Вестник Пермского университета | **Научный журнал**
Основан в 1994 году
Выходит 6 раз в год

2007. Выпуск 5 (10)

Учредитель: ГОУ ВПО «Пермский государственный университет»

Серия БИОЛОГИЯ
Включает как теоретические работы, так и статьи, содержащие результаты конкретных исследований по ботанике и физиологии растений, ихтиологии и этологии, энтомологии и гидробиологии, микробиологии, почвоведению, медико-биологическим проблемам, биоэкологии и охране природы, а также рецензии на некоторые публикации. Все статьи прошли рецензирование.

Series BIOLOGY
Includes both theoretical works and articles containing results of specific researches on botany and physiology of plants, ichthyology and ethology, entomology and hydrobiology, microbiology, soil science, medico-biologic problems, bioecology and nature conservation, as well as reviews of some publications.

Журнал зарегистрирован в Федеральной службе по надзору
за соблюдением законодательства в сфере массовых коммуникаций
и охране культурного наследия
Свид. о регистрации средства масс. информации ПИ № ФС 77-25407 от 4 авг. 2006 г.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 **Биология** **Вып. 5 (10)**

Содержание

Ботаника

Демьянова Е.И., Квиткина А.К., Лыков В.А. Особенности опыления *Heracleum sibiricum* L. и *Seseli libanotis* (L.) Koch (*Apiaceae*) в Приуралье 6
Овеснов С.А. К флористическому районированию востока европейской России 15
Ефимик Е.Г. История флористико-систематического изучения рода *Ranunculus* L. на территории Вятско-Камского края 20
Переведенцева Л.Г, Переведенцев В.М. Учет съедобных грибов в южно-таежных лесах Пермского края . 24
Филатова Л.А., Панчина Т.Д. Некоторые физиологические особенности двухгодичных саженцев разных сортов красной смородины 28
Орлова Н.В., Кусакина М.Г., Сучкова Н.В. Зависимость содержания водорастворимых белков в органах галофитов от уровня засоления почвы 31
Кусакина М.Г., Орлова Н.В., Ошева Т.В. Содержание различных форм фосфора у галофитов с различными механизмами регуляции солевого обмена 35

Зоология

Мандрица С.А. К использованию геометрической морфометрии в ихтиологии 38
Зиновьев Е.А., Бакланов М.А. Фауна рыб и ее необычные элементы в водоемах Челябинской и Курганской областей 53
Касимов В.М., Тебенькова О.А., Дорофеев В.С., Хорошилов И.А., Семенов А.С. Доместификационный тип поведения как основа формирования толерантности к человеку у волко-собачих гибридов 57
Лыков В.А. Обзор фауны пчелиных (Hymenoptera, Apoidea) Пермского края 61
Воронин А.Г., Русаков А.В. К фауне жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Оренбургской области 69
Поздеев И.В. Фауна и распределение хирономид в реке Вишере 74
Кутузова Т.М., Куслина Л.В., Павленина Л.С., Павлова А.А. Видовой состав и численность кровососущих комаров, нападающих на открытом воздухе в г. Перми 80
Паньков Н.Н. Основные итоги изучения дрифта реки Сылвы (заказник «Предурлье», 1997–2004 гг.) 83
Преснова Е.В., Козлов А.С. Свободноживущие нематоды среднего течения реки Сылвы, их роль в мейобентосе 90

Микробиология

Кузнецова М.В., Овечкина Г.В., Максимов А.Ю., Демаков В.А. Распространение нитрилконвертируемых бактерий в почвах Пермского края 96
Ястребова О.В., Плотникова Е.Г. Галотолерантные бактерии-деструкторы полициклических ароматических углеводородов рода *Arthrobacter* 100
Ившина И.Б., Каменских Т.Н., Анохин Б.А. Адаптационные механизмы выживания алканотрофных родококков, реализованные в неблагоприятных условиях среды 107
Гаврин А.Ю., Елькин А.А., Куюкина М.С., Гришко В.В., Ившина И.Б. Изучение углеводородокисляющей активности родококков, иммобилизованных в макропористом криогеле поливинилового спирта . . 113
Шумкова Е.С., Лобова И.В., Ананьина Л.Г., Плотникова Е.Г. Изучение генов, контролирующих реакцию дегалогенирования, бактерий-деструкторов 4-хлорбензоата 117
Хмурчик В.Т., Максимович Н.Г. Использование аборигенной микрофлоры для борьбы с нефтяным загрязнением подземных вод 123

Экология. Охрана природы

Сергеева О.С. Сукцессионное развитие биосферы 127
Назаров А.В. Влияние нефтяного загрязнения почвы на растения 134
Алексевнина М.С., Преснова Е.В. Структура донных сообществ реки Мулянки и оценка её экологического состояния 142
Еремченко О.З., Шушминцева Л.В Техногенное загрязнение фоновых территорий Южного Зауралья (на примере Троицкого заказника) 148
Белевич И.О., Александрова Г.А. Исследование микробиоты библиотек и проблемы сохранения библиотечных фондов 151
Хайрулина Е.А., Ворончихина Е.А. Оценка современного биогеохимического состояния заповедных экосистем Пермского края 155
Рогозин М.В., Запоров А.Ю., Жекин А.В. К обоснованию необходимого количества лесных генетических резерватов для Пермского края 161
Воронин А.Г. Рекомендуемые к охране виды жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Пермского края 172

Почвоведение

Еремченко О.З., Москвина Н.В., Орлова Н.В., Кайгородов Р.В., Лымарь О.А., Власов А.Н. Основные направления почвенно-генетических исследований 179

Медико-биологические науки

Гейн С.В., Горшкова К.Г., Гейн О.Н., Тендрякова С.П. Роль IL-1β и простагландинов в регуляции функциональной активности лимфоцитов в присутствии опиоидных пептидов 186

Гейн С.В., Баева Т.А. β-эндорфин и селективные агонисты опиатных рецепторов в регуляции пролиферативного ответа лимфоцитов. Роль блокады опиатных рецепторов 190

Рецензии

Шепель А.И. Рецензия на статьи: В.А. Колбина «Птицы заповедника «Вишерский»; В.А. Колбина «Предварительный обзор сообществ птиц заповедника «Вишерский»; В.А. Колбина, В.В. Семенова «Редкие птицы бассейна реки Вишеры»; В.В. Семенова «Современная численность и распределение охотничье-промысловых зверей на территории Вишерского заповедника», опубликованных в сборнике «Заповедник «Вишерский»: итоги и перспективы исследований (15 лет с основания)». Пермь, 2006. – 157 с. 194

Овеснов С.А. Верещагина В.А. Растения Прикамья: Учебное пособие / В.А. Верещагина, Н.Л. Колясникова. – Пермь: Книжный мир, 2001. – 176 с. 196

Правила оформления статей в Вестник Пермского университета. Серия Биология 202

BULLETIN OF PERM UNIVERSITY

2007 Biology Number 5 (10)

Contents

Botany

Demyanova E.I., Kvitkina A.K., Lykov V.A. The feature of pollination of *Heracleum sibiricum* L. and *Seseli libanotis* (L.) Koch (*Apiaceae*) at conditions of West Ural 6

Ovesnov S.A On floristic zoning of the east of the european Russia 15

Efimik E.G. History of flora-systematic study of genus *Ranunculus* L. in territory Vyatka-Kama Region . . 20

Perevedentseva L.G., Perevedentsev V.M. The Calculation of Edible Mushrooms of the Perm Region 24

Filatova L.A., Pachina T.D. Some physiological features of seedlings of second year of the different sorts of red currant 28

Orlova N.V., Kusakina M.G., Suchkova N.V. Dependence of contain of water-soluble protein in organs halophytes from soil salinity 31

Kusakina M.G., Orlova N.V., Osheva T.V. The content of different forms of phosphorus in halophytes wich different mexanisms of regulation of salting metabolism 35

Zoology

Mandrytsa S.A. On the use of geometric morphometrics in ichthyology 38

Zinovyev E.A., Baklanov M.A. The fauna of fishes and its unusual elements in water basins of Chelabinsk and Kurgan regions 53

Kasimov V.M, Teben'kova O.A., Dorofeev V.S., Khoroshilov I.A., Semjonov A.S. Domestic behavior pattern as a basis for forming tolerance of wolf dog hybrids towards man 57

Lykov V.A. The bee fauna review (*Hymenoptera, Apoidea*) of the Perm Area 61

Voronin A.G., Rusakov A.V. To fauna of ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*) of Orenburg region . . . 69

Pozdeev I.V. The benthofauna of Vishera River (Kama River Basin) 74

Kutuzova T.M., Kuslina L.V., Pavlenina L.S., Pavlova A.A. The specific structure and the number of bloodsucking mosquitoes attacking outdoors in the city of Perm 80

Pan'kov N.N. The main results of the drift investigations on the Sylva River (Preduralie reserve, 1997–2004) 83

Presnova E.V., Kozlov A.S. The free-living nematodes of middle reaches of the Sylva river and their part in the meiobenthos 90

Microbiology

Kuznetsova M.V., Ovechkina G.V., Maksimov A.Y., Demakov V.A. Dissemination of the nitrile-conversing bacteria in the soils of the Perm region 96

Yastrebova O.V., Plotnikova E.G. Halotolerant bacteria of the genus *Arthrobacter,* capable of growth on polycyclic aromatic hydrocarbons 100

Ivshina I.B., Kamenskikh T.N., Anokhin B.A. Adaptive mechanisms of alkanotrophic rhodococci survival under unfavorable conditions 107

Gavrin A.Yu., Elkin A.A., Kuyukina M.S., Grishko V.V., Ivshina I.B. Study of hydrocarbon-oxidizing activity of *Rhodococcus* cells immobilized in poly(vinyl alcohol) cryogel 113

Shumkova E.S., Lobova I.V., Ananyina L.N., Plotnikova E.G. Study of genes controlling dehalogenation in bacteria-destructors of 4-chlorbenzoate 117

Ecology. Preservation of nature

Sergeeva O.S. Ecological succession of biosphere 127

Nazarov A.V. The effects of oil pollution of soil on plants 134

Aleksevnina M.S., Presnova E.V. The structure of the benthonic fauna in the Muljanka River and the estimation of an ecological conditions 142

Eremchenko O.Z., Schuschmintseva L.V. Technogenic pollution of background territories Southern Transural (on an example of Troitskogo reserve) 148

Belevich I.O., Aleksandrova G.A. Research microbiota of libraries and problems of preservation of library funds 151

Khayrulina E.A., Voronchihina E.A. Assessment of contemporary biogeochemistry of reserves of Perm region 155

Rogozin M.V., Zaporov A.J., Zhekin A.V. On proving the required quantity of genetic forest reservations for the Perm Territory 161

Voronin A.G. Species of ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*) of Perm region recommended for protection 172

Pedology

Eremchenco O.Z., Moskvina N.V., Orlova N.V., Kaygorodov R.W., Lymar O.A., Vlasov A.N. The basic directions of soil – genetic researches 179

Medical-biological sciences

Gein S.V., Gorshkova K.G., Gein O.N., Tendryakova S.P. Role of il-1β. Il-6 and prostaglandines in regulation of functional activity of lymphocytes under opioid peptides 186

Gein S.V., Baeva T.A. β-endorphine and selective agonists of opiate receptors in regulation of lymphocyte proliferative response. Role of opiate receptor blockade 190

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

Ботаника

УДК 582.57:581.331:502.75

ОСОБЕННОСТИ ОПЫЛЕНИЯ *HERACLEUM SIBIRICUM* L. И *SESELI LIBANOTIS* (L.) KOCH (*APIACEAE*) В ПРИУРАЛЬЕ

Е. И. Демьянова, А.К. Квиткина, В.А. Лыков

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Посетители цветков строго дихогамных (протерандричных) *Heracleum sibiricum* L. и *Seseli libanotis* (L.) Koch (*Apiaceae*) дифференцированы на опылителей, посещающих цветки этих растений в тычиночную и пестичную фазы цветения и осуществляющих перекрёстное опыление, и расхитителей пыльцы или нектара. К последним относятся насекомые, отмеченные на цветках только в тычиночную или пестичную фазы цветения.

Обширное семейство Зонтичные, включающее около 300 родов и 3000 видов (Жизнь растений, 1980), имеет набор приспособлений к перекрестному опылению. К ним относятся соцветия типа антодий, дихогамия (обычно в форме протерандрии, реже протогинии), половой полиморфизм (андромоноэция, гинодиэция, функциональная и истинная двудомность), а также продолжительное и неодновременное цветение особей в популяции (Knuth, 1898; Пономарев, 1961; Кордюм, Глущенко, 1976; Демьянова, 2000; Демьянова и др., 2000; Lloyd, 1973; Webb, 1976, 1979 и др.).

Наиболее важной антэкологической особенностью зонтичных является четко выраженная дихогамия в форме протерандрии – более раннего созревания пыльников по сравнению со зрелостью рыльца. Протерандрия зонтичных давно отмечена в литературе и уставлена связь её с опылением этих растений насекомыми (Бекетов, 1890; Knuth, 1898; Кернер, 1902; Меце, Кнут, 1911). У многих зонтичных протерандрия свойственна не только отдельным цветкам, но и целым соцветиям. Рыльцевая стадия наступает лишь после увядания и опадения тычинок не только у отдельных цветков, но и у всех цветков зонтика (Меце, Кнут, 1911). Автогамия у таких видов исключена, но гейтоногамия считается возможной. По сообщениям А.Н. Бекетова (1890) и А. Кернера (1902), она осуществляется при высыпании пыльцы из пыльников вышерасположенных цветков другого зонтика.

По свидетельству А.Н. Пономарева (1961), протерандрия у некоторых зонтичных может быть еще более резкой и всеобъемлющей, охватывающей не только отдельные сложные зонтики, но и всю особь в целом. Протерандрия достигается благодаря точнейшей синхронности цветения зонтиков определенного порядка и строгой очередности его у зонтиков разных порядков. Распускание цветков, прохождение и смена тычиночной и рыльцевой стадий происходит у каждой особи во всех зонтиках соответствующего порядка строго согласованно и одновременно. При этом каждый индивид находится последовательно и многократно то в мужской, то в женской фазах. Такая смена фаз может происходить четыре, шесть и более раз (в зависимости от числа порядков зонтиков). Это приводит к тому, что морфологически обоеполые растения становятся функционально двудомными. В этом случае протерандрия является эффективным средством, обеспечивающим строго перекрестное опыление между особями, находящимися в разных фазах цветения. Такую форму цветения с многократной сменой фаз у зонтиков разного порядка А.Н. Пономарев (1961) назвал «тип Libanotis intermedia». Авто- и гейтоногамия при этом исключены. При такой ситуации роль насекомых оказывается решающей для опыления зонтичных.

Цветение обоих видов начинается с центрального зонтика (по другой терминологии – с зонтика I порядка). Первыми зацветают краевые зонтички наружного ряда. После того, как в каждом зонтичке зацветает по 2–3 круга краевых цветков, в них распускается центральный цветок. В дальнейшем распускание цветков в зонтичках и зонтике идет центростремительно (Пономарев, 1961; Сацыперова, 1984; Демьянова, 2000). Продолжительность тычиночной фазы у зонтика I порядка – 5–6 дней, а у отдельного цветка – от 24 до 36 ч. Пока происходит ежедневное распускание новых цветков, ранее раскрывшиеся цветки как бы замирают в своем развитии вплоть до наступления рыльцевой фазы. В конце тычиночной стадии у всех цветков периферийных зонтичков заметны едва выступающие из нижней завязи стилодии. Наступление рыльцевой стадии у всех цветков зонтика происходит одновременно (обычно ночью) после полного окончания тычиночной фазы. Стилодии удлиняются и постепенно отклоняются друг от друга. У борщевика сибирского в это время хорошо заметен блестящий нектарный диск. По мнению Н.Н. Карташовой (1965), наиболее энергичное выделение нектара и накопление его максимального количества наблюдается после подсыхания пыльников и при зрелом рыльце. У жабрицы порезниковой выделение нектара (более слабое, чем у борщевика сибирского) происходит уже при завершении тычиночной стадии. В конце рыльцевой фазы у обоих растений стилодии дугообразно отгибаются друг от друга. Надпестичный диск утрачивает блеск вследствие прекращения выделения нектара, что также может служить признаком завершения рыльцевой фазы. Насекомые перестают посещать такие зонтики. Продолжительность рыльцевой стадии зонтика I порядка у обоих растений – 2–3 дня.

Раскрывание цветков в зонтиках II порядка начинается после полного завершения рыльцевой стадии в зонтиках I порядка. Оно идет в такой же последовательности и в таком же временном темпе, как и в зонтиках I порядка. После окончания цветения зонтиков II порядка (в тычиночной фазе – 5–6 дней и рыльцевой – 2–3 дня) начинается цветение зонтиков III порядка. Если последние содержат только мужские цветки, то их цветение продолжается 6-8 дней и только в тычиночной стадии.

Успеху перекрестного опыления способствуют не только длительные фенологические сроки цветения отдельных растений (16–26 дней у жабрицы порезниковой и 20–28 дней у борщевика сибирского), но и неодновременность вступления разных особей в фазу цветения в пределах популяции. При этом отдельные индивидуумы находятся в популяции в разных фазах цветения, что и содействует их эффективному переопылению.

Зонтичные – энтомофильные растения. Сложный или простой зонтик воспринимается насекомыми как крупный единый цветок – антодий. Он выполняет функцию привлечения опылителей. Для последних имеют значение форма зонтика, его размеры, компактность, симметрия, положение над уровнем почвы, соотношение тычиночных и обоеполых цветков в центральном и боковых зонтиках и последовательность распускания цветков разных половых типов, окраска лепестков (Bell, Lindsey, 1977). Открытое положение нектара на надпестичном диске, неспециализированность цветка способствуют посещению его разнообразными группами насекомых (Гринфельд, 1962; Фегри, Пэйл, 1982 и др.).

Наиболее подробные списки насекомых, посещающих цветки зонтичных, впервые приводятся в обширной сводке П. Кнута (Knuth, 1898), которая содержит как количественные результаты наблюдений (число представителей разных систематических групп), так и достаточно полные списки видов некоторых представителей зонтичных. Что касается изучаемых нами таксонов, то наиболее подробно исследован *Heracleum sphondylium* L., который более распространен в Европе, чем близкий к нему в систематическом отношении *H. sibiricum* L. В этом списке, обобщающем сведения трех авторов, П. Кнут приводит названия 166 видов насекомых из 31 семейства и 5 отрядов. Видовым богатством отличались семейства усачи и пластинчатоусые (отр. Coleoptera), настоящие мухи и журчалки (отр. Diptera), сфегиды, мутиллиды, настоящие пилильщики, веспиды и пчелы надсемейства Apoidae (отр. Hymenoptera). Лидерами по численности чаще других являлись семейства отр. Diptera и Hymenoptera. Для *H. sibiricum* L., наблюдения за которым проведены в Ботаническом саду г. Берлина, автор приводит названия всего 6 видов из отр. Coleoptera (3 вида) , Diptera (2) и Hymenoptera (1 вид: *Apis mellifera*). Для *Libanotis montana* Crantz (ныне *Seseli libanotis* (L.) Koch) приводятся сведения о 39 видах насекомых: Coleoptera (6 видов), Homoptera (7), Hymenoptera (25), а видовой состав Diptera не определен. Таким образом, цветки зонтичных посещают представители нескольких отрядов насекомых, причем подавляющее большинство из них относится к полифагам, не обнаруживающим специализации к определенным группам энтомофильных растений.

Количественный и видовой состав насекомых у строго дихогамных борщевика сибирского и жабрицы порезниковой вызывает особый интерес, поскольку тычиночная и пестичная фазы цветения предлагают разный кормовой ресурс, привлекающий насекомых. Следовательно, можно предположить, что видовой и количественный состав насекомых, посещающих цветки указанных растений, будет неодинаков в разные стадии цветения. Между тем для растений в качестве опылителей могут быть полезны только те насекомые, которые посещают их в обе стадии цветения и реализуют ксеногамию. Всех остальных насекомых, отмеченных только на одной стадии цветения, можно рассматривать лишь как расхитителей пыльцы или нектара, не принимающих участия в перекрестном опылении. Задача данного исследования – провести четкую границу между истинными опылителями и посетителями цветков борщевика сибирского и жабрицы порезниковой в сезоны 2004–2005 гг. в условиях Приуралья.

Организация исследований

Работа проводилась в июне-июле 2003–2004 гг. в заказнике «Предуралье» (Кишертский р-н Пермского края). Растительность заказника относится к подзоне широколиственно-пихтово-еловых лесов и непосредственно соседствует с Кунгурско-Красноуфимским лесостепным геоботаническим округом. Разнообразие растительного покрова обусловлено геологическим строением, рельефом, почвенным покровом и микроклиматическими условиями. Здесь наблюдается сочетание бореально-таежных, неморальных элементов широколиственных лесов, степных, лугово-степных, горно-степных, водных и прибрежно-водных комплексов (Воронов и др., 2000; Пономарев, 2000).

Наблюдения за цветением и опылением проведены по методике А.Н. Пономарева (1960). Изучаемые растения произрастали на остепненном лугу по материковому склону к р. Сылве (жабрица порезниковая и борщевик сибирский), опушке еловопихтового леса (ж. порезниковая), на склоне между первой речной террасой и поймой р. Сылва на территории усадьбы заказника (б. сибирский).

Сбор насекомых производился по методике В.В. Попова (1950) малым энтомологическим сачком. Насекомые отлавливались в течение всего периода цветения в тычиночную и рыльцевую стадии. Отлов производился в течение часа в лучшее время для лета насекомых: утром (с 9 до 11 час.), днем (с 14 до 16 час.), вечером (с 19 до 21 час.). С растений в обеих фазах цветения зонтиков каждого порядка сбор осуществлялся в отдельные морилки. При сборе насекомых фиксировались время, температура, погодные условия, участок сбора.

При определении видового состава собранного материала использовали определители (Виолович, 1983; Горностаев, 1999; Мамаев, Медведев, Правдин, 1976; Определитель насекомых …, 1948, 1978, 1988; Плавильщиков, 1994; Штакельберг, 1938). Систематическое положение и современные названия отрядов и семейств приведены по Г.Н. Горностаеву (1999).

Результаты и их обсуждение

В итоге 2-летних наблюдений на борщевике сибирском собрано 570 экземпляров насекомых, относящихся к 154 видам, 39 семействам и 7 отрядам. На жабрице порезниковой отловлено 414 экземпляров насекомых, принадлежащих к 103 видам, 36 семействам и 6 отрядам.

Приводим списки видов насекомых, посетивших цветки и соцветия борщевика сибирского и жабрицы порезниковой в 2003–2004 гг. в условиях Приуралья.

Насекомые, отловленные на цветках *Heracleum sibiricum* L.

Отряд Heteroptera – полужесткокрылые

Сем. *Pentatomidae* (клопы-щитники): *Graphosoma lineatus* L., *Dolicoris baccarum* L., Genius sp.

Отряд Homoptera – равнокрылые

Подотряд Cicadinea (цикадовые): Genius sp. 1, G. sp. 2. Подотряд Aphidinea (тлевые): Genius sp.

Отряд Dermaptera – уховертки

Сем. *Labiidae* (малые уховертки): Genius sp.

Отряд Coleoptera – жесткокрылые

Сем. *Chrysomelidae* (листоеды): *Orsodacne cerasi* L., Genius sp.; сем. *Scarabaeidae* (хрущи, навозники): *Cetonia aurata* L., *Oxythyrea funesta* Poda; сем. *Cerambycidae* (дровосеки, усачи): *Evodinus interrogationis* L., *Gaurotes virginea* L., *Allosterna tabacicolor* De Geer, *Pachyta quadrimaculata* L., *Leptura dubia* Scop., *L. inexpectata* Jans. et Sjöb., *L. sanguinolenta* L., *L.* sp., *Molorchus minor* L.; сем. *Cleridae* (пестряки): *Trichodes apiarius* L.; сем. *Nitidulidae* (блестянки): Genius sp.; сем. *Cantharididae* (мягкотелки): *Cantharis rustica* Fall., *Lygistopterus sanguineus* L.; сем. *Oedemeridae* (узконадкрылки): *Chrysanthia viridis* W. Schm.; сем. *Melyridae* (малашки): *Malachius bipustulatus* L.; сем. *Elateridae* (щелкуны): Genius sp.

Отряд Diptera – двукрылые

Сем. *Phasiidae* (фазии): *Dionea* sp.; сем. *Dexiidae* (скоролетки): *Miocera ferina* Fll.; сем. *Tachinidae* (ежемухи): *Larvaevora* sp., *Tachina fera* L.; сем. *Sarcophagidae* (мясоедки): *Bercaea haemorrhoidalis* Fll., *Sarcophaga* sp. 1, *S.* sp. 2, *S.* sp. 3, *S.* sp. 4; сем. *Calliphoridae* (падальницы): *Cynomyia mortuorum* L., *Onesia bisecta* Vill., *Calliphora vicina* R.-D., *C. uralensis* Vill., *C. vomitoria* L., *Pollenia vespillo* F., *Protocalliphora caerulea* R.-D., *Lucilia silvarum* Mg., *L. caesar* L., *L. sericata* Mg.; сем. *Sepsidae* (муравьевидки): *Sepsis* sp., *Themira superba* Haliday, *T. minor* Haliday; сем. *Empididae* (толкунчики): *Empis tesselata* F., *E. pennipes* L.; сем. *Tephritidae* (пестрокрылки): *Rhagoletis batava* Hering, Genius sp. 1, G. sp. 2, G. sp. 3; сем. *Syrphidae* (журчалки): *Cheilosia variabilis* Panzer, *C. illustrata* Harris, *C. impressa* Lw., *C. scutellata* Fll., *C. mutabilis* Fll., *C. vulpina* Mg., *C. pagana* Mg., *C. intonsa* Lw., *C.* sp., *Orthoneura brevicornis* Lw., *Crysotoxum becinctum* L., *Volucella bombylans* L., *V. inanis* L., *V. pellucens* L., *Eristalis nemorum* L., *E. horticola* Degeer, *Platychirus* sp., *Sphaerophoria picta* Mg., *Syritta pipiens* L., *Syrphus diaphanus* Ztt., *S. ribesii* L., *S. cinctellus* Ztt.; сем. *Muscidae* (настоящие мухи): *Fannia polychaeta* Stein, *F. mutica* Ztt., *F. carbonaria* Mg., *F. fuscula* Fll., *F. incisurata* Ztt., *F. genualis* Stein, *F. glaucescens* Ztt., *F. armata* Hg., *F. sociella* Ztt., *F. canicularis* L., *F. scalaris* F., *F.* sp. 1, *F.* sp. 2, *F.* sp. 3, *F.* sp. 4, *F.* sp. 5, *F.* sp. 6, *Hydrotaea meridionalis* Portsch., *Thriops nigritella* Ztt.; сем. *Anthomyiidae* (цветочницы): *Delia* sp., *Paraprosalpia silvestris* Fll.; сем. *Lonchaeidae* (копьехвостки): *Earomyia lonchaeoides* Ztt.; сем. *Stratiomyidae* (львинки): *Beris* sp.

Отряд Hymenoptera – перепончатокрылые

Подотряд Apocrita – стебельчатобрюхие перепончатокрылые

Надсемейство Apoidae – пчелы

Сем. *Andrenidae* (земляные пчелы, андрены): *Andrena minutuloides* Perkins, *A. subopaca* Nyl., *A. cineraria* L., *A. lepida* Schenck, *A. polita* Smith, *A. fulvago* Christ, *A. vaga* Pz., *A. falsifica* Perkins, *A.* sp. 1, *A.* sp. 2; сем. *Halictidae* (колониальные пчелы, галикты): *Halictus* sp. 1, *H.* sp. 2, *H.* sp. 3; сем. *Colletidae* (пчелы-оклейщицы): *Prosopis bisinuata* Förster; сем. *Apidae* (настоящие пчелы): *Apis mellifera* L., *Bombus lucorum* L., *B. pratorum* L., *B. modestus* Eversm.

Надсемейство Vespoidae – складчатокрылые осы

Сем. *Vespidae* (складчатокрылые осы): *Pseudovespula omissa* Bisch.

Надсемейство Sphecoidae – роющие осы

Сем. *Sphecidae* (роющие осы, ройщицы): *Nysson spinosus* Förster, *Ectemnius fossorius* L., *E. continuus* F., *Argogorytes fargei* Shuck, *A. mystaceus* L., *Crabro peltarius* Schreber, *Lestica camelus* Eversm.

Надсемейство Ichneumonoidae – настоящие наездники

Триба Cyclopneusticae: Genius sp. 1, G. sp. 2, G. sp. 3, G. sp. 4, G. sp. 5, G. sp. 6, G. sp. 7, G. sp. 8, G. sp. 9.

Триба Cryptinae: Genius sp. 1, G. sp. 2, G. sp. 3, G. sp. 4.

Подотряд Symphyta – сидячебрюхие перепончатокрылые

Надсемейство Tenthredinoidae – пилильщики

Сем. *Tenthredinidae* (настоящие пилильщики): *Tenthredo arcuata* Först., *Rhogogaster viridis* L., *Allantus omissus* Först.; сем. *Argidae* (мечеусые пилильщики): *Arge ustulata* L., *A. nigripes* Retz., *A. enodis* L., *A. rosae* L.

Отряд Lepidoptera – чешуекрылые

Сем. *Tineidae* (моли): Genius sp.; сем. *Satyridae* (бархатницы): *Erebia* sp.; сем. *Lycaenidae* (голубянки): *Zephyrus* sp., Genius sp. 1, G. sp. 2.

Насекомые, отловленные на цветках *Seseli libanotis* (L.) Koch

Отряд Heteroptera – полужесткокрылые

Сем. *Pentatomidae* (клопы-щитники): *Graphosoma lineatus* L., Genius sp. 1, G. sp. 2.

Отряд Homoptera – равнокрылые

Подотряд Cicadinea (цикадовые): Genius sp.

Отряд Coleoptera – жесткокрылые

Сем. *Chrysomelidae* (листоеды): *Orsodacne cerasi* L., Genius sp.; сем. *Scarabaeidae* (хрущи, навозники): *Cetonia aurata* L., *Oxythyrea funesta* Poda, *Trichius fasciatus* L.; сем. *Cerambycidae* (дровосеки, усачи): *Evodinus interrogationis* L., *Gaurotes virginea* L., *Stragalina attenuata* L., *Strangalia bifasciata* Müll., *S. melanura* L., *Allosterna tabacicolor* De Geer, *Pachyta quadrimaculata* L., *Leptura variicornis* Dalm., *L. dubia* Scop., *L. maculicornis* Deg., *L. inexpectata* Jans. et Sjöb., *L. virens* L., *L. sanguinolenta* L., *L.* sp., *Molorchus minor* L.; сем. *Curculionidae* (долгоносики, слоники): *Lixus iridis* Oliv.; сем. *Cleridae* (пестряки): *Trichodes apiarius* L.; сем. *Nitidulidae* (блестянки): Genius sp.; сем. *Canthariddidae* (мягкотелки): *Cantharis rustica* Fall., *Lygistopterus sanguineus* L.; сем. *Coccinellidae* (коровки): *Coccinella septempunctata* L., *C. bipunctata* L., *C.* sp. 1, *C.* sp. 2; сем. *Oedemeridae* (узконадкрылки): *Chrysanthia viridis* W. Schm.; сем. *Melyridae* (малашки): *Malachius bipustulatus* L.; сем. *Elateridae* (щелкуны): Genius sp.

Отряд Diptera – двукрылые

Сем. *Phasiidae* (фазии): *Dionea* sp., *Gymnosoma rotundatum* L.; сем. *Tachinidae* (ежемухи): *Tachina fera* L., *Huebneria affinis* Fll.; сем. *Sarcophagidae* (мясоедки): *Bercaea haemorrhoidalis* Fll., *Sarcophaga* sp. 1, *S.* sp. 2, *S.* sp. 3, *S.* sp. 4; сем. *Calliphoridae* (падальницы): *Cynomyia mortuorum* L., *Onesia bisecta* Vill., *Calliphora vicina* R.-D., *Pollenia vespillo* F., *Protocalliphora azurea* Fll., *Lucilia illustris* Mg., *L. silvarum* Mg., *L. caesar* L., *L. sericata* Mg.; сем. *Sepsidae* (муравьевидки): *Sepsis* sp.; сем. *Empididae* (толкунчики): *Empis tesselata* F.; сем. *Tephritidae* (пестрокрылки): *Rhagoletis batava* Hering; сем. *Syrphidae* (журчалки): *Cheilosia variabilis* Panzer, *C. illustrata* Harris, *C.* sp., *Volucella bombylans* L., *Eristalis nemorum* L., *E. horticola* Degeer; сем. *Muscidae* (настоящие мухи): *Musca* sp., *Spilogona aerae* Fll., *Fannia polychaeta* Stein, *F. glaucescens* Ztt., *F.* sp. 1, *F.* sp. 2, *Hydrotaea meridionalis* Portsch., *H. irritans* Fll., *Graphomyia maculata* Scopoli, *Alloeostylus simplex* Wd.; сем. *Therevidae* (лжектыри): *Psilocephala imberbis* Fll.

Отряд Hymenoptera – перепончатокрылые

Подотряд Apocrita – стебельчатобрюхие перепончатокрылые

Надсемейство Apoidae – пчелы

Сем. *Andrenidae* (земляные пчелы, андрены): *Andrena minutuloides* Perkins, *A. nigroaenea* Kirby, *A. subopaca* Nyl., *A. proxima* Kirby, *A.* sp. 1, *A.* sp. 2; сем. *Apidae* (настоящие пчелы): *Apis mellifera* L., *Bombus lucorum* L.

Надсемейство Vespoidae – складчатокрылые осы

Сем. *Vespidae* (складчатокрылые осы): *Dolichovespula silvestris* Scop., *Paravespula vulgaris* L.

Надсемейство Sphecoidae – роющие осы

Сем. *Sphecidae* (роющие осы, ройщицы): *Nysson spinosus* Förster, Genius sp.

Надсемейство Ichneumonoidae –наездники

Сем. *Ichneumonidae* (настоящие наездники), Триба *Cyclopneusticae*: Genius sp. 1, G. sp. 2, G. sp. 3. Триба *Sphinctini*: G. sp.

Надсемейство Cynipoidae (орехотворковые), сем. *Cynipidae* (настоящие орехотворки): Genius sp.

Надсемейство Chalcidoidae (хальцидоиды), сем. *Chalcididae* (хальцидиды): Genius sp.

Подотряд Symphyta – сидячебрюхие перепончатокрылые

Надсемейство Tenthredinoidae – пилильщики

Сем. *Tenthredinidae* (настоящие пилильщики): *Tenthredo mesomelas* L., *T. arcuata* Först., *Rhogogaster viridis* L., *Allantus rossi* Panz., *A. omissus* Först., *A. zonula* Scop., *Zaraea fasciata* L.; сем. *Argidae* (мечеусые пилильщики): *Arge ustulata* L., *A. nigripes* Retz.

Отряд Lepidoptera – чешуекрылые

Сем. *Alucitidae* (веерницы, пальцекрылки): Genius sp.; сем. *Satyridae* (бархатницы): *Erebia* sp.; сем. *Zygaenidae* (пестрянки): *Zygaena* sp.

Доступность пыльцы и открытое положение нектара способствуют тому, что зонтичные посещаются широким кругом насекомых. Так, на обоих видах исследуемых растений собраны представители отр. Diptera, Hymenoptera, Coleoptera, Heteroptera, Homoptera и Lepidoptera. Кроме того, на борщевике в вечерних сборах отмечены и представители отр. Dermaptera (табл. 1).

Как следует из данных табл. 1, у борщевика сибирского общая численность отловленных насекомых была больше в 2004 г. по сравнению с предыдущим годом. Напротив, у жабрицы порезниковой соотношение обратное. Это объясняется тем, что в 2003 г. сбор насекомых с этого растения производился на двух участках, различающихся по степени приближенности к лесу и условиям освещенности. В 2004 г. один из участков (опушка еловопихтового леса) был вытоптан и сбор насекомых на нем не проводился. Такая ситуация повлияла не только на сокращение численности пойманных насекомых, но и на их видовой состав, также снизившийся у жабрицы порезниковой в 2004 г. (табл. 2).

Таблица 1

Структура численности насекомых–посетителей *Heracleum sibiricum* L. и *Seseli libanotis* (L.) Koch по отрядам

Название отряда	2003 г.		2004 г.	
	число экз.	в %	число экз.	в %
Heteroptera	8/7	4.4/2.9	4/0	1.0/0
Homoptera	4/1	2.2/0.4	0/0	0/0
Dermaptera	4/0	2.2/0	1/0	0.3/0
Lepidoptera	5/3	2.7/1.2	2/0	0.5/0
Coleoptera	42/149	23.1/60.6	31/106	8.0/62.7
Diptera	65/53	35.7/21.5	222/47	57.0/27.8
Hymenoptera	54/33	29.8/13.4	128/15	33.0/8.9
Всего	182/245	100/100	388/169	100/100

Примечание: в числителе – показатели для *Heracleum sibiricum*, в знаменателе – для *Seseli libanotis.*

Таблица 2

Распределение видов насекомых–посетителей *Heracleum sibiricum* L. и *Seseli libanotis* (L.) Koch по отрядам

Название отряда	2003 г.		2004 г.	
	число видов	в %	число видов	в %
Heteroptera	3/3	4.1/3.6	3/0	2.7/0
Homoptera	3/1	4.1/1.2	0/0	0/0
Dermaptera	1/0	1.4/0	1/0	0.9/0
Lepidoptera	4/3	5.4/3.6	2/0	0.8/0
Coleoptera	15/29	20.3/34.5	11/18	9.9/38.3
Diptera	32/26	43.2/31.0	54/17	48.7/36.2
Hymenoptera	16/22	21.6/26.2	40/12	36.0/25.5
Всего	74/84	100/100	111/47	100/100

Примечание: в числителе – показатели для *Heracleum sibiricum*, в знаменателе – для *Seseli libanotis.*

По числу отловленных насекомых и по их видовой принадлежности лидируют отряды Coleoptera, Diptera и Hymenoptera. Однако посетители жабрицы порезниковой и борщевика сибирского отличаются по систематическому составу и численному соотношению групп. На борщевике сибирском по численности отловленных насекомых и видовой принадлежности лидирует отр. Diptera, за ним в оба года наблюдений следует отр. Hymenoptera и только третье место занимает отр. Coleoptera. Более того, в 2003 г. число представленных в сборах видов, относящихся к двум последним отрядам, оказалось примерно одинаковым (16 и 15 соответственно).

