Изоферментный спектр лактатдегидрогеназы органов пушных зверей как отражение метаболического профиля тканей // Ме-

- тодические подходы к изучению физиологии пушных зверей. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 36-50.
- Кожевникова Л. К., Тютюнник Н. Н., Унжаков А. Р., Мелдо Х. И.* 2000. Изоферменты лактатдегидрогеназы при сезонных адаптациях хищных пушных зверей // Журн. эвол. биохимии и физиологии. Т. 36. С. 24-29.
- Корочкин Л. И., Серов О. Л., Пудовкин А. И. и др.* 1977. Генетика изоферментов. М.: Наука. 275 с.
- Кочанов Н.Е., Иванова Г.М., Вебер А.Е., Симаков А.Ф.* 1981. Обмен веществ у диких жвачных (северные олени и лоси). Л.: Наука. 252 с.
- Ленинджер А.* 1985. Основы биохимии: В 3-х т. Т. 2. М.: Мир. 368 с.
- Наточин Ю. В.* 1984. Проблемы эволюционной физиологии водно-солевого обмена. Л.: Наука. 40 с.
- Оно С.* 1973. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир. 227 с.
- Райдер К., Тейлор К.* 1983. Изоферменты. М.: Мир. 197 с.
- Сегаль А. Н.* 1975. Очерки экологии и физиологии американской норки. Новосибирск. 260 с.
- Слоним А. Д.* 1979. Учение о физиологических адаптациях // Экологическая физиология животных. Л. Ч. 1. С. 79-173.
- Соколов В. Е.* 2003. Избранные труды. Т. 2. М.: Наука. 366 с.
- Усатенко М.С., Тесленко Л.В., Цапко Л.И.* 1974. Регуляторная роль изоферментов ЛДГ митохондрий скелетных мышц и печени // Митохондрии. М. С. 98-103.
- Уилкинсон Д.* 1968. Изоферменты. М.: Мир. 220 с.
- Хочачка П., Сомеро Дж.* 1988. Биохимическая адаптация. М: Мир. 568 с.
- Шмидт-Нильсен К.* 1982. Физиология животных. Приспособления и среда. Кн. 1. М.: Мир. 416 с.
- Everse J. Kaplan O. N.* 1973. Lactate dehydrogenase: structure and functions // Adv. Enzymol. V. 37. P. 61-133.
- Plagemann D., Gregory K., Wroblewski F.* 1960. The electrophoretically distinct forms of mammalian lactate dehydrogenases // J. Biol. Chem. V. 235. P. 2282-2287.
- Zeng Kew en, Chen Feng ying, Yang Ming fei et al.* 1989. Gel electrophoresis analysis of lactate dehydrogenase isozymes (LDH) in the tissues of snow hare // J. Northeast Forestry University. № 2. P. 20-26.

ВЛИЯНИЕ НИЗКОТЕМПЕРАТУРНОГО ЗАКАЛИВАНИЯ НА ПРОТЕОЛИТИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ И СОДЕРЖАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЯХ ПРОРОСТКОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

С. А. ФРОЛОВА, Ю. В. ВЕНЖИК, А. Ф. ТИТОВ

Институт биологии Карельского научного центра РАН

На проростках озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) изучена динамика активности амидаз, цистеиновых протеиназ, а также содержания фотосинтетических пигментов при холодовом (4°C) закаливании. Показано, что увеличение активности амидаз и цистеиновых протеиназ предшествует повышению холодоустойчивости проростков и сопровождается снижением количества хлорофиллов в их листьях. Повышение устойчивости в процессе закаливания происходило на фоне постепенного снижения активности протеиназ и увеличения содержания фотосинтетических пигментов. Предполагается, что отмеченные выше изменения носят адаптивный характер.

S. A. FROLOVA, Yu. V. VENZHIK, A. F. TITOV. INFLUENCE OF COLD HARDENING ON THE PROTEINASE ACTIVITY AND CONTENTS OF PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS IN WINTER WHEAT SEEDLINGS

The dynamics of the activity of amidases, cysteine proteinases and contents of photosynthetic pigments under effect of cold hardening (4°C) has been studied in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). Changes in the activity of amidases and cysteine proteinases preceded the increase of cold-resistance, and were accompanied by the decrease in chlorophyll content in leaves. The increment of cold-resistance during hardening was accompanied by gradual decrease in the activity of proteinases and restoration of chlorophyll content. It is suggested that these changes are involved in the cold adaptation of plants.

Известно, что пигменты образуют с белками достаточно стабильные комплексы, которые в мембранах тилакоидов хлоропластов объединяются в «светособирающие антенны» и принимают участие в процессе фотосинтеза (Мокроносов и др., 2006). Метаболизм белков хлоропластов, в свою очередь, подобно всем клеточным белкам, складывается из двух одновременно протекающих процессов синтеза и распада, одним из главных способов регуляции которых является протеолиз. Однако вопрос о возможном влиянии протеиназ на пигмент-белковые комплексы хлоропластов до сих пор остается недостаточно изученным.

В связи с этим целью данной работы явилось исследование холодового закаливания на

активность амидаз и цистеиновых протеиназ и содержание фотосинтетических пигментов.

Материалы и методы

Эксперименты проводили с проростками озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) морозостойкого сорта Московская 39, выращенными в рулонах фильтровальной бумаги на питательном растворе Кнопа в камере искусственного климата при постоянных условиях. По достижении недельного возраста их подвергали в течение 7 сут. воздействию закаливающей температуры 4°C (рис. 1).

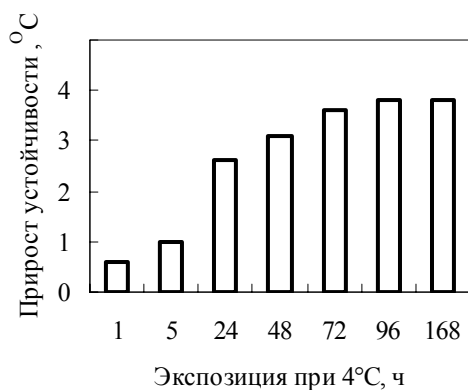


Рис. 1. Влияние низкой закалывающей температуры (4°C) на холодоустойчивость клеток листьев проростков озимой пшеницы с. Московская 39

О холодоустойчивости проростков судили по температуре, вызывающей гибель 50% палисадных клеток паренхимы листовых высечек (ЛТ₅₀) после их 5-минутного промораживания в термоэлектрическом микрохолодильнике (Балагурова и др., 1982).

Амидазную активность определяли с помощью метода Эрлангера с соавт. (Erlanger et al., 1961), используя синтетический субстрат – БАПА (Nα-бензоил-DL-аргинин-4-нитроанилида гидрохлорид), активность цистеиновых протеиназ – по модифицированному методу Кунитца (Sgarbieri et al., 1964).

Содержание хлорофиллов и каротиноидов определяли спектрофотометрически (Гавриленко, Жигалова, 2003). Расчет доли хлорофиллов в ССК от их суммы производили с учетом того, что, во-первых, весь хлорофилл *b* находится в ССК и, во-вторых, отношение хлорофиллов *a/b* в ССК равно 1,2 (Lichtenthaler, 1987).

На рисунках приведены средние значения по 3-5 независимым опытам. Обсуждаются величины, достоверные при $P \leq 0,05$.

Результаты и обсуждение

Исследования показали, что воздействие температуры 4°C на проростки пшеницы уже через 1 час вызывало небольшое, но достоверное увеличение устойчивости клеток листьев, а к концу четвертых суток она достигала своего максимального значения, сохраняясь в дальнейшем на достигнутом уровне (рис. 1).

Наряду с этим в процессе закаливания у растений наблюдали определенные изменения в активности амидаз и цистеиновых протеиназ. Так, часовое воздействие температуры 4°C вызывало небольшое увеличение амидазной ак-

тивности, которое затем сменялось ее снижением (на 20% через 5 ч закалки и на 40% – через 24 ч) (рис. 2а). При достижении максимального уровня устойчивости (на 4-е сут. закаливания) амидазная активность проростков пшеницы составляла 40% от максимальной и в дальнейшем она понижалась, достигая значений, характерных для контрольных (не подвергавшихся воздействию холода) растений того же возраста.

Активность цистеиновых протеиназ в начальный период охлаждения также увеличивалась, достигая максимума на вторые сутки закаливания (рис. 2б). Дальнейшее воздействие холода вызывало снижение активности данного фермента: на 20% от максимума на 4-е сут. закаливания и на 40% – на 7-е сут.

Анализ содержания в листьях фотосинтетических пигментов показал, что холодное закаливание проростков сопровождается изменением содержания как хлорофиллов, так и каротиноидов. Причем изменения общего содержания хлорофиллов и количества хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) в целом имели сходную динамику: в течение первых суток закаливания оно снижалось, а затем при достижении максимальной холодоустойчивости постепенно возрастало (рис. 2в, г). Содержание хлорофиллов в фотосистемах (I+II) снижалось через 48 ч от начала закаливания, а затем оно также увеличивалось (рис. 2д). В отличие от этого содержание каротиноидов в течение первых 48 ч действия температуры 4°C сохранялось на одном уровне, после чего несколько возрастало (рис. 2е).

Таким образом, исследования показали, что повышение активности амидаз и цистеиновых протеиназ происходит в начальный период действия на растения пшеницы низкой закалывающей температуры, и оно предшествует росту холодоустойчивости. Это соответствует представлениям о том, что изменение нормальных условий жизнедеятельности сопровождается прежде всего усилением протеолитических процессов (Тарчевский, 2001). Вероятно, протеолитические ферменты, контролируя концентрацию белков и пептидов, участвуют в модификации и устранении биополимеров, уже не выполняющих (или выполняющих не в полной мере) в изменившихся температурных условиях присущие им функции, а также обеспечивают клетку (в той или иной степени) мономерными субстратами для синтеза *de novo* белков, которые участвуют в формировании и поддержании холодоустойчивости клеток.