Напротив, на жабрице порезниковой отр. Coleoptera по численности абсолютно превосходит насекомых других отрядов (более 60%), а по числу видов – незначительно преобладает над отр. Diptera. Отр. Hymenoptera находится на третьем месте по численности и количеству видов. Таким образом, создается впечатление, что борщевик сибирский (с учетом состава посетителей) имеет более высокий уровень специализации к антофилии, чем опылители жабрицы порезниковой. Однако небольшой срок наблюдений не позволяет достоверно судить о наличии постоянной структуры насекомых–посетителей у исследуемых растений. Одна из возможных причин превалирования визитеров из отр. Coleoptera у жабрицы порезниковой – близость участков наблюдений к лесным массивам. Такое положение, возможно, обусловило высокую встречаемость на жабрице порезниковой насекомых, жизнь которых связана с лесным биоценозом: усачей, листоедов, узконадкрылок, настоящих пилильщиков. Следует отметить, что жуков привлекает не только кормовая база на жабрице порезниковой. Неоднократно было замечено, что на компактных и относительно плоских зонтичках происходит спаривание жуков, в частности, таких массовых видов, как *Gaurotes virginea* и *Allosterna tabacicolor*.

В то же время разница в посещении обоих растений представителями Hymenoptera, вероятно, обусловлена большей нектароносностью борщевика сибирского в сравнении с жабрицей порезниковой. В литературе борщевик сибирский упоминается как медоносное растение (Атлас ареалов…, 1980; Дикорастущие полезные растения…, 2001 и мн. др.). Е.В. Кучеров и С.М. Сираева (1980) относят его к группе основных дикорастущих медоносных и перганосных растений лета. Мы не обнаружили в литературе сведений о нектаропродуктивности жабрицы порезниковой.

Что касается распределения видов насекомых по посещаемости ими растений в зависимости от стадий цветения последних, то жабрицу порезниковую больше посещали визитеры в тычиночную стадию, нежели в пестичную (табл. 3). У борщевика сибирского пестичная стадия цветения по трофической привлекательности для насекомых конкурирует с тычиночной, что, возможно, объясняется относительно высокой нектаропродуктивностью борщевика сибирского и относительно низкой – жабрицы порезниковой (табл. 3).

Таблица 3

Число видов насекомых–посетителей *Heracleum sibiricum* L. и *Seseli libanotis* (L.) Koch в разные стадии цветения

2003 г.		2004 г	
Тыч. стад.	Пест. стад.	Тыч стад.	Пест. стад.
44	44	68	68
60	36	34	33

Примечание: в числителе – показатели для *Heracleum sibiricum*, в знаменателе – для *Seseli libanotis*

Опылители борщевика сибирского

В качестве опылителей (насекомых, посещающих растения в обе стадии цветения и реализующих ксеногамию) проявили себя только 29 видов насекомых (из общего числа 154 видов) из 14 семейств (из отмеченных 39 семейств) (табл. 4).

Таблица 4

Опылители борщевика сибирского (экз.)

Таксон	2003 г.		2004 г.	
	Тыч. фаза	Пест. фаза	Тыч. фаза	Пест. фаза
Отр. Coleoptera				
Сем. Chrysomelidae				
Orsodacne cerasi L.	7	2	3	6
Сем. Scarabaeidae				
Cetonia aurata L.	2	1	2	2
Сем. Cerambycidae				
Gaurotes virginea L.	4	1	4	1
Evodinus interrogationis L.	1	1		
Leptura sp.	1	1		
Сем.Elateridae				
Genius sp.	1	1	1	1
Отр. Hymenoptera				
Сем. Apidae				
Apis mellifera L. (рабочие)	22	11	9	34
Bombus modestus Eversm. (рабочие)	2	1		
Сем. Andrenidae				
Andrena polita Smith			1	1
Сем. Sphecidae				
Agrogorytes mystaceus L.			3 ♀	6 ♀
Сем. Argidae				
Arge rosae L.			3 ♀	1♀, 1♂
Arge ustulata L.			2 ♀	1 ♀
Сем. Tenthredinidae				
Rhogogaster viridis L.			2 ♀	1 ♀
Отр. Diptera				
Сем. Muscidae				
Fannia mutica Ztt.	2	1		
Fannia incisurata Ztt.			4	4
Fannia glaucescens Ztt.			7	7
Fannia sociella Ztt.			3	3
Fannia fuscula Fll.			10	11
Fannia sp.	4	3		
Hydrotaea meridionalis Portsch.	3	1	30	36
Сем. Syrphidae				
Syrphus ribesii L.			3	3
Cheilosia illustrata Harris	1	1	5	4
Cheilosia mutabilis Fll.			1	1
Eristalis horticola Degeer	3	1		
Сем. Calliphoridae				
Calliphora vicina R.-D.			2	5
Lucilia caesar L.			2	3
Сем. Dexiidae				
Myocera ferina Fll.			1	2
Сем. Sarcophagidae				
Sarcophaga sp.	1	4	5	3
Genius sp.			2	6

Как следует из табл. 4, основными опылителями борщевика сибирского являются насекомые из отрядов Diptera и Hymenoptera, причем наиболее эффективными опылителями оказываются насекомые высокоорганизованных семейств этих отрядов. Из видов опылителей наиболее часто отмечаются пчела медоносная *Apis mellifera* L. (сем. *Apidae*) и муха *Hydrotaea meridionalis* Portsch. (сем. *Muscidae*). На высокую активность медоносной пчелы на цветках разных видов борщевика указывают А.Н. Бабарыкина (1977, 1979), Е.В. Кучеров и С.М. Сираева (1980) и др. Постоянными опылителями, присутствовавшими на цветках в обеих стадиях цветения в 2003–2004 гг., явились лишь 8 видов насекомых (табл. 4). Все остальные посетители борщевика сибирского относятся к расхитителям пыльцы или нектара, не принимающим участие в перекрестном опылении, единственно возможном у этого растения.

Расхитители пыльцы и нектара борщевика сибирского

Расхитители пыльцы на борщевике сибирском представлены семействами *Cerambycidae, Cleridae, Cantharididae, Oedomeridae, Melyridae* (отр. Coleoptera), *Calliphoridae, Sarcophagidae, Tachinidae, Empididae* (отр. Diptera), *Colletidae, Andrenidae, Ichneumonidae* (отр. Hymenoptera), *Satyridae, Lycaenidae* (отр. Lepidoptera), все виды Heteroptera.

К этой же группе относятся случайные посетители растений в тычиночной стадии цветения и поллинофаги. Основная доля пыльцы потребляется насекомыми отр. Diptera (сем. *Muscidae* и *Syrphidae*) и отр. Coleoptera. К случайным посетителям, по-видимому, относятся и представители отр. Lepidoptera, не питающиеся пыльцой. Их присутствие на цветках в тычиночной стадии объясняется совпадением времени отлова насекомых с массовым лётом бабочек (бархатниц и голубянок). Бабочки встречались не только на соцветиях, но и на листьях борщевика сибирского и других растений. К случайным посетителям соцветий в тычиночной фазе мы также отнесли наездников, типичных афагов во взрослом состоянии.

Расхитители нектара весьма разнообразны. На соцветиях в пестичной стадии собраны все встреченные уховертки (отр. Dermaptera), большинство наездников, многие двукрылые (сем. *Syrphydae, Muscidae, Sepsidae, Calliphoridae*), некоторые представители отрядов чешуекрылые (сем. *Lycaenidae*) и жесткокрылые (сем. *Nitidulidae, Cerambycidae*). Высокой численностью на цветках в пестичной стадии выделяются насекомые сем. *Syrphydae* и *Calliphoridae*.

Расхитители пыльцы составляли по численности 22,4% в 2003 г. и 14,7% - в 2004 г., а расхитители нектара – соответственно 32,3 и 43,3%.

В 2003 г. на борщевике сибирском обнаружен 31 вид насекомых – расхитителей нектара и столько же видов – расхитителей пыльцы. В 2004 г. обнаружено 43 вида насекомых, встречающихся на цветках только в тычиночной стадии, и столько же видов, отмеченных на цветках в пестичной стадии.

Опылители жабрицы порезниковой

Из 103 видов насекомых, отмеченных на цветках жабрицы порезниковой, лишь 26 видов из 14 семейств являются опылителями (табл. 5).

Таблица 5

Опылители жабрицы порезниковой (экз.)

Таксон	2003 год		2004 год	
	Тыч. фаза	Пест. фаза	Тыч. фаза	Пест. фаза
Отр. Coleoptera				
сем. Cleridae				
Trichodes apiarius L.	2	-	2	1
сем. Oedemeridae				
Chrysanthia viridis W. Schm.	3	2	2	4
сем. Scarabaeidae				
Trichius fasciatus L.	1	1	-	2
сем. Cerambycidae				
Gaurotes virginea L.	22	10	3	5
Strangalia bifasciata Müll.	4	2	7	3
S. melanura L.	5	1	14	6
Leptura dubia Scop.	2	1	-	-
L. virens L.	1	-	3	2
L. variicornis Dalm.	2	-	4	6
L. maculicornis Deg.	7	-	6	3
L. sp.	-	-	3	3
Pachyta quadrimaculata L.	8	3	1	2
Allosterna tabacicolor De Geer	25	8	12	6
сем. Coccinellidae				
Coccinella septempunctata L.	3	1	-	-
Отр. Diptera				
сем. Syrphidae				
Volucella bombylans L.	1	1	-	-
Eristalis nemorum L.	2	1	-	-
сем. Tephritidae				
Rhagoletis batava Hering	1	-	7	6
сем. Muscidae				
Fannia glaucescens Ztt.	-	-	1	1
F. sp.	9	3	-	-
сем. Tachinidae				
Tachina fera L.	-	-	1	1
сем. Phasiidae				
Gymnosoma rotundatum L.	1	-	2	1
сем. Calliphoridae				
Lucilia caesar L.	-	1	1	3
Pollenia vespillo F.	-	-	4	2
сем. Sarcophagidae				
Sarcophaga sp. 1	4	7	-	1
S. sp. 2	-	-	1	1
Отр. Hymenoptera				
сем. Tenthredinidae				
Rhogogaster viridis L.	1	1	2	1

При сравнении видов насекомых-опылителей по годам было обнаружено, что к постоянным опылителям, т.е. встречающимся в оба года исследования, следует отнести *Chrysanthia viridis* W. Schm., *Gaurotes virginea* L., *Strangalia bifasciata* Müll., *S. melanura* L., *Pachyta quadrimaculata* L., *Allosterna tabacicolor* De Geer (отр. Coleoptera), *Rhogogaster viridis* L. (отр. Hymenoptera). Все вышеперечисленные опылители жабрицы порезниковой часть своей жизни «привязаны» к лесу. Так, личинки *Chrysanthia viridis* W. Schm. развиваются в гниющей древесине, личинки жуков-усачей чаще всего развиваются под корой или в древесине (Мамаев, Медведев, Правдин, 1976). Поэтому взрослые насекомые этих семейств многочисленны на растениях в лесу и пограничных биоценозах. Зеленый пилильщик *Rhogogaster viridis* L. (отр. Hymenoptera) также многочислен вдоль кромки леса, вследствие чего и является постоянным опылителем.

В отношении других опылителей следует сказать, что некоторые присутствовали на жабрице порезниковой оба года, но не каждый год отмечены на цветках в обеих стадиях. Это *Trichius fasciatus* L., *Leptura maculicornis* Deg. (отр. Coleoptera), *Gymnosoma rotundatum* L., *Lucilia caesar* L., *Rhagoletis batava* Hering (отр. Diptera).

Отдельно необходимо отметить *Allantus omissus* Först. (отр. Hymenoptera), который в 2003 г. встречался на растении в тычиночной стадии цветения, а в 2004 г. – на растении в пестичной стадии цветения, т.е. он является потенциальным опылителем.

По численности опылители жабрицы порезниковой преобладали над посетителями, они составляли 54,1% в 2003 г и 77,5% в 2004 г.

Отметим, что у жабрицы порезниковой и борщевика сибирского выявлено всего лишь шесть общих видов-опылителей: *Gaurotes virginea* L., *Leptura* sp. (сем. *Cerambycidae*), *Fannia glaucescens* Ztt., *F.* sp. (сем. *Muscidae*), *Sarcophaga* sp. (сем. *Sarcophagidae*), *Rhogogaster viridis* L. (сем. *Tenthredinidae*). Таким образом, несмотря на общность в строении цветков, соцветий и расположении нектарников, на совпадение фенологических сроков цветения и относительную близость учетных площадок для отлова насекомых, у обоих растений спектр опылителей вполне специфичен.

Расхитители пыльцы и нектара жабрицы порезниковой

Самой большой группой расхитителей пыльцы, то есть насекомых, посещающих цветки только в тычиночную стадию, являются поллинофаги и случайные посетители из отрядов Heteroptera, Coleoptera (в основном представители сем. *Chrysomelidae* и *Cerambycidae*), Diptera (сем. *Muscidae, Syrphidae, Sarcophagidae*), Hymenoptera (сем. *Andrenidae, Tenthredinidae*). Число других представителей семейств указанных отрядов не столь велико.

К расхитителям нектара и случайным посетителям растений в пестичной фазе цветения относятся все собранные насекомые из отр. Homoptera и Lepidoptera.

Лишь немногие представители отр. Coleoptera встречались только в пестичную фазу цветения (по одному виду из сем. *Scarabaeidae, Cerambycidae, Elateridae, Coccinellidae*). Напротив, растения в тычиночной стадии цветения посещают 17 видов жуков из 8 семейств, что обусловлено их «пристрастием» к питанию пыльцой (Гринфельд, 1962).

Из отр. Hymenoptera на растениях только в пестичной стадии цветения отмечены виды сем. *Vespidae, Sphecidae, Chalcididae, Cynipidae, Ichneumonidae*.

Заметим, что расхитители пыльцы по численности составляли 35,4% и 11,8% посетителей в 2003, 2004 гг. соответственно и представлены соответственно 46 и 16 видами.

Расхитители нектара встречаются реже: 10,6% – в 2003 г. и 10,7% – в 2004 г. и представлены 18 и 14 видами соответственно.

Заключение

Подводя итоги наблюдений за опылением борщевика сибирского и жабрицы порезниковой, мы пришли к заключению, что такая же дифференциация насекомых на опылителей и расхитителей пыльцы и нектара должна применяться по отношению к строго дихогамным и сексуально-полиморфным растениям. У последних разные половые формы цветков могут посещаться разным кругом насекомых в зависимости от предлагаемого пищевого ресурса. В такой ситуации насекомые посетители далеко не всегда являются одновременно опылителями. Ранее подобные исследования с разделением насекомых посетителей по их функциональной значимости проведены нами в отношении гинодиэцичного *Thymus marschallianus* Willd. (Демьянова, Лыков, Вожакова, 1987) и функционально двудомного *Seseli ledebourii* G. Don fil. (Лыков, Демьянова, 1995).

Список литературы

Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М.: Изд-во ГУГК, 1983. 340 с.

Бабарыкина А.Н. Биология цветения некоторых видов борщевика // Научн. тр. Ленингр. с.-х. ин-та. 1977. Вып. 326. С. 57–61.

Бабарыкина А.Н. Влияние энтомофилии на семенную продуктивность борщевиков // Научн. тр. Ленингр. с.-х. ин-та. 1979. Вып. 370. С. 100–105.

Бекетов А.Н. О протерандрии зонтичных // Тр. Санкт-Петербург. о-ва естествоисп. 1890. Отд. ботаники. XX. С. 11.

Виолович Н.А. Сирфиды Сибири (Diptera, Syrphydae). Определитель. Новосибирск: Наука, 1983. 242 с.

Воронов Г.А. и др. Учебно-научная база «Предуралье» Пермского университета // Вестн. Перм. ун-та. 2000. Вып. 3. Заказник «Предуралье». С. 38–41.

Горностаев Г.Н. Определитель отрядов и семейств насекомых фауны России. М.: Логос, 1999. 176 с.

Гринфельд Э.К. Происхождение антофилии у насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 186 с.

Демьянова Е.И. К изучению антэкологии и полового полиморфизма зонтичных лесостепного Зауралья. I. О протерандрии у зонтичных // Вестн. Перм. ун-та. 1995. Вып. 2. Биология. С. 45–54.

Демьянова Е.И., Лыков В.А., Вожакова А.В. Особенности опыления половых форм цветков у тимьяна Маршалла (*Thymus marschallianus* Willd.) // Экология опыления цветковых. Пермь, 1987. С. 78–89.

Демьянова Е.И., Шестакова О.М., Деткова А.Г. О половой структуре популяций гинодиэцичных зонтичных Приуралья // Вестн. Перм. ун-та. 2000. Вып. 2. Биология. С. 58–61.

Дикорастущие полезные растения России / Отв. ред. Буданцев А.Л., Лесиовская Е.Е. СПб: Изд-во СПХФА, 2001. 663 с.

Жизнь растений / под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1981. Т. 5, ч. II. С. 302–309.

Карташова Н.Н. Строение и функция нектарников цветка двудольных растений. Томск: Изд-во ТГУ, 1965. 194 с.

Кернер А. Жизнь растений. Петербург: Просвещение, 1902. Т. 2. 838 с.

Кордюм Е.Л., Глущенко Г.И. Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев: Наукова думка, 1976. 197 с.

Кучеров Е.В., Сираева С.М. Медоносные растения Башкирии. М.: Наука, 1980. 128 с.

Лыков В.А., Демьянова Е.И. К изучению состава опылителей жабрицы Ледебура в лесостепном Зауралье // Вестн. Перм. ун-та. 1995. Вып. 1. Биология. С. 82–91.

Мамаев Б.М., Медведев Л.Н., Правдин Ф.Н. Определитель насекомых Европейской части СССР. М.: Просвещение, 1976. 304 с.

Меце О., Кнут П. Жизнь и строение цветка. СПб.: Брокгауз-Ефрон, 1911. 199 с.

Определитель насекомых Европейской части СССР / Под ред. С.П. Тарбинского и Н.Н. Плавильщикова. М.; Л.: Изд-во ОГИЗ-сельхозиздат, 1948. 1127 с.

Определитель насекомых Европейской части СССР / Под ред. Г.С. Медведева. Л.: Наука, 1978. Т. 3, ч. I–II.

Определитель насекомых Европейской части СССР / Под ред. Г.С. Медведева. Л.: Наука, 1988. Т. 3, ч. IV. 368 с.

Плавильщиков Н.Н. Определитель насекомых: краткий определитель наиболее распространенных насекомых Европейской части России. М.: Топикал, 1994. 544 с.

Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.; Л. 1960. Т. 2. С. 9–19.

Пономарев А.Н. О протерандрии зонтичных // Учен. зап. Перм. ун-та. 1961. Т. 18. Вып. 3. С. 27-31.

Пономарев А.Н. Растительный мир заказника «Предуралье» // Вест. Перм. ун-та. 2000. Вып. 3. Заказник «Предуралье». С. 150–163.

Попов В.В. Сбор и изучение опылителей сельскохозяйственных культур и других растений: В помощь работникам на полезащитных лесных полосах. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 2. 36 с.

Сацыперова И.Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Л.: Наука, 1984. 223 с.

Фегри К., Пэйл Л. ван дер. Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 377 с.

Штакельберг А.А. Определитель мух Европейской части СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 742 с.

Bell C. Ritchie, Lindsey A.H. The umbel as a reproductive unit in the apiacea. “Ombelliferes. Contrib. pluridiscip. Syst. Actes 2e Symp. Int., Perpignan, 1977” [Perpignan], 1978. P. 737–741.

Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig: Verlag von Engelmann, 1898. Bd. 2. T. 1. 696 S.

Lloyd D.G. Sex ratios in sexually dimorphic Umbelliferae // Heredity. 1973. Vol. 31, № 2. P. 239–249.

Webb C.J. Flowering periods in the gynodioecios species *Gingidia decipiens* (*Umbelliferae*) // New Zealand J. Bot. 1976. Vol. 14. P. 207–210.

Webb C.J. Breeding systems and the evolution of dioecy in New Zealand apioid *Umbelliferae* // Evolution. 1979. Vol. 33. P. 662–672.

Поступила в редакцию 25.07.2006

The feature of pollination of *Heracleum sibiricum* L. and *Seseli libanotis* (L.) Koch (*Apiaceae*) at conditions of West Ural

E.I. Demyanova, A.K. Kvitkina, V.A. Lykov

The flowers of strictly dichogamous (protandrious) *Heracleum sibiricum* L. and *Seseli libanotis* (L.) Koch are visited by large sections of insects. However a cross-pollination is made by those of theme, which visit the flowers both anther and stigma phases. Another visitors-insect are related to plunderers of pollen and nectar, which don’t take part in pollination.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

УДК 581.527

К ФЛОРИСТИЧЕСКОМУ РАЙОНИРОВАНИЮ ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

С. А. Овеснов

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Рассмотрены имеющиеся в литературных источниках новейшие схемы флористического районирования (Тахтаджян, 1978; Федоров, 1979; Takhtajan, 1986; Камелин, 2002). В результате их анализа, а также анализа особенностей предуральско-уральской (в первую очередь Пермского края) флоры сделан вывод о целесообразности выделения Уральской флористической провинции, входящей в состав Евросибирской подобласти Циркумбореальной флористической области.

В процессе изучения каких-либо явлений природы совершенно естественно возникает потребность так или иначе систематизировать данные об их многообразии, то есть классифицировать изучаемые объекты. В практике флористических исследований наиболее распространен, как отмечает А.И. Толмачев (1974), подход к изучению и классификации флор, преследующий цель – раскрытие закономерностей распределения в пространстве флористических комплексов различного облика, различного систематического состава и генезиса. Этот подход реализуется в форме иерархического подразделения земной поверхности на пространственные единицы, обладающие разной степенью сходства находящихся на их территории флор. Таким образом, в ходе классификации флор происходит флористическое районирование.

По определению Р.В. Камелина (1990, с. 3), районирование – это “разделение той части поверхности Земли, где взаимодействие нескольких компонентов биосферы: косных – атмосферы, гидросферы, литосферы и эволюционировавшей в течение длительного геологического времени живой оболочки – биостромы образовало ту неповторимую в деталях, но закономерно организованную (зонально и секторально) пестроту ландшафтов, которую мы и воспринимаем как смену её стран, областей и районов”.

При флористическом районировании могут использоваться (и используются) разные признаки флор – таксономическое, экологическое и ареалографическое разнообразие видов (родов, семейств) флоры, данные по богатству, то есть по числу видов (родов, семейств) флор, данные по общности видового (родового, семейственного) состава в разных флорах, качественный и количественный состав эндемиков в разных флорах, данные по связи флоры с той или иной эпохой истории Земли и т.д. (Толмачев, 1974; Шмидт, 1980; Камелин, 1990). Однако мне представляется чрезвычайно важным подчеркнутое А.И. Толмачевым (1974, с. 223) утверждение о необходимости учета генезиса флор, причем флорогенетические особенности должны учитываться в неменьшей степени, чем сами черты сходства и различия систематического состава флор.

Место флоры Пермского края в системе флористического районирования, казалось бы, проще всего определить, используя одну из новейших схем районирования, возможно, с уточнением границ соответствующей фитохории. Применительно к рассматриваемой территории имеется три новых, достаточно детально разработанных (но несоизмеримых по общему охвату территории) схемы районирования – А.Л. Тахтаджяна (1978; Takhtajan, 1986), Ан.А. Федорова (1979) и Р.В. Камелина (2002). Первая охватывает всю Землю, вторая – Восточную Европу, третья – Российскую Федерацию, но объем и границы наиболее крупных подразделений (царств и областей) в этих схемах более или менее совпадают. На рис. 1 показаны границы фитохорий районирований А.Л. Тахтаджяна и Ан.А. Федорова. На первый взгляд может показаться, что и в мелких подразделениях их схемы весьма близки. Так, в обеих схемах практически полностью совпадают границы Арктической провинции, Ирано-Туранской области (у А.Л. Тахтаджяна) и Западно-Азиатской подобласти (у Ан.А. Федорова), а также Западносибирской провинции (у А.Л. Тахтаджяна) и Западно-Сибирской подпровинции (у Ан.А. Федорова). Очень близки в пределах Восточно-Европейской равнины и южная граница Североевропейской провинции (у А.Л. Тахтаджяна) и южная граница Заволжско-Уральского округа (у Ан.А. Федорова). В соответствии с этими районированиями в одном случае

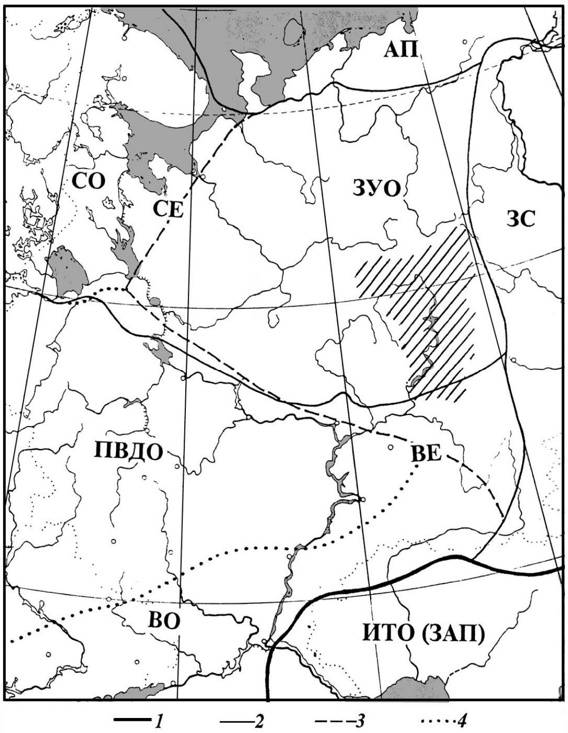


Рис. 1. Фитохории европейской части России (по Ан.А. Федорову, 1979, и A. Takhtajan, 1986):
АП – Арктическая провинция, **СЕ** – Североевропейская провинция, **ВЕ** – Восточноевропейская провинция, **ЗС** – Западносибирская провинция, **ИТО** – Ирано-Туранская область; **ЗУО** – Заволжско-Уральский округ, **СО** – Северный округ, **ПВДО** – Прибалто-Волго-Днепровский округ, **ВО** – Восточный округ, **ЗАП** – Западно-Азиатская подобласть. Границы: ***1*** – областей (подобластей), ***2*** – провинций схемы районирования А.Л. Тахтаджяна, ***3*** – провинций и ***4*** – округов схемы районирования Ан.А. Федорова

флора Пермской области должна относиться к Североевропейской провинции Циркумбореальной области Голарктического царства (Тахтаджян, 1978б), а в другом – к Заволжско-Уральскому округу Западно-Сибирской провинции Северо-Голарктической области Голарктического царства (Федоров, 1979). Однако обе эти схемы вступают в определенные противоречия с имеющимися фактами.

Так, по схеме районирования А.Л. Тахтаджяна флоры Пермской области и Башкортостана, несомненно, относятся к разным провинциям: практически вся наша территория (за исключением самой южной части) находится в Североевропейской провинции, тогда как территория Башкортостана, несомненно (кроме самой юго-восточной части), должна быть отнесена к Восточноевропейской провинции. Но по результатам проведенного мной сравнения (Овеснов, 1998), как на видовом уровне, так и на уровне родов и семейств, отличий провинциального уровня явно не наблюдается. Конечно, достаточно серьезным аргументом в пользу точки зрения А.Л. Тахтаджяна может быть то обстоятельство, что границы между фитохориями не являются резкими; в этом случае флора Пермского края должна иметь пограничный характер и совмещать особенности обеих провинций, выступая связующим звеном между флорами Башкортостана и республики Коми. Однако, во-первых, ранее мной было показано (Овеснов, 1984, 1987), что флора юго-западной части Пермской области, действительно должная входить в Восточноевропейскую провинцию, не имеет резких отличий от флоры южной части республики Коми, несомненно входящей в Североевропейскую провинцию. А во-вторых, из результатов сравнения видового состава флор Башкортостана и республики Коми видно, что основные отличия между ними носят зональный характер. Поэтому можно констатировать, что такого серьезного флористического рубежа, как граница между двумя провинциями, на Урале и в Предуралье не наблюдается.

В этом случае, на первый взгляд, гораздо более точно отражающей реальное положение является схема районирования, предложенная Ан.А. Федоровым. В соответствии с ней флоры Башкортостана, Пермского края, республики Коми и, в значительной части, Нижегородской области (её левобережной части), имеющие высокую степень сходства, входят в Заволжско-Уральский округ Западно-Сибирской провинции. Здесь, с моей точки зрения, существуют два противоречащих фактам обстоятельства, которые следует рассмотреть отдельно.

Первое обстоятельство связано с объединением Заволжско-Уральского округа с Западно-Сибирской провинцией. Действительно, как видно из хорологического анализа (Овеснов, 1998), флора Пермского края (да и всего Урала, Предуралья, а также и северной части Восточной Европы) содержит в своём составе весьма значительное число видов, общих с Западной Сибирью, в первую очередь широко распространенных. Тем не менее, проведенные ранее сравнения флор разных частей (полосы широколиственно-хвойных лесов, Кунгурской лесостепи, подзон южной и средней тайги) Пермского края, а также ряда восточноевропейских флор с флорой Новосибирской области (Овеснов, 1984, 1987; Козьминых, 1995; Титова, 1997) наглядно показали весьма низкий уровень сходства, несомненно свидетельствующий о принадлежности флор Пермского края и Новосибирской области к разным фитохориям[1]. Об этом же свидетельствует и заметное преобладание во флоре Пермского края преимущественно европейских видов над преимущественно сибирскими. Попутно замечу, что в условиях лесной зоны северного полушария, где многие виды обладают очень широкими ареалами, степень сходства флор сопредельных территорий навряд ли можно

[1] Здесь я не касаюсь вопроса о возможности и целесообразности выделения флоры Западной Сибири в самостоятельный фитохорий в ранге провинции.

оценивать по ограниченному набору видов, как это было сделано Ан.А. Федоровым. Тем более что многие из приведенных им в качестве примеров виды (*Larix sibirica, Abies sibirica, Pinus sibirica, Adonis sibirica, Anemone dichotma, A. reflexa, Cacalia hastata, Viola mauriti* и др.) столь же характерны как для флоры Западной Сибири, так и для флор более восточных регионов.

Второе обстоятельство связано с расположением западной границы выделенного Ан.А. Федоровым округа. Эту границу он очерчивает по распространению *Larix sibirica,* что вызывает определенное недоумение. Как было достаточно давно выяснено, лиственница не принимала сколько-нибудь заметного участия в формировании действительно лесной растительности в антропогене. Её роль резко возрастала в ледниковья плейстоцена, когда она вместе с сосной принимала участие в образовании сосново-лиственничной лесостепи, а также наряду с березой и сосной встречалась в “тундро-степных” комплексах. В этом случае лиственница, распространяясь вслед за отступающим ледником, имела гораздо больше шансов продвинуться к западу, нежели другие хвойные породы преимущественно сибирского распространения. И действительно, *Picea obovata* и *Abies sibirica* в своем движении на запад не достигли меридиана 40° в. д., а *Pinus sibirica* – 50° в. д., тогда как островное местонахождение *Larix sibirica* известно с юго-востока Кольского полуострова (Бобров, 1978). Кроме того, целый ряд неморальных видов в своем непрерывном распространении на восток достигает центральной части Кировской области (Камелин, Овеснов, Шилова, 1983, 1999) и даже юго-запада республики Коми, не говоря уже о более западных регионах. И, наконец, распространение большинства эндемичных видов округа, приводимых Ан.А. Федоровым, в подавляющем большинстве ограничивается горной и предгорной частями Урала. И лишь некоторые из них, вроде *Cicerbita uralensis*, проявляющей антропофильные качества, продвигаются к западу до восточной части Нижегородской области. Все эти факты, по моему мнению, достаточно убедительно свидетельствуют о необходимости смещения крайней западной точки границы округа на 10–12° к востоку.

Несколько непоследовательной выглядит позиция Р.В. Камелина (2002), поскольку на картосхеме флористического районирования Российской Федерации им вроде бы и оконтурена территория Предуралья, Урала и Южного Зауралья (рис. 2), но в подписи к рисунку он объединяет Северо-Европейскую и Уральскую подпровинции в Северо-Европейско-Уральскую подпровинцию. Подобное объединение, может быть и справедливое с точки зрения степени сходства систематического состава флор (Титова, 1997), входит в явное противоречие с особенностями генезиса флор этих территорий. Совершенно очевидно, что флоры предуральско-уральского и североевропейского

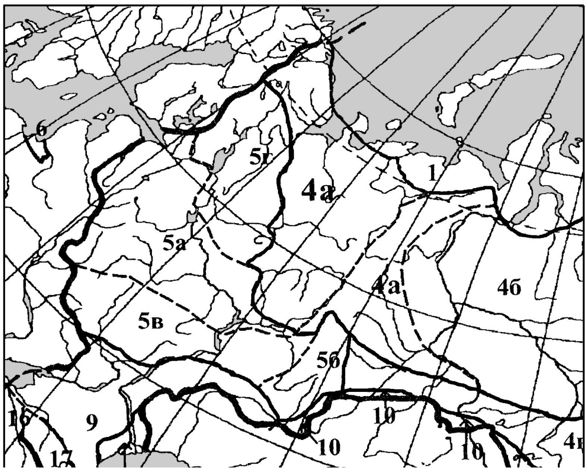


Рис. 2. Схема флористического районирования Восточной Европы (Камелин, 2002):
1 – Атлантико-арктическая провинция, **4а** – Северо-Европейско-Уральская подпровинция, **4б** – Таежно-Сибирская подпровинция, **5а** – Русская подпровинция, **5б** – Южно-Уральская подпровинция, **5в** - Лесостепная Восточно-Европейская, **9** – Понтическая провинция

секторов сформировались в голоцене из разных рефугиумов, хотя и близких по составу. Это ясно видно хотя бы по тому обстоятельству, что флора Северо-Европейской подпровинции (в понимании Р.В. Камелина) заметно обеднена по сравнению с предуральско-уральскими флорами.

Всё вышесказанное (с учетом наших представлений об истории формирования растительного покрова на Урале и в Предуралье) приводит к мысли о необходимости выделения предуральско-уральского региона в отдельный фитохорий в ранге провинции (или подпровинции). Основные аргументы в пользу этого соображения:

1. Высокий (в сравнении с соседними секторами) уровень видового эндемизма. На Урале в целом П.Л. Горчаковский (1969, 1982) насчитывает не менее 120–150 эндемиков, а Ан.А. Федоров (1979, с. 20) прямо указывает: “Он имеет довольно высокий эндемизм в ранге вида…”.

2. Несколько своеобразный набор видовых, а отчасти и родовых таксонов.

3. Единый процесс формирования флоры из Южноуральского и Среднеуральского рефугиумов, отличающий эту территорию от соседних секторов.

Миграции видов с востока и запада, происходившие в голоцене, а также хозяйственная деятельность человека, приведшая к заметной синантропизации растительного покрова, привели к нивелировке видового состава, сгладив и без того достаточно постепенные и нерезкие секторальные границы.

Именно это обстоятельство вызывает вполне определенные затруднения в проведении границ фитохория. Казалось бы наиболее логичным выделить только горную часть Уральского хребта (как это, например, делает Н.Н. Цвелев, 1976, рассматривая распространение злаков по территории СССР), в которой сосредоточено наибольшее число эндемичных видов. Однако эндемичные виды, приуроченные в настоящее время к равнинной территории (например, виды широколиственных лесов), в определенные периоды также были тесно связаны с горными условиями Урала. В связи с этим мной предлагаются следующие границы (рис.

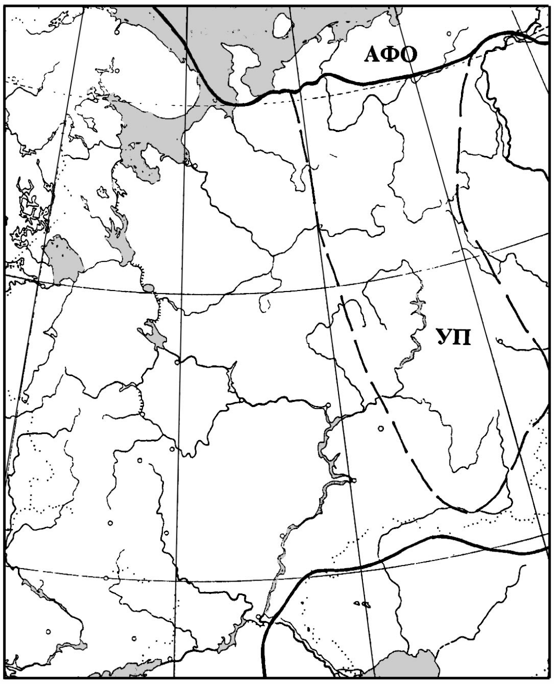


Рис. 3. Границы Уральской флористической провинции:
АФО – Арктическая флористическая область, **УП** – Уральская флористическая провинция

3). На северо-западе, от границы с Арктической флористической области, граница Уральской провинции начинается на Тиманском кряже и идет на юг до р. Вычегды, где сворачивает на юго-восток, проходя несколько восточнее г. Кирова и места слияния Волги и Камы в сторону Оренбурга. Здесь она довольно резко меняет свое направление, становясь восточной границей провинции. На юго-востоке граница обрезает юго-восточный (Зауральский) район Башкортостана, двигаясь в общем на северо-восток. Слишком фрагментарные данные по флоре Челябинской области[1] не позволяют сколько-нибудь уверенно провести по её территории границу, однако сейчас, после публикации “Флоры Сибири” (1987–2003) и работ Н.И. Науменко (2003) по флоре Курганской области, стало ясно, что северо-запад Курганской области, несомненно, относится к Уральской провинции. С северо-запада Курганской области восточная граница поворачивает на северо-запад и на широте г. Серова подходит к Уральскому хребту, вдоль которого доходит до границ Арктической области.