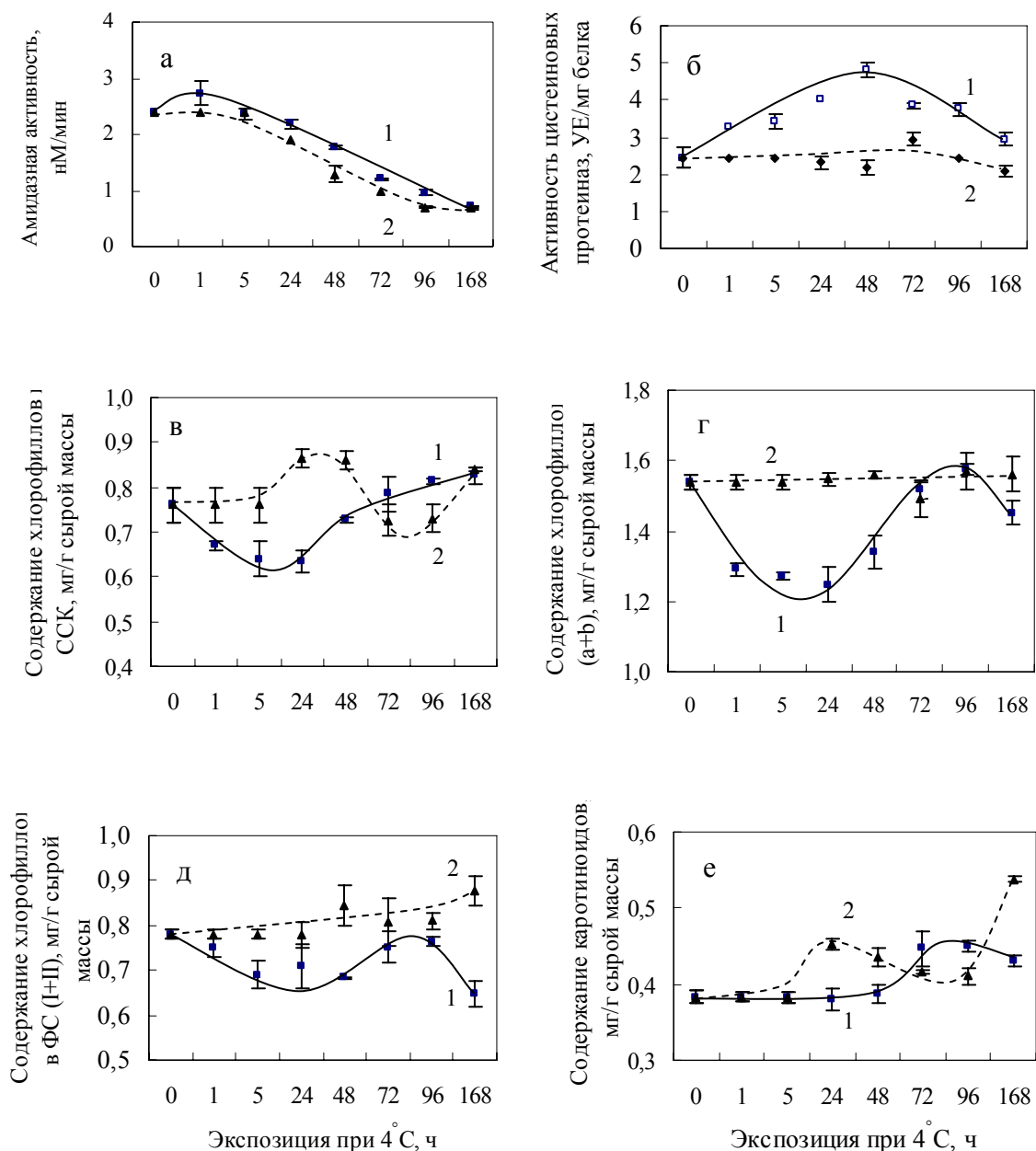


Рис. 2. Влияние холодного закаливания на активность протеиназ и содержание фотосинтетических пигментов в листьях проростков озимой пшеницы с. Московская 39 (1 – закаливание при 4°C, 2 – контроль)

Помимо этого, в процессе формирования холодоустойчивости по мере увеличения активности амидаз и цистеиновых протеиназ снижается общее содержание хлорофиллов, количество пигментов ССК, а также хлорофиллов в составе фотосистем (I+II). Из литературы известно, что биосинтез хлорофиллов тесно связан с общим метаболизмом клетки (Литвин, 2000). В частности, метаболиты, образующиеся в ходе обмена белков с участием протеиназ, могут контролировать отдельные звенья синтеза тетрапирролов в клетке (а именно этапа фототрансформации протохлорофиллида в хлорофиллид) (Мокроносов и др., 2006). Поэтому увеличение ак-

тивности протеиназ в начальный период действия низкой температуры, по-видимому, может способствовать некоторым изменениям (замедлению или полному прекращению) в синтезе пигментов и, как следствие, снижению содержания хлорофиллов. Кроме того, протеиназы хлоропластов, воздействуя на мембранные белки, а также на белки, непосредственно входящие в состав пигмент-белковых комплексов, вызывают целый ряд изменений в составе и конформации белковых молекул, что приводит к нарушению стабильности микроокружения пигментов (Мокроносов и др., 2006).

Интересно также отметить, что наблюдаемое (через 1-2 сут.) под влиянием закаливания постепенное снижение активности протеиназ происходит на фоне увеличения содержания хлорофиллов и каротиноидов. Повышение содержания пигментов в ССК, а также каротиноидов, способных сдерживать развитие фотодеструктивных процессов (Haldimann, 1996; Маслова и др., 1996), можно рассматривать в качестве адаптивной реакции фотосинтетического аппарата растений на действие пониженных температур (Maslova, Porova, 1993). Помимо этого, при достижении максимальной холодоустойчивости, скорее всего, стабилизируется структура пигмент-белковых комплексов хлоропластов.

Резюмируя итоги исследования, следует сказать, что полученные нами данные позволяют предполагать наличие определенной взаимосвязи между изменением активности протеолитических ферментов и содержанием фотосинтетических пигментов в начальный период действия низкой закалывающей температуры, что, вероятнее всего, имеет адаптивный характер и связано с формированием и поддержанием повышенной холодоустойчивости растений.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 06-04-49107а).

Литература

- Балагурова Н. И., Дроздов С. Н., Хилков Н. И. 1982. Метод определения устойчивости растительных тканей к промораживанию. Петрозаводск. 6 с.
- Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. 2003. Большой практикум по фотосинтезу. М.: Издательский центр «Академия». 241 с.
- Литвин Ф. Ф. 2000. Биосинтез хлорофилла и формирование реакционных центров фотохимических систем фотосинтеза // Успехи биологической химии. Т. 40. С. 3-42.
- Маслова Т. Г., Попова И. А., Корнюшенко Г. А., Королева О. Я. 1996. Развитие представлений о функциях виолоксантинового цикла в фотосинтезе // Физиология растений. Т. 43. № 3. С. 437-439.
- Мокроносов А. Т., Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. 2006. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты: учебник для студ. вузов. М.: Издательский центр «Академия». 448 с.
- Тарчевский И. А., 2001. Метаболизм растений при стрессе. Казань: Фэн. 448 с.
- Erlanger D. F., Kokowsky N., Cohen W. 1961. Proteinases activity in biological substrats // Arch. Biochem. Biophys. V. 95. N 2. P. 271-278.
- Haldimann P. 1996. Effects of changes in grow temperature on photosynthesis and carotenoids composition in Zea mays leaves // Physiol. Plant. V. 97. P. 554-562.
- Lichtenthaler H. K. 1987. Chlorophyll and carotinoids – pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in enzymology. New York. V. 148. P. 350-382.
- Maslova T. G., Popava I. A. 1993. Adaptive properties of plant pigment systems // Photosynthetica. V. 29. P. 195-203.
- Sgarbieri V. C., Gupte S. M., Kramer D. E., Whitaker J. R. 1964. Ficus enzymes. I. Separation of the proteolytic enzymes of Ficus carica and Ficus glabrata lattices // J. Biol. Chem. V. 238. P. 2170.

СВЕТО-ТЕМПЕРАТУРНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕТТО-ФОТОСИНТЕЗА РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ И СОРТОВ БОБОВЫХ

Е. С. ХОЛОПЦЕВА, С. Н. ДРОЗДОВ, Э. Г. ПОПОВ

Институт биологии Карельского научного центра РАН

В регулируемых условиях среды в активном двухфакторном эксперименте изучено влияние интенсивности света и температуры воздуха на нетто-фотосинтез интактных растений ряда видов и сортов бобовых. В результате обработки данных методами множественного регрессионного анализа получены модели, определяющие количественные сочетания свето-температурных факторов, поддерживающих оптимум и максимум интенсивности нетто-фотосинтеза растений. Выявленные требования к условиям внешней среды можно рассматривать как экологическую характеристику растений изученных видов и сортов в конкретной фазе их развития.

E. S. KHOLOPTSEVA, S. N. DROZDOV, E. G. POPOV. LIGHT AND TEMPERATURE CHARACTERISTIC OF NET-PHOTOSYNTHESIS OF SOME SPECIES AND VARIETIES OF LEGUMES

The effects of light intensity and air temperature on net-photosynthesis of intact plants have been studied in a number of species and cultivars of legumes under controlled environment conditions. Obtained data were processed by the methods of regression analysis and models were constructed, which determine quantitative combinations of light and temperature, which ensure optimum and maximum net-photosynthesis intensity in plants. Revealed plant requirements to environment conditions can be considered as an ecological characteristic of studied plant species and varieties at particular developmental phase.

Экологическая характеристика видов при исследовании в основном оценивается через их обилие и разнообразие (Лебедева и др., 1999). В то же время очень мало внимания уделяется изучению внутривидовых различий, которые во многом определяют пластичность и жизнеспособность вида, особенно в связи с возрастанием значения экологической составляющей генотипа, определяющей возможные границы его ареала распространения. Сведения об экологии генотипа необходимы и для его охраны в природе и введения в культуру, при решении вопросов интродукции, селекции, географического и внутрихозяйственного размещения сорта и его агротехники. Исследование экологических требований генотипа стало возможным благодаря развитию фитотроники и вычислительной техники, разработке методики проведения много-

факторных планируемых экспериментов на базе системной идеологии и моделирования (Курец, Попов, 1991). Наиболее удобным показателем для оценки реакции растений на действие внешней среды является CO_2 -газообмен, быстро реагирующий на изменения условий среды и доступный для регистрации без контакта с растением, дистанционно и непрерывно (Курец, Попов, 1979). При планировании многофакторного эксперимента нужно учитывать зональность влияния факторов среды на растения, так как переход интенсивности фактора из зоны в зону затрагивает геном и приводит к значительным внутриклеточным изменениям (Дроздов, Курец, 2003).

Задачей данного исследования было проведение планируемых многофакторных экспериментов по определению свето-температурных

условий, обеспечивающих проявление фотосинтетической способности интактных растений ряда видов и сортов бобовых. В результате обработки данных методами множественного регрессионного анализа получены модели, определяющие количественные сочетания светотемпературных факторов среды, которые можно рассматривать как экологическую характеристику конкретной фазы развития исследуемых видов и сортов растений.

Материалы и методы

Исследования проводили с галегой восточной — козлятником (*Galega orientalis* Lam.); тремя видами астрагалов — нутовым (*Astragalus cicer* L.), серпоплодным (*A. falcatus* Lam.), сладколистным (*A. glycyphyllus* L.); тремя сортами клевера красного (*Trifolium pratense* L.): с. Тимирязевец — селекции ТСХА, с. Нива — селекции Архангельской опытной станции и с. ВИК-7 — селекции Всесоюзного института кормов; пятью видами люпинов — люпином белым (*Lupinus albus* L.) с. Бордо, изменчивым (*L. mutabilis* Sweet.) с. Популас, желтым (*L. luteus* L.) с. Дружный, многолистным (*L. polyphyllus* Lindl.) с. Вашингтон и шестью сортами люпина узколистного (*L. Angustifolius* L.): тремя алкалоидными сортами — № 843, Немчиновский 846, Сидерат-38 и тремя слабоалкалоидными сортами — №22, Ладный, Кристалл.