Следовательно, в системе флористического районирования место флоры Пермского края таково: она входит в состав Уральской провинции Циркумбореальной области Голарктического царства.

Список литературы

Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 189 с.

Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск, 1969. 286 с.

Горчаковский П.Л. Неповторимый зеленый мир Уральских гор // Горчаковский П.Л., Шурова Е.А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М., 1982. С. 26–42.

Камелин Р.В. Флора Сырдарьинского Каратау: Материалы к флористическому районированию Средней Азии. Л.: Наука, 1990. 146 с.

Камелин Р.В. Важнейшие особенности сосудистых растений и флористическое районирование России // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы I Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул, 2002. С. 36–41.

Камелин Р.В., Овеснов С.А., Шилова С.И. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири: В связи с новыми данными по флоре Пермского Предуралья / Перм. ун-т. Пермь, 1983. 60 с. Деп. в ВИНИТИ 13.12.83, № 6907-83Деп.

Камелин Р.В., Овеснов С.А., Шилова С.И. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1999. 82 с.

Козьминых Т.В. Флора подзоны южной тайги в пределах Пермской области: Дис… канд. биол. наук. СПб., 1995. 198 с.

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

Науменко Н.И. Флора Южного Зауралья: Автореф. дис... д-ра биол. наук. СПб., 2003. 32 с.

Овеснов С.А. Флора подзоны широколиственно-хвойных лесов северо-востока Русской равнины (в пределах юга Пермской области): Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1984. 16 с.

Овеснов С.А. Опыт использования коэффициента Кендэла для сравнения систематической структуры равнинных флор // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 196–199.

Овеснов С.А. Флора Пермской области и ее анализ: Автореф. дис... д-ра биол. наук. Л., 1998. 29 с.

Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978.248 с.

Титова И.А. Флора Коми-Пермяцкого автономного округа: Автореф. дис... канд. биол. наук. Пермь, 1997. 18 с.

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

[1] С конспектом флоры Челябинской области, написанным В.П. Куликовым (2005), мне удалось познакомиться уже после написания этой статьи.

Федоров Ан.А. Фитохории европейской части СССР // Флора европейской части СССР. Т. 4. Л., 1979. С. 10–27.
Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1987–2003. Т. 1–14.
Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
Шмидт В.М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. 176 с.
Takhtajan A. Floristic regions of the world. Berkeley; London, 1986. 522 p.

Поступила в редакцию 20.06.2006

On floristic zoning of the east of the european Russia

S.A. Ovesnov

There have been considered the latest schemes of floristic zoning described in literary sources (Тахтаджян, 1978; Федоров, 1979; Takhtajan, 1986; Камелин, 2002). As a result of their analysis, as well as of the analysis of the peculiarities of the Pre-Ural and Ural flora (first of all that of the Perm Territory) there has been drawn a conclusion about appropriateness of singling out the Ural floristic province belonging to the Euro-Siberian subregion of the Circumboreal floristic region.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

УДК 582.675.1 (091)

ИСТОРИЯ ФЛОРИСТИКО-СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ РОДА *RANUNCULUS* L. НА ТЕРРИТОРИИ ВЯТСКО-КАМСКОГО КРАЯ

Е. Г. Ефимик

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Рассмотрена история флористико-систематического изучения рода лютик на территории Вятско-Камского края. Отмечено, как меняются взгляды на понимание объема некоторых видов, особенно наиболее полиморфных.

Как отдельная таксономическая единица род *Ranunculus* L.[1] на территории Вятско-Камского края практически не изучался вплоть до 1990 г. Данные по видовому составу рода до этого времени можно найти преимущественно в работах по флоре сосудистых растений территории в целом.

Первой сводной флористической работой по изучаемой территории стала «Вятская флора»[2] А.И. Вештомова (1809) в рукописном варианте, представляющая собой альбом рисунков. В первой сводке по флоре России К.Ф. Ледебур (Ledebour, 1841) отмечает для территории Урала и Западной Сибири всего 6 видов лютиков. Хронологически следующими работами были «Florula provinciae Wiatka» К.А. Мейера (Meyer, 1848), «Материал к флоре Вятской губернии», «К флоре Вятской губернии» и «Материал к флоре Пермской губернии» П.Н. Крылова (1878, 1881, 1885). В этих сводках для территорий Вятской и Пермской губерний П.Н. Крылов указывает 12 видов рода. Примерно к этому же времени относятся и исследования флоры Вятской губернии Н.А. Буша (1889, 1894).

К флористико-систематическим работам можно отнести монографию С.И. Коржинского «Флора востока Европейской России» (1892). Здесь приводятся всего 9 видов рода, так как в этой работе он рассматривает виды в довольно широком объеме. Например, в пределах вида *R. auricomus* С.И. Коржинский выделяет 3 подвида: *R.* subsp. *typicus*, *R.* subsp. *sibiricus*, *R.* subsp. *cassubicus*. К типовому подвиду он относит виды, включаемые в настоящее время в *R.* aggr. *auricomus*, *R.* subsp. *sibiricus* включает виды монофилльного агрегата (*R.* aggr. *monophyllus*). Виды *R.* aggr. *cassubicus* относились им к подвиду *R.* subsp. *cassubicus*. Внутри вида *R. flammula* он также выделяет 2 подвида: *R.* subsp. *genuinus*, *R.* subsp. *reptans*. В более поздней работе флористического плана «Tentamen Flora Rossiae Orientalis» (Коржинский, 1898) приведено уже 13 видов лютиков, так как многие таксономические единицы, рассматриваемые им ранее в ранге подвидов, теперь указываются в ранге самостоятельных видов.

Известным исследователем уральской флоры П.В. Сюзевым в «Конспекте флоры Урала в пределах Пермской губернии» (1912) указывается 12 видов рода лютик. В начале XX в. дальнейшее изучение флоры Вятской губернии проводится А.П. Ильинским (1915) и Л.В. Васильевой (1930).

В более поздней сводке П.Н. Крылова «Флора Западной Сибири» (1931) для данной территории приведено 30 видов рода *Ranunculus*, из них 14 видов отмечается для Пермской губернии. П.Н. Крыловым отмечен значительный внутривидовой полиморфизм некоторых видов: в первую очередь *R. auricomus* и *R. polyanthemos*. В пределах л. золотистого им выделяется 2 подвида: *R. auricomus* L. subsp. *typicus* (Rupr.) Korsh. и *R. auricomus* subsp. *sibiricus* (Glehn.) Korsh. Именно у второго подвида им отмечена значительная вариабельность; он выделяет внутри подвида еще 3 формы и одну разновидность, отличающиеся друг от друга шириной стеблевых сегментов и степенью расчлененности прикорневых листьев. Эта полиморфная группа включает виды, относимые в настоящее время к 3 видам-агрегатам: золотистый, однолистный, сходный. Видимо, часть видов этой группы должна быть отнесена к кашубскому агрегату, несмотря на то, что П.Н. Крылов выделяет лютик кашубский как отдельный вид. В пределах лютика многоцветкового он выделяет разновидность var. *latifolius* Wimm. et Grab., которая, возможно, является отмечаемым для нашей территории видом *R. meyerianus*, а возможно, и просто широколистной формой л. многоцветкового. *R. glabriusculus* рассматривается автором как разновидность *R. borealis* (=*R. subborealis*) – var. *glabratus* Trautv.

[1] Во всех дальнейших подсчетах указано число видов рода в понимаемом нами объеме

[2] В Вятскую губернию входила и Удмуртская республика в ее современных границах

Известнейшей сводкой, не потерявшей своей актуальности до сих пор, является обработка рода *Ranunculus* во «Флоре СССР» (Овчинников, 1937). В ней на территории Волжско-Камского флористического района П.Н. Овчинниковым отмечается 15 видов рода. Автор обработки приводит несколько видов, впоследствии исключенных нами из флоры, – это *R. megacarpus* W. Koch и *R. allemannii* Br.-Bl. П.Н Овчинников приводит *R. megacarpus* для нашего региона, но в примечании указывает, что это растение не вполне соответствует описанию В. Коха. Он же отмечает его значительную изменчивость. Описанный В. Кохом с территории Швейцарии вид в Вятско-Камском крае не встречается, хотя приводился для данной территории во многих более поздних флористических работах (Шабалина, 1975; Овеснов, 1983а, б; Овеснов и др., 1987; Овеснов, Козьминых, 1988; Баранова и др., 1992; Козьминых, 1999). *R. allemannii* – горный среднеевропейский вид, также не свойственный для изучаемой территории.

Многие ботаники занимались исследованием флоры Урала. В.С. Говорухин (1937) в определителе «Флора Урала» отмечает 13 видов лютиков, встречающихся на исследуемой территории. «Флора Урала» представляет собой лишь список растений и новых данных по видовому составу рода здесь не отмечается. В работе К.Н. Игошиной «Флора горных тундр и редколесий Урала» (1966) для Среднего и Северного Урала отмечается 16 видов рода лютик. Большинство этих видов, естественно, горно-тундровые, их 9, а 7 оставшихся встречаются как в горной части, так и на равнине.

В 1949 г. вышел в свет «Определитель высших растений европейской части СССР» (Станков, Талиев, 1949), где для изучаемой территории приводится уже 14 видов рода лютик. Новых данных по видовому составу рода в этой работе не отмечается.

Флора Удмуртии в современных границах начала изучаться позднее; ее исследование проводилось в основном сотрудниками кафедры ботаники Удмуртского педагогического института. Т.П. Ефимовой был составлен «Список растений флоры Удмуртии» (1972а) и «Определитель растений Удмуртии» (1972б), где указывалось, что на данной территории насчитывается 12 видов лютиков. Наиболее подробной сводкой для этой же территории является «Конспект флоры Удмуртии» (Баранова и др., 1992), составленный сотрудниками УдГУ, где приведено 19 видов лютиков. В связи с тем, что на территории Удмуртии довольно интенсивно изучается флора городов и флора антропогенных местообитаний, 4 вида лютиков из приведенных в «Конспекте» – заносные, причем из этих видов *R. pseudobulbosus* отнесен к синонимам *R. sardous*, *а R. baldshuanicus* позднее переопределен как *R. acris*. Кроме того, довольно подробно изучалась флора города Ижевска. По материалам изучения флоры города опубликован «Конспект флоры Ижевска и его окрестностей» (Ильминских и др., 1998), где указано 11 видов лютиков, 2 из них – заносные.

Для современной территории Кировской области наиболее известным является «Определитель растений Кировской области», где указывается 12 видов лютиков (Шабалина, 1975).

Флора отдельных территорий Пермской области изучалась многими исследователями, которые внесли значительный вклад в изучение как флоры области в целом, так и отдельных родов (Крюгер и др., 1949; Овеснов, 1983а, 1983б; Овеснов и др., 1987; Белковская, 1988; Овеснов, Козьминых, 1988; Безгодов, 1994; Козьминых, 1999; Белковская и др., 2004). В этих работах, охватывающих большую часть территории Пермской области, отмечено 17 видов лютиков.

В 1994 г. был издан «Определитель сосудистых растений Среднего Урала», где для территорий Пермской и Свердловской областей приводится 18 видов лютиков (Князев, 1994). Из них лишь *R. pygmaeus* Wachlb. не встречается на территории Вятско-Камского края.

В этом же году Н.Н. Цвелев (1994) публикует конспект рода *Ranunculus*, в котором для территории Волжско-Камского района отмечает 19 видов рода. В секции *Ranunculus* указываются пока только виды-агрегаты.

Во всех флористических работах для этой территории, вплоть до середины 90-х гг. XX в., виды лютиков секции *Ranunculus* рассматривались в широком смысле несмотря на то, что первая попытка выделить внутри крупных видов этой секции какие-либо более или менее реальные природные расы были предприняты ещё в 20-е гг. К.Н. Игошиной (1925). На территории Западного Приуралья в пределах вида *R. cassubicus* L. она выделяет 2 разновидности: *R. cassubicus* v. *elatior* Fries., *R. cassubicus* v. *oblongifolius*, а в пределах *R. auricomus* L. – 3 разновидности: *R. auricomus* v. *incisifolius* Rchb., *R. auricomus* v. *pinguior* Rchb., *R. auricomus* v. *renifermis* Kit. Это выделение основано, вероятно, на работах М. Розановой (1922, 1925). Но позднее выделение этих разновидностей не было поддержано другими авторами, поэтому в более поздних флористических работах практически нет упоминаний о них.

В 1996 г. выходит работа Н.Н. Цвелева, где для территории Волжско-Камского флористического района им указывается 22 вида секции *Ranunculus*, относящиеся к 9 видам-агрегатам: *R.* aggr. *auricomus*, *R.* aggr. *obtusulus* Markl., *R.* aggr. *subtatricus* Jasiew., *R.* aggr. *biformis* Walo Koch, *R.* aggr. *fallax* (Wimm. et Grab.) Sloboda, *R.* aggr. *schwarzii* Jasiew., *R.* aggr. *szaferi* Jasiew., *R.* aggr. *cassubicus* L., *R.* aggr. *monophyllus* Ovcz. Не совсем удачно, на наш взгляд, деление на большое количество видов-агрегатов. Более четкие границы можно провести только между четырьмя агрегатами, хотя и они связаны между собой переходными видами, которые не всегда можно с достоверностью отнести к какому-либо из этих 4 видов-агрегатов.

В «Конспекте флоры Пермской области» (Овеснов, 1997) для этой территории приводится (в обработке Е.Г. Чугайновой) 35 видов лютиков. Здесь уже указываются выявленные внутри секции *Ranunculus* микровиды, которых насчитывается 20. В последующем количество видов лютиков, произрастающих на изучаемой территории, увеличивается до 49 (Чугайнова, 1999, 2000).

В 2001 г. вышел в свет 10-й том «Флоры Восточной Европы», где род лютик обработан Н.Н. Цвелевым (2001). Несомненно, эта работа имеет огромное значение для дальнейшего более детального изучения рода. Для территории Волжско-Камского района монографом рода отмечается 38 видов лютиков. Наиболее крупной по количеству видов, как и в его работе 1996 г., стала типовая секция *Ranunculus*.

В результате краткого обзора основных флористических и флористико-систематических работ становится ясно, что знания о видовом составе рода *Ranunculus* на изучаемой территории постепенно накапливались, и изменялись взгляды на понимание объема некоторых видов. Особенно хорошо заметно это на примере видов, относимых в настоящее время к секции *Ranunculus*, которая в систематическом отношении является труднейшей для изучения. В самых первых работах виды этой секции рассматривались чрезвычайно широко, в ряде случаев даже как один сборный и полиморфный вид *R. auricomus* L. s.l. В более поздних работах мы видим, что внутри данного вида начинают выделять разновидности или подвиды, которые затем многие авторы начинают рассматривать уже в ранге видов, но также довольно широкого объема – *R. auricomus*, *R. cassubicus*, *R. sibiricus* (=*R. monophyllus*), *R. megacarpus*.

Надо отметить, что во многих работах, посвященных изучению флор Удмуртии, Пермской и Кировской областей микровиды типовой секции традиционно распределялись между пятью крупными видами: *R. allemannii Br.-Bl.*, *R. auricomus* L., *R. cassubicus* L., *R. megacarpus* Walo Koch, *R. monophyllus* Ovcz. (Шабалина, 1975; Овеснов, 1983а, 1983б; Овеснов и др, 1987; Овеснов, Козьминых, 1988; Баранова и др, 1992; Князев, 1994; Ильминских и др, 1998; Козьминых, 1999), объем которых понимали соответственно обработке П.Н. Овчинникова (1937) во «Флоре СССР». К среднеевропейскому горному виду *R. allemannii* относили преимущественно экземпляры *R. ponojensis* (*R.* aggr. *monophyllus* Ovcz.), сходные с ним по морфологическим признакам. Другой среднеевропейский вид – *R. megacarpus* – включал в себя все те образцы, которые нельзя было отнести ни к *R. monophyllus*, ни к *R. cassubicus*, при этом данная группа становилась чрезвычайно большой и достаточно гетерогенной, что говорило о большом количестве входящих в нее видов.

В настоящее время для территории Вятско-Камского края мы отмечаем 49 видов лютиков, 31 из которых составляют виды секции *Ranunculus* (Ефимик, 2004). Возможно, что на изучаемой территории будет встречено еще некоторое количество видов из данной секции, поскольку имеющиеся сборы не всегда полноценны, пока немногочисленны и не все гербарные образцы нам удалось идентифицировать. Кроме того, осложняет идентификацию значительная внутривидовая и сезонная изменчивость, характерная для многих видов рода лютик.

Список литературы

Баранова О.Г. и др. Конспект флоры Удмуртии / О.Г. Баранова, Н.Г. Ильминских, А.Н. Пузырев, В.В. Туганаев. Ижевск: Изд-во Удм. ун-та, 1992. 141 с.

Баранова О.Г. Местная флора Удмуртии: анализ, конспект, охрана: Учеб. пособие. Ижевск, 2002. 199 с.

Безгодов А.Г. Сосудистые растения заповедника «Басеги». М., 1994. 42 с.

Белковская Т.П. Флора заказника Предуралье / Перм. ун-т. Пермь, 1988. 117 с. Деп. в ВИНИТИ 04.04.88, № 2574-В88.

Белковская Т.П., Безгодов А.Г., Овеснов С.А. Сосудистые растения Вишерского заповедника. Флора и растительность / Управл. по охране окруж. среды Перм. обл.; Перм. отд-ние РБО. – Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 2004. – 103 с.

Буш Н.А. Материал к флоре Вятской губернии. I. Флора уездов: Вятского, Орловского и Нолинского // Тр. О-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. 1889. Т. 21, вып. 2. С. 1–148.

Буш Н.А. Материал к флоре Вятской губернии. II. Флора уездов: Уржумского и Малмыжского // Тр. О-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. 1894. Т. 28, вып. 1. С. 1–103.

Васильева Л.Н. К флоре Вятской губернии в ее старых границах // Журн. Рус. бот. о-ва. 1930. Т. 15, вып. 4. С. 313–324.

Вештомов А.И. Вятская флора, рисованная с самой натуры, с описанием свойства: В 2 т. [Рукопись 1809 г. хранится в Кировском краеведческом музее.[

Говорухин В.С. Флора Урала: Определитель растений, обитающих на горах Урала и его предгорьях от берегов Карского моря до южных пределов лесной зоны. Свердловск: Обл. изд-во, 1937. 536 с.

Ефимик Е.Г. Лютики секции *Ranunculus* (*Ranunculus* L., *Ranunculaceae* Juss.) Вятско-Камского края // Материалы VIII молодежной конф. ботаников. СПб., 2004. С. 33.

Ефимова Т.П. Список растений флоры Удмуртии // Природа Удмуртии. Ижевск, 1972а. С. 337–358.

Ефимова Т.П. Определитель растений Удмуртии. Ижевск: Удмуртия, 1972б. 234 с.

Игошина К.Н. Некоторые дополнения к флоре западного Приуралья // Изв. / Биол. НИИ и биол.

станция при Перм. ун-те. 1925. Т. 4, вып. 5. С. 221–236.

Игошина К.Н. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., 1966. С. 135–223.

Ильинский А.П. Материалы к флоре Вятской губернии. // Тр. Ботан. музея Акад. наук. 1915. Вып. 14. С. 1–61.

Ильминских Н.Г. и др. Конспект флоры г. Ижевска и его окрестностей // Природа Ижевска и его окрестностей. Ижевск, 1998. С. 81–169.

Князев М.С. Ranunculus L – Лютик // Определитель сосудистых растений Среднего Урала / Под ред. П.Л. Горчаковского. М., 1994. С. 204–208.

Козьминых Т.В. Конспект флоры подзоны южной тайги Пермской области (экология и современное состояние). Пермь, 1999. 181 с.

Коржинский С.И. Флора Востока Европейской России в её систематических и географических отношениях. 1 // Изв. Томск. ун-та. 1892. Кн. 5, отд. 2. С. 71–299.

Крылов П.Н. К флоре Вятской губернии. 1 // Тр. О-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. 1885. Т. 14, вып. 1. 131 с.

Крылов П.Н. Материал к флоре Вятской губернии // Тр. О-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. 1878. 15 с.

Крылов П.Н. Материал к флоре Пермской губернии. 2 // Тр. О-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. 1881. Т. 6, вып. 6. 110 с.

Крылов П.Н. Флора Западной Сибири: Руководство к определению западно-сибирских растений. Томск: Изд-во Томск. отд. Рус. Бот. О-ва, 1931. Вып. 5. 1227 с.

Крюгер В.А., Крюгер Л.В., Селиванов М.А. К инвентаризации дикорастущей флоры заповедника «Предуралье»// Уч. зап. Перм. ун-та. 1949. Т. 5, вып. 1. С. 47–62.

Овеснов С.А. Конспект флоры Буйской волнистой равнины (юго-запад Пермской области) / Перм. ун-т. Пермь, 1983а. 72 с. Деп. в ВИНИТИ 09.09.83, N 5151-83 Деп.

Овеснов С.А. Конспект флоры юга Пермской области (в пределах Тулвинской возвышенности) / Перм. ун-т. Пермь, 1983б. 69 с. Деп. в ВИНИТИ 09.09.83, N 5152-83 Деп.

Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1997. 252 с.

Овеснов С.А., Козьминых Т.В. Конспект флоры северной части Пермской области (в пределах Чердынского района) / Перм. ун-т. Пермь, 1988. 81 с. Деп. в ВИНИТИ 18.05.88, N 4413-В88.

Овеснов С.А., Москвина Н.В., Козьминых Т.В. Конспект флоры центральной части Пермской области / Перм. ун-т. Пермь, 1987. 93 с. Деп. в ВИНИТИ 20.05.87, N 4076-В87.

Овчинников П.Н. Род 537. Лютик – *Ranunculus* L. // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 351–509.

Розанова М.А. К вопросу о переходных формах между *Ranunculus cassubicus* L. и *R. auricomus* L. // Журн. Рус. бот. о-ва. 1922. Т. 7, № 8. С. 31–43.

Розанова М.А. Изменчивость *Ranunculus auricomus* и *Ranunculus cassubicus* // Журн. Рус. Бот. О-ва. 1925. Т. 10, № 1–2. С. 95–104.

Станков С.С., Талиев В.И. Определитель высших растений европейской части СССР. М.: Сов. наука, 1949. 1151 с.

Сюзев П.В. Конспект флоры Урала в пределах Пермской губернии. М., 1912. 206 с.

Цвелев Н.Н. О лютиках (*Ranunculus* L., *Ranunculaceae*) секции *Ranunculus* в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. Т. 30. СПб., 1996. С. 53–78.

Цвелев Н.Н. О роде лютик (*Ranunculus* L., *Ranunculaceae*) в Восточной Европе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99, вып. 5. С. 64–76.

Цвелев Н.Н. Род 20. Лютик – *Ranunculus* L. // Флора Восточной Европы / Под ред. Н.Н. Цвелева. СПб: Мир и семья, Изд-во СПХФА, 2001. С. 100–158.

Чугайнова (Ефимик) Е.Г. Конспект рода *Ranunculus* L. Вятско-Камского края // Вестн. Перм. ун-та, 2000. Вып. 2. Биология. С. 9–12.

Чугайнова (Ефимик) Е.Г. Новые виды рода *Ranunculus* L. (*Ranunculaceae*) для Пермского Предуралья // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 2. С. 115–118.

Шабалина И.А. Ranunculus L. // Определитель растений Кировской области / Под ред. И.А. Шабалиной. Киров, 1975. Ч. 2. С. 36–43.

Korshinsky S. Tentamen Floral Rossiae orientalis, id est provinciarum Kazan, Wiatka, Perm, Ufa, Erenburg, Samara partis borealis usque Simbirsk // Зап. АН по физ.-мат. отд-нию (СПб). 1898. Т. 7, № 1. 566 с.

Ledebour C.F. Flora Rossica sive Enumeratio plantarum in totius Imperii Rossici provinciis europaeis, asiaticis et amerinanis hucusque observaturum. V. 1. Stuttgart, Schweizerbart, 1841–1843. 790 p.

Meyer C.A. Florula provinciae Wiatka // Beitrage zur Pflanzenkunde des Russischen Reiches. St. Petersburg, 1848. 79 S.

Поступила в редакцию 12.04.2006

History of flora-systematic study of genus *Ranunculus* L. in territory Vyatka-Kama Region

E. G. Efimik

The history of flora-systematic study of genus *Ranunculus* in territory Vyatka-Kama Region is considered. Change of sights on understanding of volume of some species is marked, especially for the most polymorphic.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

УДК 582.287 (471.53)

УЧЕТ СЪЕДОБНЫХ ГРИБОВ В ЮЖНО-ТАЕЖНЫХ ЛЕСАХ ПЕРМСКОГО КРАЯ

Л. Г. Переведенцева[a], В. М. Переведенцев[b]

[a] Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

[b] Пермский государственный педагогический университет, 614990, Пермь, ГСП – 372, ул. Сибирская, 24

Изучалась урожайность съедобных грибов в южно-таежных лесах Пермского края: сосняках зеленомошных, ельниках кисличных, березняках разнотравных. Установлена средняя урожайность грибов в разных типах леса на «грибоносных» и «негрибоносных» участках. Выведена формула, по которой можно приблизительно определить запасы съедобных грибов на конкретной территории.

Введение

Пермский край обладает огромными лесными ресурсами. Южно-таежные леса занимают централью часть, богаты хвойными, лиственными древесными и травянистыми растениями, многие из которых съедобны или имеют лекарственное значение. Большую роль в лесных экосистемах играют агарикоидные базидиомицеты, являющиеся ценным продуктом питания.

Изучение агарикоидных грибов на территории Пермского края проводится нами с 1975 г. (Переведенцева, 1997; Переведенцева, Мухутдинов, 2003) маршрутным и стационарным методами. К настоящему времени выявлено более 300 видов грибов, которые могут быть использованы в пищу. Однако полной разработанной методики учета съедобных грибов в лесных ценозах до настоящего времени не существует. За рубежом такие работы практически не проводились, а в СССР и России они были немногочисленны (Васильков, 1968), хотя необходимость в этом очевидна. Различные организации, как заготовительные, так и научные, нуждаются в таких данных.

Считается, что грибоносная площадь составляет 10% от всей площади лесов, а средняя «урожайность» грибов в СССР была равна примерно 50 кг/га (Васильков, 1968). Естественно, для конкретных регионов требуется корректировка показателей. В связи с этим целью наших исследований являлось определение видового разнообразия и запасов съедобных грибов (в том числе малоизвестных) в разных типах южно-таежных лесов Пермского края.

Объекты и методы исследований

Исследования проведены в июле–августе, начале сентября 1975–1977 г; 1994–1996 г. (административный Добрянский р-н) и в 2004 г. (административный Очерский р-н) стационарным методом. В типичных лесных сообществах Добрянского р-на в 1975 г. было заложено 3 пробных площади, размером 20×50 м каждая, по одной в каждом типе леса (березняк разнотравный, ельник кисличный, сосняк зеленомошный). Многолетние наблюдения показали, что масса съедобных грибов на этих площадях невелика и сопоставима с массой на других типичных участках, т. е. стационарные площади в Добрянском р-не можно рассматривать как «негрибоносные». В Очерском р-не исследования велись на 6 стационарных площадях, размером 40×50 м каждая: двух в сосняках зеленомошных, двух в ельниках кисличных, двух в березняках разнотравных. Эти площади были выбраны преднамеренно как «грибоносные». В августе и сентябре один раз в неделю проводился учет количества плодовых тел грибов и их сырой биомассы со всей стационарной площади.

Список видов агарикоидных базидиомицетов был составлен по системе, принятой М. Мозером (Moser, 1983), с дополнениями и изменениями зарубежных и отечественных ученых (Коваленко, 1989; Булах, Вассер и др., 1990; Нездойминого, 1996 и др.).

Результаты исследований

Анализируя видовое разнообразие агарикоидных базидиомицетов в березняках, ельниках и сосновых лесах, следует отметить, что обнаруженные виды грибов типичны для лесов подзоны южной тайги. Наиболее распространенными являются представители семейств *Tricholomataceae, Russulaceae*, *Cortinariaceae*, что характерно для лесной зоны. Основное внимание мы уделили съедобным грибам, традиционно используемым населением в пищу, а также некоторым малоизвестным видам с крупными плодовыми телами.

В целом съедобные грибы во всех типах леса представлены 53 видами. Наибольшее их число отмечено в березняках (37 видов). В сосняках обнаружено 34 вида, а в ельниках – 27 видов грибов. Многие виды грибов обладают широкой экологической амплитудой, встречаются практически во всех биогеоценозах. Другие же, напротив, являются узкоспециализированными, характерными лишь для определенных типов леса. Так, практически во всех типах леса встречались следующие виды грибов: *Boletus edulis* - белый гриб, *Agaricus silvicola* – шампиньон перелесковый, *Lactarius necator* – груздь черный, *L. torminosus* – волнушка, *Leccinum scabrum* – обабок, подберезовик, *L. versipelle* – обабок желто-бурый, *Russula aeruginea* - сыроежка зеленая, *R. vesca* – с. пищевая, *R. xerampelina* – с. селедочная, *Xerocomus subtomentosus* – моховик зелёный.

Грибы 1-й категории представлены двумя видами: белый гриб и рыжик. Урожайность белого гриба невелика и колеблется от 0,7 до 9,3 кг/га. Рыжик (*Lactarius deliciosus*) в исследуемых лесах встречается единично.

Грибов 2-й категории обнаружено 9 видов (маслята, подберезовики, шампиньоны, подгруздь белый). Максимальная урожайность зафиксирована у масленка зернистого (*Suillus granulatus*) (24,3 кг/га) и обабка желто-бурого (8,3 кг/га).

Грибы 3-й категории – опенок осенний (*Armillaria mellea*), вешенки (*Pleurotus ostreatus, P. pulmonarius*), некоторые виды сыроежек (*Russula*), моховик красный (*Xerocomus rubellus*), моховик зеленый (*Xerocomus subtomentosus*). В подзоне южной тайги очень редко встречается сыроежка сине-желтая (*Russula cyanoxantha*). Остальные виды являются обычными. Наибольшей урожайностью отличается опенок осенний (86,3 кг/га).

Грибы 4-й категории принято считать менее ценными в пищевом отношении и пользующимися невысоким спросом. Это такие виды, как горькушка (*Lactarius rufus*), волнушка (*Lactarius torminosus*), серушка, валуй (*Russula foetens*), зеленушка (*Tricholoma flavovirens*). Однако в Пермском крае довольно популярны у населения волнушки и зеленушки. Обычно высока урожайность горькушки, а в некоторых местах рекордную биомассу дает валуй (108,3 кг/га).

Некоторые виды грибов можно рекомендовать в качестве съедобных. Они хорошо отличаются от ядовитых и несъедобных и имеют довольно высокие показатели урожайности, например, говорушка булавоногая (*Clitocybe clavipes*), мокруха еловая (*Gomphidius glutinosus*), зонтик высокий (*Macrolepiota procera*), паутинник триумфальный (*Cortinarius triumphans*). Перечисленные виды грибов в некоторых районах края довольно широко используются населением в пищу.

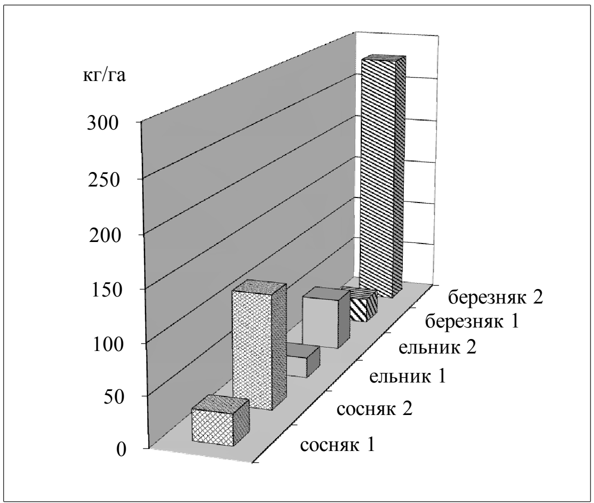
Общая урожайность грибов отличается по местам наблюдений: в Очерском р-не, как отмечалось, некоторые участки можно отнести к «грибоносным». Они и были преднамеренно выбраны в разных типах леса для исследования, а в Добрянском р-не стационарные площади не отличались повышенной урожайностью грибов. Наибольшая биомасса зафиксирована у 20 родов агарикоидных базидиомицетов (таблица).

Сырая биомасса съедобных грибов (кг/га) в различных типах леса Добрянского (1) и Очерского (2) р-нов (в среднем за сезон)

Роды грибов	Сосновые леса		Еловые леса		Березовые леса	
	1	2	1	2	1	2
Agaricus шампиньон	0.7	2	0.3	2.5		0.3
Amanita поплавок		0.8	0.1	0.4		0.3
Armillaria опенок		2.3	1.1			86.3
Boletus белый гриб	1.7	7	0.7	1.3	1.4	9.3
Chroogomphus хроогомф	0.3	1.8				
Clitocybe говорушка	0.8	0.8	1.6		2.3	
Cortinarius паутинник						3.3
Gomphidius мокруха		1		1.8		
Lactarius млечник	7	10.1	7	1.6	9.1	23.5
Leccinum обабок	3.7	2.8	4.5	5.3	8.7	13.7
Lepista леписта		2.3				2.8
Macrolepiota гриб зонтик		4.3				7.1
Oudemansiella удемансиелла				1		1.3
Pleurotus вешенка			0.5			
Pluteus плютей		1.5		1.5	0.5	0.8
Russula сыроежка	15.4	50.2	5	36	3.4	124.2
Suillus масленок	1.5	24.3				2.5
Tricholoma рядовка	0.2					2.6
Tricholomopsis трихоломопсис		1.8				
Xerocomus моховик		2.5	0.2	2	0.8	1

В сосновых лесах наибольшую биомассу дают грибы родов: сыроежка, масленок, млечник, белый гриб, обабок. Причем в сосняках зеленомошных

Очерского р-на в сравнении с сосняками Добрянского р-на маслят больше примерно в 16 раз, белых грибов – в 4 раза, сыроежек – в 3 раза. Общее количество грибов, собранных на «грибоносной» площади, примерно в 4 раза больше, чем на «негрибоносной» (рисунок).



Общая биомасса съедобных грибов в различных типах леса Добрянского (1) и Очерского (2) р-нов (в среднем за сезон)

В ельниках съедобных грибов обнаружено меньше, чем в сосновых и березовых лесах. Отметим, что в Добрянском р-не по биомассе преобладает род млечник, что связано с довольно обильным образованием плодовых тел груздя черного (*Lactarius necator*). В обоих районах преобладали грибы рода сыроежка и обабок. Биомасса грибов на «грибоносной» территории примерно в 2,5 раза превышает биомассу съедобных видов на «негрибоносной» площади (см. рисунок).

Большое количество валежника, более тяжелые почвы на площадках в Очерском р-не в сравнении с условиями на стационарных участках в Добрянском р-не Пермского края обусловили массовое развитие валуя (*Russula foetens*) и опенка осеннего (*Armillaria mellea*) в березняке разнотравном. Для опенка осеннего, возможно, сложилось благоприятное сочетание как экзогенных, так и эндогенных факторов, что привело к массовому плодоношению. Такое явление обычно наблюдается через год (Переведенцева, 1983). В результате биомасса грибов березняка разнотравного в Очерском р-не оказалась примерно в 11 раз больше, чем в Добрянском (см. рисунок). Как видно из данных таблицы, в обоих районах значительна масса грибов рода обабок, млечник, сыроежка. Сравнивая данные по всем стационарным площадям, отметим, что наибольшей биомассой белых грибов характеризуется березняк Очерского р-на.

Учитывая, что грибоносная площадь составляет всего 10% от общей площади леса, мы рассчитали среднюю урожайность съедобных грибов подзоны южной тайги в сосновых, еловых и березовых лесах. Так, если в сосновых лесах исследуемую территорию принять за S га, то с «грибоносной» площади (10%) можно собрать S*115,5/ 10 кг грибов. С остальной «негрибоносной» (90%) площади масса грибов составила бы 9*S*31,3/10 кг. Общая биомасса грибов (С) находится по формуле:

$$C = S*115{,}5\ 10 \text{ кг} + 9*S\ 31{,}3 / 10 \text{ кг},$$

или

$$C = S*39.7 \text{ кг}$$

В пересчете на 1 га урожайность съедобных грибов в сосняках равна 39,7 кг. Таким образом, максимальная урожайность в сосняках зеленомошных подзоны южной тайги Пермского края примерно равна 116 кг/га, а минимальная – 31 кг/га. Средняя урожайность съедобных грибов – 39,7 кг/га.

Аналогично были получены данные по еловым и березовым лесам. Так, в еловых лесах минимальная урожайность равна 21 кг/га, максимальная – 53,4 кг/га, средняя – **2**4,2 кг/га.

Березовые леса характеризуются наибольшей урожайностью съедобных грибов. Минимальная урожайность составила 26,2 кг/га, а максимальная намного превышала этот показатель, в основном за счет грибов рода *Russula* и *Armillaria*, и была равна 279 кг/га. Средняя урожайность составила 51,5 кг/га.

Зная принцип расчета приблизительной биомассы съедобных грибов, которую можно получить за сезон с какой-либо площади, мы предлагаем универсальную формулу для определения биомассы грибов в любой лесной зоне.

$$C = (9a + b) / 10* S \text{ кг, где}$$

С – биомасса грибов, в кг;

а – урожайность грибов на «негрибоносной» площади, в кг/га (90 %);

b урожайность грибов на «грибоносной» площади в кг/га (10%);

S – исследуемая площадь, в га.