Растения выращивали в регулируемых условиях среды в песчаной культуре с поливом питательным раствором Кнопа с pH 6,0-6,2, дополненным микроэлементами при 14-часовом фотопериоде, освещенности 120-150 Вт/м² и температуре 20/18°C (день/ночь). Посев проводили откалиброванными проросшим семенами по 10-15 шт. в сосуд. Отстающие в росте и имеющие видимые отклонения растения удаляли. В заданную фазу развития сосуды с растениями поочередно помещали в установку для исследования CO₂-газообмена открытого типа, где в двух повторностях проводили двухфакторный эксперимент по несимметричному квази-D-оптимальному трехуровневому плану (Голикова и др., 1974). Во время 40-60 минутной экспозиции на каждой ступени плана при помощи оптико-акустического газоанализатора Инфралит-4 регистрировали установившиеся значения разности содержания углекислоты в токе воздуха на входе и выходе в установку, которую пересчитывали на единицу сухого вещества целых растений (Таланов, 1990). Расчет ассимиляции углекислоты растениями на каждой ступени плана и обработка экспериментальных данных методом множественного регрессионного анализа позволили получить модель влияния тем-

пературы и света на нетто-фотосинтез интактных растений:

$$P_n = a_0 + a_1 E + a_2 T + a_3 ET + a_4 E^2 + a_5 T^2,$$

где P_n — интенсивность нетто-фотосинтеза, мг/г сухой массы в 1 ч; E — освещенность, Вт/м²; T — температура, °C; a_1 - a_5 — коэффициенты, определенные по опытным данным.

Результаты и обсуждение

Исследования показали (табл.), что потенциальные максимумы нетто-фотосинтеза интактных растений изученных видов на ранних фазах их развития при естественном содержании углекислоты значительно различались как по интенсивности, так и по светотемпературным условиям, обеспечивающим его достижение. Световой диапазон, обеспечивающий достижение максимума фотосинтетической способности исследуемых видов — 390-555 Вт/м² у различных сортов клевера красного и 560-670 Вт/м² у различных сортов люпина узколистного, свидетельствует о более высоком светолюбии последних. Температурный диапазон от 17-23°C у сортов люпина узколистного указывает на их меньшую требовательность к теплу по сравнению с различными сортами клевера красного (20-32,5°C). В то же время данные температурный и световой диапазоны указывают на довольно большие межсортовые различия внутри вида люпина узколистного. Так с. Ладный значительно менее требователен к температуре (17°C), по сравнению с с. 843 (23°C), а с. Сидерат-38 более требователен к освещенности (670 Вт/м²), чем с. Кристалл (474 Вт/м²). Такие же различия в свето-температурных условиях проявления максимума нетто-фотосинтеза наблюдались и между сортами клевера красного (табл.). Люпины белый, изменчивый, желтый и многолистный обладали повышенными требованиями как к световым (615-650 Вт/м²), так и к температурным (26-28°C) условиям для достижения их потенциального максимума видимого фотосинтеза. По сравнению с выше перечисленными видами и сортами три вида из рода астрагалов обладали умеренными требованиями как к освещенности, так и к температуре для проявления своего максимума нетто-фотосинтеза. Межвидовые различия по требованиям у астрагалов были незначительны. Полученные данные дают возможность предположить наличие среди изученных сортов и видов как растений умеренных широт, так и теплолюбивых.

Таблица. Свето-температурные характеристики нетто-фотосинтеза интактных растений ряда видов и сортов семейства бобовых

Вид, сорт	Максимум Pn max, мг·г ⁻¹ ч ⁻¹	E, Вт/м ²	T, °C	Оптимум E, не ниже Вт/м ²	T, °C
Астрагал нутовый	26,3	470	22,5	325	14,5–31,5
серпоплодный	42,6	510	24,8	350	17,5–33,0
сладколистный	33,4	460	24,5	320	14,0–35,0
Галега восточная	9,0	550	23,0	340	13,0–33,0
Люпин белый сорт Бордо	34,2	615	26,0	425	16,5–36,5
изменчивый сорт Популас	40,0	650	28,2	460	18,0–39,0
желтый сорт Дружный	40,0	630	28,0	450	18,0–38,0
многолистный сорт Вашингтон узколистный:	47,1	640	26,5	470	16,0–37,5
с. 846	33,4	565	21,5	400	11,0–22,0
с. 22	30,6	560	21,5	390	10,0–33,0
с. 843	32,6	570	23,0	400	11,5–35,0
с. Ладный	32,0	540	17,0	380	5,5–28,0
с. Сидерат-38	24,8	670	17,7	480	10,6–25,6
с Кристалл	18,6	474	16,7	260	4,4–28,0
Клевер красный					
с. Тимирязевец	18,1	390	20,0	270	12,0–28,0
с. Нива	20,1	460	24,9	320	15,0–34,5
с. ВИК-7	30,0	555	32,5	280	20,0–45,0

Примечания: Pn max — потенциальные уровни максимумов нетто-фотосинтеза; E, T — облученности, температуры соответствующие потенциальным уровням максимумов нетто-фотосинтеза и свето-температурные границы 90% оптимума нетто-фотосинтеза.

Наибольший потенциальный максимум нетто-фотосинтеза — более 30,0 мг·г⁻¹ч⁻¹ — наблюдали у астрагала сладколистного и исследуемых сортов люпина узколистного, наименьший — 9,1 мг·г⁻¹ч⁻¹ — у галеги восточной.

Однако для формирования продуктивности растений определяющее значение имеют свето-температурные условия внешней среды, обеспечивающие не потенциальный максимум нетто-фотосинтеза, практически очень редко наблюдаемый в природе, а условия среды, обеспечивающие его оптимум и в случае их совпадения определяющие успешное произрастание данного генотипа (Лархер, 1978). Световые условия оптимума нетто-фотосинтеза наиболее светлюбивого из исследуемых видов люпина узколистного с. Сидерат-38 превышали 480 Вт/м², у наименее требовательного к интенсивности света люпина с. Кристалл — 260, а у клевера красного с. Тимирязевец — 270 Вт/м². Сохранялись существенные видовые и сортовые различия границ диапазонов оптимальных температур. Так, их нижний уровень у исследованных образцов находился в диапазоне от 5,5°C у люпина с. Ладный до 20°C у клевера красного с. ВИК-7, верхняя граница зоны оптимума которого достигала 45°C. У наименее теплолюбивого и в то же время имеющего самый узкий диапазон оптимума по температуре из исследуемых

видов люпина узколистного с. 846 верхняя граница зоны находилась в районе 22°C.

Для иллюстрации зонального влияния факторов среды и роли внутривидового разнообразия в эколого-физиологической характеристике вида на базе анализа моделей построены световые кривые для исследованных сортов клевера красного и сортов люпина узколистного (рис. 1, 2) в диапазоне, охватывающем зону оптимума и частично зоны закаливания.

Анализ данных показал, что зависимость интенсивности нетто-фотосинтеза интактных растений трех сортов клевера от освещенности имеет вид параболы, на уровень и положение которой влияют температура и генотип (рис. 1). При этом по мере повышения температуры возрастает разница в уровне интенсивности фотосинтеза и ее максимум смещается в сторону увеличения освещенности. Наибольший уровень видимого фотосинтеза имел более теплолюбивый с. Вик-7 при температуре зоны оптимума порядка 30°C и освещенности 530 Вт/м², для наиболее холодоустойчивого с. Тимирязевец максимум нетто-фотосинтеза достигался при освещенности около 400 Вт/м² и температуре 20°C.

Анализ световых кривых нетто-фотосинтеза четырех сортов люпина узколистного на фоне трех температур различных зон хорошо иллюстрирует различия их экологической характеристики, когда на фоне температур холодной за-

калки наибольший видимый фотосинтез во всем исследованном световом диапазоне имел с. Ладный. В то же время как в зоне теплового закаливания данный сорт имеет самые низкие показатели (рис. 2).

Построение температурных кривых нетто-фотосинтеза интактных растений трех сортов клевера красного при различных уровнях освещенности подтвердило ранее описанную реакцию газообмена растений исследуемых сортов в зависимости от ее интенсивности, при естественном содержании в воздухе углекислоты (рис. 3). При этом сортовые различия наиболее четко проявились при повышенной освещенности и температуре. При низкой освещенности порядка 100 Вт/м^2 у этих сортов уровень и характер кривых был идентичен.

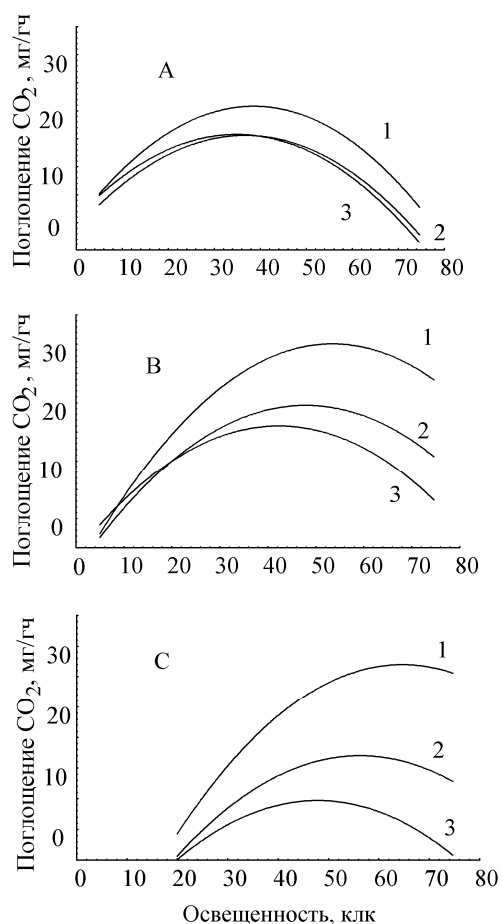


Рис. 1. Световые кривые нетто-фотосинтеза интактных растений 3 сортов клевера красного в фазу 4-5 настоящих листьев при температурах разных зон: А — холодного закаливания (10°C); В — фоновой зоны (30°C); С — теплового закаливания (45°C). 1 — с. Вик-7; 2 — с. Нива; 3 — с. Тимирязевец.

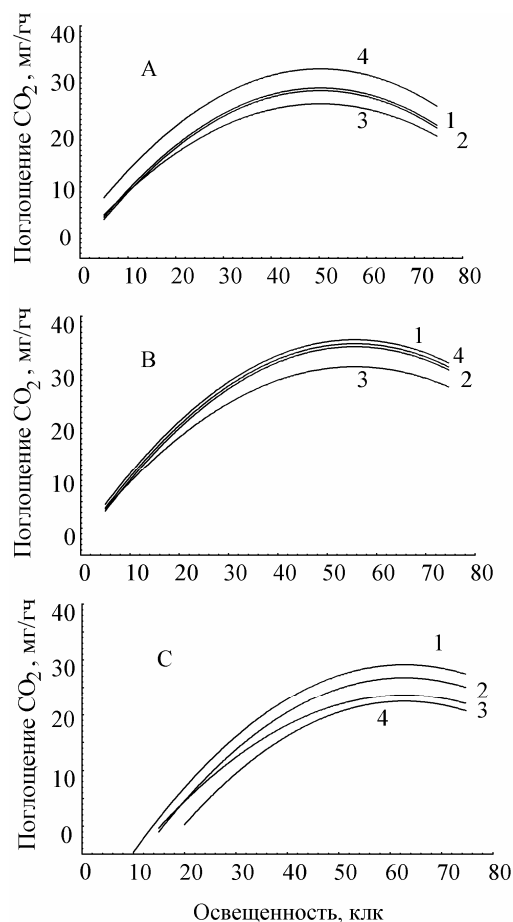


Рис. 2. Световые кривые нетто-фотосинтеза интактных растений 4 сортов люпина узколистного в фазу 3 ярусов листьев при температурах зон: А — холодного закаливания (5°C); В — фоновая (20°C); С — теплового закаливания (40°C).

1 — с. №843; 2 — с. №846; 3 — с. №22; 4 — с. Ладный.

Построение температурных кривых нетто-фотосинтеза четырех сортов люпина узколистного при трех интенсивностях света выявило их более стабильное отношение к температурному фактору при высоком уровне освещенности и значительные различия в интенсивности нетто-фотосинтеза при ее низких значениях (рис. 4).

Выводы

Таким образом, многофакторный эксперимент вносит значительные изменения в построение температурных и световых кривых, что связано непосредственно с возможностями используемого в эксперименте метода, в результате применения которого функция отклика имеет форму выпуклой кривой с максимумом в ее верхней точке (Федоров, Гильманов, 1980).

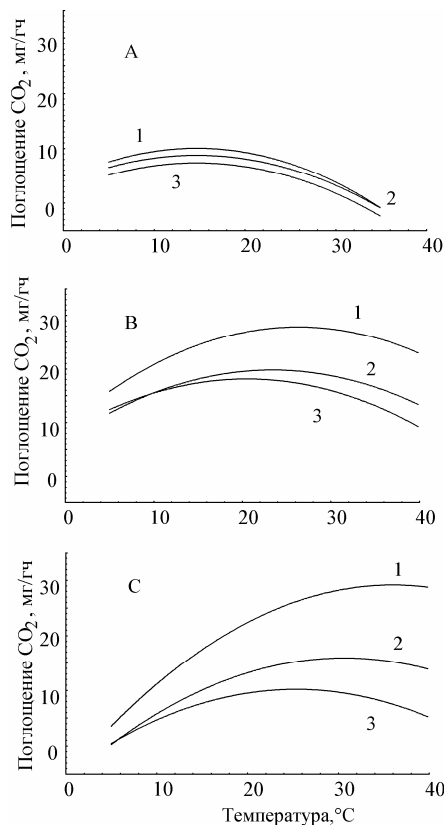


Рис. 3. Температурные кривые нетто-фотосинтеза интактных растений 3 сортов клевера красного в фазу 4-5 настоящих листьев при различных уровнях освещенности: А — низкой (100 Вт/м^2); В — оптимальной (400 Вт/м^2); С — повышенной (650 Вт/м^2). 1 — с. Вик-7; 2 — с. Нива; 3 — с. Тимирязевец.

Изменение положения максимума, при изменении интенсивности сопутствующего фактора (света или температуры) происходит в результате активизации одной из составляющих процесса фотосинтеза и их частичной взаимозаменяемости (Черных и др., 1973).

Полученные данные свидетельствуют о том, что разнообразие свето-температурных требований внутри вида (между сортами) в ряде случаев превышает межвидовое. Об экологической характеристике вида, учитывая значительное внутривидовое разнообразие, можно судить лишь при исследовании ряда представителей внутривидовых популяций или сортов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ-Карелия № 05-04-97515.

Литература

Голикова Т. И., Панченко Л. А., Фридман М. З. 1974. Каталог планов второго порядка. М.: МГУ. Ч. 1. Вып. 47. 387 с.

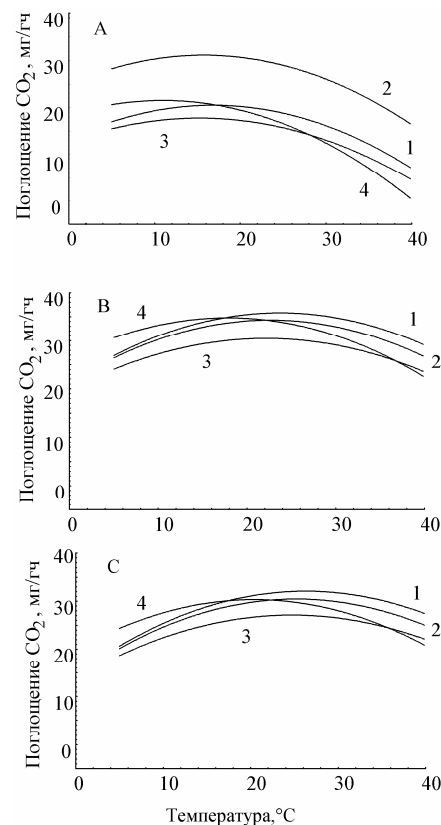


Рис. 4. Температурные кривые нетто-фотосинтеза интактных растений 4 сортов люпина узколистного в фазу 3 ярусов листьев при различном уровне освещенности: А — низкой (200 Вт/м^2); В — оптимальной (600 Вт/м^2); С — повышенной (750 Вт/м^2). 1 — с. №843; 2 — с. №846; 3 — с. №22; 4 — с. Ладный.

Дроздов С. Н., Курец В. К. 2003. Некоторые аспекты экологической физиологии растений. Петрозаводск. Изд. ПГУ. 170 с.

Курец В. К., Попов Э. Г. 1979. Моделирование продуктивности и холодоустойчивости растений. Л.: Наука. 160 с.

Курец В. К., Попов Э. Г. 1991. Статистическое моделирование системы связей растение — среда. Л.: Наука. 159 с.

Лархер В. 1978. Экология растений. М.: Мир. 384 с.

Лебедева Н. В., Дроздов Н. Н., Криволицкий Д. А. 1999. Биоразнообразие и методы его оценки. Уч. пособие. Изд. МГУ. 94 с.

Таланов А. В. 1990. Расчет скорости CO_2 -газообмена в системе фитотрон-растение при изменяющихся условиях среды // Инфракрасные газоанализаторы в изучении газообмена растений / Под ред. А. А. Нечипоровича. М.: Наука. С. 64-74.

Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. 1980. Экология. Изд-во МГУ. 464 с.

Черных Л. Н., Чугунова Н. Г., Кособрюхов А. А. 1973. О регулировании фотосинтетической активности растений факторами внешней среды // Управление скоростью и направленностью биосинтеза у растений. Красноярск. С. 103-104.

РЕАКЦИЯ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ НА ИЗМЕНЕНИЯ СУТОЧНОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ В ХОДЕ ВЕГЕТАЦИОННОГО ПЕРИОДА В ПОЛЕВОМ ЭКСПЕРИМЕНТЕ

Е. Г. ШЕРУДИЛО¹, Д. А. КРАСНОВ², Е. Ф. МАРКОВСКАЯ^{1,2}

¹Институт биологии Карельского научного центра РАН

²Петрозаводский государственный университет

Изучено действие и последствие различных низкотемпературных режимов на ростовые показатели, биологическую продуктивность и устойчивость декоративных растений в ходе вегетации в открытом грунте. Разные способы температурной обработки повышают устойчивость растений бархатцев и календулы по сравнению с контролем, стимулируют накопление биомассы у бархатцев и увеличение биомассы корневой системы у календулы. В последствии низкотемпературных обработок отмечено увеличение линейных размеров и биомассы у бархатцев и ингибирование накопления биомассы растениями календулы. В условиях открытого грунта в последствии низкотемпературных обработок устойчивость растений бархатцев повышалась в ответ на перепады суточной температуры, достигая одинакового максимума к концу вегетации во всех вариантах опыта. Растения календулы в последствии обработок низкой температурой характеризовались разовым и нестабильным повышением устойчивости в ответ на флуктуации температурного режима.

E. G. SHERUDILO, D. A. KRASNOV, E. F. MARKOVSKAYA. RESPONSE OF ORNAMENTAL PLANTS TO DAILY TEMPERATURE ALTERATIONS DURING VEGETATION PERIOD

The effects and after-effects of different low-temperature treatments on growth, biological productivity and resistance of bedding ornamental plants were studied during vegetation period outdoors. Low-temperature treatments of different schemes increased resistance of *Tagetes* and *Calendula* plants compared to untreated plants, stimulated biomass accumulation and growth of vegetative organs in *Tagetes*, and shoot growth in *Calendula* plants. After-effects of low-temperature treatments were pronounced as increase in growth and biomass accumulation in *Tagetes* and inhibition of biomass accumulation in *Calendula* plants. Pre-treated by low temperature bedded *Tagetes* plants responded to daily temperature alterations by increased resistance, which maximum was equal by the end of the vegetation period in all experimental plots. Pre-treated by low temperature bedded *Calendula* plants have been characterized by one-time unstable increase in plant resistance in response to temperature fluctuations.

Одним из ведущих факторов, ограничивающих рост, развитие и продуктивность растений в условиях Севера, является температура. Установлено, что определяющее значение для жизнедеятельности организмов имеют не абсолютная величина температуры воздуха или ее среднесуточное значение, а периодические изменения температуры, включающие величину суточного градиента день/ночь, вертикального градиента (воздух/почва) и кратковременное отклонение от оптимума в течение суток (Радченко, 1966; Заар и др., 1989; Марковская, Сы-

соева, 2004; Марковская и др., 2005). Анализ суточных климатических данных (Марковская и др., 2006) показывает, что для условий Карелии характерны частые снижения температуры до 10-12°C на несколько часов в ранневесенний и осенний периоды вегетации, что свидетельствует о важности их роли при адаптации растений к условиям Севера. В современном растениеводстве ежесуточные кратковременные понижения температуры широко используются в условиях защищенного грунта в качестве экологически чистой технологии (DROP) выращивания

растений с заданным габитусом (Мое, Heins, 2000; Сыроева и др., 2001). В камеральных опытах на ряде объектов было установлено, что кратковременные снижения температуры в суточном цикле до субоптимальных значений повышают холодоустойчивость растений (Марковская и др., 2000; Sysoyeva et al., 2005), длительное время сохраняют ее в последствии (Markovskaya et al., 2003; Sysoyeva et al., 2005), а также способствуют увеличению их биологической продуктивности (Марковская и др., 2000). С учетом широкой распространенности в природе ежесуточных кратковременных снижений температуры несомненный интерес представляет исследование реакции растений на разные типы температурных воздействий в полевых экспериментах.