Таким образом, зная общую площадь лесных массивов, можно вычислить примерную биомассу съедобных грибов, которые можно собрать за сезон, и определить их приблизительную стоимость.

Выводы

1. В сосновых, еловых и березовых лесах Пермского края обнаружено 53 вида съедобных грибов (с учетом некоторых малоизвестных видов).
2. Наибольшее число видов грибов отмечено в березняках (37), а наименьшее – в ельниках (27).
3. Практически во всех типах леса обнаружено 10 видов грибов.
4. В обычных лесных массивах урожайность съедобных грибов колеблется от 21 кг/га (ельник кисличный) до 31,3 кг/га (сосняк зеленомошный).
5. Урожайность на «грибоносных» участках значительно выше и варьирует от 53 кг/га в ельни-

ке кисличном до 229 кг/га в березняке разнотравном.

6. Средняя урожайность съедобных грибов в ельниках кисличных составляет 24,2 кг/га, в сосняках зеленомошных – 39,7 кг/га, в березняках разнотравных – 51,5 кг/га.

Список литературы

Булах Е.М., Вассер С.П., Назарова М.М., Нездойминого Э.Л. Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока. Грибы. Т.1: Базидиомицеты: сыроежковые, агариковые, паутинниковые, паксилловые, мокруховые, шишкогрибовые. Л., 1990. 407 с.

Васильков Б.П. Методы учета съедобных грибов в лесах СССР. Л., 1968. 68 с.

Коваленко А.Е. Определитель грибов СССР. Порядок Hygrophorales. Л., 1989. 175 с.

Материалы к инвентаризации агарикоидных базидиомицетов Пермской области / *Переведенцева Л.Г., Мухутдинов О.И.*.// Ботанические исследования в азиатской части России: Мат - лы XI съезда Русского ботанического общества (11-22 августа 2003 г., Новосибирск- Барнаул). Т.1. Барнаул: Изд-во «АзБука», 2003. С. 50-51.

Определитель грибов России. Порядок Агариковые. Вып. 1 / Под ред. *Э.Л. Нездойминого*. СПб.: Наука, 1996. 408 с.

Переведенцева Л.Г. Плодоношение опенка осеннего в лесных ценозах Центрального Прикамья. //Проблемы продовольств. и кормового использования древесных и второстепенных лесных ресурсов. Красноярск, 1983. С. 187.

Переведенцева Л.Г. Конспект агариковых грибов (пор. *Agaricales s. lat.*) Пермской области, Коми-Пермяцкого национального округа / Перм. пед. ун-т. Пермь, 1997. 76 с.

Moser M. Die Rohrlinge und Blatterpilze (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales). //Kleine Kryptogamenflora. Bd. 2b. 2. Stuttgart, New York. 1983. 533 S.

Поступила в редакцию 01.06.2006

The Calculation of Edible Mushrooms of the Perm Region

L.G. Perevedentseva, V.M. Perevedentsev

The research was carried out in the Perm Region in July, August and the beginning of September in 1975-1977, 1994-1996 (the Dobryanka district) and in 2004 (the Ochyor district) with the help of a stationary method. Edible mushrooms in all the types of woods amount to 53 species. The average crop yield of edible mushrooms in the spruce groves is 24.2 kg/ha, in the pinewoods with green moss – 39.7kg/ha, in the birchwoods with motley grass – 51.5 kg/ha.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

УДК 581.193

НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДВУХГОДИЧНЫХ САЖЕНЦЕВ РАЗНЫХ СОРТОВ КРАСНОЙ СМОРОДИНЫ

Л. А. Филатова, Т. Д. Пачина

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Изучались особенности фотосинтетических процессов, определяющих формирование урожая, у молодых саженцев разных сортов красной смородины.

Для полноценного развития садоводства необходимо выращивание таких сортов плодово-ягодных культур, физиолого-биохимические характеристики которых служат гарантом высокой питательной ценности их плодов, содержащих минеральные соли, органические кислоты, витамины, углеводы и т.д.

Широкому распространению ягодных культур в Предуралье способствуют такие их качества, как высокая пластичность, небольшие размеры наземной части, позволяющие укрывать их снегом, скороплодность, урожайность, хорошие вкусовые и лечебные качества плодов (Новые культуры…, 1997).

Наиболее зимостойкой ягодной культурой, способной переносить холодные зимы в Пермском крае, является смородина. По витаминности ягоды черной и красной смородины не уступают плодам цитрусовых, что делает их незаменимыми продуктами питания (Любова, 1956).

Введение в культуру новых сортов диктует необходимость сравнительного изучения их биологических и физиолого-биохимических особенностей и выработки рекомендаций для их выращивания в условиях конкретных регионов. В частности, сотрудники Ботанического сада Пермского университета ведут такие исследования на разных сортах красной смородины, приобретенных в Научно-исследовательском зональном институте садоводства нечерноземной полосы.

В связи с отсутствием характеристик для разведенных черенками растений, а также рекомендаций по выращиванию их в условиях Предуралья, целью нашей работы было изучение наиболее важных физиологических процессов у данной культуры и выявление приоритетных по этим показателям сортов. Были изучены двухгодичные саженцы следующих сортов: Ранняя сладкая, Версальская белая, Голландская розовая, Натали, Натали красная, № 56-16 и № 10. Районированными для Пермской области являются Версальская белая и Голландская розовая.

Изучаемые сорта сравнивались по содержанию зеленых пигментов, определяемых спектрофотометрическим методом. Интенсивность фотосинтеза устанавливалась по Бородулиной, исходя из скорости накопления углерода (Гавриленко, Ладыгина, Хандобина, 1975). Количество устьиц на 1 мм^2 определялось с использованием окулярного и объективного микрометров (Викторов, 1983). Анализы проводились в 3 срока: начало 1-й декады июня (1-й срок), конец 1-й декады июня (2-й срок), середина месяца (3-й срок).

Фотосинтез является одним из главных процессов, определяющих урожай растений. Однако сведений о фотосинтезе плодовых культур в отечественной и иностранной литературе сравнительно немного. Правда, многие процессы ассимиляции углекислоты являются идентичными у всех высших наземных растений. Но одновременно с этим древесным растениям, в частности плодовым культурам, присущи и некоторые специфические особенности.

В разные периоды жизнедеятельности древесных растений положительный углекислотный баланс может сменяться отрицательным, что обуславливает то накопление углерода в тканях, то его расходование (Шишкану, 1985).

На протяжении светового дня также возможны как положительные, так и отрицательные изменения содержания углерода в зависимости от того, какой процесс преобладает: фотосинтез или дыхание. Учитывая наличие у растений периодов дневной депрессии фотосинтеза, мы предварительно определяли суточную динамику содержания углерода с целью выявления времени преобладания его накопления над расходованием. Было установлено, что максимальный положительный баланс приурочен к периоду с 12 до 13 часов. Именно в это время и проводились исследования.

В целом интенсивность фотосинтеза на протяжении июня имела тенденцию к снижению (табл. 1).

Таблица 1

Интенсивность фотосинтеза в листьях красной смородины (мг углерода/дм^2 в час, $M \pm m$)

Название сорта	1-й срок	2-й срок	3-й срок
Ранняя сладкая	28.8 ± 0.49	16.6 ± 0	13.0 ± 0.02
Версальская белая	23.7 ± 2.29	17.0 ± 0.12	12.0 ± 0.12
Голландская розовая	20.5 ± 1.00	16.4 ± 0.29	4.0 ± 0.12
Натали	21.7 ± 0.02	33.0 ± 0.09	17.0 ± 0.07
Натали красная	26.7 ± 1.35	19.2 ± 0	8.0 ± 0.12
№ 56-16	36.6 ± 1.06	17.2 ± 0.09	20.0 ± 0.09
№ 10	29.8 ± 2.06	4.6 ± 0.09	3.0 ± 0.01

При этом лидерами по способности накапливать углерод в начале июня были сорта: Ранняя сладкая, № 56-16 и № 10. Такая способность была ниже у Версальской белой, Голландской розовой и Натали. Однако к концу 1-й декады у Натали эти показатели были выше, чем у других сортов. Наиболее резкое снижение этого показателя наблюдалось у сорта № 10. В середине июня самую высокую интенсивностью фотосинтеза имели сорта Натали и № 56-16, самую низкую – сорт № 10. Довольно резкое снижение ее в эти сроки наблюдалось также у Голландской розовой и Натали красной. У Ранней сладкой и Версальской снижение интенсивности фотосинтеза носило более сглаженный характер.

Полноценность протекания фотосинтетических процессов обеспечивается зелеными пигментами. Поэтому их содержание является важным показателем физиологического состояния растений (Hendry, Houghton, Brown, 1987; Brown, Houghton, Hendry, 1991; Abadia, Abadia, 1993). Однако в наших опытах (табл. 2) не всегда наблюдалось соответствие между интенсивностью фотосинтеза и количеством хлорофилла. Почти у всех сортов к концу 1-й декады июня отмечалось повышение содержания хлорофилла, однако, несмотря на это, произошло снижение уровня фотосинтеза. Как отмечает А.А. Ничипорович (1965), фотосинтез, в силу своей сложности, проявляет зависимость не только от количества пигментов, но и от прочности связи их с белком, активности ферментов, состояния устьиц, водоснабжения и т.д.

Таблица 2

Содержание зеленых пигментов (мг/г сырой массы, $M \pm m$)

Название сорта	1-й срок	2-й срок	3-й срок
Ранняя сладкая	1.06 ± 0.012	1.08 ± 0.004	0.74 ± 0.005
Версальская белая	0.73 ± 0.004	1.34 ± 0.004	0.62 ± 0.004
Голландская розовая	1.01 ± 0.020	1.37 ± 0.004	0.65 ± 0.004
Натали	1.22 ± 0.012	1.62 ± 0.006	1.13 ± 0.006
Натали красная	1.55 ± 0.009	1.54 ± 0.004	1.08 ± 0.009
№ 56-16	1.16 ± 0.015	1.55 ± 0.006	0.79 ± 0.003
№ 10	1.06 ± 0.003	1.83 ± 0.004	1.32 ± 0.004

К середине июня у растений соотношение между содержанием зеленых пигментов и интенсивностью фотосинтеза приобрело характер прямо пропорциональной зависимости. Исключение составили сорта Голландская розовая, Натали красная и № 10, у которых возрастание количества хлорофилла не привело к активации фотосинтеза.

Поступление углекислого газа в клетки регулируют устьица, которые осуществляют также процессы транспирации, являющейся важной составляющей водного режима растений. В свою очередь от водного режима в значительной степени зависит полноценность фотосинтеза. Между разными видами растений существуют различия в количестве устьиц на единицу площади листа, которое колеблется от нескольких десятков до нескольких сотен на 1 мм^2 листовой поверхности (Третьяков, 1998).

В наших опытах были обнаружены различия между сортами по этому показателю (табл. 3). Наибольшее количество устьиц на 1 мм^2 листовой поверхности имеют сорта Ранняя сладкая, Натали, Натали красная, № 56-16 и № 10. Версальская белая и Голландская розовая значительно уступают по этому показателю остальным. Уровень фотосинтеза у этих сортов также был самым низким по сравнению с другими сортами.

Таблица 3

Количество устьиц в листьях красной смородины (на 1 мм^2, M ± m)

Название сорта	Количество устьиц
Ранняя сладкая	234 ± 2.1
Версальская белая	127 ± 2.5
Голландская розовая	134 ± 2.9
Натали	252 ± 2.1
Натали красная	259 ± 2.5
№ 56-16	220 ± 2.9
№ 10	258 ± 2.9

Таким образом, проанализировав физиологические показатели, свидетельствующие о способности изучаемых сортов красной смородины формировать полноценный урожай, мы сделали выводы о несомненных достоинствах Ранней сладкой, Натали, Натали красной, № 56-16 и № 10.

Список литературы

Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. М.: Высшая школа, 1975. 392 с

Викторов Д.П. Малый практикум по физиологии растений. М.: Высшая школа, 1983. 135 с.

Любова К.И. Сорта плодовых и ягодных культур для Пермской области // Материалы 1-й Уральской зон. науч.-практ. конф. по садоводству. Пермь, 1971. 220 с.

Ничипорович А.А. Фотосинтез и вопросы интенсификации сельского хозяйства. М.: Наука, 1965. 223 с.

Новые культуры Уральского сада / Под ред. М.И. Концевого, Л.А. Ежова. Пермь: Звезда, 1997. 345 с.

Третьяков Н.И. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений. М.: Колос, 1998. 640 с.

Шишкану Г.В. Фотосинтез плодовых растений. Кишинев, 1985. 227 с.

Abadia J., *Abadia A.* Iron and Plant Pigments // Iron Chelation in Plants and Soil Microorganisms / Eds. Barton L.L., Hemming B. San Diego, Ca. USA: Acad. Press, 1993. P. 327–344.

Brown S.B., *Houghton J.D., Hendry G.*A.F. Chlorophyll Breakdown // Chlorophylls / Ed. Scheer H. Boca Raton; Ann Arbor, Boston; London: CRC Press, 1991. P. 465–489.

Hendry G.A.F., Houghton J.D., Brown S.B. The Degradation of Chlorophyll, - a Biological Enigma // New Phytol. 1987. Vol. 107. P. 255–302.

Поступила в редакцию 28.03.2006

Some physiological features of seedlings of second year of the different sorts of red currant

L.A. Filatova, T.D. Pachina

Features photosynthetic processes defining shaping the harvest were studied beside young seedlings of the different sorts of red currant.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

УДК 581.1:632.1

ЗАВИСИМОСТЬ СОДЕРЖАНИЯ ВОДОРАСТВОРИМЫХ БЕЛКОВ В ОРГАНАХ ГАЛОФИТОВ ОТ УРОВНЯ ЗАСОЛЕНИЯ ПОЧВЫ

Н. В. Орлова, М. Г. Кусакина, Н. В. Сучкова

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Получены математические зависимости, описывающие влияние уровня засоления и влажности почвы на накопление водорастворимого белка в органах галофитов.

В процессе эволюции у растений выработались различные стратегии адаптации к избытку засоляющих ионов в почве, позволяющие им выжить в неблагоприятных условиях среды (Глаголева, Чулановская, 1992; Bay, Mishra, Jupta, 1992; Flowers, Troke, Yeo, 1977).

Галофиты – экологически, физиологически и биохимически специализированные растения, которые способны нормально функционировать в засоленной среде (Шамсутдинов, Буравцев, 2004).

При адаптации растений к засолению большое значение имеет не только поддержание низких концентраций ионов в цитоплазме и аккумуляция совместимых осмолитов, но и способность клеток активизировать работу целого ряда других генов. Эти гены кодируют регуляторные белки, *LEA*-белки, макромолекулы с функциями шаперонов, убиквинтины, ингибиторы протеаз, АТФазы и переносчики ионов (Кузнецов, Рощупкин, 1994).

Метаболизм азотсодержащих соединений, в первую очередь белков, играет важную роль в общем обмене веществ и в значительной мере определяет продуктивность растений. От уровня синтеза белка в клетке зависит интенсивность роста вегетативных органов. Как отмечает Г.В. Удовенко (1977), снижение содержания белка в условиях засоления может быть обусловлено как лимитированием белкового синтеза со стороны обеспеченности энергией и активированными аминокислотами, так и снижением функциональной активности нуклеиновых кислот. При засолении может изменяться не только количественное содержание белков, но и соотношение их компонентного состава. Наиболее подвержены изменениям водорастворимые белки, которым принадлежит важная защитная роль в клетках растений при засолении корневой среды.

Цель нашей работы – изучить и количественно охарактеризовать влияние уровня засоления и влажности почвы на содержание засоляющих ионов и водорастворимого белка в органах растений, различающихся по механизмам регуляции солевого обмена.

Объекты и методы исследований

В качестве объектов исследования были взяты галофиты, которые произрастают в лесостепном Зауралье: лебеда бородавчатая (*Halimione verricifera* (Bieb.) Aell.), франкения волосистая (*Frankenia hirsuta* L.), полынь селитряная (*Artemisia nitrosa* Web.). Эти виды произрастают на хлоридно-сульфатных солончаках Троицкого учлесхоза (Челябинская область). Отбор проб проводили в фазу начала цветения. Свободный натрий определяли методом пламенной фотометрии, свободный хлор – меркурометрическим методом. Количество водорастворимого белка определяли с помощью амидочерного (Бузун, Джемухадзе, Милешко, 1982). Об уровне засоления почвы судили по концентрации водорастворимых солей в водной вытяжке корнеобитаемого слоя почвы. Математическую обработку данных проводили по Доспехову (1985). Коэффициенты регрессии рассчитывали по стандартной программе «Diasta». Адекватность уравнений оценивали по критерию Фишера.

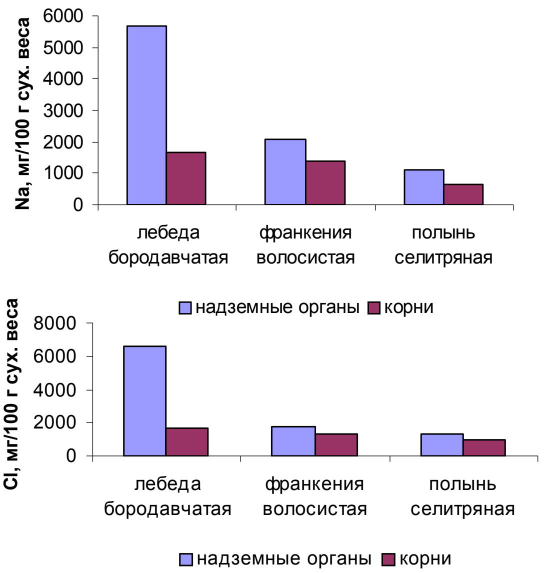
Результаты и обсуждение

Исследуемые галофиты произрастают на почвах с концентрацией водорастворимых солей от 0,5 до 5%. Лебеда бородавчатая и франкения волосистая предпочитают более высокий уровень засоления, по сравнению с полынью селитряной.

На аккумуляцию засоляющих ионов в органах растений оказывают влияние различные факторы: влажность, химизм и уровень засоления корнеобитаемого слоя почвы, а также видовые и физиологические особенности растений.

Исследуемые галофиты, характеризующиеся различными механизмами адаптации к условиям засоления почвы, по-разному накапливают ионы натрия и хлора (рис. 1). Результаты опытов показывают, что наибольшее количество свободного Na^+ накапливает в надземных органах солелокализующий галофит лебеда бородавчатая (5800 мг/100 г сухого веса). Солевыделяющий галофит франкения волосистая, произрастая в условиях высокого уровня засоления почвы, аккумулирует в надземных органах меньше Na^+, чем лебеда (2110 мг/ 100 г сухого веса).

Рис. 1. Содержание свободного Na^+ и Cl^- в органах галофитов



Эти галофиты содержат большое количество солей для создания градиента давления между почвой и растительным организмом (Балнокин, Строганов, 1985). Известно, что эти галофиты могут регулировать в своих органах концентрацию солей путем удаления их из органов с помощью солевых желез.

Соленепроницаемый галофит полынь селитряная отличается меньшим содержанием Na^+ (1130 мг/100 г сухого веса). Приспособительная реакция этого растения направлена на создание преграды для проникновения солей из почвы. Наследственная потребность в солях у соленепроницаемых галофитов невелика, они могут развиваться нормально и без засоления. Высокая сосущая сила данной группы галофитов обусловлена накоплением в клеточном соке большого количества осмотически активных веществ, таких как сахара, органические кислоты и др. (Кафи, Стюарт, Борланд, 2003).

Содержание свободного Cl^- в надземных органах галофитов изменяется в более широком интервале, чем Na^+ (от 6600 до1300 мг/100 г сухого веса). Наибольшая концентрация хлора отмечена у лебеды, а наименьшая – у полыни.

В корнях исследуемых галофитов содержание ионов натрия меньше, чем в надземных органах. Это доказано с помощью дисперсионного метода анализа с применением НСР (наименьшей существенной разницы). НСР составляет для галофитов 216–300 мг/100 г сухого веса.

В корнях лебеды и франкении содержание ионов Cl^- меньше, чем в надземных органах. Полынь в надземных органах и корнях аккумулирует почти одинаковое количество хлора.

Кроме содержания засоляющих ионов в органах исследуемых галофитов было также определено количество водорастворимых белков (альбуминов). Полученные результаты показывают, что у лебеды и франкении содержание белка выше, чем у полыни (рис. 2).

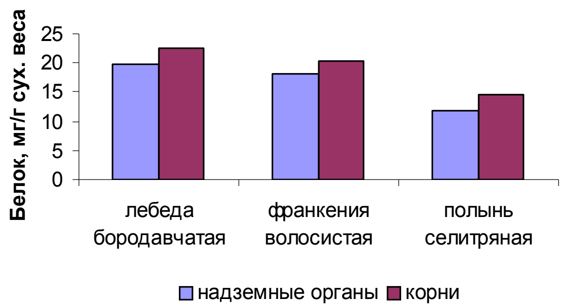


Рис. 2. Содержание водорастворимого белка в органах галофитов

Применение регрессионного анализа позволило математически описать влияние уровня засоления корнеобитаемого слоя на содержание водорастворимого белка в органах растений (таблица).

Вид	Члены регрессии
Франкения волосистая	$y_1=13{,}9+1{,}17x_1+0{,}027x_2$ $y_2=17+1{,}33x_1$
Полынь селитряная	$y_1=0{,}16+3{,}36x_1+0{,}10x_2$ $y_2=9{,}23=2{,}83x_1$

Примечание: y_1 – содержание белка в надземных органах, мг/г сухого веса;
y_2 – содержание белка в корнях, мг/г сухого веса;
x_1 – концентрация водорастворимых солей в почве, %;
x_2 – полевая влажность.

Получена двухфакторная количественная зависимость, описывающая влияние концентрации водорастворимых солей и влажности почвы на содержание белка в надземных органах франкении и полыни.

У солевыделяющего галофита франкении волосистой полученная математическая зависимость свидетельствует, что повышение уровня засоления корнеобитаемого слоя почвы от 1 до 4,5% при полевой влажности 40–60% способствует накоплению белка в надземных органах этого вида с 16,2 до 20,8 мг/г сухого веса (рис. 3).

У соленепроницаемого галофита полыни селитряной увеличение концентрации водорастворимых солей в почве от 0,5 до 3% при полевой влажности 40–60% стимулирует накопление белка с 5,7 до 17,5 мг/г сухого веса. Это, вероятно, является одной из защитно-приспособительных реакций полыни к действию засоляющих ионов. Водорастворимые белки повышают устойчивость протоплазмы. Благодаря своим гидрофильным свойствам они способствуют повышению водоудерживающей способности клеток и связыванию воды в них.

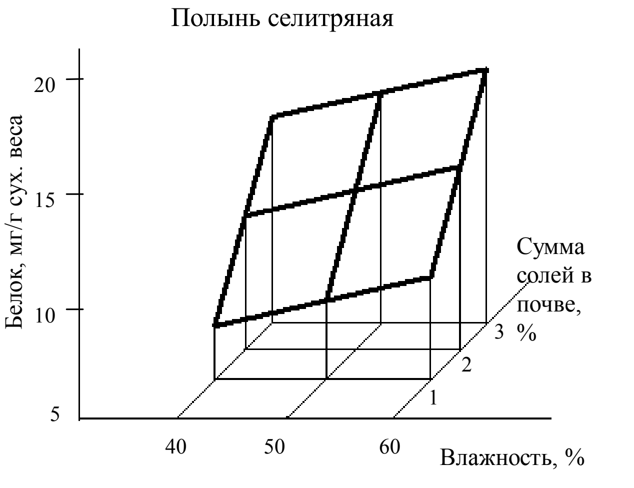
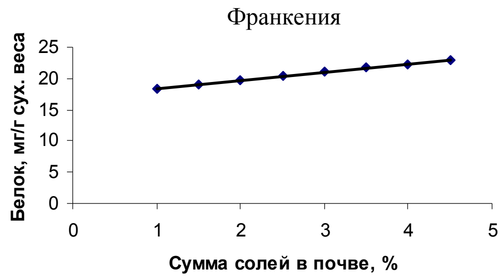


Рис. 3. Зависимость содержания водорастворимого белка в надземных органах галофитов от уровня засоления и влажности почвы

Анализ математической зависимости показывает, что при увеличении концентрации солей в почве на каждый 1% количество водорастворимого белка в надземных органах у франкении повышается на 1,2 мг/г сухого веса, а у полыни – на 3,4 мг/г сухого веса. Повышение влажности почвы на каждые 10% вызывает увеличение белка у франкении на 0,3, у полыни на 1,0 мг/г сухого веса.

Для изученных галофитов получены однофакторные достоверные зависимости содержания в корнях водорастворимого белка от уровня засоления почвы (таблица).



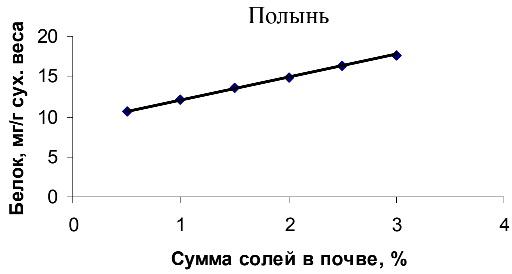


Рис. 4. Зависимость содержания белка в корнях галофитов от уровня засоления почвы

Увеличение концентрации водорастворимых солей в почве способствует накоплению белка в корнях франкении от 18,3 до 23 мг/г сухого веса и полыни от 10,6 до 17,7 мг/г сухого веса (рис. 4).

Список литературы

Балнокин Ю.В., Строгонов Б.А. Солевой обмен и проблема солеустойчивости растений // Новые направления в физиологии растений. М.: Наука, 1985. С. 199–213.

Бузун Т.А., Джемухадзе К.М., Милешко Л.Ф. Определение белка в растениях с помощью амидочерного // Физиол. растений. 1982. Т. 29, вып.1. С. 198.

Глаголева Т.А., Чулановская М.В. Фотосинтетический метаболизм растений семейства *Chenopodiaceae* аридных засоленных территорий // Физиол. растений. 1992. Т. 39, вып. 4. С. 671–679.

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.

Кафи М., Стюарт В.С., Борланд А.М. Содержание углеводов и пролина в листьях, корнях и апексах сортов пшеницы, устойчивых и чувствительных к засолению // Физиол. растений. 2003. Т. 50, № 2. С. 174.

Кузнецов В.В., Рощупкин Б.В. Стрессовый ответ клеток *Nicotiana sylvestris* L. на засоление и высокую температуру// Физиол. растений. 1994. Т. 41, № 4. С. 566–572.

Удовенко Г.В. Солеустойчивость культурных растений. Л.: Колос, 1977. 216 с.

Шамсутдинов Н.З., Буравцев Н.В. Биотическая мелиорация засоленных земель с использованием экологически специализированных видов растений. // Сохраним планету Земля: Доклады междунар. эколог. форума. СПб., 2004. С. 309–312.

Bay N.D., Mishra D.R., Jupta R.K. Mechanism of salt tolerance in rice in relation to sodium, potassium and polyamine content// Indian. J. Agr. Biochem. 1992. V. 5. № 1–2. P. 51–55.

Flowers T.J., Troke P.F., Yeo A.R. The mechanism of salt tolerance in halophytes // Annual Rev. Plant Physiol. 1977. Vol. 28. P. 89–121.

Поступила в редакцию 16.05.2006

Dependence of contain of water-soluble protein in organs halophytes from soil salinity

N.V. Orlova, M.G. Kusakina, N.V. Suchkova

There are the mathematical dependences of the influence of level of soil salinity and humidity of soil upon the water-soluble albumen contain in organs halophytes.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 **Биология** **Вып. 5 (10)**

УДК 581.1:632.1

СОДЕРЖАНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ ФОСФОРА У ГАЛОФИТОВ С РАЗЛИЧНЫМИ МЕХАНИЗМАМИ РЕГУЛЯЦИИ СОЛЕВОГО ОБМЕНА

М. Г. Кусакина, Н. В. Орлова, Т. В. Ошева

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Установлено, что галофиты, имеющие разные механизмы адаптации к засолению почвы, характеризуются более существенными различиями в содержании кислоторастворимых органических фосфатов по сравнению с фосфолипидами и фосфопротеинами.

Необходимым условием сохранения и рационального использования растительных ресурсов является всестороннее изучение флоры и растительности определенных регионов, поэтому исследования, посвященные изучению особенностей развития растений на засоленных почвах, являются актуальными.

Эколого-физиологическими исследованиями можно выявить солеустойчивые формы с широким диапазоном галотолерантности. Мировой генофонд галофитов насчитывает 2500 видов (Aronson, 1989). В пределах Центральной Азии имеется 700 видов галофитов и в Российской Федерации – 512 видов (Шамсутдинов, Савченко, Шамсутдинов, 2000).

Галофиты неоднородны по своим экологическим, физиолого-биохимическим свойствам и хозяйственно-полезным характеристикам. Они отличаются по степени солеустойчивости, по-разному реагируют на механический состав и степень увлажнения почвы. Как кормовые растения они различаются по продуктивности, питательной ценности. Растительные ресурсы галофитов природной флоры используются для освоения в культуре для получения лекарственного и масличного сырья, а также в качестве растений-биомелиораторов (Шамсутдинов, Савченко, Шамсутдинов, 2000).

По данным Института мировых ресурсов (США), более 200 млн. га земель в мире орошается, из них 25–40% подвержены засолению. В связи с этим необходима разработка новых стратегий по использованию засоленных почв на локальном и глобальном уровнях. Как отмечает J. Aronson (1989), именно галофиты являются тем ресурсом, с помощью которого можно решить данную проблему.

Способность галофитов к формированию относительно высокорослых, разветвленных надземных органов обеспечивает испарение большого количества воды, снижение уровня грунтовых вод, уменьшение концентрации солей в верхних горизонтах почвы. Это способствует восстановлению засоленных земель, созданию на их месте высокопродуктивных фитоценозов (Шамсутдинов, Буравцев, 2004).

В устойчивости растений к засолению большое значение принадлежит фосфорным соединениям, которые играют важную роль в энергетике клетки и регуляции метаболических процессов.

Цель нашей работы – изучение особенностей фракционного состава фосфорных соединений у галофитов с разными механизмами приспособления к действию засоляющих ионов.

Объекты и методы исследования

В качестве объектов исследования были выбраны растения естественных экосистем, произрастающие на засоленных почвах в Троицком учлесхозе Челябинской области и отличающиеся по механизмам регуляции солевого обмена: соленакапливающий галофит *Suaeda prostrata* Pall – сведа распростертая, соленепроницаемый галофит *Artemisia rubestris* L. – полынь скальная и солевыделяющий галофит *Limonium caspium* (Willd.) Gams – кермек каспийский.

Растения были взяты в фазу вегетации и фазу цветения. Органы растений фиксировали в сушильном шкафу при t = 105°C в течение 30 мин, а затем досушивали до воздушно-сухого состояния в термостате при t = 60°C.

Фракционирование фосфорных соединений проводили по методу Ogur, Rosen (Ермаков и др., 1987). Кислоторастворимую фракцию фосфорных соединений извлекали 10% трихлоруксусной кислотой, липоидный фосфор – путем его экстрагирования из навески смесью спирта и эфира (3:1) и смесью спирта и хлороформа (1:1), нуклеиновый фосфор извлекали 1н. раствором хлорной кислоты, а фосфопротеины – 2н. раствором едкого натра. Количество фосфора различных фракций определяли по интенсивности окрашивания с помощью ФЭКа. Повторность опытов трехкратная. Статистическую обработку данных проводили по Б.А. Доспехову (1985).

Результаты и обсуждение

Фосфор является вторым важным для питания растений элементом после азота. Фосфаты играют ключевую роль: они служат структурными элементами фитина, фосфолипидов, нуклеиновых кислот. Для фосфора характерна способность к образованию самых разнообразных типов связей с малым и большим энергетическим потенциалом и внутренняя нестабильность связей, облегчающая обмен. Свободные ионы фосфора участвуют в общей регулирующей деятельности ионов.

Результаты проведенных нами опытов по фракционированию фосфорных соединений показали, что представители различных по регуляции солевого обмена групп галофитов в большей степени отличаются содержанием кислоторастворимого органического фосфора. В эту фракцию входят АТФ, АДФ, фосфопировиноградная кислота, фосфорные эфиры сахаров и другие соединения, принимающие участие в энергетическом обмене растений, синтезе углеводов и других биохимических процессах.

Процессы фосфорилирования занимают особое место в жизнедеятельности растений в условиях засоления. Благодаря реакциям фосфорилирования, ведущим к возникновению богатых энергией связей, оказывается возможным использование для работы клеток энергии, освобождающейся при дыхании или поглощаемой при фотосинтезе (Кузнецов, Рощупкин, 1994).

Как показали наши исследования, более высоким уровнем кислоторастворимых фосфатов в надземных органах характеризовался соленепроницаемый галофит полынь скальная. Наличие таких фосфатов способствует улучшению энергообеспеченности данного вида, что имеет важное адаптивное значение в условиях засоления. Так же, как гликофиты, представители этой группы галофитов стремятся снизить накопление засоляющих ионов. Корни у них выполняют барьерную функцию, обеспечивая относительно постоянное содержание ионов натрия в листьях при возрастании уровня внешнего засоления (таблица).

Содержание различных форм фосфорных соединений в надземных органах растений (γ на 1 г сухой массы)

Фаза развития растений	Сведа распростертая	Полынь скальная	Кермек каспийский
Кислоторастворимый органический фосфор			
Вегетация	6403.3 ± 131.5	7441.7 ± 246.0	6765.0 ± 92.4
Цветение	3680.0 ± 130.0	6073.3 ± 182.1	5857.3 ± 124.6
Липоидный фосфор			
Вегетация	723.3 ± 11.7	873.3 ± 10.2	672.0 ± 30.4
Цветение	585.0 ± 23.7	313.0 ± 17.6	215.1± 5.0
Нуклеиновый фосфор			
Вегетация	1642.1 ± 29.2	1283.0 ± 39.4	1179.2 ± 25.2
Цветение	1471.2 ± 39.1	504.2 ± 11.0	433.3 ± 14.9
Фосфопротеиновый фосфор			
Вегетация	1863.1 ± 61.7	2163.2 ± 40.2	1858.3 ± 98.6
Цветение	1356.3 ± 31.3	1204.2 ± 61.5	1154.2 ± 25.1

Из исследуемых видов меньшее содержание фосфора этой фракции в надземных органах имеет соленакапливающий галофит сведа распростертая. Представители этой группы, растущие на почвах с высоким содержанием солей, обладают специфическими особенностями, позволяющими им выживать в условиях засоления. К таким особенностям относится прежде всего способность аккумулировать высокие концентрации ионов в вакуолях клеток надземных органов, благодаря чему поддерживается высокое осмотическое давление вакуолярного сока и обеспечивается поступление воды в растение, затрудненное при засолении почв (Flowers, Troke, Yeo, 1977).

Транспорт и концентрирование ионов в вакуолях осуществляется, по-видимому, по апопласту при участии пиноцитозных инвагинаций и мультивезикулярных тел, минуя цитоплазму (Куркова, Балнокин, 1994). Аккумуляция избытка засоляющих ионов в центральной вакуоли, а также в мелких цитоплазматических вакуолях, как отмечают Е.Б. Куркова, Л.Г. Калинкина, О.К. Бабурина (1992), предотвращает неблагоприятное действие высоких концентраций солей на ферментные системы цитоплазмы и органелл галофитов.

Изучение динамики кислоторастворимых органических фосфатов показало, что большее содержание фосфора этой фракции у всех исследуемых видов наблюдалось в фазу вегетации, чем в фазу цветения. Обеспечение растений энергетически богатыми фосфорными соединениями на ранних этапах развития является необходимым условием их дальнейшего нормального развития и высокой продуктивности. Уменьшение фосфорных соединений у растений в фазу цветения может быть следствием их усиленного потребления.

Фосфор как неотъемлемый компонент входит в состав таких соединений, как фосфолипиды. Как показали наши опыты, у исследуемых галофитов содержание фосфолипидов в фазу вегетации было выше, чем в фазу цветения. Большим уровнем фосфолипидов характеризовалась полынь скальная. Меньшее содержание липоидного фосфора обнаружено у солевыделяющего галофита кермека каспийского.

Как отмечают Ю.В. Балнокин и Б.П. Строгонов (1985), снижение фосфолипидов при высоких концентрациях солей влияет на проницаемость клеточных мембран.

Фосфаты являются составной частью не только низко-, но и высокомолекулярных соединений, таких как нуклеиновые кислоты и белки.

В литературе имеются противоречивые данные о влиянии засоляющих ионов на содержание нуклеиновых кислот. Так, Г.В. Удовенко и Л.А. Чудинова (1986) отмечают, что у гликофитов в условиях засоления содержание одного из важнейших фосфорорганических соединений – ДНК изменяется в меньшей степени, чем РНК, однако функциональная активность ДНК снижается. В опытах И.Н. Сагдуллаева (1985) установлено увеличение количества нуклеиновых кислот при засолении субстрата.

Наши исследования показали, что большее содержание фосфора этой фракции у соленакапливающего галофита сведы. У кермека и полыни при переходе к цветению количество нуклеинового фосфора значительно снизилось.

Не установлено различий в содержании фосфопротеинов у сведы и кермека. Более высокий уровень фосфора этой фракции отмечен у соленепроницаемого галофита полыни скальной.

При формировании общих систем устойчивости клеток к засолению и высокой температуре важным является процесс фосфорилирования белков, выполняющий регуляторную роль в ответ на стрессовые воздействия (Krishan, Pueppke, 1987; Ras, Fluhr, 1993).

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что накопление различных форм фосфатов является одной из защитно-приспособительных реакций растений, которые, наряду с другими физиолого-биохимическими особенностями, обеспечивают устойчивость представителей различных экологических групп к засолению среды.

Список литературы

Балнокин Ю.В. и др. Структурно-функциональное состояние тилакоидов у галофита *Suaeda altissima* в норме и при нарушении водно-солевого режима под действием экстремально высоких концентраций NaCl // Физиол. растений. 2004. Т. 51, № 6. С. 905–912.