Целью настоящей работы было изучить действие и последствие различных низкотемпературных режимов на ростовые показатели, биологическую продуктивность и устойчивость декоративных растений в ходе вегетации в открытом грунте.

Материалы и методы

Работа выполнена на растениях бархатцев (*Tagetes* L.) и календулы (*Calendula* L.), широко используемых для озеленения городских территорий. Рассаду выращивали в теплицах муниципального комбината благоустройства г. Петрозаводска (61° 5'с.ш., 34° 3' в.д.) при естественной длине дня (посев — в феврале 2006 г.). В конце мая растения были пересажены в вазоны с почвенно-песчаным субстратом, помещены в камеры искусственного климата и адаптированы в течение недели к постоянным условиям: температуре воздуха 22°C, фотопериоду 16/8 ч, освещенности 135 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Далее подготовленные растения в течение 6 сут. находились в различных экспериментальных условиях. Вариант «контроль»: растения выращивали при постоянной оптимальной суточной температуре 23°C. Вариант ПНТ (постоянная низкая температура): растения выращивали при постоянной низкой суточной температуре 12°C. Вариант ДРОП (кратковременное воздействие низкой температуры): растения ежесуточно в конце ночного периода подвергали снижению температуры на 2 ч с 24 до 12°C путем перестановки растений между камерами.

Для изучения последствия температурных обработок по их завершении декоративные растения были высажены в открытый грунт, где они росли до конца августа.

Холодоустойчивость растений контролировали сразу после завершения низкотемпературных обработок и в ходе вегетации в открытом

грунте. Холодоустойчивость листьев оценивали по определению электропроводности водных экстрактов из тканей листа (Dexter et al., 1932).

Сухую массу, линейные размеры растений, количество бутонов и цветков определяли перед высадкой в открытый грунт и по окончании эксперимента.

Полученные экспериментальные данные статистически обработаны с использованием пакета программ Excel. В таблицах и на графиках приведены средние значения показателей, в качестве разброса экспериментальных данных указаны ошибки среднего значения.

Результаты и обсуждение

Анализ биометрических показателей, проведенный сразу после завершения низкотемпературных обработок, показал отсутствие различий по высоте растений бархатцев между контролем и вариантами низкотемпературных обработок (табл. 1). Длина корня оказалась максимальной у бархатцев варианта ДРОП и не имела достоверных различий в вариантах ПНТ и контроле. По числу репродуктивных органов все исследуемые варианты оказались идентичными. У календулы наибольшая высота растений, а также длина корневой системы отмечены в варианте ПНТ, ДРОП и контроль практически не различались (табл. 1). Наличие репродуктивных органов отмечено только в варианте ДРОП.

В момент высадки в открытый грунт растения бархатцев в контроле и варианте ПНТ не различались по биомассе надземной части, в то время как биомасса надземной части растений в варианте ДРОП превосходила контроль и вариант ПНТ более чем в 2 раза (табл. 1). Наименьшая масса корневой системы выявлена у бархатцев варианта ПНТ, наибольшая — в варианте ДРОП, причем сухая масса корней в этом случае превышала сухую массу корневой системы растений вариантов ПНТ и контроля также более чем в 2 раза. Соответственно по общей биомассе растения вариант ДРОП превосходил вариант ПНТ почти в 3 раза, а контроль — в 2 раза. У растений календулы биомасса надземных органов к моменту высадки в открытый грунт была практически одинаковой во всех вариантах опыта (табл. 1). Однако было выявлено существенное накопление сухой массы корневой системы в вариантах низкотемпературных обработок, где этот показатель превышал значения контроля в 2-3 раза. К концу вегетации растения бархатцев, подвергнутые в начале опыта разным способам низкотемпературных обработок (ПНТ и ДРОП), отличались от контрольных растений (табл. 2).

Таблица 1. Действие низкотемпературных обработок на биометрические показатели и накопление биомассы декоративными растениями перед высадкой в открытый грунт (начало июня 2006 г.)

Показатель	Бархатцы			Календула		
	контроль	ПНТ	ДРОП	контроль	ПНТ	ДРОП
Высота растения, см	18,0±2,0	17,0±2,0	20,3±1,5	13,7±0,9	24,0±5,0	14,4±1,3
Длина корня, см	10,0±3,0	12,5±1,5	17,3±1,2	6,7±1,5	11,5±1,5	8,9±1,6
Кол-во цветков, шт./растение	1,5±0,5	2,0	1,0	1,0	–	–
Сухая масса:						
надземной части, мг	0,32±0,1	0,32±0,09	0,77±0,07	0,8±0,2	1,0±0,4	0,8±0,1
корневой системы, мг	0,17±0,05	0,15±0,05	0,34±0,09	0,1±0,03	0,5±0,3	0,3±0,1
цветков, мг	0,13±0,03	0,01	0,19	–	–	0,18
Общая сухая масса, мг	0,62±0,12	0,47±0,15	1,2±0,25	0,96±0,2	1,6±0,7	1,2±0,3

Таблица 2. Последействие низкотемпературных обработок на биометрические показатели и накопление биомассы декоративными растениями по окончании эксперимента (конец августа 2006 г.)

Показатель	Бархатцы			Календула		
	контроль	ПНТ	ДРОП	контроль	ПНТ	ДРОП
Высота растения, см	34,5±5,9	39,7±1,7	44,6±2,9	70,0±3,4	91,6±10,2	62,4±6,1
Длина корня, см	14,8±2,4	25±7,2	29±3,3	9,8±0,6	11,3±0,8	11,9±2,2
Общее кол-во цветков, шт./растение	33,8±3,0	38,0±1,9	37,4±3,6	7,3±0,7	11,0±1,2	9,0±1,3
Сухая масса:						
надземной части, мг	3,0±0,4	4,5±0,7	3,2±0,1	2,4±0,4	2,59±0,4	2,5±0,02
корневой системы, мг	3,6±0,8	10,3±0,3	11,9±0,5	0,6±0,1	1,0±0,4	0,6±0,01
цветков, мг	4,0±0,4	4,4±1,1	4,3	4,4±0,8	0,3±0,2	0,8±0,04
Общая сухая масса, мг	10,6±1,4	19,2±0,1	19,4±0,1	7,3±0,7	3,8±0,7	3,9±0,02

Высота растений была наибольшей в варианте ДРОП, превышая высоту контроля почти в 1,3 раза. Наибольшая длина корневой системы отмечена в вариантах ПНТ и ДРОП, причем по длине корня растения варианта ДРОП превышали контроль практически в 2 раза. По показателям репродуктивного развития бархатцев различий между вариантами не выявлено (табл. 2). Накопление общей сухой массы растений к концу вегетации у бархатцев, подвергнутых разным вариантам низкотемпературной обработки, была почти в 2 раза больше, чем в контроле (табл. 2). Однако растения разных вариантов различались по накоплению биомассы надземной и подземной частей. Так, биомасса надземной части бархатцев была практически одинаковой в контроле и варианте ДРОП, но выше — в варианте ПНТ. Биомасса корней, напротив, в вариантах

ПНТ и ДРОП значительно отличалась от контроля, превышая его почти в 2-2,5 раза (табл. 2). У растений календулы к концу вегетационного периода низкотемпературная обработка оказывала свое влияние в последствии только на высоту растений варианта ПНТ (табл. 2). Контрольные растения и растения в последствии кратковременной обработки низкой температурой (ДРОП) практически не различались по высоте. Длина корня во всех вариантах опыта была также одинаковой. Общее количество цветков за период вегетации было больше в варианте ПНТ и не различалось в контроле и в последствии ДРОП-обработки. Накопление биомассы растениями календулы к концу вегетационного сезона в вариантах ПНТ и ДРОП оказалось почти в 2 раза меньше, чем в контроле (табл. 2). При этом различий по биомассе надземной

части и корневой системы не выявлено, эти два показателя оказались одинаковыми во всех вариантах опыта. Однако биомасса цветков в контроле была почти в 4 раза больше, чем в вариантах ПНТ и ДРОП, что и сказалось на увеличении общей биомассы растения контрольного варианта (табл. 2).

Таким образом, реакция исследуемых видов декоративных растений на действие и последствие кратковременного и постоянного снижения температуры по биометрическим показателям и накоплению биомассы оказалась различной. Если у бархатцев отмечено стимулирование накопления биомассы и увеличение размеров вегетативных органов как в действии, так и в последствии низкотемпературных обработок, то у растений календулы в действии исследуемых режимов выявлено увеличение линейных размеров надземной части, а в последствии — существенное ингибирование накопления общей биомассы.

Декоративные растения сразу после обработки низкой температурой различались и по уровню устойчивости. Оба способа низкотемпературной обработки индуцировали рост холодоустойчивости растений бархатцев и календулы, в сравнении с контролем (табл. 3). При этом рост устойчивости в варианте ДРОП значительно превышал аналогичный показатель в варианте ПНТ.

Таблица 3. Холодоустойчивость декоративных растений после обработки разными низкотемпературными режимами

Вариант опыта	Выход электролитов, %	
	бархатцы	календула
Контроль	16,2±1,24	29,2±0,32
ПНТ	11,9±0,79	22,5±1,49
ДРОП	10,6±1,75	20,0±1,29

Анализ изменения суточной температуры показал, что летний период 2006 г. характеризовался нестабильностью суточного температурного режима с повторяющимися кратковременными снижениями или повышениями температуры воздуха на протяжении всей вегетации (табл. 4, 5). Высаженные в открытый грунт растения всех вариантов опыта реагировали в ходе вегетации на изменение суточной температуры неодинаково.

В течение двух недель после высадки растений в открытый грунт температура воздуха колебалась в пределах оптимального диапазона от 14° 17 июня до 26°С 26 июня. Устойчивость растений бархатцев и календулы в контроле практически не менялась, а в вариантах ПНТ и ДРОП, напротив, снизилась, о чем свидетельст-

вует возросший показатель выхода электролитов (табл. 4 и 5). Первые кратковременные ночные падения температуры до значений +9-10°С были зафиксированы в начале июля, что сразу отразилось на реакции растений бархатцев, устойчивость которых существенно повысилась во всех вариантах (табл. 4). Однако у календулы величина выхода электролитов практически не изменилась в варианте ДРОП и лишь незначительно уменьшилась (свидетельствуя о повышении устойчивости) в контроле и в последствии обработки ПНТ (табл. 5). Последующее существенное понижение температуры в ночной период, отмеченное 22 июля, привело к дальнейшему росту устойчивости бархатцев и календулы во всех вариантах опыта (табл. 4 и 5). В первой половине августа резких перепадов температуры не наблюдалось (табл. 4 и 5). Устойчивость растений бархатцев не менялась в контроле, снижалась в последствии ДРОП-обработки и продолжала возрастать в варианте ПНТ (табл. 4). У растений календулы показатель выхода электролитов возрастал во всех вариантах опыта, свидетельствуя о снижении устойчивости растений (табл. 5). К концу августа также не было зафиксировано резких перепадов суточной температуры, среднесуточная температура сохранялась на уровне 16°С, что индуцировало дальнейшее повышение устойчивости растений бархатцев во всех вариантах опыта (табл. 4). Устойчивость растений календулы в контроле и варианте ДРОП, напротив, снизилась и незначительно повысилась лишь в варианте ПНТ (табл. 5).