Балнокин Ю.В., Строгонов Б.П. Солевой обмен и проблема солеустойчивости растений // Новые направления в физиологии растений. М.: Наука, 1985. С. 199–213.

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.

Ермаков А.И. и др. Методы биохимического исследования растений. Л.: Агрохимиздат, 1987. 315 с.

Кузнецов В.В., Рощупкин Б.В. Стрессорный ответ клеток *Nicotiana sylvestris* L. на засоление и высокую температуру // Физиол. растений. 1994. Т. 41, № 4. С. 566–572.

Куркова Е.Б., Балнокин Ю.В. Пиноцитоз и его возможная роль в транспорте ионов в клетках соленакапливающих органов галофитов // Физиол. растений. 1994. Т. 41, № 4. С. 578–582.

Куркова Е.Б., Калинкина Л.Г., Бабурина О. К. Ответные реакции *Seidlitzia rosmarinus* на солевой стресс // Изв. АН. Сер. биол. 2002. № 3. С. 277–285.

Сагдуллаев И.Н. Влияние засоления на содержание фосфорных соединений в листьях хлопчатника // Влияние внешних факторов на физиолого-биохимические показатели хлопчатника. Ташкент, 1985. С. 49–51.

Удовенко Г.В., Чудинова Л.А. Влияние засоления среды на изменение активности РНК-азы и ДНК-азы у растений разного уровня солеустойчивости // Физиол. растений. 1986. Т. 33, № 5. С. 1166–1172.

Шамсутдинов Н.З., Буравцев Н.В. Биотическая мелиорация засоленных земель с использованием экологически специализированных видов растений. // Сохраним планету Земля: Доклады междунар. эколог. форума. СПб., 2004. С. 309–312.

Шамсутдинов З.Ш., Савченко И.В., Шамсутдинов Н.З. Галофиты России, их экологическая оценка и использование. М.: Эдель-М, 2000. 399 с.

Aronson J. Haloph. A date base of salt tolerant plants of the World // Office of arid studies the university of Arisona Tucson, 1989. 77 p.

Flowers T.J., Troke P.F., Yeo A.R. The mechanism of salt tolerance in halophytes // Ann. Rev. plant physiol. 1977. Vol. 28. P. 89–121.

Krishan H.B., Pueppke S.G. Heat shock triggers rapid protein phosphorilation in soybean seedling // Biochim. and biophys. research. commun. 1987. Vol. 148, № 2. P. 762.

Ras V., Fluhr R. Ethylene signal in transduced via protein phosphorylation events in plants // Plant cell. 1993. Vol. 5, № 5. P. 523.

Поступила в редакцию 21.03.2006

The content of different forms of phosphorus in halophytes wich different mexanisms of regulation of salting metabolism

M.G. Kusakina, N.V. Orlova, T.V. Osheva

It was established, that halophytes which different mechanisms of adaptation to salinity, are characterized by more significant deviations in content acid-soluble organic phosphorus which phospholipides and phosphoproteins.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

Зоология

УДК 591.5

К ИСПОЛЬЗОВАНИЮ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ В ИХТИОЛОГИИ

С. А. Мандрица

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Сравниваются изменения результатов различных способов описания формы тела рыб при методически разном определении положения меток на теле рыб и отклонении от ортогональности между осью фотосъемки и плоскостью размещения рыб. Указана степень допустимых неточностей при получении двумерных образов трехмерных объектов и определении на них положения меток при дальнейшем изучении их с помощью методов традиционной и геометрической морфометрии.

Привлекательность и ценность методов геометрической морфометрии в биологических исследованиях в настоящее время не вызывает ни у кого сомнения и подтверждается большим числом публикаций в этой области (Adams, Rohlf, Slice, 2004). Однако высокая стоимость аппаратуры для качественного прямого оцифровывания объектов в трех измерениях значительно сдерживает массовое развития этого направления, и, как следствие, большинство публикаций содержат результаты изучения только двухмерных образов трехмерных организмов. Рыбы как объект подобных исследований не являются исключением. Традиционно для изучения строения формы тела рыб используются и свежие, и фиксированные объекты, что приводит к частичной несопоставимости получаемых результатов. Кроме того, при консервации рыб для последующего морфометрического исследования зачастую не удается сохранить недеформированными естественные пропорции их тела (например, из-за специфики формы емкостей, используемых для консервации и хранения рыб, или квалификации коллектора). В то же время несовпадение результатов традиционной морфометрии может быть следствием того, что ихтиологи не всегда точно указывают, как проводилось измерение признаков: между соответствующими точками на трехмерном объекте, между проекциями этих же точек на воображаемую медианную сагиттальную плоскость или между точками, лежащими на пересечении перпендикуляров от реальных точек к воображаемой средней линии тела. Дополнительные проблемы возникают при сравнении пластических признаков молоди и взрослых особей одного вида: как правило, измерение признаков у личинок и мальков длиной до 3–4 см осуществляется с помощью микроскопов с широким полем зрения и получаемые при этом признаки – почти всегда результат их двухмерной проекции. Таким образом, если оценивать использование двухмерных цифровых образов рыб как единого в будущем стандарта для измерения пластических признаков рыб любого размера с максимально возможным приближением к их гомологам в традиционной морфометрии, то одним из методически самых важных является вопрос о степени допустимых деформаций тела рыб при их фиксации и хранении и о стандартах получения их цифровых образов. Естественно, что при такой постановке проблемы особый интерес представляет сравнение чувствительности описания формы через традиционные пластические признаки и совокупную форму объектов, задаваемых набором двумерных координат меток, к отклонениям от ортогональности между осью фотосъемки и плоскостью размещения рыб при получении их образов и к неточностям в определении положения меток. Очевидно, что в этом случае мы ограничиваемся лишь изучением результатов геометрической морфометрии, основанной на исследовании формы только через координаты меток на образах тел рыб, а остальные направления, например изучение контуров, здесь не рассматриваются.

В доступной мне литературе, касающейся использования методов геометрической морфометрии в ихтиологии, далеко не всегда точно указано, на свежих или фиксированных объектах проводилось исследование. Кроме того, недостаточно полно описывалась процедура пространственной ориентации тела рыб относительно фотоаппарата, с помощью цифровых моделей которого в настоящее время и осуществляется получение двумерных изображений тел рыб или их частей. В редких случаях лишь говорилось, что исследователи старались добиться максимальной ортогональности между осью фотосъемки и боковой поверхностью тела рыбы, не детализируя того, что подразумевалось под боковой поверхностью: буквально боковая поверхность, или медианная сагиттальная плоскость тела, или плоскость, на которой лежала рыба. Сходные проблемы возникают и при использовании сканеров для получения цифровых образов небольших, относительно плоских объектов, в ихтиологии – обычно костей, реже – рыб (Parsons, Robinson, Hrbek, 2003). В данной статье на примере нескольких модельных ситуаций сделана попытка частично восполнить имеющийся пробел в эмпирических оценках того, насколько чувствительны методы, основанные на анализе формы тела рыб по их цифровым образам, к отклонениям от ортогональности между осью фотосъемки и плоскостью размещения рыб при получении двумерных образов изучаемых трехмерных объектов.

Материал и методы

Учитывая хорошо известный факт, что непредсказуемость деформаций формы тела рыб в результате их фиксации и последующего хранения значительно выше, чем у свежих рыб, в данном исследовании использованы только фиксированные и хранившиеся в 10% формалине особи трех видов рыб с разной степенью деформации их тела (табл. 1).

Для выявления влияния на полученные результаты величины углового отклонения плоскости расположения рыб от вертикали фокусировки фотоаппарата анализировались результаты последовательной угловой деформации только вдоль продольной оси тела рыб, так как очевидно, что при тех же угловых отклонениях в дорзовентральном направлении линейные искажения будут значительно меньше и на данном этапе ими можно пренебречь, хотя изучение последних представляет самостоятельный интерес – достаточно вспомнить зависимость дорзовентральной деформации тела рыб от разной степени наполнения их пищеварительного тракта.

Сбор анализируемых данных проводился следующим образом. Фотоаппарат закреплялся на штативе с максимально доступным приближением оси фотосъемки к вертикали относительно плоскости размещения рыб, для чего использовались уровни на штативе и строительный уровень для подгонки плоскости размещения рыб к горизонтали. Такая исходная взаимная ориентация оси фотосъемки и плоскости нахождения рыб принималась за 0. В качестве максимального отклонения от нулевого угла использовалось отклонение в 10°, так как именно оно примерно соответствует диапазону отклонений, вызываемому разницей в толщине передней и задней частей тела изученных видов рыб, и вряд ли будет превышено как результат случайной ошибки при съемке с рук. Каждая особь фотографировалась с максимальным разрешением цифровым фотоаппаратом Canon A620 при исходной ориентации, соответствующей углу в 0°, и затем при последовательном увеличении угла отклонения от исходного состояния (см. табл. 1). Фокусное расстояние выбиралось так, чтобы длина рыбы занимала 60–80% длины кадра с симметрично равными расстояниями от рыбы до боковых границ кадра.

Таблица 1

Характеристика изученного материала

Вид	Место и дата лова	Относительная степень деформации тела	Число экземпляров	Длина тела, мм (вариант длины тела)	Угловые отклонения от ортогональности при получении образов, градусы
Европейский хариус, *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758)	Р. Березовая, 12–18.08.2005	средняя	33	117.6±1.51 / 99.9-140.5 (Lsm)	0, 5, 10
Речной гольян, *Phoxinus phoxinus*, (Linneaus, 1758)	Р. Березовая, 12–18.08.2005	слабая	106	63.3±1.74 / 25.6-97.9 (SL)	0, 10
Головешка-ротан, *Perccottus glenii* Dybowski, 1877	Озеро в микрорайоне Юбилейный г. Перми, 8.11.2005	очень слабая	20	32.4±0.62 / 28.3-38.6 (SL)	0, 3, 6, 10

Примечание. Под ортогональностью здесь и далее подразумевается прямой угол между осью фокусировки фотоаппарата и плоскостью расположения рыб. В числителе – среднее арифметическое и ошибка репрезентативности, в знаменателе – наименьшее и наибольшее значения длины тела рыб. SL – длина тела от передней точки головы до основания средних лучей хвостового плавника, Lsm – длина тела от передней точки головы до конца средних лучей хвостового плавника.

Для разносторонней оценки результатов эксперимента анализировались межвыборочные различия не только с помощью критериев, используемых в геометрической морфометрии, но и с помощью набора традиционных пластических признаков. Оба набора признаков были получены и в последующем сравнены с использованием программ TpsUtil, TpsDig, TpsRegr (Rolhf, 2004, 2005a,b) и

CoordGen6f, TmorphGen6c и TwoGroup6h из блока программ IMP (Sheets, 2003a,b, 2005), а также универсальных программ для статистической обработки данных: Stadia 6.0, Statistica 6.0 и SPSS 12.0. В качестве алгоритма выравнивания использовалось наложение Прокруста (Rolhf, 1990, 1996, 1999).

Чтобы учесть влияние на конечные результаты случайности в выборе оператором положения меток на теле рыб, для двух видов (европейского хариуса и головешки-ротана) были также изучены данные на основе повторного (с интервалом в 5 дней) нанесения меток на образы, полученные при нулевом отклонении от ортогональности при фотосъемке. Это особенно актуально для рыб, так как многие метки, выделяемые на их теле, относятся ко второму типу (Bookstein, 1990; Slice, Bookstein, Marcus, Rohlf, 1996; Pavlinov, 2001; MacLeod, 2002), и, следовательно, повторное их выделение часто не полностью соответствует предыдущему. Во всех перечисленных выше вариантах положение меток определялось с первого раза, чем дополнительно моделировалась ситуация не полного тождества в их положении, как это часто бывает при измерении объектов разными исследователями. И в заключение, чтобы снизить эффект субъективного определения положения меток, во всех выборках головешки-ротана и европейского хариуса было проведено дополнительное максимально возможное согласование положения меток с местами их теоретического нахождения.

Так как для большинства анализируемых выборок были характерны распределения, не отклонявшиеся статистически значимо ($p > 0.05$) от нормального, то для их сравнения использовались преимущественно параметрические критерии, но при наличии статистически значимых ($p < 0.05$) отклонений от нормального распределения использовались также и непараметрические тесты. Кроме того, получение зависимых выборок в результате повторных измерений позволило ограничиться сравнением первичных значений признаков, а не их индексов, как это традиционно принято в ихтиологии.

Положение меток на теле рыб показано на рис. 1.

Используемые в традиционной морфометрии рыб пластические признаки не полностью совпадают с промерами, полученными между метками на теле рыб в данном исследовании. При явном подобном несоответствии названия признаков заключены в кавычки.

Результаты и обсуждение

Основные результаты дисперсионных анализов при оценке значимости влияния отклонения от ортогональности между осью фотосъемки и плоскостью, на которой находились особи хариуса и ротана, приведены в табл. 2 и 3, а для речного гольяна – результаты попарного сравнения – в табл. 4. Во всех этих случаях использовались данные с однократным определением положения меток.

Теоретически предсказуемо, что в анализируемой модельной ситуации межвыборочные различия по традиционным пластическим признакам должны быть тем больше, чем дальше находится признак от центра кадра, чем больше угловое отклонение от ортогональности, чем меньше угол между линией промера и продольной осью тела, чем короче промер и чем бóльшая доля промера находится на передней части головы, где ее толщина уменьшается кпереди. В целом эти предположения выполняются для всех трех видов (см. табл. 2, 3, 4), но для европейского хариуса в значительно меньшей степени – статистически высокозначимые эффекты имеются почти по всем признакам, что, вероятно, отражает заметно более высокий уровень исходной деформации особей этого вида, и что, в свою очередь, затруднило методически единообразное размещение меток. Действительно, как это теоретически и предсказывалось, статистическая значимость различий при прочих равных условиях выше для признаков с более толстой части тела рыбы – с головы, и особенно с ее передней части, где имеется заметное уменьшение толщины головы (см. табл. 2, 3, 4).

Почти для всех признаков вероятность эффекта по критерию Пейджа, как правило, выше, чем по критерию Фридмана (см. табл. 2, 3). Это указывает на наличие линейного тренда в величине эффекта по большинству признаков при последовательном увеличении угла отклонения от ортогональности при получении фотографий рыб, что вполне соответствует априорной оценке анализируемой модели. Меньшая вероятность эффекта по многомерному F-критерию (по сравнению с одномерным) в ряде промеров, возможно, отражает наличие некоторой коррелированности изменения величины эффекта между разными парами его уровней (см. табл. 2, 3). После максимально точного исправления положения меток во всех выборках ротана отмеченные выше закономерности проявления эффекта отклонения оси фотосъемки от ортогональности к плоскости размещения рыб в целом подтвердились даже с большей определенностью (табл. 5, см. табл. 2). Однако для хариуса такой же однозначный эффект от исправления положения меток не получен, что, вероятно, связано с наибольшей исходной деформацией тела у его особей (табл. 6, см. табл. 3).

Исправлением положения меток выявлено отсутствие статистической значимости эффекта изменения угла отклонения от ортогональности оси фотосъемки по аффинному компоненту двухмерной формы тела ротана, но не хариуса, что также, возможно, является следствием наибольшей исходной деформации тела у особей последнего (см. табл. 2, 3, 5, 6).

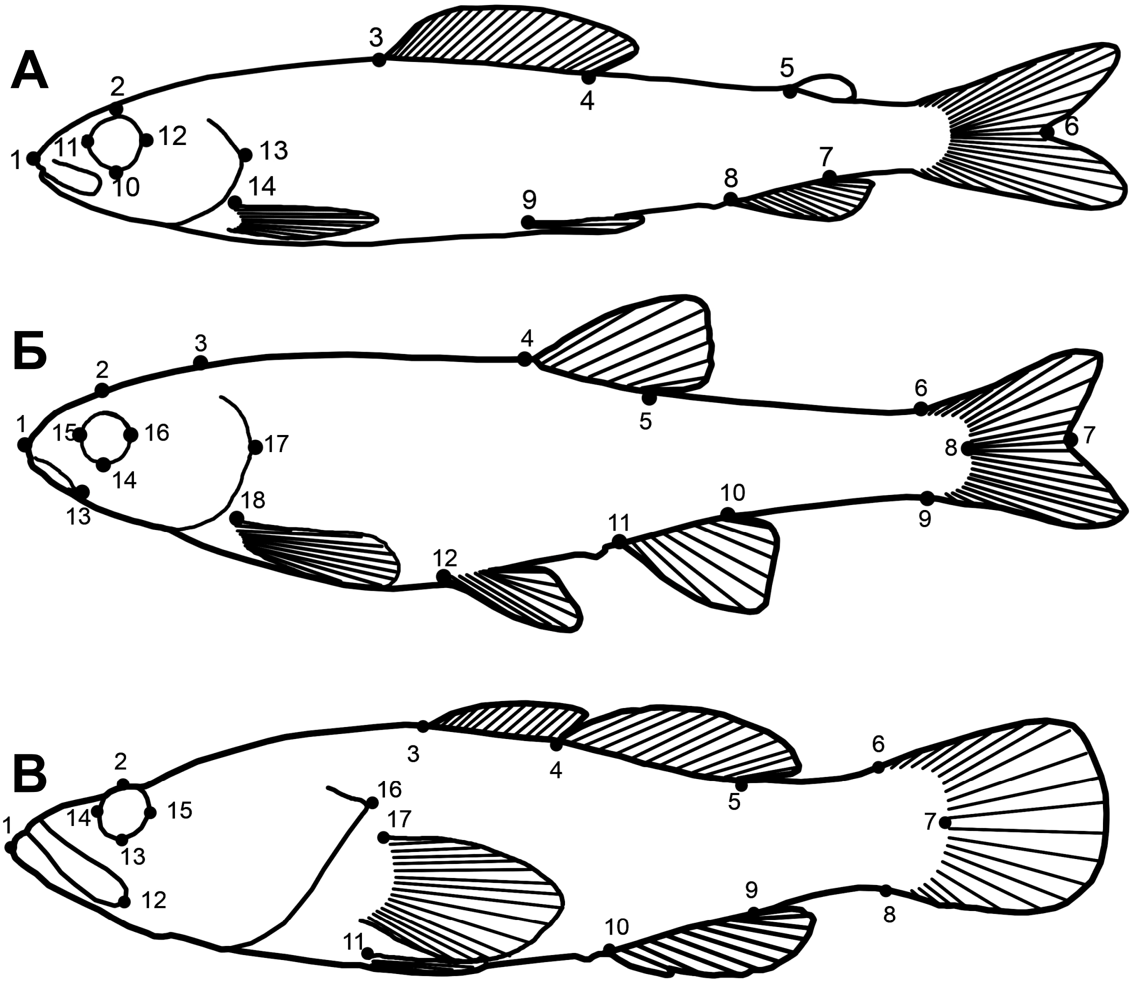


Рис. 1. Положение меток на теле рыб. А – европейский хариус: 1 – на передней точке головы, 2 – на верхней точке глаза, 3 – на основании первого луча спинного плавника, 4 – на основании последнего луча спинного плавника, 5 – у переднего края основания жирового плавника, 6 – на конце средних лучей хвостового плавника, 7 – на основании последнего луча анального плавника, 8 – на основании первого луча анального плавника, 9 – на основании первого луча брюшного плавника, 10 – на нижней точке глаза, 11 – на передней точке глаза, 12 – на задней точке глаза, 13 – на задней точке головы, 14 – на основании первого луча грудного плавника. Б – речной гольян: 2 – на крае головы над верхней точкой глаза, 3 – на задневерхней границе неврокраниума, 6 и 9 – на передневерхней и передненижней границах хвостового плавника, соответственно, 8 – на основании средних лучей хвостового плавника, 13 – на задней точке продольной линии верхней челюсти, положение остальных меток аналогично таковому для европейского хариуса. В – головешка-ротан: 4 – на основании первого луча второго спинного плавника, положение остальных меток аналогично таковому для европейского хариуса и речного гольяна

Таблица 2

Результаты дисперсионного анализа при оценке влияния степени отклонения оси фотосъемки от ортогональности на показатели формы тела головешки-ротана, без исправления положения меток (вероятности нулевых гипотез)

Признак (пара меток, между которыми измерялось расстояние)	Одномерный *F*-критерий	Многомерный *F*-критерий (λ-критерий Уилкса)	Критерий Фридмана	Критерий Пейджа
От передней точки головы до верхней точки глаза (1 – 2)	0.000035*	0.004*	0.0008*	0.0000*
От передней точки головы до передней точки глаза, «длина рыла» (1 – 14)	0.000000*	0.000009*	0.000*	0.000*
От передней до задней точки глаза, горизонтальный диаметр глаза (14 – 15)	0.093	0.171	0.11	0.24
От нижней до верхней точки глаза, вертикальный диаметр глаза (13 – 2)	0.015*	0.060	0.075	0.037*
От задней точки глаза до задней точки головы, заглазничное расстояние (15 – 16)	0.961	0.973	0.77	0.41
От передней точки головы до заднего края средней линии верхней челюсти (1 – 12)	0.026*	0.002*	0.046*	0.08
От передней до задней точки головы (1 – 16)	0.014*	0.107	0.02*	0.0009*
Антедорсальное расстояние (1 – 3)	0.373	0.254	0.029	0.003
Антепекторальное расстояние (1 – 17)	0.001*	0.036*	0.0001*	0.0000*
Антевентральное расстояние (1 – 11)	0.959	0.911	0.35	0.07
Антеанальное расстояние (1 – 10)	0.362	0.293	0.04*	0.012*
Длина основания первого спинного плавника (3 – 4)	0.595	0.619	0.74	0.32
Длина основания второго спинного плавника (4 – 5)	0.091	0.160	0.059	0.004*
Длина основания анального плавника (9 –10)	0.00003*	0.0007*	0.0000*	0.0000*
«Длина хвостового стебля» (8 – 9)	0.006*	0.034*	0.068	0.015*
Расстояние между точками 7 – 8	0.00003*	0.003*	0.0004*	0.0001*
По всем 16 признакам (повторные измерения по фиксированному фактору)		0.0000*		
Регресс двухмерной формы тела по углу отклонения от ортогональности на 0–3–6–10° (в TpsRegr)				
λ-критерий Уилкса	0.0000*			
F-тест Гудалла	0.0000*			
То же, только по аффинному компоненту, λ-критерий Уилкса (повторные измерения по фиксированному фактору)	0.0000*			

Примечание. * – выявлены статистически значимые ($p < 0.05$) эффекты, под углом отклонения от ортогональности понимается отклонение от прямого угла между осью фотосъемки и плоскостью размещения рыб, результаты оценки по аффинному компоненту получены как MANOVA в программе STATISTICA по значениям частных деформаций для аффинного компонента формы.

Таблица 3

Результаты дисперсионного анализа при оценке влияния степени отклонения оси фотосъемки от ортогональности на показатели формы тела европейского хариуса, без исправления положения меток (вероятности нулевых гипотез)

Признак (пара меток, между которыми измерялось расстояние)	Одномерный *F*-критерий	Многомерный F-критерий (λ-критерий Уилкса)	Критерий Фридмана	Критерий Пейджа
От передней точки головы до передней точки глаза, «длина рыла» (1 – 11)	0.0007*	0.0019*	0.0026*	0.0006*
От передней до задней точки глаза (11 – 12)	0.000000*	0.000001*	0.0000*	0.0000*
От нижней до верхней точки глаза (10 – 2)	0.000000*	0.000001*	0.0000*	0.0000*
От задней точки глаза до задней точки головы (12 – 13)	0.804	0.794	0.56	0.45
От передней до задней точки головы (1 – 13)	0.000000*	0.00001*	0.0000*	0.0000*
Антедорсальное расстояние (1 – 3)	0.296	0.342	0.27	0.27
Антепекторальное расстояние (1 – 14)	0.00003*	0.0015*	0.0001*	0.0000*
Антевентральное расстояние (1 – 9)	0.099	0.157	0.15	0.07
Антеанальное расстояние (1 – 8)	0.00001*	0.0002*	0.0001*	0.0000*
Расстояние между метками 1 и 5	0.0001*	0.0015*	0.0005*	0.0000*
Длина основания спинного плавника (3 – 4)	0.000000*	0.00001*	0.0000*	0.0000*
Расстояние V–A (9 – 8)	0.0004*	0.0002*	0.0005*	0.0001*
Расстояние P–V (14 – 9)	0.00001*	0.0002*	0.0003*	0.0000*
Длина основания анального плавника (8 – 7)	0.000002*	0.00005*	0.0001*	0.0000*
По всем 14 признакам (повторные измерения по фиксированному фактору)		0.0000*		
Регресс двухмерной формы тела по углу отклонения от ортогональности: 0–5–10º (в TpsRegr)				
F-тест Гудалла	0.054			
λ-критерий Уилкса	0.0000*			
То же, только по аффинному компоненту, λ-критерий Уилкса (повторные измерения по фиксированному фактору)	0.00001*			

Примечание. Условные обозначения, как в табл. 2.

Таблица 4

Результаты межвыборочных различий при оценке влияния степени отклонения фотосъемки от ортогональности на показатели формы тела речного гольяна, без исправления положения меток

Признак (пара меток, между которыми измерялось расстояние)	Сравниваемые выборки, по углу отклонения от ортогональности					
	10 – 0			0 – 0-повторно		
	Парный *t*-тест Стьюдента		Парный критерий Вилкоксона,	Парный *t*-тест Стьюдента		Парный критерий Вилкоксона,
	t	*p*	*p*	*t*	*p*	*p*
От передней точки головы до передней точки глаза, «длина рыла» (1 – 15) #	-4.75	0.0000*	0.000002*	-3.55	0.0006*	0.001*

Окончание табл. 4

Признак (пара меток, между которыми измерялось расстояние)	Сравниваемые выборки, по углу отклонения от ортогональности					
	10 – 0			0 – 0-повторно		
	Парный t-тест Стьюдента		Парный критерий Вилкоксона, p	Парный t-тест Стьюдента		Парный критерий Вилкоксона, p
	t	p		t	p	
От передней до задней точки глаза, горизонтальный диаметр глаза (15 – 16)	-3.31	0.0013*	0.0005*	5.88	0.0000*	0.000000
От задней точки глаза до задней точки головы, заглазничное расстояние (16 – 17) #	-1.41	0.16	0.008*	-4.41	0.0000*	0.000006
От передней до задней точки головы, длина головы (1 – 17) #	-3.24	0.0016*	0.00001*	-0.43	0.67	0.23
Антедорсальное расстояние (1 – 4) #	-0.53	0.60	0.023*	2.50	0.014*	0.03
Антепекторальное расстояние (1 – 18) #	-3.05	0.003*	0.0002*	2.29	0.03*	0.16
Антевентральное расстояние (1 – 12) #	-1.11	0.27	0.003*	0.45	0.66	0.94
Антеанальное расстояние (1 – 11) #	-0.16	0.88	0.054	0.64	0.52	0.87
Длина основания спинного плавника (4 – 5) #	2.94	0.004*	0.051	-6.34	0.0000*	0.0000*
Расстояние V–A (12 – 11) #	2.15	0.034*	0.218	1.00	0.32	0.30
Расстояние P–V (18 – 12) #	0.75	0.45	0.56	-1.14	0.26	0.20
Длина основания анального плавника (11 – 10) #	1.67	0.099	0.239	0.41	0.69	0.57
«Минимальная высота тела» (6 – 9) #	1.95	0.053	0.25	1.84	0.07	0.08
По всем 13 признакам (повторные измерения по фиксированному фактору), λ-критерий Уилкса, p	0.000*			0.000*		
Оценка различий в двухмерной форме тела по 18 меткам (в программе TwoGroup)						
F-тест Гудалла, p	0.0000*			0.0038*		
То же, только по аффинному компоненту, λ-критерий Уилкса (повторные измерения по фиксированному фактору), p	0.0000*			0.03*		

Примечание. t – величина t-статистики Стьюдента, p – вероятность нулевой гипотезы, # – имеется статистически значимое отклонение распределения исходных значений признаков от нормального закона. Остальные условные обозначения, как в табл. 2.

Таблица 5

Результаты дисперсионного анализа для оценки влияния степени отклонения фотосъемки от ортогональности на показатели формы тела ротана, после исправления положения меток (вероятности нулевых гипотез)

Признак (пара меток, между которыми измерялось расстояние)	Одномерный F-критерий	Многомерный F-критерий (λ-критерий Уилкса)	Критерий Фридмана	Критерий Пейджа
От передней точки головы до верхней точки глаза (1 – 2)	0.000001*	0.000147*	0.0000*	0.0000*
От передней точки головы до передней точки глаза, «длина рыла» (1 – 14)	0.000000*	0.000001*	0.0000*	0.0000*

Окончание табл. 5

Признак (пара меток, между которыми измерялось расстояние)	Одномерный F-критерий	Многомерный F-критерий (λ-критерий Уилкса)	Критерий Фридмана	Критерий Пейджа
От передней до задней точки глаза, горизонтальный диаметр глаза (14 – 15)	0.00008*	0.003*	0.0004*	0.018*
От нижней до верхней точки глаза, вертикальный диаметр глаза (13 – 2)	0.03*	0.07	0.075	0.16
От задней точки глаза до задней точки головы, «заглазничное расстояние» (15 – 16)	0.99	0.97	0.94	0.44
От передней точки головы до заднего края средней линии верхней челюсти (1 – 12)	0.0004*	0.0003*	0.02*	0.108
От передней до задней точки головы (1 – 16)	0.003*	0.04	0.0008*	0.0000*
Антедорсальное расстояние (1 – 3)	0.29	0.23	0.064	0.012*
Антепекторальное расстояние (1 – 17)	0.00005	0.004	0.0000*	0.0000*
Антевентральное расстояние (1 – 11)	0.59	0.61	0.75	0.22
Антеанальное расстояние (1 – 10)	0.28	0.18	0.034*	0.022*
Длина основания ID (3 – 4)	0.82	0.78	0.88	0.45
Длина основания IID (4 – 5)	0.22	0.243	0.91	0.32
Длина основания A (9 –10)	0.122	0.21	0.20	0.12
«Длина хвостового стебля» (8 – 9)	0.63	0.28	0.65	0.50
Расстояние между точками 7 – 8	0.057	0.14	0.26	0.35
По всем 16 признакам (при повторных измерениях по фиксированному фактору)		0.0000*		
Регресс двухмерной формы тела по углу отклонения от ортогональности: 0–3–6–10º (в TpsRegr)				
λ-критерий Уилкса	0.0005*			
F-тест Гудалла	0.0000*			
То же, но только по аффинному компоненту, λ-критерий Уилкса (повторные измерения по фиксированному фактору)	0.72			

Примечание. Условные обозначения, как в табл. 2.

Таблица 6

Результаты дисперсионного анализа при оценкие влияния степени отклонения фотосъемки от ортогональности на величину пластических признаков европейского хариуса, после исправления положения меток (вероятности нулевых гипотез)

Признак (пара меток, между которыми измерялось расстояние)	Одномерный *F*-критерий	Многомерный *F*-критерий (λ-критерий Уилкса)	Критерий Фридмана	Критерий Пейджа
От передней точки головы до передней точки глаза, «длина рыла» (1 – 11)	0.001*	0.000*	0.0005*	0,0000*
От передней до задней точки глаза (11 – 12)	0.000*	0.000*	0.0000*	0,0000*

Окончание табл. 6

Признак (пара меток, между которыми измерялось расстояние)	Одномерный F-критерий	Многомерный F-критерий (λ-критерий Уилкса)	Критерий Фридмана	Критерий Пейджа
От нижней до верхней точки глаза (10 – 2)	0.000*	0.000*	0.0000*	0,0000*
От задней точки глаза до задней точки головы (12 – 13)	0.748	0.774	0.81	0,31
От передней до задней точки головы (1 – 13)	0.000*	0.000*	0.0000*	0,0000*
Антедорсальное расстояние (1 – 3)	0.27	0.39	0.09	0,31
Антепекторальное расстояние (1 – 14)	0.000*	0.002*	0.007*	0,0008*
Антевентральное расстояние (1 – 9)	0.244	0.244	0.044	0,055
Антеанальное расстояние (1 – 8)	0.000*	0.000*	0.0000*	0,0000*
Расстояние между метками (1 – 5)	0.000*	0.000*	0.0005*	0,0000*
Длина основания спинного плавника (3 – 4)	0.000*	0.000*	0.0000*	0,0000*
Расстояние V–A (9 – 8)	0.000*	0.000*	0.0003*	0,0000*
Расстояние P–V (14 – 9)	0.000*	0.000*	0.0004*	0,0001*
Длина основания анального плавника (8 – 7)	0.000*	0.000*	0.0018*	0,0002*
По всем 14 признакам (повторные измерения по фиксированному фактору)		0.0007*		
Регресс двухмерной формы тела по углу отклонения от ортогональности: 0–5–10º (в TpsRegr)				
F-тест Гудалла	0.054			
λ-критерий Уилкса	0.0000*			
То же только по аффинному компоненту, λ-критерий Уилкса (повторные измерения по фиксированному фактору)	0.0000*			

Примечание. Условные обозначения, как в табл. 2.

Для того чтобы более детально определить величину угловых отклонений от ортогональности между осью фотосъемки и плоскостью размещения рыб, приводящих к статистически значимым различиям между выборками, были проведены попарные сравнения анализируемых выборок ротана и хариуса до (табл. 7 и 8) и после исправления положения меток (табл. 9 и 10).

Таблица 7

Результаты межвыборочных различий при оценке влияния степени отклонения фотосъемки от ортогональности на показатели формы тела головешки-ротана, без исправления положения меток (вероятности нулевых гипотез)

Признак (пара меток, между которыми измерялось расстояние)	Сравниваемые выборки по углу отклонения от ортогональности						
	0 – 10	0 – 6	0 – 3	3 – 10	3 – 6	6 –10	0 – 0-повтор
	◊◊						◊
Длина рыла (1–14)	0.000*	0.000*	0.002*	0.003*	0.406*	0.004*	0.87
Горизонтальный диаметр глаза (14–15)	1.00	0.164	0.332	1.00	1.00	1.00	0.66
Вертикальный диаметр глаза (13–2)	0.331	0.032*	0.502	1.00	0.767	1.00	0.84
Длина верхней челюсти (1–12)	0.269	1.00	0.582	1.00	0.097	0.006*	0.75
Заглазничное расстояние (15–16)	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.88
Между метками 1–2	0.002*	0.096	0.553	0.012	1.00	0.063	0.87

Окончание табл. 7

Признак (пара меток, между которыми измерялось расстояние)	Сравниваемые выборки по углу отклонения от ортогональности						
	0 – 10	0 – 6	0 – 3	3 – 10	3 – 6	6 –10	0 – 0-повтор
	◊◊						◊
Длина головы (1–16)	0.069	0.355	0.430	0.521	1.00	1.00	0.87
Антедорсальное расстояние (1–3)	1.00	1.00	1.00	0.262	1.00	1.00	0.84
Антепекторальное расстояние (1–17)	0.020*	0.114	0.052	0.997	1.00	1.00	0.80
Антевентральное расстояние (1–11)	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.92
Антеанальное расстояние (1–10)	1.00	1.00	1.00	0.246	1.00	0.945	0.92
Длина основания первого спинного плавника (3–4)	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.88
Длина основания второго спинного плавника (4–5)	0.126	0.629	0.995	1.00	1.00	1.00	0.72
Длина основания анального плавника (10–9)	0.000*	0.007*	0.012*	1.00	1.00	1.00	0.30
«Длина хвостового стебля» (8–9)	0.044*	0.043*	0.095	1.00	1.00	1.00	0.013*
Между метками 7–8	0.004*	0.009*	0.002*	1.00	1.00	1.00	0.052
Оценка различий в двухмерной форме тела по 17 меткам (в TwoGroup)							
Форма тела по 17 меткам, F-тест Гудалла	7.04E-013*	5.06E-005*	0.041*	0.297	0.999	0.205	0.00012*

Примечание. ◊ – для парного t-критерия Стьюдента, ◊◊ – то же самое с поправкой Бонферрони. Остальные условные обозначения, как в табл. 2.

Таблица 8

Результаты межвыборочных различий при оценке влияния степени отклонения фотосъемки от ортогональности на показатели формы тела европейского хариуса, без исправления положения меток (вероятности нулевых гипотез)

Признак (пара меток, между которыми измерялось расстояние)	Сравниваемые выборки по углу отклонения от ортогональности			
	0 – 10	0 – 5	5 – 10	0 – 0-повтор
	◊◊			◊
От передней точки головы до передней точки глаза, «длина рыла» (1 – 11)	0.002*	0.009*	0.999*	0.005*
От передней до задней точки глаза (11 – 12)	0.000*	0.057	0.000*	0.25
От нижней до верхней точки глаза (10 – 2)	0.0000*	0.003*	0.014*	0.006*
От задней точки глаза до задней точки головы (12–13)	1.00	1.00	1.00	0.16
От передней до задней точки головы (1 – 13)	0.000*	0.001*	0.01*	0.45
Антедорсальное расстояние (1 – 3)	0.961	1.00	0.422	0.76
Антепекторальное расстояние (1 – 14)	0.001*	0.079	0.008*	0.32
Антевентральное расстояние (1 – 9)	0.345	0.176	1.00	0.03
Антеанальное расстояние (1 – 8)	0.000*	0.017*	0.044*	0.14
Антежировое расстояние, (1 – 5)	0.001*	0.057	0.67	0.047*
Длина основания спинного плавника, (3 – 4)	0.000*	0.000*	0.042*	0.000009*
Длина основания анального плавника, (8 – 7)	0.000*	0.001*	0.361	0.008*
Расстояние V–A (9 – 8)	0.000*	0.007*	0.244	0.08
Расстояние V–A (9 – 8)	0.002*	1.00	0.001	0.24
Оценка различий в двухмерной форме тела по 14 меткам (в TwoGroup)				
F-тест Гудалла	0.038*	0.96	0.99	0.96

Примечание. Условные обозначения, как в табл. 7.