В целом анализ позволяет говорить о различиях в реакции исследованных видов декоративных растений в последствии низкотемпературных обработок на флуктуации температуры в сезон вегетации. Растения бархатцев реагируют на любые понижения/повышения температур изменением своей устойчивости, стабильный уровень которой сохраняется при повторяющемся характере флуктуаций температуры. Так, после высадки в открытый грунт у бархатцев контрольного варианта устойчивость возрастала как при действии суб-, так и супероптимальных температур. Растения в последствии ДРОП обработки также реагировали повышением устойчивости на все градиентные снижения или повышения температуры воздуха. Реакция растений бархатцев в последствии ПНТ обработки отличалась от вариантов контроля и ДРОП. В ответ на повышение температуры воздуха до 30°С их устойчивость снижалась, а при стабильном понижении среднесуточной температуры в конце вегетации - повышалась практически до уровня устойчивости варианта ДРОП.

Таблица 4. Последействие низкотемпературных обработок на выход электролитов из листьев растений бархатцев в ходе вегетации в открытом грунте (2006 г.)

Дата	Температура воз-духа, °C		Выход электролитов, %		
	мин./макс.	ср.	контроль	ПНТ	ДРОП
14.06.	12	12	16,2±1,24	22,5±1,49	10,6±1,75
26.06.	15,1/24,3	18,9	17,17±1,36	18,62±0,70	14,13±0,32
04.07.	8,3/25,3	19,5	11,77±0,53	9,98±0,36	11,50±0,30
10.07.	21,9/32,7	26	9,38±0,28	10,35±1,06	9,85±0,09
22.07.	9,4/17,5	13,1	7,87±0,33	8,24±1,41	7,29±0,65
16.08.	16,4/26,4	17,0	8,72±0,79	5,64±0,27	9,17±0,20
26.08.	15,6/16,1	16,0	5,54±0,31	6,52±0,42	8,21±0,71

Таблица 5. Последействие низкотемпературных обработок на выход электролитов из листьев растений календулы в ходе вегетации в открытом грунте (2006 г.)

Дата	Температура воздуха, °C		Выход электролитов, %		
	мин./макс.	ср.	контроль	ПНТ	ДРОП
14.06.	12	12	29,21±0,32	22,52±1,49	19,96±1,29
26.06.	15,1/24,3	18,8	32,01±0,45	34,16±1,33	34,76±0,91
04.07.	8,3/25,3	19,5	28,37±2,07	29,54±1,38	33,84±1,32
10.07.	21,9/32,7	26	22,67±0,39	16,08±1,00	16,08±0,99
22.07.	9,4/17,5	13,1	22,46±0,20	19,79±1,47	15,63±0,31
16.08.	16,4/26,4	17,0	26,08±1,04	23,94±0,14	31,12±1,40
26.08.	15,6/16,1	16,0	30,86±1,51	19,85±0,58	32,39±1,71

Для растений календулы также свойственна быстрая ответная реакция на изменения температуры, но при этом отсутствует стабильность в реагировании. Растения контрольного варианта в ходе вегетации сохраняли величину устойчивости на одном уровне (судя по величине выхода электролитов), несмотря на перепады температур, и лишь разово повышали ее в июле. Растения в последействии обработки ПНТ также длительное время сохраняли низкие значения устойчивости, прерываемые разовым увеличением при резком повышении температуры воздуха до 30°C. Однако к концу июля, когда температура воздуха снизилась, устойчивость растений этого варианта возросла и в дальнейшем сохранялась на повышенном уровне до конца вегетации. В последействии обработки ДРОП растения реагировали на перепады температур как растения контрольного варианта: поддерживали достаточно низкий уровень устойчивости с разовыми ее повышениями в июле.

При сравнении в ходе вегетации эффектов последействия разных способов низкотемпературной обработки (ПНТ и ДРОП) также выявлены различия в реакции исследованных декоративных видов. Растения бархатцев в последействии ПНТ-обработки оказались менее устойчивы к действию высоких, супероптимальных температур, однако стабильно повышали свою ус-

тойчивость до максимального уровня в ответ на продолжительное действие низких закалывающих температур. При этом резкие и кратковременные перепады температур лишь незначительно повышали устойчивость растений бархатцев варианта ПНТ. В этих условиях растения варианта ДРОП оказались более устойчивыми и реагировали повышением устойчивости на кратковременные действия как высоких, так и низких температур. Однако при длительном воздействии низких положительных температур величина выхода электролитов у них была ниже, чем у растений варианта ПНТ. Контрольные растения в ходе вегетации также повышали устойчивость в ответ на температурные флуктуации, но этот процесс зависел от характера действия температуры воздуха и протекал либо по пути ПНТ-обработки, либо — варианта ДРОП.

Растения календулы отличались иной реакцией на изменение температуры окружающей среды. В течение вегетации для этого вида была характерна разовая ответная реакция на действие неблагоприятной температуры, без эффекта «накопления» устойчивости. Переменные суточные температуры оказались неблагоприятным климатическим фактором, на который растения календулы реагировали понижением устойчивости.

Следует отметить, что выявленные различия в ответных реакциях растений бархатцев и календулы по показателю «устойчивость» на флуктуации температурного режима в ходе вегетации совпадают и с различиями в изменении их биомассы. Накопление вегетативной массы растениями бархатцев в 4-5 раз превышало аналогичный показатель у календулы. В последствии температурной обработки у растений бархатцев увеличивались длина и сухая масса корневой системы, а у календулы, напротив, отмечено ингибирование накопления общей сухой массы растения.

Исследование показало, что разные способы температурной обработки растений (постоянной низкой или переменной низкой закалывающей температурой) приводят в последствии к разному феноменологическому проявлению ответной реакции исследуемых декоративных видов растений. Бархатцы, выходцы из горных районов, хорошо акклимируются к переменным температурным условиям. В последствии ПНТ, а особенно ДРОП-обработок (разные режимы акклимации) бархатцы накапливали большую массу и повышали устойчивость к низкой закалывающей температуре. По-видимому, для этого вида декоративных растений низкая температура в условиях Севера является ведущим фактором роста и развития. Растения календулы, менее холодостойкие, чем бархатцы, обладают низкой способностью к акклимации в условиях флуктуации температурного режима. Они не повышали свою устойчивость в ответ на понижение температуры окружающей среды или перепад температур и практически не накапливали биомассу в ходе вегетации. По-видимому, их адаптивный потенциал на флуктуации суточной температуры значительно ниже.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 05-04-97515, 07-04-00063.

Литература

- Заар Э. И., Кенигсберг Э. В., Лозина-Лозинский Л. К., Рыбак В. Л. 1989. Переменные температуры как фактор повышения уровня энергетических процессов пойкилотермных организмов // Журн. общ. биол. Т. 50. № 2. С. 529-540.
- Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Харькина Т. Г., Шерудило Е. Г. 2000. Влияние кратковременного снижения ночной температуры на рост и холодостойкость растений огурца // Физиол. раст. Т. 47. № 4. С. 511-515.
- Марковская Е. Ф., Безденежных В. А., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. 2005. Реакция растений на быстрые изменения суточной температуры при вегетации в условиях Севера // Тр. КарНЦ РАН. Вып. 6. Петрозаводск. С. 194-205.
- Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. 2006. Растения в нестабильном суточном климате // Северная Европа в XXI веке: природа, культура, экономика: Мат. Междунар. конф. посвящ. 60-летию КарНЦ РАН (24-27 октября 2006 г., г. Петрозаводск). Сек. «Биологические науки». Сек. «Науки о Земле». Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. С. 142-145.
- Марковская Е. Ф., Сысоева М. И. 2004. Роль суточного температурного градиента в онтогенезе растений. М.: Наука. 119 с.
- Радченко С. И. 1966. Температурные градиенты среды и растение. М.-Л.: Наука. 390 с.
- Сысоева М. И., Марковская Е. Ф., Некрасова Т. Г. 2001. Современное состояние проблемы воздействия кратковременного снижения температуры на рост растений // Успехи соврем. биол. Т. 121. № 2. С. 172-179.
- Dexter S.T., Tottingham W.E., Graber L.F., 1932. Investigation of the hardiness of plants by measurement of electrical conductivity // Plant Physiol. V. 7. P. 63-78.
- Markovskaya E. F., Sherudilo E. G., Sysoeva M. I. 2003. Influence of long-term and short-term temperature drops on acclimation and de-acclimation in cucumber cold resistance // Acta Horticulturae. V. 618. P. 233-236.
- Moe R., Heins R. D., 2000. Thermo- and photomorphogenesis in plants // Advances in Floriculture research. Agric. Univ. of Norway. Report N 6. P. 52-64.
- Sysoyeva M. I., Sherudilo E. G., Markovskaya E. F. et al. 2005. Temperature drop as a tool for cold tolerance increment in plants // Plant Growth Regulation. V. 46. P. 189-191.

ПИТАНИЕ И РОСТ МОЛОДИ ОЗЕРНОЙ КУМЖИ *Salmo trutta* L. morpha lacustris В ВОДОЕМАХ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ПААНАЯРВИ»

Ю. А. ШУСТОВ, А. Е. ВЕСЕЛОВ

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Исследованы питание и рост молоди озерной кумжи *Salmo trutta* L. morpha lacustris, обитающей в ручьях, реках и озерах национального парка «Паанаярви». В реках на порогах и перекатах основу пищи рыб составляли воздушные и наземные насекомые, а также имагинальные стадии амфибиотических насекомых. В озерных условиях пищевой спектр молоди кумжи расширяется за счет зоопланктона и бокоплавов *Gammarus* sp. Пестрятки олангской кумжи (возраст 3+ лет), обитающие на верхних порогах р. Оланги, достоверно крупнее по сравнению с рыбами как из озер, так и малых рек.

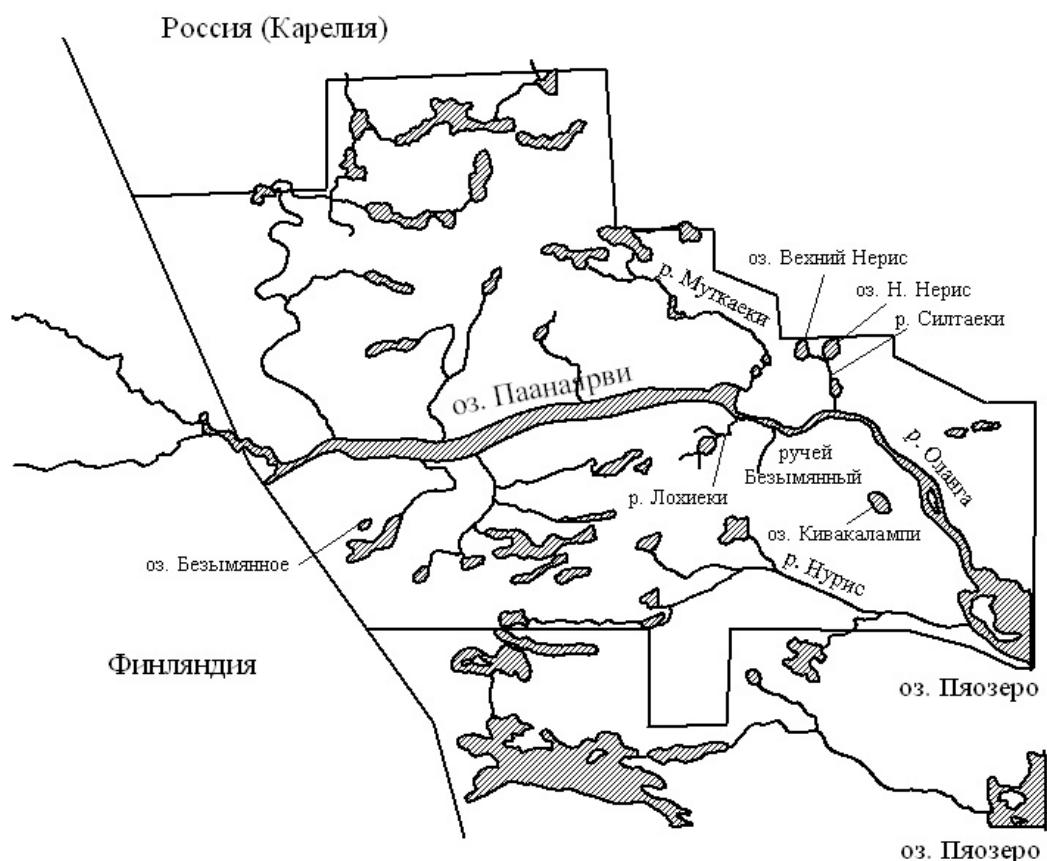
Yu. A. SHUSTOV, A. Ye. VESELOV. FEEDING AND GROWTH OF YOUNG SALMON TROUT *Salmo trutta* L. morpha lacustris IN THE WATER BODIES OF PAANAJARVI NATIONAL PARK

Feeding and growth of young salmon trout *Salmo trutta* L. morpha lacustris have been studied in brooks, rivers and lakes in Paanajarvi National Park. In the rivers on the rapids and rifts basic food is aerial and terrestrial insects as well as amphibian insects on adult stages. In lakes food spectrum is broadened by zooplankton and freshwater shrimps *Gammarus* sp. Parrs of salmon trout (3+) from the River Olanga that inhabit upper rapids are significantly bigger compared to fish from lakes and small rivers.

Из всех видов лососевых рыб кумжа *Salmo trutta* L. в экологическом отношении является наиболее пластичным видом — во многих озерах, реках и ручьях от Чешской губы Баренцева моря до Черного моря, а также вдоль атлантического побережья Европы широко распространены дикие речные и ручьевые, озерно-речные и озерные формы кумжи (Берг, 1948; Frost, Brown, 1967; Mills, 1971 и др.). В результате многочисленных акклиматизационных работ кумжу практически расселили по всему миру (McCrimmon, Marshall, 1968). Тем не менее остаются весьма слабо исследованными, в частности по особенностям питания, локальные популяции в различных частях ареала вида.

Одним из таких разнообразных в геологическом и биоценотическом плане районов представляется национальный парк «Паанаярви» (северо-запад Карелии), водоемы которого весьма плотно населены кумжей. В парке име-

ется много озер, ламб, рек и ручьев с чистой прозрачной водой, и главное — «жемчужина» парка — оз. Паанаярви на месте тектонического разлома земной коры. Озеро при средней ширине 1 км и длине около 25 км имеет глубину 128 м (Проспект..., 2002). Для многих других озер характерен древний арктический набор видов рыб — кумжа, арктический голец *Salvelinus fontinalis* L., сига *Coregonus* sp., сохранившиеся со времен окончания ледникового периода (Махров, Ильмаст, 1995; Первозванский, Шустов, 1999; Shustov et al., 2000). Здесь обитает одна из самых больших популяций озерной кумжи Карелии и Финляндии естественного происхождения (Маслов и др., 1995) с уникальной генетической структурой (Хууско и др., 1993; Махров, 1995). В связи с этим нами были собраны материалы по питанию и росту молоди кумжи, обитающей в реках и озерах (рис.) национального парка «Паанаярви».



Места сбора проб в НП «Паанаярви»: реки Оланга, Лохиеки, Безымянный ручей, реки Муткаеки, Нурис, оз. Нижний Нерис, оз. Кивакалампи, оз. Безымянное, р. Силтаеки, оз. Верхний Нерис

Ранее исследования питания и роста молоди озерной кумжи в данном регионе не проводились. Несмотря на то что все исследуемые водоемы парка расположены на незначительном расстоянии друг от друга, ожидалось существенные различия биологических характеристик рыб, обитающих в речных и озерных условиях. Например, ранее нами при изучении экологии молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. Восточной Финноскандии были установлены следующие особенности роста и питания сеголеток и пестряток в речных и озерных условиях. Во-первых, в озерно-речных системах темп роста молоди лосося достоверно выше, чем в реках с низким коэффициентом озерности (Смирнов и др. 1978; Шустов, 1983). Лучший рост отмечен для рыб, обитающих на верхних порогах и перекатах, испытывающих наиболее сильное влияние стока озер. Именно такие участки рек обладают наивысшим уровнем развития кормовой базы и наиболее благоприятным гидрологическим режимом для молоди лосося. Во-вторых, в арктических озерах темп роста и интенсивность питания пестряток атлантического лосося выше, чем в реках (Erkinaro et al., 1995).

Естественно, что численность популяций озерной кумжи в небольших реках, ручьях и озерах в парке все же сравнительно небольшая, а поэтому кумжа нуждается (особенно в малых водоемах) в надежной охране. В связи с этим обстоятельством объем собранного нами материала (табл. 1) по молоди озерной кумжи также был в некоторых случаях сознательно ограничен. Отловленную удочками (в реках) и сетями (в озерах) молодь озерной кумжи фиксировали четырех-процентным формалином. Дальнейшую камеральную обработку по питанию рыб проводили согласно общепринятым отечественным методикам (Методическое пособие по изучению питания..., 1974). Индекс наполнения желудка (‰) рассчитывали по формуле: вес пищи делили на вес рыбы и умножали на 10000. Возраст рыб определяли по чешуе, взятой стандартно под спинным плавником.

Питание рыб. Анализ питания пестряток озерной кумжи (табл. 2), отловленных в реках на порогах и перекатах, показал, что основу пищи составляют воздушные и наземные насекомые, а также имагинальные стадии амфибиотических насекомых, объединенных в табл. 2 под рубрикой «Insecta (imago)». Из них в пер-

вую очередь доминировали комары — Diptera, жуки, часто встречались муравьи и личинки древесных насекомых. Из водных организмов наиболее многочисленны в питании рыб личинки ручейников, а также нимфы поденок и веснянок. В рубрике «Прочие водные» (табл. 2) отмечены редко встречающиеся в питании организмы — нимфы Odonata, личинки Coleoptera, Hydracarina. Однако в озерных условиях пищевой спектр молоди кумжи дополнительно расширялся за счет зоопланктона (Diaptomus sp., Heteroscore sp.). Причем в некоторых случаях желудки рыб были практически плотно набиты этими организмами — до 500 экз., в других — крупными бокоплавами Gammarus sp. — до 60 экз., в третьих — личинками ручейников семейства Phryganeidae — до 80 экз. У одной пестрятки озерной кумжи обнаружены останки полупереваренного малька рыбы длиной около 3 см, вид которого не определен. Как в речных, так и в озерных условиях интенсивность питания рыб сильно варьирует — в одной пробе можно встретить практически пустые и одновременно плотно набитые пищей желудки. Из всех исследованных желудков 91 экз. озерной кумжи нами встретился лишь только один пустой — у кумжи из оз. Нижний Нерис.

Рост рыб. Материал по росту кумжи нами был объединен в три группы — озера, малые

реки и р. Оланга, где рыб отлавливали на большом пороге в истоке из оз. Паанаярви (табл. 3). Анализ данных показал, что в возрасте двух лет различий в росте между пестрятками кумжи, обитающей в малых реках и озерах, практически не обнаружено. В возрасте три года рост рыб в озерах несколько выше, чем в малых реках, однако эти различия статистически не достоверны. Достоверные различия (по критерию Стьюдента более 95%) получены для молоди кумжи р. Оланги. Пестрятки олангской кумжи, обитающие на верхнем пороге р. Оланги, достоверно крупнее (возраст 3+) по сравнению с рыбами как из озера, так и из малых рек.

Таким образом, на основе полученных данных по питанию и росту молоди озерной кумжи в водоемах национального парка «Паанаярви» следует заключить, что условия обитания рыб — озера, малые или крупные реки различаются и это оказывает влияние на исследуемые нами характеристики рыб. Наибольший темп роста характерен для рыб, обитающих на пороге р. Оланги в истоке оз. Паанаярви. Это не совсем согласуется с позицией таких исследователей, как Е. Р. Кили и Дж. В. Грант (Keeley, Grant, 2001), считающих, что темп роста лососевых рыб обычно выше в океанах, ниже в озерах и наименьший в реках.