Таблица 9

Результаты межвыборочных различий при оценке влияния степени отклонения фотосъемки от ортогональности на показатели формы тела головешки-ротана, после исправления положения меток (вероятности нулевых гипотез)

Признак (пара меток, между которыми измерялось расстояние)	Сравниваемые выборки по углу отклонения от ортогональности						
	0 – 10	0 – 6	0 – 3	3 – 10	3 – 6	6 – 10	0 – 0-повтор
	◊◊						◊
«Длина рыла» (1–14)	0.000*	0.001*	0.124	0.000	0.06	0.000*	0.79
<u>***Горизонтальный диаметр глаза (14–15)***</u>	0.010*	0.08	0.001*	1.00	0.46	1.00	0.70
<u>Вертикальный диаметр глаза (13–2)</u>	1.00	0.05*	0.354	1.00	1.00	1.00	0.92
Длина верхней челюсти (1–12)	0.027*	1.00	0.079	1.00	0.007*	0.003*	0.91
Между метками 1–2	0.001*	0.014*	1.00	0.000*	0.037*	0.12	0.93
Заглазничное расстояние (15–16)	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.96
Длина головы (1–16)	0.031*	0.15	0.047*	0.96	1.00	1.00	0.91
Антедорсальное расстояние (1–3)	1.00	1.00	1.00	0.20	1.00	0.95	0.85
<u>*Антепекторальное расстояние (1–17)*</u>	0.006*	0.07	0.002*	1.00	1.00	0.47	0.85
Антевентральное расстояние (1–11)	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.91
Антеанальное расстояние (1–10)	1.00	1.00	1.00	0.16	1.00	1.00	0.92
Длина основания первого спинного плавника (3–4)	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.99
Длина основания второго спинного плавника (4–5)	1.00	0.26	1.00	1.00	0.82	1.00	0.70
Длина основания анального плавника (10–9)	0.73	1.00	1.00	1.00	1.00	0.23	0.74
«Длина хвостового стебля» (8–9)	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.64	0.59
<u>Между метками 7–8</u>	1.00	0.44	0.13	1.00	1.00	1.00	0.81
Оценка различий в двухмерной форме тела по 17 меткам (в TwoGroup)							
Форма тела по 17 меткам, *F*-тест Гудалла	5.0E-007*	0.62	0.47	0.49	0.99	0.64	0.99
λ-критерий Уилкса по аффинному и не аффинному компонентам вместе (в TpsRegr)	3.5E-005*	0.006*	0.10	0.60	0.16	0.79	0.30
Только по аффинному компоненту, λ-критерий Уилкса (повторные измерения по фиксированному фактору)	0.000*	0.003*	0.0002*	0.0003*	0.02*	0.0003*	0.77

Примечание. Признаки со значимыми (p<0.05) трендами по возрастающим уровням фактора (угол – 0-3-6-10º) выделены следующими шрифтами: жирным подчеркнутым – с линейным, квадратичным и кубическим трендами, подчеркнутым – с квадратичным трендом, курсивом – с кубическим трендом, подчеркнутым курсивом – с линейным и кубическим трендами. Признаки, не выделенные каким-либо шрифтом, не имеют никакого статистически достоверного тренда по возрастающим уровням фактора. Остальные условные обозначения, как в табл. 7.

Таблица 10

Результаты межвыборочных различий при оценке влияния степени отклонения фотосъемки от ортогональности на показатели формы тела европейского хариуса, после исправлении положения меток (вероятности нулевых гипотез)

Признак (пара меток, между которыми измерялось расстояние)	Сравниваемые выборки по углу отклонения от ортогональности			
	0 – 10	0 – 5	5 – 10	0 – 0-повтор
	◊◊			◊
От передней точки головы до передней точки глаза, «длина рыла» (1 – 11)	0.001*	0.013*	1.00	0.000*
От передней до задней точки глаза (11 – 12)	0.000*	0.001*	0.000*	0.001*
От нижней до верхней точки глаза (10 – 2)	0.000*	0.001*	0.000*	0.000*
От задней точки глаза до задней точки головы (12 – 13)	1.00	1.00	1.00	0.057
От передней до задней точки головы (1 – 13)	0.000*	0.003*	0.003*	0.147
Антедорсальное расстояние (1 – 3)	0.686	1.00	0.525	0.737

Окончание табл. 10

Признак (пара меток, между которыми измерялось расстояние)	Сравниваемые выборки, по углу отклонения от ортогональности			
	0 – 10	0 – 5	5 – 10	0 – 0-повтор
	◊◊			◊
Антепекторальное расстояние (1 – 14)	0.001*	0.044*	0.069	0.237
Антевентральное расстояние (1 – 9)	0.631	0.286	1.00	0.057
Антеанальное расстояние (1 – 8)	0.000*	0.004*	0.031*	0.019*
Антежировое расстояние (1 – 5)	0.000*	0.071	0.007*	0.018*
Длина основания спинного плавника (3 – 4)	0.000*	0.002*	0.004*	0.000*
Длина основания анального плавника (8 – 7)	0.000*	0.005*	0.329	0.004*
Расстояние P–V (14 – 9)	0.000*	0.003*	0.669	0.189
Расстояние V–A (9 – 8)	0.000*	0.162	0.003*	0.952
Оценка различий в двухмерной форме тела по 14 меткам (в TwoGroup)				
F-тест Гудалла	0.007*	0.82	0.99	0.82

Примечание. Условные обозначения, как в табл. 7.

Исправление положения меток у ротана сказалось на результатах попарных сравнений следующим образом (см. табл. 7 и 9). Во-первых, статистически значимые различия между выборками наблюдались при почти всех минимальных попарных угловых дистанциях только по трем признакам: длина рыла, длина верхней челюсти и расстояния между метками 1-2, то есть по признакам, в наибольшей степени отражающим влияние сужения передней части головы, что вполне соответствует теории. Во-вторых, признак «горизонтальный диаметр глаза» стал достоверно различаться у пар: 0–3, 0–6, 0–10, что также стало соответствовать теории. В-третьих, исчезли все статистически значимые различия в паре 0 – 0-повтор. В-четвертых, в соответствии с априорной гипотезой уточнилась количественная специфика горизонтального и вертикального диаметров глаза. В-пятых, выявились значимые различия в длине головы в парах 0-3, 0-6 и 0-10 (см. табл. 7 и 9). В-шестых, в геометрической форме тела (включая аффинный и не аффинный компоненты) осталась разница только между угловыми отклонениями от ортогональности от 0 к 10º и от 0 к 6º (только по одному критерию, см. табл. 9). Таким образом, необходимо подчеркнуть, что тщательное определение положения меток на теле рыб, безусловно, является первичной основой достоверности конечных результатов оценки их формы.

Почти полное отсутствие влияния исправления положения меток на результаты оценки формы тела у хариуса (см. табл. 8 и 10) по сравнению с таковым у ротана, вероятно, является следствием того, что особи хариуса были исходно наиболее деформированными среди всех изученных видов.

При сравнении геометрической формы тела (с использованием программы TpsRegr) при отклонении от ортогональности во время фотосъемки на 0 и 10º были установлены статистически значимые ($p < 0.05$) регрессы для следующих частных деформаций: 1y, 2y, 7x, 9x, 11x, 13x. Следовательно, изменения двухмерной формы тела ротана при прямом переходе от формы тела при нулевом угле отклонения от ортогональности при фотосъемке к отклонению на 10º связаны с наличием локализованных и нелокализованных (крупномасштабных) неоднородных компонентов. Включение в регрессионный анализ промежуточных угловых отклонений на 3 и 6º практически не изменило результаты: статистически значимые регрессы были отмечены по следующим частным деформациям: 1y, 2y, 3x, 7x, 9x, 11x и 13x. Отсутствие соответствующих статистически значимых различий в форме тела у ротана по аффинному компоненту (с использованием программы TpsRegr) демонстрирует рис. 2. При меньших угловых отклонениях от ортогональности при фотосъемке статистически значимые ($p < 0.05$) регрессы наблюдаются у меньшего числа и разного набора частных деформаций: при отклонении 0 – 3 – у 1y и 4y, при отклонении 0 – 6 – у 1y и 3x, при отклонении 3 – 6 – у 1x, 3x и UniX, при отклонении 6 – 10 – у 1y, при отклонении 3 – 10 – деформации не выявлены.

Необходимо отметить, что результаты оценки попарных различий в геометрической форме тела ротана только по аффинному компоненту (по двум соответствующим частным деформациям) при разных угловых отклонения от ортогональности фотосъемки (см. табл. 8) с помощью многомерного λ-критерия Уилкса (MANOVA при фиксированном факторе повторных измерений) заметно отличаются от таковых по регрессу на отдельных частных деформациях (полученных в программе TpsRegr и приведенных выше). Возможно, первый из этих двух методов более адекватен, так как учитывает обе частные деформации одновременно.

Изменения в форме тела у ротана (оцененные разными способами) при последовательном увеличении угла отклонения от ортогональности при фотосъемке, как правило, не линейны (см. табл. 8), что соответствует общим теоретическим предположениям и, возможно, отражает специфику изученных пластических признаков.

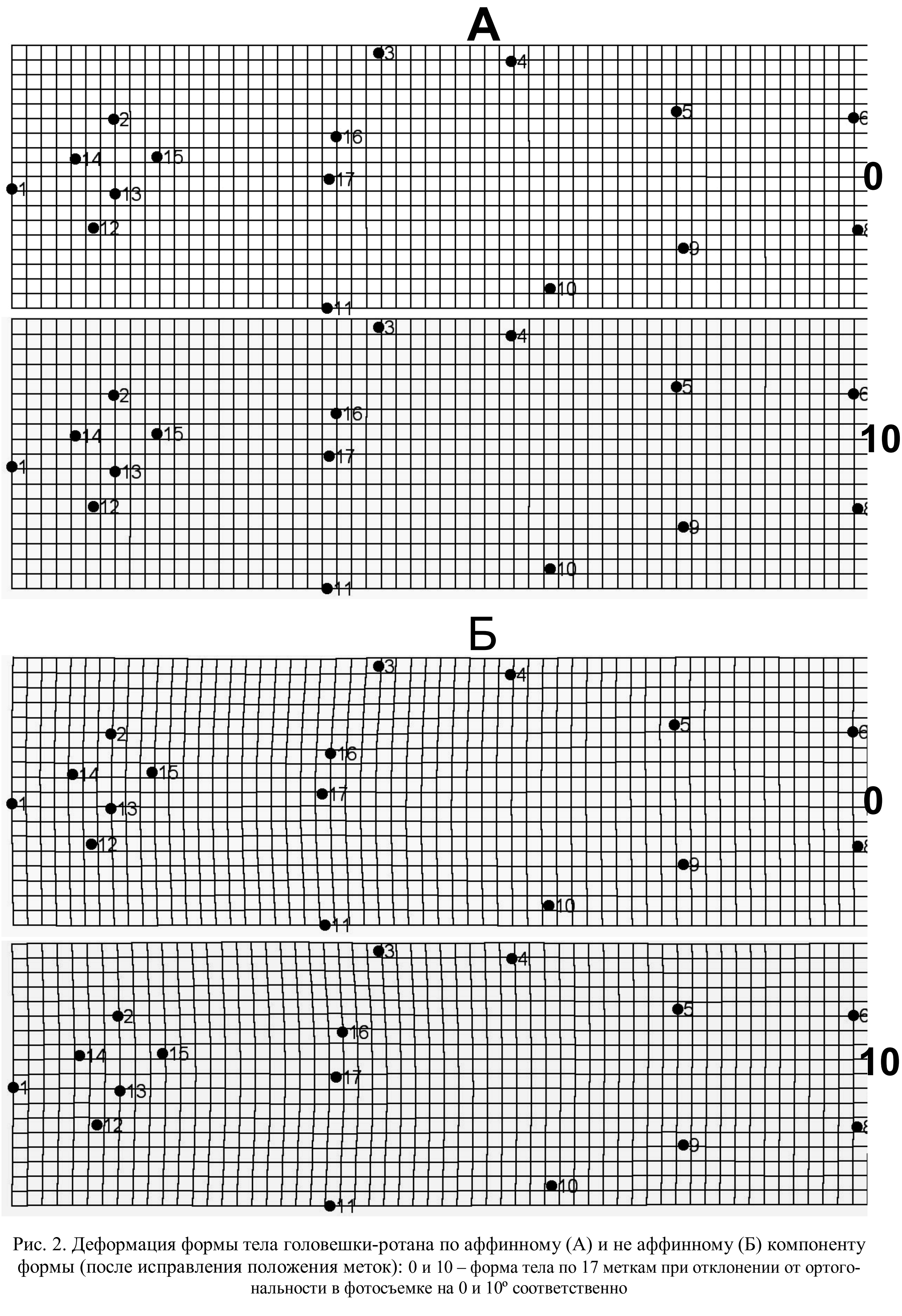


Рис. 2. Деформация формы тела головешки-ротана по аффинному (А) и не аффинному (Б) компоненту формы (после исправления положения меток): 0 и 10 – форма тела по 17 меткам при отклонении от ортогональности в фотосъемке на 0 и 10º соответственно

Отмеченная ранее (Birch, 1997; Trapani, 2003; и др.) бóльшая разрешающая способность геометрической оценки формы, по сравнению с набором традиционных пластических признаков, не подтверждается результатами настоящего исследования (см. табл. 2–9), что, возможно, частично связано со спецификой использованного мной исходного материала.

Выводы

1. К результатам любых морфометрических исследований рыб, основанных на анализе их цифровых образов, полученных с фиксированных рыб, следует относиться с определенной долей настороженности, если авторы не описали детально стандарты (не химические, как обычно, а геометрические) консервации, хранения и получения таких образов.

2. Перспективы морфометрических исследований по цифровым образам рыб связаны, преимущественно, с изучением фотографий свежих рыб, не достигших трупного окоченения, что само по себе будет в значительной степени гарантировать единообразие ориентации медианной сагиттальной плоскости тела рыб и плоскости, на которой их размещают при фотографировании.

3. Изменение взаимной ориентации медианной сагиттальной плоскости тела рыб и плоскости, на которой их размещают при фотографировании, на угол в 10 (реже 5–6) и более градусов статистически значимо искажает форму тела рыб, описываемую методами как геометрической, так и традиционной морфометрии.

4. Особое затруднение вызывает получение стандартных цифровых образов тел рыб, у которых угол между медианной сагиттальной плоскостью тела и его боковой поверхностью превышает 10°, а также изучение признаков (промеров или наборов меток), находящихся в передней части головы, в зоне уменьшения ее толщины кпереди.

5. Последствия пространственной деформации тел рыб в результате их консервации и хранения могут сказываться на оценках формы тела рыб в большей степени, чем изменение взаимной ориентации медианной сагиттальной плоскости тела рыб и плоскости, на которой их размещают при фотографировании, на угол в 10° и менее.

6. Не подтверждена отмеченная ранее (Birch, 1997; Trapani, 2003; и др.) бóльшая разрешающая способность геометрической оценки формы, по сравнению с набором традиционных пластических признаков.

7. С появлением цифровых фотоаппаратов с очень высоким разрешением можно будет значительно уменьшить долю в кадре (продольно), занимаемую рыбой, например до 0.1–0.2 его длины, и, следовательно, снизить влияние отклонений от ортогональности между осью фокусировки и плоскостью расположения рыб на оценку формы их тела.

Список литературы

Adams D.C., Rohlf F.J., Slice D.E. Geometric Morphometrics: Ten Years of Progress Following the ‘Revolution’ // Ital. J. Zool. 2004. 71. P. 5–16.

Birch J.M. Comparing wing shape of bats: The merits of principal components analysis and relative warp analysis // J. Mammal. 1997. 78. P. 1187–1198.

Bookstein F.L. Introduction to methods for landmark data // Proceedings of the Michigan morphometric workshop / Eds F.J. Rohlf, F.L. Bookstein. Arm Arbor (Michigan): Univ. Michigan Mus. Zool. Spec. Publ. 1990. № 2. P. 215–225.

MacLeod N. Phylogenetic signals in morphometric data // Morphometrics, shape, and phylogeny / Eds N. MacLeod, P. L. Forey: Taylor & Francis, 2002. P. 100–138.

Parsons K. J., Robinson B.W., Hrbek T. Getting into shape: An empirical comparison of traditional truss-based morphometric methods with a newer geometric method applied to New World cichlids // Environmental Biology of Fishes. 2003. 67. P. 417–431.

Pavlinov L. Ya. Geometric morphometrics, a new analytical approach to comparison of digitized images // Information technologies in biodiversity research. St. Petersburg, 2001. P. 41–90.

Rohlf F.J. Rotational fit (Procrustes) methods // Proceedings of the Michigan morphometric workshop / Eds F.J. Rohlf, F.L. Bookstein. Ann Arbor (Michigan): Univ. Michigan Mus. Zool. Spec. Publ. 1990. № 2. P. 227–236.

Rohlf F.J. Morphometric spaces, shape components and the effect of linear transformations // Advances in morphometrics / Eds Marcus L., Corti M., Loy A., Slice D. N.Y.; L.: Plenum Press, 1996. P. 131–152.

Rohlf F.J. Shape statistics: Procrustes superimposition and tangent spaces // J. Classification. 1999. Vol. 16. № 1. P. 197–223.

Rohlf F.J. TPSDIG, version 1.40. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. 2004. (Geometric morphometric software for the PC).

Rohlf F.J. TPSREGR, version 1.34. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. 2005a (Geometric morphometric software for the PC).

Rohlf F.J. TPSUTIL, version 1.31. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. 2005b. (Geometric morphometric software for the PC)..

Sheets D. CoordGen6f. N.Y.: Canisus College. 2003a (Geometric morphometric software for the PC).

Sheets D. TwoGroup6h. N.Y.: Canisus College. 2003b (Geometric morphometric software for the PC).

Sheets D. TmorphGen6c. N.Y.: Canisus College. 2005 (Geometric morphometric software for the PC).

Slice D.E., Bookstein F.L., Marcus L.F., Rohlf F.J. Glossary for geometric morphometrics // Advances in morphometrics / Eds Marcus L., Corti M., Loy A., Slice D. N.Y., L.: Plenum Press, 1996. P. 531–552.

Trapani J. Geometric morphometric analysis of body-form variability in *Cichlasoma minckleyi*, the Cuatro Cienegas cichlid // Environmental Biology of Fishes. 2003. 68. P. 357–369.

Поступила в редакцию 26.04.2006

On the use of geometric morphometrics in ichthyology

S. A. Mandrytsa

Comparison of change of results of various ways of the description of the form of a body of fishes by methodologically different definition of position of landmarks on a fish body and a deviation from orthogonality between an axis of photographing and a plane of arrangement of fishes to get their images is given. Recommendations for degree of an admissibility of such discrepancies to get a two-dimensional images of three-dimensional objects and definition on them positions of landmarks with the purpose of their further studying by methods of traditional and geometrical morphometrics are given.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 **Биология** **Вып. 5 (10)**

УДК 597.5+574.5

ФАУНА РЫБ И ЕЕ НЕОБЫЧНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ В ВОДОЕМАХ ЧЕЛЯБИНСКОЙ И КУРГАНСКОЙ ОБЛАСТЕЙ

Е. А. Зиновьев, М. А. Бакланов

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Описан видовой состав фауны рыб водоемов Зауралья в пределах Челябинской и Курганской областей. Указано проникновение ряда европейских видов в западно-сибирский регион и отсутствие изменений их морфо-биологических признаков. Дан перечень нетипичных видов рыб для равнинного Зауралья и отмечены основные особенности речного и ручьевого экотипов хариуса.

По биогеографической классификации обе области, за исключением бассейнов рек Белая и Урал, относятся к западно-сибирскому округу ледовитоморской провинции циркумполярной подобласти Голарктики (Берг, 1949 и др.). В фауне доминируют представители степной и лесостепной зон Зауралья, причем помимо типичных сибирских элементов довольно много европейских видов. Важнейшим фактором, определяющим структуру фауны и биоразнообразие, является наличие множества крупных и мелких озер и болот. Из речных систем крупнейшей является р. Тобол, пересекающая Курганскую область с юга на север, причем более 80% водосборной площади относится к бассейну этой реки, прежде всего к р. Миасс, проходящей по территории обеих областей в направлении с запада на восток.

Кроме того, в северо-западной части Челябинской области находятся значительные горные участки рек Уфа и Юрюзань, относящиеся к бассейну р. Кама, и в юго-западной части расположены верховья р. Урал, гидробионты которой принадлежат к понто-каспийской провинции средиземноморской подобласти, отражая особенности европейской фауны.

Рыбное население разнотипных водоемов в обеих областях (как и фауна беспозвоночных) исследовано менее полно, нежели в соседних регионах (Тюменская, Свердловская и другие области), хотя имеет немаловажное ресурсное значение, а также представляет интерес в плане взаимопроникновения европейских и сибирских форм. Естественно, что общий состав фауны по всему бассейну р. Оби, Иртыша, Тобола описан неоднократно начиная со сводок XVIII, XIX вв. и более подробно с середины XX в. Кроме того, имеются аннотированные списки литературы по исследованиям животного мира, в частности в Курганской области (Стариков, 1988), однако они неполны, не всегда охватывают натурализировавшиеся виды-акклиматизанты, не учитывают происходящих в последнее время изменений, в том числе таксономических, и не всегда привязаны к отдельным водоемам или их участкам.

Наши исследования 1997–2004 гг. проведены преимущественно в бассейнах р. Миасс (средний участок) и р. Уфы и в верховьях р. Урал. Общий состав фауны основных рек и пойменных водоемов региона приведен в табл. 1, с учетом данных М.И. Меньшикова (1948), А.Н. Гундризера и др. (1982, 1984), Г.Х. Шапошниковой (1964). Таксономия и последовательность размещения видов соответствуют современным взглядам на эти вопросы (Аннотированный каталог …, 1998; Атлас пресноводных рыб России, 2003).

В Челябинской области весьма значительная доля водосбора принадлежит бассейнам рек Камы и Урала и, естественно, в фауне рыб представлены европейские виды. Интересно, что если в ихтиофауне р. Чусовой, верхнее течение которой находится в Свердловской области, имеются сибирские элементы (Костарев, 1973, 2003), то в верховьях р. Уфы и р. Урал с притоками они пока не зарегистрированы (см. таблицу). Вместе с тем в бассейнах сибирских рек (Исеть, Миасс и др.) обитает несколько европейских видов рыб, как акклиматизированных целенаправленно (лещ, карп, судак), так и попавших иными путями (верховка, уклейка), история проникновения которых довольно противоречива. В частности, появление в бассейне Тобола уклейки, отмеченное еще Л.П. Сабанеевым (1874), скорее всего произошло в конце XIX в. из бассейна Чусовой через р. Исеть. В настоящее время этот вид обычен для р. Миасс и возможно встречается в Тоболе. Вполне вероятен такой же путь расселения леща, хотя в течение последних 100–150 лет его многократно акклиматизировали в разные водоемы региона и лещ здесь вполне натурализовался. Удачной можно считать и акклиматизацию судака, хотя его дальнейшее расселение происходит медленно и в большинстве районов Западной Сибири он не имеет высокой численности.

Видовой состав рыб основных водоемов Челябинской и Курганской областей

Вид рыб	Бас. р. Уфы (верховья)	Бас. р. Урал (верховья)	Бас. р. Миасс (средний участок)	Бас. р. Тобол (средний участок)
1. *Lethenteron japonicum* (Martens, 1868) – японская минога	–	–	–	?
2. *Lethenteron kessleri* (Anikin, 1905) – сибирская минога	–	–	–	+
3. *Acipenser baerii* Brandt, 1869 – сибирский осетр	–	–	–	+
4. *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758 – стерлядь	–	?	–	+
5. *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773) – ленок	–	–	–	+
6. *Salmo trutta caspius* Kessler, 1870 – каспийская кумжа	–	?	–	–
7. *Salmo trutta caspius morfa faria* Linnaeus, 1758 – ручьевая форель	+	?	–	–
8. *Hucho taimen* (Pallas, 1773) – обыкновенный таймень	+	–	–	?
9. *Coregonus lavaretus lavaretus* (Linnaeus, 1758) – европейский сиг	–	–	+	+
10. *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788) – сиг-пыжьян, сибирский сиг	–	–	+	+
11. *Coregonus muksun* (Pallas, 1814) – муксун	–	–	–	+
12. *Coregonus nasus* (Pallas, 1776) – чир	–	–	–	+
13. *Coregonus peled* (Gmelin, 1789) – пелядь	–	–	+	+
14. *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 – сибирская ряпушка	–	–	–	+
15. *Coregonus tugun* (Pallas, 1814) – тугун	–	–	–	+
16. *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773) – нельма	–	–	–	+
17. *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) – европейский хариус	+	+	–	–
18. *Th. arcticus* (Pallas, 1776) – сибирский хариус	–	–	–	+
19. *Esox lucius* Linnaeus, 1758 – обыкновенная щука	+	+	+	+
20. *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) – лещ	–	–	+	+
21. *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) – уклейка	+	+	+	+
22. *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758) – обыкновенный жерех	–	+	–	–
23. *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758) – густера	+	+	–	–
24. *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) – карась серебряный	+	+	+	+
25. *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) – карась золотой	+	+	+	+
26. *Chondrostoma variable* Jacowlew, 1870 – волжский подуст	–	+	–	–
27. *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 – сазан, обыкновенный карп	–	–	+	+
28. *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758) – обыкновенный пескарь	+	+	–	–
29. *Gobio gobio cynocephalus* Dybowski, 1869 – сибирский пескарь	–	–	+	+
30. *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843) – верховка	+	+	+	+
31. *Leuciscus cephalus* (Linnaeus, 1758) – голавль	+	+	–	–
32. *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758) – язь	+	+	+	+
33. *Leuciscus leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758) – обыкновенный елец	+	+	–	–
34. *Leuciscus leuciscus baicalensis* (Dybowski, 1874) – сибирский елец	–	–	+	+
35. *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758) – чехонь	?	+	–	–
36. *Phoxinus perenurus* (Pallas, 1814) – озерный гольян	?	?	+	+
37. *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) – гольян обыкновенный	+	+	?	+
38. *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) – плотва	+	+	+	+
39. *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758) – красноперка	+	+	–	–
40. *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758) – линь	–	–	+	+
41. *Barbatula barbatula* (Linnaeus, 1758) – усатый голец	+	+	–	–
42. *Barbatula toni* (Dybowski, 1869) – сибирский голец-усач	–	–	+	+
43. *Cobitis melanoleuca* Nichols, 1925 – сибирская щиповка	–	–	+	+
44. *Cobitis taenia* Linnaeus, 1758 – обыкновенная щиповка	+	+	–	–

Окончание таблицы

45. *Lota lota* (Linnaeus, 1758) – налим	+	+	+	+
46. *Pungitius platygaster* (Kessler, 1859) – малая южная колюшка	–	+	–	–
47. *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) – обыкновенный ерш	+	+	+	+
48. *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 – речной окунь	+	+	+	+
49. *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) – обыкновенный судак	+	+	+	+
50. *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 – головешка-ротан	–	–	+	+
51. *Cottus gobio* Linnaeus, 1758 – обыкновенный подкаменщик	+	+	–	–
52. *Cottus poecilopus* Heckel, 1836 – пестроногий подкаменщик	–	–	–	+
53. *Cottus sibiricus* Kessler, 1899 – сибирский подкаменщик	–	–	?	+
Всего таксонов	23-25	25-29	23-25	36-38

Верховка является случайным видом-вселенцем, который распространяется преимущественно по озерам Южного Урала и Западной Сибири в результате рыбоводных мероприятий. Для Сибири этот вид впервые указан Г.М. Кривощековым (1973) как случайный акклиматизант, завезенный в Новосибирскую область вместе с карпом. Из озер верховка попала и в речные системы. Так, в р. Миасс с притоками она постоянно встречается на участках с медленным течением.

Головешка-ротан – представитель амурской ихтиофауны, появилась в европейской части России и в Западной Сибири вследствие завоза аквариумистами и с акклиматизируемыми промысловыми видами рыб (белый амур *Ctenopharyngodon idella*, толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix*). Это нежелательный вселенец, так как в связи с неприхотливостью к условиям обитания, быстрым размножением и всеядностью ротан является сильным конкурентом для местных видов рыб и зачастую в локальных водоемах его появление приводит к быстрому исчезновению ряда других рыб и значительному обеднению фауны водных беспозвоночных (Спановская, Савваитова, Потапова, 1964; Еловенко, 1981; Бакланов, 2001).

Среди искусственно выращиваемых в озерах региона рыб наиболее характерны пелядь, дающая основу состава рыбопродукции (чаще всего однолетнее выращивание в эвтрофных и заморных озерах), карп, белый амур и белый толстолобик, причем последние два вида еще не образовали в регионе самовоспроизводящихся популяций и поэтому не включены в общий список.

Гидроэкосистемы р. Миасс более 50 лет находятся под мощным прессом отрицательных антропогенных факторов, что привело к образованию специфических устойчивых к токсикантам сообществ рыб и беспозвоночных и выработке у сохранившихся видов механизмов защиты. К последним следует отнести образование раносозревающих короткоцикличных форм, чаще всего с замедленным темпом роста. Естественно, что загрязнение вод реки привело к уменьшению видового разнообразия в результате исчезновения оксифильных рыб – в среднем течении р. Миасс отсутствуют нельма, бычок-подкаменщик и речной гольян, которых можно считать индикаторами чистоты вод, а также прогрессирует измельчание всех видов рыб, особенно леща, плотвы, окуня и др.

Помимо рыб-акклиматизантов, выращиваемых в прудах и озерах, расселившихся в реках (пелядь, лещ, карп, судак), к необычным элементам фауны рыб региона с равнинным характером водотоков и огромным числом разнотипных озер следует отнести и случайных вселенцев (уклея, верховка, ротан), а также тайменя, ручьевой форели, европейского и сибирского хариусов.

Таймень в бассейне р. Белая по морфотипу идентичен другим популяциям вида в Западной и Восточной Сибири и в бассейне р. Кама (р. Вишера с притоками; Букирев, 1967). Интересно, что для бассейна р. Уфы характерно наличие речного экотипа хариуса с высокими продукционными показателями и быстрым темпом роста (Зиновьев, Фазылов, 1971). В верховьях же р. Урал и его притоках (бассейн верхней Сакмары и др.), напротив, обитает ручьевой экотип хариуса, созревающий в 2–3 года (при длине 14–17 см и массе 40–60 г), с низкой абсолютной плодовитостью и замедленным темпом роста, несмотря на принадлежность к самым южным популяциям вида, в которых обычно представлены быстрорастущие популяции в связи с большей продолжительностью вегетационного периода (до 8 месяцев). Сибирский хариус, распространенный в реках восточных склонов Урала, на территории региона вполне типичен для речного экотипа подвида, но крайне малочислен, становясь обильнее в более северных областях Зауралья. Ручьевая форель сохранилась в бассейне р. Белая и морфобиологически идентична таковой из верховьев р. Ирень (Пермская область; Букирев, 1956), где она полностью исчезла в последние 5–7 лет.

Самой актуальной задачей ближайших исследований ихтиофауны региона, на наш взгляд, является анализ фауны по разным в экологическом и токсикологическом плане участкам крупнейших рек (Исеть, Миасс, Уй, Урал и др.), выявление разнородных антропогенных воздействий на фаунистическую и биологическую специфику речных рыб, так как состав фауны озер Зауралья и биологические особенности гидробионтов в них описаны гораздо подробнее.

Список литературы

Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука, 1998. 220 с.

Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. Т. 1, 2 / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2003.

Бакланов М.А. Головешка-ротан *Perccottus glenii* Dyb. водоемов г. Перми // Вестн. Удм. ун-та. 2001. № 5. Биология. С. 29–41.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.: Изд-во АН СССР, 1948, 1949. Т. 1–3. 1381 с.

Букирев А.И. Ручьевая форель в бассейне Камы // На Западном Урале: Сб. Перм. обл. краевед. музея. Пермь. 1956. С. 167–175.

Букирев А.И. Камский лосось – *Hucho taimen* (Pallas) // Изв. ГосНИОРХ. 1967. Т. 62. С. 39–56.

Гундризер А.Н. и др. Ихтиология и гидробиология в Западной Сибири. Томск.: Изд. ТГУ, 1982. 319 с.

Гундризер А.Н. и др. Рыбы Западной Сибири. Учеб. пособие. Томск: Изд-во ТГУ, 1984. 120 с.

Еловенко В.Н. Систематическое положение и географическое распространение рыб семейства Eleotridae (Gobioidei, Perciformes), интродуцированных в водоемы европейской части СССР, Казахстана и Средней Азии // Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 10. С. 1517–1521.

Зиновьев Е.А., Фазылов Ю.К. К биологии и годовой изменчивости морфологических признаков хариуса р. Уфы // Учен. зап. Перм. ун-та. 1971. № 261. С. 90–105.

Костарев Г.Ф. О генезисе ихтиофауны р. Чусовой // Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13, вып. 4(81). С. 611–617.

Костарев Г.Ф. О наличии сибирских форм рыб в р. Чусовой // Биология и экология рыб Прикамья: Межвуз. сб. науч. тр. / Перм. ун-т. Пермь, 2003. Вып. 1. С. 77–85.

Кривощеков Г.М. Верховка в Западной Сибири // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск, 1973. С. 85–87.

Меньшиков М.И. Рыбы бассейна Оби: Дис. … д-ра биол. наук. Пермь, 1948. 530 с.

Сабанеев Л.П. Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губерниях. М., 1874. 204 с.

Спановская В.Д., Савваитова К.А., Потапова Т.Л. Об изменчивости ротана (*Perccottus glehni* Dyb., fam. Eleotridae) при акклиматизации // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 4 (33). С. 632–643.

Стариков В.П. Учителю о родном крае: Аннотированный указатель зоологической литературы. Курган, 1988. 55 с.

Шапошникова Г.Х. Биология и распределение рыб в реках уральского типа. М.: Наука, 1964. 176 с.

Поступила в редакцию 24.06.2006

The fauna of fishes and its unusual elements in water basins of Chelabinsk and Kurgan regions

E.A. Zinovyev, M.A. Baklanov

Species structure of fishes in water basins of Chelabinsk and Kurgan regions has been described. Introduction of several European species in the region of west Siberia has been mentioned; the absence of changes in morpho-biological features has been given. Atypical species of fishes in plains of east Urals were represented. In addition, main specific features of stream and brook ecotypes of grayling have been shown.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

УДК 636.72

ДОМЕСТИКАЦИОННЫЙ ТИП ПОВЕДЕНИЯ КАК ОСНОВА ФОРМИРОВАНИЯ ТОЛЕРАНТНОСТИ К ЧЕЛОВЕКУ У ВОЛКО-СОБАЧЬИХ ГИБРИДОВ

В. М. Касимов[a], О. А. Тебенькова[a], В. С. Дорофеев[a], И. А. Хорошилов[a], А. С. Семенов[b]

[a] Пермский военный институт внутренних войск МВД РФ, 614108, г. Пермь, ул. Гремячий лог, 1
[b] Пермская государственная сельскохозяйственная академия им. акад. Д.Н. Прянишникова, 614000, г. Пермь, ул. Коммунистическая, 23

Показана принципиальная возможность использования волка в качестве одного из родителей при селекции в служебном собаководстве. Впервые удалось преодолеть главный барьер на пути использования волко-собачьих гибридов – чрезвычайную осторожность и трусливость. Получен ряд толерантных и лояльных к человеку волко-собачьих гибридов с долей крови волка 50–75%, успешно освоивших программу подготовки служебных собак.

По проблеме происхождения домашней собаки дискуссии продолжаются и в настоящее время. Некоторые ее участники в своих выводах, основанных на эколого-этолого-генетических аргументах (Беленький, Мычко, 2002; Цигельницкий, 2005), предлагают считать предком домашней собаки некую дикую собаку, категорически исключая волка. При этом дается ссылка на «нулевой» результат как при гибридизации волка с собакой, так и при приручении волка в наши дни, в связи с чем ставится вопрос: «что, Природа отвела для этого события конкретный отрезок времени, впоследствии блокируя пути сближения человека с этим видом?» (Цигельницкий, 2005, с. 336). Более того, формулируется парадоксальное заявление на тему происхождения – «собака дала человеку идею одомашнивания… Сама же она одомашнена не была» (Беленький, Мычко, 2002, с. 27).

Вместе с тем большинство исследователей, основываясь на современных данных, включающих результаты молекулярно-генетических исследований (Vila et al., 1997; Coppinger, Coppinger, 2001), приходят к заключению, что волк, несомненно, является предком домашней собаки. Однако, несмотря на такое тесное родство, попытки использования волчьей крови для улучшения рабочих качеств собак, действительно, наталкиваются на весьма серьезные препятствия. Фундаментальные исследования возможности использования в селекции служебных собак в качестве одного из родителей волка были проведены в 70-х гг. прошлого века в Германии и России (Zimen, 1971; Гере, Зимен, 1972; Войлочников, Войлочникова, 1992). Получаемые в результате гибридизации с волком животные, включая третье колено возвратного кроссинга на собаку, характеризуются чрезвычайной осторожностью и гипертрофированной неофобией. Появление в поле зрения чего-то нового, включая человека, сопровождается полным комплексом эмоционально отрицательного оборонительного поведения. Отдельные экземпляры испытывают при этом стресс, который сопровождается диареей (устное сообщение О. Савельева и личные наблюдения одного из авторов). Все это исключает какую-либо возможность практического использования гибридного материала.

Представляется, что главная причина отрицательных результатов гибридизации волка и собаки заключается в том, что используемый волчий материал не обладал задатками доместикационного типа поведения. В этом аспекте уместно привести результаты более чем сорокалетней работы группы исследователей, начавшей по инициативе Д.К. Беляева в 60-х гг. эксперимент по доместикации лисицы (Трут, Плюснина, Оськина, 2004), который показал эволюционный механизм трансформации дикого животного в домашнее. Суть его заключается в том, что в популяциях диких животных имеются носители аномальных для природных условий генов доместикационного типа поведения, определяющие особые задатки поведения. Такие поведенческие задатки, попавшие под действие отбора на необходимость и способность существовать рядом с человеком, явились ведущим фактором доместикации. Лисица (*Vulpes vulpes*) – удачный модельный объект, позволивший воспроизвести в наше время процесс доместикации волка и его преобразования в домашнюю собаку.

В Пермском военном институте внутренних войск МВД России на кинологическом факультете с 1999 г. ведется эксперимент с использованием волчьей крови для получения гибридов. В качестве исходного материала использовался экземпляр волка (самка по кличке Найда, рис. 1) с уникальными по-

Рис. 1. Курсант с волчицей Найдой

веденческими задатками, которые отвечают требованиям доместикационного типа поведения. У приобретенной у охотника в Пермском районе двухгодовалой волчицы (взята из логова в 2–3 недельном возрасте) была ярко выражена эмоционально положительная реакция на контакт с человеком, даже с таким, которого она видит впервые. В качестве отца при первых скрещиваниях (рис. 2) использовался кобель немецкой овчарки черного окраса по кличке Барон (владелец Д.С. Киселев). Получено три поколения гибридов с долей крови волка 50, 75 и условно 62.5%. Полученный материал (17 особей) пока

Рис. 2. Случка кобеля Барона с волчицей Найдой

еще недостаточен для корректных по статистике выводов, однако вполне позволяет сделать предварительные оценки и выявить основные тенденции по главному поведенческому признаку, ради которого проводилась работа, – толерантность к человеку. Представим прежде всего тот материал, который наиболее ярко раскрывает предмет исследования.

В целом к настоящему времени имеются основания оценивать результат эксперимента на данном этапе как положительный. Значительная доля волко-собачьих гибридов толерантна к человеку, что сделало возможным освоение этими животными программы подготовки служебных собак.

Так, в частности, гибрид первого поколения с долей крови волка 50% по кличке Гой (рис. 3) успешно освоил курс послушания. При сдаче норматива по общему курсу дрессировки отработал про-

Рис. 3. Волко-собачий гибрид Гой

грамму на диплом первой степени, набрав 93 балла из 100 возможных. Экспертиза на испытаниях была независимой. Её проводил начальник Пермского областного клуба служебного собаководства В.А. Шулятьев. На занятиях по программе подготовки патрульно-розыскных собак Гой достаточно быстро освоил упражнение по задержанию фигуранта, демонстрируя уравновешенность, полную и очень сильную хватку без склонности к перехвату (рис. 4). Без проблем, обычно характерных для собаки, сформирован отпуск фигуранта, возобновление атаки при провокации со стороны фигуранта (имитация побега и иных действий), практически сразу, на первом же занятии сформирован навык переключения в упражнении на комбинированное задержание. Волко-собачий гибрид второго поколения (отец – волко-собачий гибрид первого поколения по кличке Гранд, мать – волчица Найда) с долей крови волка 75% по кличке Дина (рис. 5) с 99 баллами из 100 возможных также получил диплом первой степени на тех же испытаниях и у того же эксперта.

Рис. 4. Волко-собачий гибрид Гой выполняет упражнение по задержанию фигуранта

Рис. 5. Волко-собачий гибрид Дина

В настоящее время годовалые щенки третьего поколения с условной долей крови волка (кроссинг гибридов первого и второго поколения) 62.5% в социальном поведении демонстрируют поразительную направленность на человека. Если щенки первого и второго поколения при свободном выборе партнера для социальных контактов без исключения отдавали предпочтение ближайшим родственникам, то щенки третьего поколения предпочитали человека, даже малознакомого (рис. 6). Они отличаются весьма уравновешенной и устойчивой к нестандартным ситуациям психикой и включены в программу подготовки минорозыскных собак, где демонстрируют устойчивый интерес к поиску и имеют хорошую перспективу в приобретении в ближайшее время навыков высококлассных поисковиков.

Рис. 6. Щенки волко-собачих гибридов третьего поколения

Следует отметить, что большинство гибридных животных эмоционально сдержанны, обладают весьма значительными физическими возможностями, имеют очень высокий уровень выносливости и чрезвычайно высокую резистентность к неблагоприятным факторам среды; по показателям состояния здоровья (оценка ветеринарного врача питомника) они существенно превосходят служебных собак. В дрессировке очень быстро понимают и усваивают то, что от них требуется, демонстрируя очень высокий уровень умственных способностей. Мотивируются эти животные исключительно лакомством, у них легко идет наработка навыков на основе оперантного научения, включая кликер-дрессировку. Гибриды чрезвычайно рационалистичны в поведении, что создает определенные сложности в мотивации на деятельность с многократными повторами. Выстрелы и взрывы у них не вызывают негативной реакции. Они феноменально легко осваивают многократную смену закрепленного курсанта-проводника.

Отдельные представители экспериментальной группы гибридных животных участвовали в спортивных мероприятиях, проводимых областным клубом служебного собаководства, где занимали призовые места. В 2005 г. один из них стал чемпионом области по буксировке лыжника. Участие в спортивных мероприятиях прежде всего преследовало цель получения нашими животными опыта социального общения вне питомника ПВИ. Кроме того, необходимо было оценить поведение гибридов в новых и неожиданных обстоятельствах. Все животные на этих мероприятиях выглядели более чем достойно – ни суеты, ни излишнего возбуждения, интерес к окружающему, достаточно лояльное отношение ко всем, кто проявлял к ним интерес, вполне благосклонно относились к тем, кто решался их погладить, соблюдали дисциплину в строю участников соревнований.

В ближайших планах авторов настоящей публикации апробация гибридных животных в реальной службе силовых структур. Так, один из представителей нашей группы гибридных животных несет службу в Даурском погранотряде. Отзывы о качестве работы положительные. Намечаются совместные проекты с Зональным центром кинологической службы ГУВД Санкт-Петербурга и Ленинградской области по включению волко-собачьих гибридов в службу по поиску взрывчатых веществ, с представителями Пермского комитета по контролю за наркотиками для оценки возможности их использования в нарко-розыскной службе, с хирургами онкологического центра для апробации гибридных животных на предмет детекции по биоматериалу патологии у человека. Ведутся переговоры с представителями Института экспериментальной и теоретической биофизики РАН (г. Пущино), с Самарской ассоциацией спортивного и охотничьего собаководства о возможных точках приложения для организации совместных проектов.

В заключение отметим, что полученный гибридный материал с известным приближением свидетельствует о наличии в современных природных популяциях волка уникальных носителей генов доместикационного типа поведения. Носители таких генетических признаков позволяют преодолеть главный барьер (патологическая осторожность и трусость) на пути использования волков для получения гибридов с целью совершенствования рабочих качеств собак. Представляется реальным добиться стабилизации и устойчивой передачи из поколения в поколение этих гибридных животных поведенческих признаков толерантности к человеку. Вместе с тем отметим, что для формирования на основе волчьей крови рабочих животных еще необходимо выявление и фиксация поведенческих задатков, на основе которых формируются мотивации работы животного на человека.

Авторы выражают глубокую признательность за финансовую и организационную поддержку Председателю Совета Западно-Уральского Сберегательного Союза «Оберегъ» А.М. Мохову.

Список литературы

Беленький В.А., Мычко Е.Н. К вопросу о возможном происхождении собаки // Научный сборник РФСС. 2002. № 3. С. 25–41.

Войлочников А.Т., Войлочникова С.Д. Охотничьи лайки. М.: Аспект, 1992.

Гере В., Зимен Э. Пуво // Природа. 1972. № 5. С. 95–100.

Трут Л.Н., Плюснина И.З., Оськина И.Н. Эксперимент по доместикации лисицы и дискуссионные вопросы эволюции собак // Генетика. 2004. Т. 40, № 6. С. 794-807.

Цигельницкий Е.Г. Ваша любимая собака. М.: Дрофа Плюс, 2005.

Coppinger R., Coppinger L. Dogs: a New understanding of canine Origin Dehavin and Evolution. N.Y.: University Chicago Press, 2001.

Vila C., Savolainen P., Maldonado .J.E. et al. Multiple and ancient origins of the domestic dog // Science. 1997. V. 276. P. 1644–1648.

Zimen E. Wolfe und koningpudel. Munchen, 1971.

Поступила в редакцию 30.04.2006

Domestic behavior pattern as a basis for forming tolerance of wolf dog hybrids towards man

V.M Kasimov, O.A. Teben'kova, V.S. Dorofeev, I.A. Khoroshilov, A.S. Semjonov

A fundamental possibility of using wolf as one of the parents for selection in official dog-breeding is shown. For the first time the main barrier to the usage of wolf dog hybrids - extreme caution and cowardice – was eliminated. A number of tolerant and loyal to man wolf dog hybrids with 50–75% wolf blood rate who successfully completed a course of training for guard dogs was bred.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 **Биология** **Вып. 5 (10)**

УДК 595.794/799-19

ОБЗОР ФАУНЫ ПЧЕЛИНЫХ (*HYMENOPTERA*, *APOIDEA*) ПЕРМСКОГО КРАЯ

В. А. Лыков

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

В результате многолетних исследований (1958, 1978-2005 гг.) на территории Пермского края выявлено 392 вида пчелиных надсемейства Apoidea. Впервые приводится список видов семейства *Colletidae* с указанием абсолютной и относительной численности в сборах, дополняются списки других семейств пчелиных, опубликованные ранее (Лыков, 1997, 2000, 2001, 2004). Исследуется распространение пчелиных на территории Пермского края.

До последнего времени на территории Пермского Прикамья не изучалась одна из наиболее интересных и важных в практическом отношении групп насекомых – пчелиные. В 1978 г. на кафедре зоологии беспозвоночных Пермского университета началось последовательное изучение фауны и экологии пчелиных Предуралья, некоторых районов Урала и южного Зауралья, в котором активное участие приняли студенты, специализирующиеся на кафедре. Автор искренне благодарит их за помощь. По мере накопления материала началось его обобщение по отдельным территориям (Лыков, Князева, 1990; Лыков, Лоскутова, 1990; Лыков, Сенцова, 1990; Лыков, 1993, 1994, 2000а; Лыков, Шураков, 1997; Ухова, Лыков, 2001; Елисеева, Кузнецова, 2005; Корелина, 2005; Халимова, 2005) и по семействам (Лыков, 1997, 2000б, 2001, 2004). Представляемая работа завершает обзор фауны пчелиных надсемейства *Apoidea* Пермского края.

В последние десятилетия изучаются пчелы и в соседних с Пермским краем республиках и областях, появляются относительно полные списки видов этой группы. Так, в Удмуртии выявлено более 250 видов (Ситдиков, 1986; наши данные по Дебескому району), в Кировской области – 283 вида (Сысолетина, 1975; Юферев, 2003). С учетом наших исследований и обширного списка видов пчел Башкирии, опубликованного в середине прошлого века и включающего 331 вид (Никифорук, 1958), можно полагать, что фауна пчелиных на восточной окраине Восточно-Европейской равнины и в Предуралье изучена достаточно полно.

В настоящем сообщении обобщен материал, собранный в 1958, 1978–2005 гг. в разных районах и природно-климатических зонах Пермского края от Кунгурской островной лесостепи до провинции горно-таежных лесов с подгольцовыми тундрами. Больше всего материала собрано в подзоне южнотаежных лесов, в которой расположена большая часть Пермского края. Места сбора отличались также степенью хозяйственного освоения – от нетронутых лесов и горных лугов в заповедниках и заказниках до газонов и пустырей в городских кварталах. Определение проводилось по «Определителю насекомых европейской части СССР», том III. Перепончатокрылые. Первая часть (1978).

На юго-востоке Пермского края материал собирался в различных ландшафтно-климатических комплексах: в лесостепи и на примыкающих к ней участках полосы широколиственно-хвойных лесов и южнотаежной подзоны. На территории Кунгурской островной лесостепи (л/с) в 2000–2005 гг. обследованы окрестности населенных пунктов Суда, Березовая гора, Ергач и Плеханово (включая ботанический памятник «Спасская гора»), которые находятся в лесостепной части Уинского, Ординского и Кунгурского районов. Здесь выявлены 41 род и 265 видов пчелиных (табл. 1). Наиболее представительными были семейства *Colletidae* – 33 вида и *Megachilidae* – 54 вида из 15 родов. Полнее, чем в других регионах, были представлены роды *Prosopis*, *Hoplitis* и *Megachile*.

На территории Кунгурской лесостепи обнаружены 28 новых для Пермского края видов: *Prosopis hyalinata* Smith*, *P. minuta* F.*, *P. pictipes* Nyl.*, *Colletes hylaeformis* Eversm.*, *Andrena alfkenella* Perkins*, *A. ehndbergi* F. Mor., *A. latyri* Alfken*, *Halictus viridianeus* Bluth.*, *Sphecodes reticulatus* Thomson*, *Systropha curvicornis* Scop.*, *Paranthidiellum lituratum* Pz., *Anthidium septemspinosum* Lep., *Stelis minuta* Lep., *S. scutellaris inamoena* Popov*, *S. signata* Latr.*, *Dioxoides tridentatus* Nyl.*, *Hoplitis anthophoroides* Schenck*, *H. spinulosa* Kirby, *H. tridentata* Duf., Perr., *Anthocopa papaveris* Latr., *A. transcaspica* F. Mor.*, *Megachile melanogaster* Eversm., *Coelioxy s aurolimbata* Förster*, *Nomada conjngens*

Таблица 1

Видовое разнообразие и представительство родов и семейств пчелиных в различных регионах Пермского края

Семейство, род	Ю-в, лесостепь		Ю-в, лесная зона		Юго-запад		Город Пермь		Пригород Перми		Центральные районы		Северо-запад		Северо-восток		Всего в Пермском крае	
	число видов	% в сборах	число видов	% в сборах	число видов	% в сборах	число видов	% в сборах	число видов	% в сборах	число видов	% в сборах	число видов	% в сборах	число видов	% в сборах	число видов	% в сборах
Colletidae	**33**	**4.7**	**27**	**3.6**	**28**	**5.7**	**30**	**3.7**	**25**	**4.3**	**29**	**5.0**	**10**	**1.4**	**5**	**0.5**	**39**	**3.92**
Prosopis (Hylaeus)	19	2.6	13	2.0	15	2.8	16	2.2	12	3.3	15	3.4	7	1.3	3	0.4	21	2.43
Colletes	14	2.1	14	1.6	13	2.9	14	1.5	13	1.0	14	1.6	3	0.1	2	0.1	18	1.49
Andrenidae	**55**	**12.0**	**71**	**10.1**	**64**	**11.6**	**60**	**12.1**	**51**	**9.3**	**55**	**12.6**	**31**	**6.2**	**3**	**0.2**	**85**	**10.52**
Andrena	53	11.8	68	9.3	59	8.5	57	9.4	49	7.8	53	9.6	29	5.3	3	0.2	80	8.62
Melitturga	0	0.0	1	<0.1	1	0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1	0.02
Panurgus	1	0.1	1	0.1	1	1.8	1	0.6	1	1.0	1	2.6	1	0.6	0	0.0	1	0.95
Panurginus	1	0.1	1	0.6	3	1.2	2	2.1	1	0.5	1	0.4	1	0.3	0	0.0	3	0.93
Halictidae	**60**	**22.5**	**61**	**18.9**	**72**	**23.3**	**65**	**23.8**	**55**	**17.5**	**53**	**12.2**	**35**	**28.2**	**8**	**0.8**	**87**	**19.37**
Halictus	47	13.6	47	13.3	57	18.7	52	20.0	42	10.8	40	10.0	26	25.8	8	0.8	66	14.87
Sphecodes	8	0.5	9	0.5	9	0.3	10	0.4	8	0.3	8	0.3	7	0.6	0	0.0	14	0.39
Dufourea	1	0.6	1	3.2	1	2.5	1	1.7	1	3.9	1	1.4	1	1.7	0	0.0	1	2.17
Halictoides	1	<0.1	2	0.3	2	0.1	0	0.0	2	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	2	0.10
Rophites	1	1.4	1	0.5	1	1.3	1	0.2	1	1.0	1	0.3	1	0.1	0	0.0	1	0.60
Rophitoides	1	6.2	1	1.1	1	0.3	1	1.5	1	1.3	1	0.1	0	0.0	0	0.0	1	1.23
Systropha	1	<0.1	0	0.0	1	<0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	2	0.01
Melittidae	**7**	**2.9**	**6**	**2.3**	**7**	**2.3**	**7**	**2.0**	**6**	**2.9**	**5**	**1.5**	**3**	**0.3**	**2**	**0.1**	**7**	**2.03**
Melitta	4	2.3	3	1.7	4	0.6	4	1.0	3	0.6	2	0.4	2	0.1	1	<0.1	4	0.97
Dasypoda	1	0.4	1	0.2	1	1.0	1	0.9	1	0.3	1	0.9	1	0.2	0	0.0	1	0.58
Macropis	2	0.2	2	0.4	2	0.7	2	0.1	2	2.0	2	0.2	0	0.0	1	<0.1	2	0.48
Megachilidae	**54**	**10.1**	**50**	**6.6**	**48**	**8.1**	**44**	**6.5**	**42**	**7.4**	**47**	**8.4**	**22**	**3.9**	**12**	**1.6**	**75**	**7.02**
Lithurgus	1	0.1	0	0.0	1	0.1	1	1.0	0	0.0	1	<0.1	1	0.2	0	0.0	1	0.28
Trachusa	1	0.8	1	1.3	1	0.7	1	0.3	1	0.1	1	0.3	1	0.1	0	0.0	1	0.57
Paranthidiellum	1	<0.1	1	<0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1	0.01
Anthidium	4	0.2	4	0.1	4	0.3	3	0.6	2	0.1	3	0.7	0	0.0	0	0.0	4	0.32
Proanthidium	0	0.0	0	0.0	1	<0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1	<0.01
Anthidiellum	1	<0.1	1	<0.1	1	0.1	1	<0.1	0	0.0	1	<0.1	0	0.0	0	0.0	1	0.03
Stelis	4	0.1	2	<0.1	1	<0.1	2	0.1	1	<0.1	1	<0.1	1	0.1	0	0.0	6	0.05
Dioxoides	1	<0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1	<0.01

Окончание табл. 1

Семейство, род	Ю-в, лесостепь		Ю-в, лесная зона		Юго-запад		Город Пермь		Пригород Перми		Центральные районы		Северо-запад		Северо-восток		Всего в Пермском крае	
	число видов	% в сборах	число видов	% в сборах	число видов	% в сборах	число видов	% в сборах	число видов	% в сборах	число видов	% в сборах	число видов	% в сборах	число видов	% в сборах	число видов	% в сборах
Chelostoma	4	1.1	4	1.5	3	0.9	3	0.7	3	2.9	3	1.3	2	0.4	0	0.0	4	1.20
Heriades	1	<0.1	2	0.1	2	<0.1	2	<0.1	1	<0.1	2	0.4	1	0.1	0	0.0	2	0.10
Formicapis	1	0.1	1	<0.1	1	<0.1	1	0.1	1	0.1	1	0.6	1	0.3	0	0.0	1	0.15
Hoplitis	8	1.9	6	0.9	5	1.2	4	0.5	6	0.7	5	1.2	3	0.3	0	0.0	8	0.87
Anthocopa	2	<0.1	1	<0.1	0	0.0	0	0.0	1	<0.1	1	<0.1	0	0.0	0	0.0	3	0.02
Osmia	3	0.2	8	0.2	3	0.2	3	<0.1	5	0.2	6	0.3	3	0.1	0	0.0	11	0.17
Megachile	17	4.9	14	2.1	18	4.0	16	2.9	15	2.7	16	3.0	6	2.1	8	1.4	19	2.93
Coelioxys	5	0.4	5	0.2	7	0.4	7	0.2	6	0.3	6	0.4	3	0.2	4	0.2	11	0.30
Anthophoridae	**17**	**4.1**	**25**	**4.0**	**27**	**3.9**	**24**	**7.1**	**17**	**2.4**	**20**	**3.6**	**9**	**2.0**	**2**	**0.3**	**51**	**4.19**
Nomada	9	0.3	11	0.3	12	0.4	16	0.6	9	0.2	10	0.3	6	0.3	0	0.0	26	0.40
Ammobates	0	0.0	0	0.0	1	<0.1	0	0.0	0	0.0	1	<0.1	0	0.0	0	0.0	1	0.01
Ammobatoides	0	0.0	1	<0.1	1	<0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1	0.01
Biastes	1	<0.1	2	0.3	1	<0.1	1	<0.1	1	0.1	1	<0.1	0	0.0	0	0.0	2	0.10
Epeolus	0	0.0	2	<0.1	1	<0.1	1	<0.1	1	<0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	3	0.01
Triepeolus	0	0.0	0	0.0	1	<0.1	0	0.0	0	0.0	1	<0.1	0	0.0	0	0.0	1	<0.01
Epeoloides	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1	<0.1	0	0.0	0	0.0	1	<0.01
Tetralonia	1	<0.1	1	<0.1	1	0.1	1	<0.1	1	0.2	0	0.0	1	0.2	0	0.0	1	0.06
Eucera	2	2.1	2	2.3	2	1.5	2	5.2	2	0.9	1	1.6	1	0.7	1	0.1	2	2.42
Clisodon	1	1.3	1	0.7	1	1.2	1	0.8	1	0.8	1	1.4	1	0.8	1	0.2	1	0.93
Anthophora	1	<0.1	3	0.1	1	<0.1	0	0.0	1	<0.1	2	<0.1	0	0.0	0	0.0	4	0.04
Paramegilla	1	<0.1	0	0.0	3	0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	4	0.02
Heliophila	1	<0.1	1	<0.1	2	0.4	1	0.3	1	<0.1	1	0.1	0	0.0	0	0.0	2	0.15
Ceratina	0	0.0	1	<0.1	0	0.0	1	<0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1	0.01
Xylocopa	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1	<0.1	0	0.0	0	0.0	1	<0.01
Apidae	**39**	**43.7**	**39**	**54.5**	**38**	**45.1**	**40**	**44.8**	**38**	**56.2**	**40**	**56.7**	**37**	**58.0**	**35**	**96.5**	**48**	**52.95**
Bombus	30	41.4	32	50.2	29	38.4	30	40.8	29	52.0	30	52.4	28	55.1	27	92.7	37	48.70
Psithyrus	8	2.3	6	4.3	8	6.7	9	4.0	8	4.2	9	4.3	8	2.9	7	3.8	10	4.25
Apis	1	+	1	+	1	+	1	+	1	+	1	+	1	+	1	+ -*	1	+
Всего видов	**265**		**279**		**284**		**270**		**235**		**249**		**147**		**67**		**392**	

* - На северо-востоке медоносная пчела присутствует в предгорьях и не встречается в провинции горно-таежных лесов.

H.-Sch.*, *Paramegilla fulvipes* Eversm.*, *Heliophila bimaculata albifrons* Eversm., *Bombus armeniacus scytes* Skor.*. В числе названных 18 видов встречены только в Кунгурской лесостепи (отмечены звездочкой), 10 видов обнаружены также в других южных регионах после опубликования списков видов по семействам (Лыков, 2000б, 2001, 2004). *Bombus pomorum flavotestaceus* Skor. встречался тоже только в пределах Кунгурской лесостепи на Спасской горе (2 рабочих особи), но упоминался ранее в связи с первой находкой (Лыков, 1997, 2000а) и занесен в Красную книгу Среднего Урала (1996).

В лесной зоне на юго-востоке Пермского края (Ю–В) в полосе широколиственно-хвойных лесов обследованы Ординский (апидологический заказник «Малиновый хутор», Орда, Аспа) и Суксунский (Чекарда) р-ны, в южнотаежной подзоне заказник «Предуралье» на территории Кишертского р-на. Здесь выявлены 279 видов и 41 род пчел. Наибольшим разнообразием отличалось семейство *Andrenidae* (табл. 1).

На юго-западе (Ю-З) сбор материала проводился в окрестностях Чернушки, в Чайковском (Вассята) и Бардымском (Сараши) р-нах, расположенных в полосе широколиственно-хвойных лесов и пригороде Оханска (долина Камы в пределах южнотаежной подзоны). В этом регионе отмечено наибольшее разнообразие пчелиных – 284 вида из 44 родов. Полнее других в сборах представлены семейства *Halictidae* и *Anthophoridae* (табл. 1).

В подзоне южнотаежных лесов в соответствии с обширностью занимаемой ею в крае территории обследовано наибольшее число пунктов. Они объединены в основном по степени хозяйственного освоения: г. Пермь (г.П), пригород Перми (п.П) и районы, расположенные на этой же географической широте, условно – центральные районы (ЦР).

В г. Перми материал собран на газонах и пустырях, в садах и парках, по берегам малых рек. В пределах города выявлено 270 видов и 36 родов пчел. Наиболее полно здесь представлены небольшие семейства *Melittidae* и *Colletidae*, больше, чем в других регионах, обнаружено видов Галактид и Апид (табл. 1). Среди городских кварталов встречаются стации, в которых видовое разнообразие пчел выше, чем на любой другой обследованной территории Предуралья. Возможные причины этого многообразия обсуждались ранее (Лыков, 1993).

В пригороде Перми обследованы окрестности поселков Новые Ляды и Звездный, станций Ферма и Ласьва, сел Касимово и Болгары. В пригороде обнаружено такое же, как в городе, число родов – 36, но видовое разнообразие ниже – 235. Особенно заметно снижение числа видов в тех группах пчел, которые гнездятся в почве. По-видимому, сказывается недостаток мест гнездования и применение ядохимикатов в сельскохозяйственном производстве.

Обследован ряд районов, расположенных в средней части Пермского края, от западной границы до предгорий на востоке: Верещагинский (Комары, Ниж. Галино), Карагайский (Козьмодемьянск), Нытвенский (Григорьевское, Тимино, пригород Нытвы, Уральский), Добрянский (Полазна), Лысьвенский (Кормовище), Гремячинский (станция Баская), пригород Чусового. В этом обширном регионе выявлено 39 родов и 249 видов пчелиных (табл. 1).

На северо-западе (С-З) края (территория Коми-Пермяцкого автономного округа) пчелы собирались в Юрлинском р-не (Усть-Зула) на границе среднетаежных сосновых и южнотаежных пихтово-еловых лесов и окрестностях Пожвы Юсьвинского р-на (подзона южнотаежных лесов). В этом регионе обнаружено 147 видов пчелиных из 28 родов.

На северо-востоке (С-В) материал собран в провинции горно-таежных лесов (заповедники «Басеги», «Вишерский» и междуречье Вишеры и Колвы) и смежных с ней участков среднетаежных и южнотаежных лесов в окрестностях городов Березники и Кизел. На северо-востоке выявлено 67 видов пчелиных из 13 родов (табл. 1), при этом в горно-таежной провинции обнаружены 41 вид и 7 родов. Фауна пчелиных горных районов представлена в основном шмелями – 26 видов (94.6%) в сборах и шмелями-кукушками – 6 видов (4.4%). Здесь выявлены только 9 видов одиночных пчел – представители 5 родов и 4 семейств (в сумме около 1.0% в сборах); не встречались пчелы из семейств *Halictidae* и *Melittidae*, а также медоносная пчела (Лыков, Сенцова, 1990).

В пределах границы горно-таежных лесов проходит смена фаун пчелиных. Значительное видовое разнообразие пчел, свойственное равнинным ландшафтам и даже предгорьям, сменяется абсолютным преобладанием шмелей в горах. Так, в окрестностях Гремячинска и Чусового в пределах подзоны южнотаежных лесов обнаружено 145 видов пчелиных, из них 107 видов одиночных пчел (Елисеева, Кузнецова, 2005), на территории же заповедника Басеги, находящегося в 40-50 км к северо-востоку, в провинции горно-таежных лесов – всего 27 видов, в том числе 4 вида одиночных пчел.

Семейство *Colletidae* составило в сборах по Пермскому краю 3.91% и представлено 39 видами. Наибольшее видовое разнообразие Коллетид отмечено на территории Кунгурской лесостепи: 19 видов рода *Prosopis* и 14 – *Colletes* (табл. 2). Наибольшая относительная численность Коллетид зарегистрирована на юго-западе края – 5.7%. В этом же регионе в окрестностях Чернушки в сборах А.Ф. Новикова обнаружены несколько экземпляров *Prosopis cornuta* – вид, встреченный ранее на территории города Перми (Лыков, 1993). Более половины выявленных видов семейства широко распространены на территории края и встречались в большинстве регионов (табл. 2), *Prosopis annulata* и *P. communis* обнаружены и в горно-таежной провинции. Половая структура: 34 вида в составе

Таблица 2

Видовой состав и численность пчелиных семейства *Colletidae* в различных регионах Пермского края

Вид	Собрано в отдельных регионах								Всего	
	Л/с	Ю-в	Ю-з	г.П	п.П	Цр	С-з	С-в	абс.	% в сборах
Prosopis (Hylaeus) angustata Schenck	2	2	1	5	2	5	2	0	20	0.97
P. annularis Kirby	3	0	14	1	1	2	0	0	21	1.02
P. annulata L.	19	57	47	61	79	55	11	8	338	16.48
P. bisinuata Förster	7	41	17	47	12	42	10	0	176	8.58
P. brevicornis Nyl.	4	6	2	2	8	1	0	0	23	1.12
P. communis Nyl.	12	29	21	63	40	25	2	2	194	9.46
P. confusa Nyl.	15	53	34	33	22	19	3	1	180	8.78
P. cornuta Smith	0	0	6	1	0	0	0	0	7	0.34
P. difformis Eversm.	4	23	15	12	5	21	0	0	80	3.90
P. euryscapa Förster	2	0	2	1	2	1	0	0	8	0.39
P. gibba Saund.	4	11	9	14	9	6	3	0	56	2.73
P. gracilicornis F. Mor.	5	14	15	10	21	7	3	0	75	3.67
P. hyalinata Smith	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0.10
P. minuta F.	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0.05
P. nigrita F.	3	4	0	0	0	14	0	0	21	1.02
P. pectoralis Förster	2	0	1	1	0	0	0	0	4	0.20
P. pictipes Nyl.	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0.10
P. pratensis Geoffr.	0	0	0	3	0	3	0	0	6	0.29
P. rinki Gorski	4	5	7	9	7	5	0	0	37	1.80
P. styriaca Förster	3	2	0	0	0	0	0	0	5	0.25
P. variegata F.	3	9	4	2	0	2	0	0	20	0.97
Colletes collaris Dours	7	16	52	15	5	4	2	2	103	5.02
C. cunicularis L.	5	16	2	3	2	8	1	0	37	1.80
C. daviesanus Smith	14	17	49	43	9	2	0	0	134	6.53
C. floralis Eversm.	9	14	30	7	2	12	0	0	74	3.61
C. fodiens Geoffr.	2	2	4	0	0	7	0	0	15	0.73
C. hylaeformis Eversm.	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0.15
C. inexpectatus Nosk.	10	3	0	7	3	3	0	0	26	1.27
C. marginatus Smith	0	9	0	0	0	11	0	0	20	0.97
C. popovi Nosk.	3	7	8	7	1	5	0	0	31	1.51
C. roborowskyi Friese	0	0	2	0	0	3	0	0	5	0.25
C. senilis Eversm.	4	6	2	2	2	0	0	0	16	0.78
C. sidemii Rad.	1	17	16	11	10	2	0	0	57	2.79
C. similis Schenck	0	0	7	6	2	3	1	0	19	0.92
C. spectabilis F. Mor.	5	1	0	7	8	4	0	0	25	1.22
C. succinctus L.	12	39	16	54	12	3	0	1	137	6.67
C. tardus Nosk.	1	0	0	4	0	0	0	0	5	0.25
C. tuberculatus F. Mor.	2	4	4	5	4	0	0	0	19	0.92
C. uralensis Nosk.	0	11	9	12	2	15	0	0	49	2.39

семейства представлены в сборах обеими половыми формами, *Prosopis hyalinata, P. minuta* и *P. pratensis* – только самками, *Colletes hylaeformis* и *C. tardus* – только самцами.

Семейство *Andrenidae* представлено в сборах 85 видами и составило в среднем 10.5% всех пчелиных. На юге и в средней полосе Пермского края встречаемость Андренид была равномерной – от 9.3% в пригороде Перми до 12% в Кунгурской лесотепи (табл. 1). Род *Andrena*, пополнившийся 5 новыми для Пермского края видами, включает в настоящее время 80 видов, большинство из них малочисленны и единичны. Многие виды Андрен широко распространены в равнинной части Прикамья, в том числе некоторые из малочисленных (Лыков, 2004). В горно-таежной провинции обнаружен единственный представитель рода и семейства *A. cineraria*. Самый многочисленный в составе семейства вид *Panurgus calcaratus* широко распространен в равнинной части Пермского края и местами обычен. Из 3 видов *Panurginus* были многочисленны в отдельных пунктах сбора P. romani (заказник «Предуралье») и *P. labiatus* – на юго-западной окраине Перми и в окрестностях Чернушки (Лыков, 2000а, 2004). Специализированный опылитель посевной люцерны, включенный в Красную книгу СССР (1984), *Melitturga clavicornis* эпизодически встречался в южных регионах края. В дополнение к спискам, опубликованным ранее (Лыков, 2004), выявлены *Andrena alfkenella* Perkins (Березовая гора), *A. ehndbergi* F. Mor. (Уинск, Ергач), *A. latyri* Alfken (Ергач), *A. nycthemera* Imhoff (Григорьевское), *A. viridescens* Vier. (Уинск).

Семейство *Halictidae* – самое многочисленное среди одиночных пчел – в среднем 19.38%. В равнинных регионах Прикамья относительная численность его колебалась в пределах 12–28%, на северо-востоке была менее 1% (табл. 1), в горах Галактиды не обнаружены. В составе семейства выявлено наибольшее число видов – 87, в их числе 66 – из рода *Halictus*. Клептопаразитический род *Sphecodes* включает в сборах 14 малочисленных видов, но многие из них широко распространены на территории Прикамья (Лыков, 2001). *Dufourea vulgaris*, *Rophites quinquespinosus* и *Rophitiodes canus*, занесенный в Красную книгу СССР (1984), широко распространены в равнинных ландшафтах края и были обычными или многочисленными видами в отдельных регионах (табл. 1). Род *Halictoides* представлен в отдельных пунктах сбора 2 малочисленными видами, единичные экземпляры рода *Systropha* встречались в южных регионах. Вновь выявлены 4 представителя семейства: *Halictus viridiaeneus* Bluth. (Плеханово), *Sphecodes reticulatus* Thomson (Березовая гора), *S. rubicundus* Hagens (Уинск) и *Systropha curvicornus* Scop. (Березовая гора).

Наименее представительным в сборах было семейство *Melittidae* (2.03%, 7 видов из 3 родов), но отдельные виды встречались во всех регионах Пермского края, кроме провинции горно-таежных лесов. Все выявленные в Прикамье виды этого семейства обнаружены в Кунгурской лесостепи, на юго-западе края и на территории г. Перми (табл. 1).

Наибольшее число родов выявлено в составе семейства *Megachilidae* – 16. Значительным числом видов были представлены роды *Megachile* – 19, *Osmia* и *Coelioxys* – по 11, *Hoplitis* – 8; всего в составе семейства обнаружено 75 видов. Самыми многочисленными из них были *Trachusa byssina, Chelostoma fuliginosum*, отдельные виды *Megachile* и *Hoplitis*, в некоторых пунктах сбора – *Lithurgus fuscipennis* (Лыков, 2000б). Виды клептопаразитических родов *Coelioxys* и *Stelis*, а также гнездостроящие Осмии были в сборах малочисленны или единичны. В составе семейства *Megachilidae* выявлены 14 видов и 2 рода, не известные ранее в Прикамье (Лыков, 2000б): *Paranthidiellum lituratum* Pz. («Предуралье», Чусовой, Ергач), *Anthidium septemspinosum* Lep. (Чернушка, Уинск, Спасская гора), *Stelis minuta* Lep. (Чернушка, Ергач), *S. scutellaris inamoena* Popov (Ергач), *S. signata* Latr. (Ергач), *S. ornatula* Klug (Уинск), *Dioxoides tridentatus* Nyl. (Ергач, Березовая гора), *Hoplitis anthophoroides* Schenck (Березовая гора), *H. spinulosa* Kirby («Предуралье», Чусовой, Спасская гора), *H. tridentata* Duf., Perr. (Чернушка, Уинск, Березовая гора), *Anthocopa papaveris* Latr. (Уинск, Березовая гора), *A. transcaspica* F. Mor. (Спасская гора), *Megachile melanogaster* Eversm. (Суда, Чусовой), *Coelioxys aurolimbata* Förster (Ергач).

Семейство *Anthophoridae* составило в общих сборах 4,19%, представлено 15 родами и 51 видом. В их числе 35 клептопаразитических (первые 7 родов в табл. 1) и 16 гнездостроящих видов. Паразиты гнезд представлены в сборах единичными и малочисленными видами. Из гнездостроящих видов преобладали *Eucera longicornis* и *Clisodon furcatus*, встречавшиеся на всей территории Пермского края, включая провинцию горно-таежных лесов. В дополнение к списку видов Антофорид (Лыков, 2000б) выявлены *Nomada conjngens* H.-Sch., *N. ferruginata* L., *N. mutabilis* F. Mor. (Елисеева, Кузнецова, 2005; Корелина, 2005), *Ammobatoides abdominalis* Eversm. (Чернушка), *Paramegilla fulvipes* Eversm. (Березовая гора), *Heliophila bimaculata albifrons* Eversm. (Чернушка, Березовая гора), *Epeoloides cecutiens* F. (Уральский), *Xylocopa valga* Gerst. (Комары). Два последних вида относятся к родам, впервые отмеченным на территории Пермского края. *X. valga* обнаружена в сборах М.А. Мазунина вблизи восточной границы ее ареала (Красная книга СССР, 1984).