Таблица 1. Объем собранного материала

Водоем	Краткая характеристика водоема	Период отбора проб и кол-во экз.		
		период	рост	питание
р. Оланга	Крупная река, вытекает из оз. Паанаярви, ширина более 100 м, глубина порогов до 5 м	Июль-авг., 2001	20	—
р. Лохиеоки	Приток р. Оланги, ширина 5-10 м, глубина перекатов до 0,5 м	Авг., 2001	10	10
Безымянный ручей	Приток р. Оланги, ширина до 3-5 м, глубина перекатов до 0,3 м	Авг., 2001	6	5
р. Муткаеоки	Малая река, впадает в оз. Паанаярви, ширина более 10 м, глубина порогов до 1 м	Авг., 2001 Авг., 2003	27 —	7 13
р. Нурис	Средняя река, впадает в оз. Паанаярви, ширина более 20 м, глубина порогов до 1 м	Сен., 2002	6	6
оз. Нижний Нерис	Озеро длиной 1,3 км, шириной 350 м, соединено р. Силтаеоки с р. Олангой. Обитают кумжа, сиг, паля, голянь	Апр., 2002 Сент., 2002	5 21	— 21
оз. Киваклампи	Горное озеро длиной 1,5 км, шириной 0,6 км, соединено ручьем с оз. Пяозеро. Обитают кумжа, сиг.	Сент., 2002	29	9
оз. Безымянное	Озеро длиной 1 км, шириной 400 м. Обитают кумжа, сиг, окунь	Сент., 2002	11	—
р. Силтаеоки	Малый приток р. Оланги, ширина до 3 м, глубина на перекатах до 0,2 м	Авг., 2003	—	17
оз. Верхний Нерис	Озеро длиной 1 км, шириной 400 м. Обитают кумжа, сиг, карликовый голец	Авг., 2003	—	3

Таблица 2. Питание молоди озерной кумжи в водоемах национального парка «Паанаярви»

Водоем / состав пищи	Реки					Озера			
	Лохиеоки авг., 2001	Безымян- ный руч., авг., 2001	Муткаеоки, авг., 2001	Нурис, сент., 2002	Муткаеоки, авг., 2003	Силтаеоки, авг., 2003	Н. Нерис, сент., 2002	Кивакалампи, сент., 2002	В. Нерис, сент., 2003
Зоопланктон *	—	—	—	—	—	—	24/до 500 экз.	—	—
Gam-	—	—	—	—	—	—	19/4	—	12/<1
marus	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Chi-	—	20/<1	29/2	—	23/<1	47/1	5/<1	55/1	—
ronomidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Simuliidae	40/1	20/<1	29/<1	—	—	59/3	—	—	—
Ephem	90/20	60/<1	86/18	17/<1	54/<1	41/1	19/<1	55/2	33/2
eroptera	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Plecoptera	40/<1	—	29/<1	—	8/<1	—	—	—	—
Trichoptera	50/11	40/1	100/8	67/<1	100/11	70/3	52/7	89/9	100/7
Mollusca	—	—	—	17/1	—	12/<1	—	33/<1	—
Прочие водные	—	—	—	—	31/<1	12/<1	—	—	100/2
Insecta (imago)	100/18	100/17	100/12	100/9	31/<1	70/6	71/19	78/99	100/57
Arachnidae	30/<1	20/<1	14/<1	17/<1	—	12/<1	—	—	—
Pisces	—	—	—	—	—	—	5/<1	—	—
Средний индекс наполне- ния, ⁰ / ₀₀₀	62/6-136	111/12- 213	61/2-167	76/6-142	17/4-4	57/16-130	158/0-347	84/1-287	248/130-407
Среднее кол-во организмов, экз.	43	21	43	12	13	15	32	113	71
Кол-во рыб, экз.	10	5	7	6	13	17	21	9	3

*— зоопланктон в общем количестве организмов не учитывается. В числителе – частота встречаемости в %, в знаменателе – среднее количество организмов и <1 – меньше одного организма.

Таблица 3. Рост молоди озерной кумжи (длина АВ, см) в озерах, малых реках и на верхнем пороге р. Оланга в национальном парке «Паанаярви»

Возраст рыб	Водоем, количество рыб (экз.)					
	озера		малые реки		р. Оланга	
	<u>M±m</u> min-max	n	<u>M±m</u> min-max	n	<u>M±m</u> min-max	n
1+	9,5	1	<u>10,2±0,8</u> 7,5–12,7	6	—	—
2+	<u>14,3±0,4</u> 11,0–20,0	35	<u>14,8±0,4</u> 10,5–18,8	27	—	—
3+	<u>20,3±1,3</u> 14,5–28,0	14	<u>17,7±0,5</u> 13,7–20,7	16	<u>24,6±0,3</u> 22,7–26,5	15
4+	<u>30,0±1,2</u> 23,5–35,5	10	—	—	<u>27,0±0,7</u> 26,0–28,3	3
5+	<u>29,5±2,2</u> 25,5–36,5	5	—	—	32,2	1
6+	44,0	1	—	—	28,0	1

Литература

- Берг Л. С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран // М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 1. 466 с.
- Веселов А. Е., Шустов Ю. А. 1991. Сезонные особенности поведения и распределения молоди пресноводного лосося *Salmo salar* L. morpha selago Girard в реке // Вопр. ихтиологии. Т. 31. Вып. 2. С. 346–350.
- Маслов С. Е., Шустов Ю. А., Щуров И. Л. 1995. Естественное воспроизводство кумжи Паанаярвского национального парка // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск. Изд-во КарНЦ РАН. С. 116–122.
- Махров А. А. 1995. Структурно-популяционные, морфологические и генетические особенности кумжи бассейна реки Оланга // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск. Изд-во КарНЦ РАН. С. 122–126.
- Махров А. А., Ильмаст Н. В. 1995. Ихтиофауна озера Нижний Нерис в национальном парке «Паанаярви» // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Тез. докл. междунар. конф. 19–23 ноября 1995. Петрозаводск. С. 54–56.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М. 1974. 254 с.
- Первозванский В. Я., Шустов Ю. А. 1999. Карликовая форма гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidas) в озере Верхний Нерис (Паанаярвский Национальный парк, Карелия) // Вопр. ихтиологии. Т. 39. Вып. 1. С. 131–132.
- Прспект «Национальный парк Паанаярви». 2002. <http://parks.karelia.ru/paanaajarvi/>
- Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А., Щуров И. Л. 1978. Особенности роста молоди озерного лосося *Salmo salar* L. morpha selago Girard в притоках Онежского озера // Вопр. ихтиологии. Т. 18. Вып. 3. С. 439–443.
- Хууско А., Куусела К., Шустов Ю. 1993. Рыбы // Паанаярвский национальный парк. Куусамо. С. 74–80.
- Шустов Ю. А. 1983. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск. 152 с.
- Erkinaro J., Shustov Y., Niemela E. 1995. Enhanced growth and feeding rate in Atlantic salmon parr occupying a lacustrine habitat in the River Utsjoki, Northern Scandinavia // J. Fish Biol. V. 47. P. 1096–1098.
- Frost W. E., Brown M. E. 1967. The trout. London, Collins. 286 p.
- Keeley E. R., Grant J. W. A. 2001. Prey size of salmonid fishes in streams, lakes, and oceans // Can. J. Fish and Aquat. Sci. V. 58. N 6. P. 1122–1132.
- Mc Crimmon H. R., Marshall T. L. 1968. World distribution of brown trout, *Salmo trutta* // J. Fish. Res. Bd. Can. V. 25. N 12. P. 2527–2548.
- Mills D. 1971. Salmon and trout: A resource, its ecology, conservation and management. Edinburg. 351 p.
- Shustov Y. A., Systra Y. J., Kuusela K. et al. 2000. Ichthyofauna in small lakes of the Paanajarvi National Park // Oulanka Reports. V. 23. P. 121–125.

CONTENT

L. V. ANIKIEVA. POPULATION ASPECT IN THE STUDY OF MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF THE CESTODE <i>PROTEOCEPHALUS PERCAE</i> (CESTODA: PROTEOCEPHALIDEA) THROUGH THE ONTOGENY	3
A. G. Borisova, A. S. Goryunov. THE CORRELATION BETWEEN OXYGEN AFFINITY AND AUTOXIDATION OF HAEMOGLOBIN AND HAEMOLYTIC STABILITY OF ERYTHROCYTES OF DIFFERENT VERTEBRATES SPECIES	10
A. Je. Veselov, I. V. Alikov, M. A. Skorobogatov, A. V. Zubchenko, S. M. Kaliuzhin, Yu. A. Shustov, A. G. Potutkin. ARTIFICIAL INCUBATION OF ATLANTIC SALMON (<i>SALMO SALAR</i> L.) EGGS UNDER NATURAL CONDITIONS	14
N. A. Elkina, E. F. Markovskaya. PALYNOLOGICAL INVESTIGATION OF THE AIR IN THE TOWN IN THE TAIGA ZONE	20
A. A. Zorina, A. V. Korosov. CHARACTERISTICS OF THE FLUCTUATING LEAF ASYMMETRY IN TWO BIRCH SPECIES IN KARELIA	28
E. V. Ivanter. THE ANALYSIS OF POPULATION STRUCTURE OF POLYTYPIC MAMMAL (ON THE EXAMPLE OF BANK VOLE – <i>CLETHRIONOMYS GLAREOLUS SHREB.</i>)	37
I. T. Kischenko, I. V. Vantenkova. GROWTH OF <i>PICEA ABIES</i> L. (KARST.) IN SOME FOREST TYPES OF MIDDLE KARELIA	65
A. V. Korosov, Yu. M. Matrosova, S. V. Bugmyrin, V. S. Anikanova, L. A. Bespyatova. THE ANALYSIS OF FACTORS AFFECTING TERRITORIAL DISTRIBUTION OF BANK VOLE (<i>CLETHRIONOMYS GLAREOLUS</i>) IN MOSAIC LANDSCAPES OF SOUTHERN KARELIA	70
A. V. Korosov, S. N. Fomichev. TERRITORY LOCALIZATION OF <i>RANA TEMPORARIA</i> AND <i>R. ARVALIS</i> SPAWNING	85
T. S. Nikolaevskaya, O. N. Lebedeva. POLLEN FERTILITY IN MUTANT POPULATIONS AND PLANTS WITH SUPPRESSED CHLOROPHYLL DEFICIENCY IN <i>FESTUCA PRATENSIS</i> (POACEAE)	93
A. G. Potutkin, A. Je. Veselov, A. V. Zubchenko, S. M. Kaliuzhin. ANADROMOUS MIGRATION OF ATLANTIC SALMON FROM THE RIVER VARZUGA IN THE WHITE SEA	100
L. B. Uzenbaeva, A. G. Golubeva, V. A. Ilukha, N. N. Tyutyunnik, S. A. Korosov. MORPHOFUNCTIONAL SPECIFICITY OF BLOOD LEUCOCYTES IN MAMMALS BRED IN CAPTIVITY UNDER CONDITIONS OF THE EUROPEAN NORTH	109
A. R. Unzhakov, V. A. Ilukha, N. V. Matsuk, V.V. Belkin. THE ROLE OF ISOENZYMES OF LACTATE DEHYDROGENASE IN MAMMALS ADAPTATION IN KARELIA	118
S. A. Frolova, Yu. V. Venzhik, A. F. Titov. INFLUENCE OF COLD HARDENING ON THE PROTEINASE ACTIVITY AND CONTENTS OF PHOTOSYNTHETIC	126

PIGMENTS IN WINTER WHEAT SEEDLINGS	
E. S. Kholoptseva, S. N. Drozdov, E. G. Popov. LIGHT AND TEMPERATURE CHARACTERISTIC OF NET-PHOTOSYNTHESIS OF SOME SPECIES AND VARIETIES OF LEGUMES	131
E. G. Sherudilo, D. A. Krasnov, E. F. Markovskaya. RESPONSE OF ORNAMENTAL PLANTS TO DAILY TEMPERATURE ALTERATIONS DURING VEGETATION PERIOD	136
Yu. A. Shustov, A. Je. Veselov. FEEDING AND GROWTH OF YOUNG SALMON TROUT <i>Salmo trutta</i> L. morpha lacustris IN THE WATER BODIES OF PAANAJARVI NATIONAL PARK	142
CONTENT	147