Семейство *Apidae* – самое многочисленное в сборах и составляет 52,95% от числа всех пчелиных – надсемейства Apoidea.. В его составе 48 видов, в том числе 37 видов шмелей. Видовой состав, по сравнению с составом, приведенным в публикации, посвященной семейству *Apidae* (Лыков, 1997), почти не изменился (в Кунгурской лесостепи дополнительно выявлен только *Bombus armeniacus* scytes Skor.), но заметны изменения в соотношение видов шмелей. Так, относительная численность *B. lucorum*, доминировавшего ранее почти во всех регионах, в последние годы в большинстве пунктов сбора снизилась в 3–4 раза, реже стали встречаться *B. hortorum, B. hypnorum, B. soroensis laetus, B. consobrinus.* Увеличилась в сборах доля *B. lapidarius*, в отдельные годы они составляли до 5–10% в пределах семейства (Пермь, в 1997., Чусовой, в 2002 г.). *B. confusus* обнаружен не только в заказнике «Предуралье» (Лыков, 2000а), но и в глубине подзоны южнотаежных лесов (Верещагинский район). В некоторых пунктах на юге Пермского края (Суда, Чернушка) доля *B. confusus* среди шмелей в 2000 г. достигала 0,5–0,7%. До последнего времени считалось, что этот европейский вид распространен до Волги (Ефремова, 1991). Выясняется, что граница его ареала проходит восточнее. Из выявленных шмелей 12 видов занесены в Красную книгу СССР (1984), Красную книгу РСФСР (1985) или Красную книгу Среднего Урала (1996). Некоторые шмели таежной группы (*B. sporadicus* Nyl., *B. modestus* Eversm., *B. schrencki* F. Mor., *B. subbaicalensis* Vogt) являются обычными на северо-востоке Пермского края (Лыков, 1997), другие (*B. paradocsus* D.-T., *B. pomorum* Pz., *B. fragrans* Pallas) – действительно редкие. Некоторые виды шмелей (*B. confusus* Schenck., *B. tristis* Seidl., *B. derhamellus rossicus* Skor.) заслуживают включения в региональную Красную книгу.

В охране нуждаются не только шмели. Большинство видов одиночных пчел малочисленны и единичны (Лыков, 2000б, 2001, 2004). Среди них немало специализированных опылителей – олиголектов (Радченко, Песенко, 1994). Только в комплексе, опыляя все энтомофильные растения, они могут обеспечить устойчивое существование естественных биогеоценозов и урожайность многих сельскохозяйственных культур. И подход к охране этих насекомых должен быть комплексным. В Пермском крае принимаются меры в этом направлении. С 1943 г. существует заповедник (с конца 1951 г. – заказник) «Предуралье», где обнаружено более 240 видов пчелиных (Лыков, 2000а). В последние десятилетия организованы заповедники «Басеги» и «Вишерский», способствующие сохранению популяций шмелей, в том числе тундровых видов; апидологический заказник «Малиновый хутор», в котором выявлено пока 145 видов пчел. В Пермском крае более 230 ботанических особо охраняемых природных территорий (Белковская, 1988; Овеснов, 2001). В некоторых из них (Спасская гора, Уинский лесной парк, Сарашевский сосново-дубовый лес, Козьмодемьянский природный лесной парк, Черняевский лес (город Пермь) и др.) нами проводилось изучение пчелиных. Эти «ботанические памятники природы» (Белковская, 1988) помогают сохранить не только уникальные растительные сообщества Предуралья, но и популяции многочисленных видов одиночных пчел, других редких и ценных насекомых, в том числе тех, которые находятся под угрозой исчезновения.

Таким образом, в соответствии с неоднородностью природных условий на территории Пермского края выявлена разнообразная фауна пчелиных, включающая 392 вида – представителей 50 родов и 7 семейств надсемейства Apoidea. Видовое разнообразие пчел уменьшается по направлению с юго-запада Пермского края, где обнаружено 284 вида (из них 246 видов одиночных пчел) к северо-востоку – в провинции горно-таежных лесов выявлен 41 вид, в их числе 32 вида шмелей и шмелей-кукушек. Большое видовое разнообразие пчелиных отмечается и в населенных пунктах, так, в городе Перми обнаружено 270 видов.

Список литературы

Белковская Т.П. Ботанические памятники природы Пермской области // В кн. Растительный мир Прикамья. Пермь, 1988. С. 161–166.

Елисеева Т.В., Кузнецова К.В. К изучению пчелиных (*Hymenoptera*, *Apoidea*) восточной части Пермской области // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии: Материалы студ. науч. конф. 11–15 апр. 2005 г. Пермь, 2005. С. 56–58.

Ефремова З.А. Шмели Поволжья. Ульяновск, 1991. 92 с.

Корелина О.М. К изучению пчелиных Кунгурского района Пермской области // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии: Материалы студ. науч. конф. 11–15 апр. 2005 г. Пермь, 2005. С. 59–60.

Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М., 1984. Т. 1. 392 с.

Красная книга РСФСР (Животные). М., 1985. 454 с.

Красная книга Среднего Урала. Свердловская и Пермская области. Екатеринбург, 1996. 280 с.

Лыков В.А. Фауна и некоторые вопросы экологии пчелиных в городе Перми // Фауна и экология насекомых Урала: Межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1993. С. 81–100.

Лыков В.А. К изучению фауны пчелиных (*Apoidea*) заказников «Предуралье» Пермской области и «Троицкий» Челябинской области // Охраняемые природные территории. Проблемы выявления, исследования, организация систем. Тез. докл. Междунар. науч. конф. (ноябрь, 1994). Пермь, 1994. Ч. 2. С. 70–73.

Лыков В.А. Фауна шмелей Прикамья // Вестн. Перм. ун-та. 1997. Вып. 3. Биология. С. 117–121.

Лыков В.А. Пчелиные заказника «Предуралье» // Вестн. Перм. ун-та. 2000. Вып. 3. Заказник «Предуралье». С. 227–235.

Лыков В.А. Обзор фауны пчелиных семейств *Melittidae, Megachilidae* и *Anthophoridae* (*Hymenop-*

tera, *Apoidea*) Пермской области // Вестн. Перм. ун-та. 2000. Вып. 2. Биология. С. 216–226.

Лыков В.А. Материалы к фауне пчелиных семейства *Halictidae* (*Hymenoptera, Apoidea*) Пермской области // Вестн. Перм. ун-та. 2001. Вып. 4. Биология. С. 123–127.

Лыков В.А. Материалы к изучению фауны пчелиных семейства *Andrenidae (Hymenoptera, Apoidea)* Пермской области // Вестн. Перм. ун-та. 2004. Вып. 2. Биология. С. 72–75.

Лыков В.А., Князева В.В. Биоценотические предпосылки опыления посевной люцерны в Пермской области // Фауна и экология насекомых Урала: Межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1990. С. 4–17

Лыков В.А., Лоскутова М.Н. Материалы к фауне пчелиных заповедников Южного Урала // Животный мир Южного Урала. Оренбург, 1990. С. 22–24.

Лыков В.А., Сенцова М.М. Материалы к фауне пчелиных северо-восточной части Пермской области // Проблемы кадастра, экологии и охраны животного мира России: Тез. Всерос. науч. конф. (15–19 окт. 1990 г.). Воронеж, 1990. С. 63–64.

Лыков В.А., Шураков А.И. Пчелиные Уинского района Пермской области (в связи с созданием апидологического заказника «Малиновый хутор») // Проблемы региональной Красной книги. Пермь, 1997. С. 136–139.

Никифорук К.С. Дикие пчелы Башкирии и их роль в опылении растений. Уфа, 1958. 54 с.

Овеснов С.А. Ботанические особо охраняемые территории Пермской области // Растения Прикамья: Учеб. пособие. Пермь, 2001. С. 155–166.

Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 3. Перепончатокрылые. Ч. 1. Л., 1978. 584 с.

Радченко В.Г., Песенко Ю.А. Биология пчел (*Hymenoptera, Apoidea*). СПб., 1994. 352 с.

Ситдиков А.А. Фауна пчел (*Hymenoptera, Apoidea*) Удмуртии с описанием Melitta udmurtica sp. n. // Тр. Зоол. инст. АН СССР, 1988. Т. 159. С. 103–112.

Сысолетина Л.Г. Итоги изучения шмелей Среднего Поволжья // Материалы второй итогов. науч. конф. зоологов Волж.-Камск. края. Казань, 1975. С. 58–63.

Ухова Н.Л., Лыков В.А. К фауне пчелиных (*Hymenoptera, Apoidea*) Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. Екатеринбург, 2001. С. 226–229.

Халимова Л.А. Фауна пчелиных (*Hymenoptera, Apoidae*) Уинского района Пермской области // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии: Материалы студ. науч. конф. 11–15 апр. 2005 г. Пермь, 2005. С. 66–69.

Юферев Г.И. Одиночные пчелы Кировской области. Киров, 2003. 24 с.

Поступила в редакцию 20.02.2006

The bee fauna review (*Hymenoptera, Apoidea*) of the Perm Area

V.A. Lykov

The long time investigations (1958, 1978-2005) in the Perm Area revealed 392 species of *Apoidea*. The species list of the family Colletidae are provided for the first time, the abundance of these insects in the samplings are showed. The list of other families, recently published (Lykov, 1997, 2000, 2001, 2004) reached by some species. The distribution of bees in the Perm Area are provided.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

УДК 595.762.12

К ФАУНЕ ЖУЖЕЛИЦ *(COLEOPTERA, CARABIDAE)* ОРЕНБУРГСКОЙ ОБЛАСТИ

А. Г. Воронин[a], **А. В. Русаков**[b]

[a] Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

[b] Оренбургский государственный педагогический университет, 460014, Оренбург, ул. Советская, 19

Приводится обзор литературных источников по фауне жужелиц Оренбургской области (36 работ). Собственные сборы авторов проводились в 15 географических пунктах степной зоны Оренбургской области. Всего собрано 457 экземпляров жужелиц, относящихся к 68 видам. Из них 7 видов не отмечались ранее в этом регионе. Приводится аннотированный список найденных видов.

Изучение биоразнообразия беспозвоночных животных по-прежнему является актуальным для современной фаунистики. И хотя жесткокрылые семейства жужелиц изучены лучше, чем многие другие группы беспозвоночных, их фауна в Уральском регионе до сих пор не выявлена полностью. Особенно это касается южных районов Урала, в частности Оренбургской области. Изучению фауны жужелиц степной зоны этой области и посвящена настоящая статья.

Первые сведения о жужелицах Оренбургского края содержатся еще в работе Э. Эверсмана (1840). В сводке К.Э. Линдемана (1871) для Оренбурга приводится 90 видов жужелиц. Накопленный к началу XX в. материал был обобщен в каталоге Г.Г. Якобсона (1905–1916), который приводит для Оренбургской губернии 128 видов жужелиц. К этому же периоду относится и заметка П.А. Воронцовского (1912) о скакунах окрестностей г. Оренбурга.

В дальнейшем жужелицы, наряду с другими беспозвоночными, изучались в связи с хозяйственным освоением степи (Бей-Биенко, Григорьева, Четыркина, 1936; Бей-Биенко, 1961). Жукам в области среднего и нижнего течения р. Урал посвящена работа Л.В. Арнольди (1952), который приводит для Оренбургской области 16 видов жужелиц. Береговые жужелицы Оренбургской области упоминаются и в работе С.Ю. Грюнталя (1970). На материале, частично собранном в Оренбургской области, развитие некоторых полевых видов жужелиц изучено Л.И. Касандровой, И.Х. Шаровой (1971).

Жужелицы юго-восточных районов Оренбургской области рассматриваются в ряде работ Т.А. Кобловой (Коблова, 1962, 1966, 1968а, б, 1987; Коблова, Вдовина, 1977). Специально жужелицам Оренбургской области были посвящены публикации и кандидатская диссертация Л.В. Лапшина (Лапшин, 1969, 1970а, б, 1971, 1972а, б, в; Шарова, Лапшин, 1971). Отрывочные сведения о некоторых видах жужелиц Оренбургской области содержатся в депонированной рукописи В.О. Козьминых, С.Л. Есюнина (1991).

Итоги изучения фауны жужелиц Оренбургской области были подведены в статье А.В. Козырева, В.А. Немкова, Е.В. Зиновьева (1997), в которой приводится список из 232 видов с распределением их по почвенно-климатическим зонам Оренбургской области. К сожалению, в этой работе не учтены многие публикации, затрагивающие эту тему, поэтому в действительности число известных из Оренбургской области видов жужелиц существенно больше.

В дальнейшем жужелицы Оренбургской области рассматривались в работах А.В. Козырева, В.О. Козьминых, В.А. Немкова (1997), А.В. Козырева, В.О. Козьминых, С.Л. Есюнина (2000), В.А. Немкова, А.В. Козырева (2001). Сведения о нахождении в Оренбургской области отдельных видов жужелиц содержатся в работах В.А. Немкова (1991); А.В. Козырева (1997); А.В. Русакова, Г.В. Ни (1997а, б), а также в ряде работ, посвященных редким и исчезаюшим видам беспозвоночных животных (Ни, Русаков, Краснова, Решетова, Беляева, 1992; Немков, 1995; Козьминых, 1997; Козьминых, Немков, 1997 и др.).

В 1989–1995гг. А.В. Русаковым был собран небольшой материал по жужелицам в 15 географических пунктах Оренбургской области, перечисленных ниже.

1. Мужичье Павловка. В 25 км северо-западнее Оренбурга. Оренбургский р-н.

2. Чернореченское. В 20 км западнее Оренбурга. Оренбургский р-н.

3. Гребени. Северо-восточнее Оренбурга. Сакмарский р-н.

4. Оренбург.

5. Ивановка. Юго-восточнее Оренбурга. Оренбургский р-н.

6. Донгуз. В 7 км восточнее пос. Первомайский (южнее Оренбурга). Оренбургский р-н.

7. Каменноозерное. В 40 км восточнее Оренбурга. Оренбургский р-н.

8. Караванный. Восточнее Оренбурга, на левом берегу р. Урал. Оренбургский р-н.

9. Буртинская степь. Участок Оренбургского заповедника. У пос. Буртинский Беляевского р-на.

10. Сагарчин. Юго-восточнее пос. Акбулак. Акбулакский р-н.

11. Акоба. Южнее Сагарчина на левом берегу р. Илек. Акбулакский р-н.

12. Свечковка. У южной границы Оренбургской области (южнее Оренбурга). Акбулакский р-н.

13. Айтуарская степь. Участок Оренбургского заповедника. У пос. Айтуар в 40 км южнее Медногорска. Кувандыкский р-н.

14. Суундук. У пос. Майский Кваркенского р-на.

15. Озерный. Поселок на берегу оз. Жетыколь Светлинского р-на.

Все географические пункты расположены в степной зоне.

Впоследствии собранный материал был обработан и определен А.Г. Ворониным, им же была подготовлена к печати настоящая статья. Существенную помощь в определении материала оказали И.А. Белоусов, Б.М. Катаев, И.И. Кабак и В.Г. Шиленков, которым авторы выражают свою благодарность.

Всего было собрано 457 экземпляров жужелиц, относящихся к 68 видам. Аннотированный список видов представлен ниже. Для каждого вида приводятся географические точки и биотопы, в которых был найден вид; римскими цифрами указаны месяцы, в которых был встречен вид; в скобках приведено количество собранных экземпляров. Виды, которые не приводились для Оренбургской области в перечисленных выше работах, отмечены звездочкой.

Аннотированный список видов

1. ***Cicindela germanica*** L.
Оренбург (Зауральная роща). (1 экз.)

2. ***C. atrata*** Pall.
Айтуарская степь. VII. (1 экз.)

3. ***C. campestris*** L.
Ивановка. IV. (1 экз.)

4. ***Notiophilus germinyi*** Fauv.
Ивановка. Разнотравье по краю лесополосы. IX. (1 экз.)

5. ***Calosoma auropunctatum*** (Hbst.)
Ивановка, Донгуз. Сад, разнотравье по краю лесополосы, пастбище, типчаково-ковыльная степь. VI, VII, IX. (6 экз.)

6. ***C. denticolle*** Gebl.
Донгуз. Пастбище. VI. (2 экз.)

7. ***Carabus cancellatus*** Ill.
Оренбург (Зауральная роща). (1 экз.)

8. ***C. estreicheri*** F.-W.
Оренбург (Зауральная роща). V. (1 экз.)

9. ***C. clathratus*** L.
Караванный, Буртинская степь, Сагарчин, Озерный. Берега озер, на пастбище под камнями и навозом у реки. (4 экз.)

10. ***C. bessarabicus*** F.-W.
Буртинская степь. (2 экз.)

11. ***Bembidion lampros*** (Hbst.)
Сагарчин. Остепненный луг. IV. (1 экз.)

12. ***B. properans*** (Steph.)
Ивановка, Сагарчин. Разнотравье по краю лесополосы, типчаково-ковыльная степь, полоса прибоя при весеннем разливе реки. IV, VII, IX. (40 экз.)

13. ***B. chaudoiri*** Chd.*
Сагарчин. Полоса прибоя при весеннем разливе реки. IV. (1 экз.)

14. ***B. transparens*** (Gebl.)*
Сагарчин. Остепненный луг. IV. (1 экз.)

15. ***B. quadrimaculatum*** (L.)
Сагарчин. Полоса прибоя при весеннем разливе реки. IV. (1 экз.)

16. ***B. obscurellum*** (Motsch.)
Донгуз. Пастбище. V. (1 экз.)

17. ***Poecilus cupreus*** (L.)
Мужичье Павловка, Ивановка, Буртинская степь. Разнотравье по краю лесополосы, пастбище, типчаково-ковыльная степь. V, VII-IX. (11 экз.)

18. ***P. versicolor*** (Sturm)
Ивановка. Разнотравье по краю лесополосы, типчаково-ковыльная степь. VII, IX. (4 экз.)

19. ***P. punctulatus*** (Schall.)
Гребени, Ивановка. Разнотравье по краю лесополосы, полынно-типчаковая степь. IX. (4 экз.)

20. ***P. sericeus*** (F.-W.)
Мужичье Павловка, Гребени, Ивановка, Донгуз, Акоба, Свечковка. Разнотравье по краю лесополосы, пастбище, ковыльная степь, типчаково-ковыльная степь, каменистая разнотравно-типчаково-ковыльная степь, пустырь с рудеральной растительностью. IV, V, VII-IX. (33 экз.)

21. ***P. crenuliger*** Chd.
Мужичье Павловка, Ивановка, Донгуз. Разнотравье по краю лесополосы, пастбище, степь. V, VII, IX. (13 экз.)

22. ***P. nitens*** Chd.
Оренбург (Дубки), Донгуз. Пойменный лес, пастбище. V. (3 экз.)

23. ***Pterostichus longicollis*** (Duft.)
Донгуз. Пастбище. V. (1 экз.)

24. ***Calathus ambiguus*** (Pk.)
Мужичье Павловка, Гребени, Ивановка. Разнотравье по краю лесополосы, пастбище, пустырь с рудеральной растительностью. VIII, IX. (28 экз.)

25. ***C. melanocephalus*** (L.)
Ивановка, Сагарчин. Разнотравье по краю лесополосы, полоса прибоя при весеннем разливе реки. IV, IX. (2 экз.)

26. ***C. halensis*** (Schall.)
Гребени, Ивановка, Донгуз. Разнотравье по краю лесополосы, типчаково-ковыльная степь, камени-

стая разнотравно-типчаково-ковыльная степь, пустырь с рудеральной растительностью. VIII, IX. (7 экз.)

27. ***Pseudotaphoxenus rufitarsis*** (F.-W.)
Гребени, Ивановка, Донгуз. Разнотравье по краю лесополосы, полынно-типчаковая степь, каменистая разнотравно-типчаково-ковыльная степь. VIII, IX. (8 экз.)

28. ***Taphoxenus gigas*** (F.-W.)
Чернореченское, Ивановка, Донгуз, Буртинская степь. Разнотравье по краю лесополосы, остепненный луг, каменистая разнотравно-типчаково-ковыльная степь. VI-IX. (8 экз.)

29. ***Agonum gracilipes*** (Duft.)
Ивановка. Разнотравье по краю лесополосы, типчаково-ковыльная степь. IX. (3 экз.)

30. ***Synuchus vivalis*** Ill.
Ивановка. Разнотравье по краю лесополосы. IX. (1 экз.)

31. ***Amara aenea*** (Deg.)
Мужичье Павловка, Ивановка. Разнотравье по краю лесополосы, пастбище. V, VII, IX. (3 экз.)

32. ***A. tibialis*** (Pk.)
Сагарчин. Полоса прибоя при весеннем разливе реки. IV. (7 экз.)

33. ***A. bifrons*** (Gyll.)
Ивановка. Разнотравье по краю лесополосы, типчаково-ковыльная степь. VII, IX. (28 экз.)

34. ***A. ingenua*** (Duft.)
Гребени. Полынно-типчаковая степь. IX. (1 экз.)

35. ***A. apricaria*** (Pk.)
Мужичье Павловка, Чернореченское, Донгуз, Акоба. Остепненный луг, пастбище. IV, V. (8 экз.)

36. ***A. equestris*** Duft.
Гребени, Ивановка. Разнотравье по краю лесополосы, типчаково-ковыльная степь, пустырь с рудеральной растительностью. VII, IX. (11 экз.)

37. ***Curtonotus desertus*** (Kryn.)
Гребени, Ивановка, Донгуз. Пастбище, типчаково-ковыльная степь, полынно-типчаковая степь, пустырь с рудеральной растительностью. V, VII, IX. (22 экз.)

38. ***Anisodactylus signatus*** (Pz.)
Каменноозерное. IV. (1 экз.)

39. ***Harpalus rufipes*** (Deg.)
Ивановка. Разнотравье по краю лесополосы, типчаково-ковыльная степь. VII, IX. (22 экз.)

40. ***H. calceatus*** (Duft.)
Ивановка, Буртинская степь. Разнотравье по краю лесополосы, типчаково-ковыльная степь. VIII, IX. (8 экз.)

41. ***H. serripes*** (Quens.)
Мужичье Павловка, Донгуз. Пастбише. V, VII. (4 экз.)

42. ***H. pumilus*** (Sturm)
Ивановка. Разнотравье по краю лесополосы. IX. (1 экз.)

43. ***H. anxius*** (Duft.)
Суундук. Луг у реки. VI. (1 экз.)

44. ***H. kirgisicus*** Motsch.*
Мужичье Павловка, Ивановка. Разнотравье по краю лесополосы, пастбище. V, IX. (6 экз.)

45. ***H. calathoides*** Motsch.
Мужичье Павлока, Донгуз. Пастбище. V. (11 экз.)

46. ***H. subcylindricus*** Dej.
Мужичье Павловка, Ивановка. Разнотравье по краю лесополосы, пастбище, типчаково-ковыльная степь. V, VII, IX. (19 экз.)

47. ***H. smaragdinus*** (Duft.)
Мужичье Павловка, Гребени, Ивановка, Донгуз, Суундук. Разнотравье по краю лесополосы, луг у реки, пастбище, пустырь с рудеральной растительностью. V-VII, IX. (17 экз.)

48. ***H. sarmaticus*** Motsch.*
Гребени, Ивановка, Донгуз, Акоба. Типчаково-ковыльная степь, разнотравно-типчаково-ковыльная степь, пустырь с рудеральной растительностью. IV, VII, IX. (7 экз.)

49. ***H. optabilis*** Dej.
Гребени, Ивановка, Донгуз. Разнотравье по краю лесополосы, типчаково-ковыльная степь, полынно-типчаковая степь, каменистая разнотравно-типчаково-ковыльная степь. VII-IX. (16 экз.)

50. ***H. salinus*** Dej.
Суундук. Луг у реки. VI. (1 экз.)

51. ***H. foveiger*** Tschit.*
Мужичье Павловка. Пастбище. V. (2 экз.)

52. ***H. steveni*** Dej.
Мужичье Павловка, Гребени, Донгуз. Пастбище, пустырь с рудеральной растительностью. V. (5 экз.)

53. ***H. affinis*** (Schrnk.)
Чернореченское. Остепненный луг. VII. (1 экз.)

54. ***H. distinguendus*** (Duft.)
Мужичье Павловка, Ивановка, Донгуз, Акоба, Суундук. Разнотравье по краю лесополосы, луг у реки, пастбище. IV-VII, IX. (23 экз.)

55. ***H. akinini*** Tschit.*
Мужичье Павловка. Пастбище. V. (1 экз.)

56. ***Microderes brachypus*** (Dej.)
Мужичье Павловка, Акоба. Пастбище. IV, VII. (4 экз.)

57. ***Callistus lunatus*** (F.)
Буртинская степь. (1 экз.)

58. ***Badister unipustulatus*** Bon.
Донгуз. Пастбище. (1 экз.)

59. ***Corsyra fusula*** (Stev. in Dej.)
Акоба, Суундук. Луг у реки, пастбище. IV. (2 экз.)

60. ***Odacantha melanura*** (L.)
Суундук. Луг у реки. (« экз.)

61. ***Lebia menetriesi*** Ball.
Ивановка. Разнотравье по краю лесополосы. VII. (1 экз.)

62. ***Syntomus parallelus*** Ball.*
Акоба. Пастбище. IV. (1 экз.)

63. ***S. truncatellus*** (L.)
Сагарчин. Полоса прибоя при весеннем разливе реки. IV. (6 экз.)

64. ***Microlestes minutulus*** (Goeze)

Ивановка, Сагарчин. Разнотравье по краю лесополосы, полоса прибоя при весеннем разливе реки. IV, IX. (8 экз.)

65. ***Cymindis angularis*** (Gyll.)

Ивановка. Разнотравье по краю лесополосы. IX. (1 экз.)

66. ***C. scapularis*** Schaum

Гребени, Донгуз. Каменистая разнотравно-типчаково-ковыльная степь, пустырь с рудеральной растительностью. VIII. (2 экз.)

67. ***C. variolosa*** (F.)

Донгуз. Степь. V. (1 экз.)

68. ***C. lateralis*** F.-W.

Мужичье Павловка, Донгуз, Буртинская степь, Сагарчин, Акоба, Свечковка. Остепненный луг, пастбище, ковыльная степь. IV, V, VII, VIII. (9 экз.)

Список литературы

Арнольди Л.В. Общий обзор жуков области среднего и нижнего течения р. Урал, их экологическое распределение и хозяйственное значение // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1952. Т. 11. С. 44–65.

Бей-Биенко Г.Я. О некоторых закономерностях изменения фауны беспозвоночных при освоении целинной степи // Энтомол. обозр. 1961. Т. 40, вып. 4. С. 763–775.

Бей-Биенко Г.Я., Григорьева Т.Г., Четыркина И.А. Характеристика наземной и почвенной фауны в биоценозах Оренбургской степи близ пос. Серовки Халиловского района // Итоги научно-исслед. работ Всесоюз. ин-та защиты растений за 1935 год. Л., 1936. С. 78–82.

Воронцовский П.А. Материалы к изучению фауны Insecta окрестностей г. Оренбурга. Coleoptera // Изв. Оренбург. Отдела Императорского Русского Географ. О-ва. 1912. Вып. 23. С. 115–116.

Грюнталь С.Ю. Комплексы жужелиц по берегам водоемов в разных ландшафтных зонах // Материалы IV науч. конф. зоологов пед. ин-тов. Горький, 1970. С. 175–176.

Касандрова Л.И., Шарова И.Х. Развитие полевых жужелиц *Amara ingenua*, *Anisodactylus signatus* и *Harpalus distinguendus* (Coleoptera, Carabidae) // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 2. С. 215–221.

Коблова Т.А. К энтомофауне жуков Адамовского и Кваркенского районов Оренбургской области // Материалы итоговой науч. конф. на 1960/61 учебный год. Январь 1961 г. Оренбург, 1962. С. 70–71.

Коблова Т.А. Фауна жуков целинных юго-восточных районов Оренбургской области // Вопросы физиологии, зоологии и гельминтологии. Челябинск, 1966. С. 73–80.

Коблова Т.А. Почвенное население жуков юго-восточных районов Оренбургской области // Учен. зап. Оренбург. пед. ин-та. 1968а. Вып. 20. Естественно-географические науки. С. 50–61.

Коблова Т.А. Комплексы жуков на засоленных почвах в юго-восточных районах Оренбургской области (Материалы по фауне жуков на юго-востоке Оренбургской области) // Материалы и тез. докл. XVI итоговой науч. конф. Оренбург, 1968б. С. 112.

*Коблова Т.*А. К вопросу о видовом составе фауны жуков в Оренбургской области // Фауна и экология насекомых Урала: Информ. материалы. Свердловск, 1987. С. 20–21.

Коблова Т.А., Вдовина И.А. Динамика численности жуков в естественных растительных группировках и на посевах пшеницы // Экология и морфология животных Поволжья и Приуралья: Науч. тр. Куйбышев. гос. пед. ин-та. 1977. Т. 199. С. 24–32.

Козырев А.В. Итоги изучения жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) Урала и сопредельных территорий // Успехи энтомологии на Урале: Сб. науч. тр. Екатеринбург, 1997. С. 44–50.

Козырев А.В., Козьминых В.О., Есюнин С.Л. Состав локальных фаун жужелиц (*Coleopreta, Carabidae*) Урала и Приуралья // Вестник Перм. ун-та. 2000. Вып. 2. Биология. С. 165–215.

Козырев А.В., Козьминых В.О., Немков В.А. Биологическое разнообразие жужелиц (Insecta, *Coleoptera, Carabidae*) степных ландшафтов Урала // Степи Евразии: сохранение природного разнообразия и мониторинг состояния экосистем: Материалы междунар. симпоз. Оренбург, 1997. С. 106.

Козырев А.В., Немков В.А., Зиновьев Е.В. Фауна жужелиц (*Carabidae*) Оренбургской области // Успехи энтомологии на Урале: Сб. науч. тр. Екатеринбург, 1997. С. 51–54.

Козьминых В.О. Редкие и подлежащие охране жужелицы (*Coleoptera, Carabidae*) Урала, рекомендуемые для занесения в центральные и региональные издания Красной книги // Проблемы региональной Красной книги: Межведом. сб. науч. тр. Пермь, 1997. С. 55–63.

Козьминых В.О., Есюнин С.Л. Изучение жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) Урала. Подсемейства *Cicindelinae, Omophroninae, Carabinae* (трибы *Carabini, Cychrini*). Пермь, 1991. 24 с. Деп. в ВИНИТИ 25.06.91, № 2709-В91.

Козьминых В.О., Немков В.А. Редкие и охраняемые жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) степей Южного Урала, рекомендуемые к занесению в центральные и региональные издания Красной книги // Степи Евразии: сохранение природного разнообразия и мониторинг состояния экосистем: Материалы междунар. симпоз. Оренбург, 1997. С. 106–107.

Лапшин Л.В. Видовой состав и сезонная динамика численности жужелиц (*Carabidae*) в лесных колках Оренбургской лесостепи // Пробл. почв. зоологии: Материалы III всесоюз. совещ. М., 1969. С. 102–103.

Лапшин Л.В. Особенности формирования комплексов жужелиц в агроценозах в условиях Оренбургской лесостепи // Влияние антропогенных факторов на формирование зоогеографических комплексов: Материалы докл. V межвуз. зоогеогр. конф. Казань, 1970а. Ч. I. С. 94–95.

Лапшин Л.В. Сезонная динамика численности жужелиц в степи и на обрабатываемых землях в условиях Оренбургской лесостепи // Материалы IV науч. конф. зоологов пед. ин-тов. Горький, 1970б. С. 199–200.

Лапшин Л.В. Сезонная активность доминантных видов жужелиц (*Carabidae*) в лесостепи Оренбургского Зауралья // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 6. С. 825–833.

Лапшин Л.В. Жужелицы в Оренбургской лесостепи // Пробл. почв. зоологии: Материалы IV всесоюз. совещ. М., 1972а. С. 90–91.

Лапшин Л.В. О смене комплексов жужелиц при лесоразведении в лесостепи Оренбургского Зауралья // Зоологические проблемы Сибири: Материалы IV совещ. зоологов Сибири. Новосибирск, 1972б. С. 130–131.

Лапшин Л.В. Закономерности экологического распределения и сезонная динамика активности жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) в лесостепных условиях Оренбургского Зауралья: Автореф. дис. …канд. биол. наук. М., 1972б. 15 с.

Линдеман Л.Э. Обзор географического распространения жуков в Российской империи // Тр. Рус. энтомол. о-ва. 1871. Т. 6. С. 41–366.

Немков В.А. Материалы к энтомофауне степного заповедника «Оренбургский» // Исследования природы в заповедниках Урала. Гос. степной заповедник «Оренбургский»: Информ. материалы. Оренбург, 1991. С. 44–46.

Немков В.А. Редкие виды насекомых Оренбургской области и их охрана: Материалы для Красной книги Оренбургской области. Екатеринбург: Наука, 1995. 59 с.

Немков В.А., Козырев А.В. Состав фауны жужелиц участка «Буртинская степь» заповедника «Оренбургский» // Фауна и экология жужелиц естественных и антропогенных ландшафтов: Сб. материалов межрег. науч.-практ. конф. карабидологов. Саранск, 2001. С. 51–53.

Ни Г.В., Русаков А.В., Краснова О.И. и др. Редкие и малочисленные виды насекомых на территории Оренбургской области // Редкие виды растений и животных Оренбургской области: Информ. материалы. Оренбург; Екатеринбург, 1992. С. 50–53.

Русаков А.В., Ни Г.В. Современное состояние и некоторые особенности фауны жесткокрылых степной зоны Южного Урала // Успехи энтомологии на Урале: Сб. науч. тр. Екатеринбург, 1997а. С. 83–85.

Русаков А.В., Ни Г.В. Современное состояние и некоторые особенности фауны жесткокрылых степной зоны Южного Урала // Степи Евразии: сохранение природного разнообразия и мониторинг состояния экосистем: Материалы междунар. симпоз. Оренбург, 1997б. С. 117–118.

Шарова И.Х., Лапшин Л.В. Биотопическое распределение и численность жужелиц (*Carabidae*) в восточной Оренбургской лесостепи // Фауна и экология животных: Учен. зап. Моск. пед. ин-та. 1971. Т. 465. С. 87–97.

Эверсман Э. Естественная история Оренбургского края. Оренбург, 1840. Ч. 1. 100 с.

Якобсон Г.Г. Жуки России, Западной Европы и сопредельных стран. СПб.: Изд-во А.Ф. Дервиена, 1905-1916. 1024 с.

Поступила в редакцию 20.02.2006

To fauna of ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*) of Orenburg region

A.G. Voronin, A.V. Rusakov

The review of the literary sources on fauna of ground beetles is done in the article. The authors made their own collection of ground beetles in 15 geographical items of the steppe zone of Orenburg region. 457 samples of ground beetles were collected concerning with 68 species. Among them, 7 species have not been remarked before for this region. The annotated list of revealed species is presented.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

УДК 595.771

ФАУНА И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ХИРОНОМИД В РЕКЕ ВИШЕРЕ

И. В. Поздеев

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15
Пермское отделение ФГНУ "ГосНИОРХ", 614002, Пермь, ул. Чернышевского, 3

Представлены результаты исследований зообентоса среднего и нижнего течения р. Вишеры (предгорная река Северного Урала), дана оценка роли хирономид в донных сообществах водотока, рассмотрено пространственное распределение бенто- и хирономидофауны.

Введение

Климат Вишерского Урала, значительные уклоны земной поверхности и водоупорность слагающих её пород определяют высокие модули стока и расходы воды р. Вишеры. Этот водоток населяют такие ценные породы рыб, как хариус и таймень, что позволяет отнести его к водоёмам высшей рыбохозяйственной категории. В бассейне реки ведутся работы по добыче полезных ископаемых, на реке расположен целюллозно-бумажный комбинат. Сведения о составе и количественных показателях донных сообществ реки крайне разрозненны и основаны на разовых сборах только в верхнем (Алексевнина, Корионов, 2006; Крайнев, 2002), в среднем (Паньков, 2000, 2002) или только в нижнем (Таусон, 1947; Шилкова, 1983) течении. В настоящей работе описана бентофауна реки на участке, охватывающем среднее и нижнее течения реки, и выявлены основные закономерности пространственной динамики зообентоса.

Материал и методика

Река Вишера – левый приток Камы, берёт начало в западном предгорье Северного Урала, у хр. Ошеньер. Длина реки 452 км, площадь бассейна 31190 км^2. (Ресурсы…, 1967). Река протекает по территории двух гидрологических округов – Западно-Уральского горного и Камско-Вишерского (Комлев, Черных, 1984).

Русло реки отличается обилием перекатов, на некоторых из них скорость течения достигает 8–10 м/с, в то время как на плёсах она не превышает 0.6–1.0 м/с (Справочник…, 1936). В среднем течении водотока преобладают каменистые грунты. Наибольшие площади дна реки в нижнем течении покрыты песками, часто заилёнными, местами встречаются глины и каменистые грунты. Локально (ниже устьев рек Вижаиха и Язьва) отмечены илистые отложения.

Высшие водные растения, в основном представители рода *Potamogeton*, занимают лишь небольшие площади дна в месте перехода от среднего к нижнему течению и в устьях некоторых притоков. Фитоперифитон на исследованных участках реки не получает значительного распространения.

Гидробиологическими исследованиями охвачен участок реки протяжённостью около 180 км. Пробы зообентоса (97) отбирали осенью 2002 г. на участке от устья Вишеры до пос. Урал, летом и осенью 2003 г. на участке от устья Вишеры до устья р. Б. Щугор. Сбор проб бентофауны осуществляли гидробиологическим скребком по стандартным методикам (Жадин, 1960; Методика.., 1975). При промывании проб зообентоса использовали газ № 49.

Для оценки влияния Красновишерского бумкомбината (КБК) на развитие бентофауны отбор гидробиологических проб производили на станциях, расположенных выше и ниже места сброса сточных вод.

Хирономиды идентифицировались по отечественным и зарубежным сводкам (Панкратова, 1970, 1977, 1983; Макарченко и др., 1999; Шобанов, 2000; Hirvenoja, 1973; Soponis, 1977; Cranston, 1982), другие гидробионты – по «Определителю...» (1977, 1994, 1997, 1999, 2001, 2004). Донные сообщества выделяли с учётом численности, биомассы, количества видов зообентонтов и рассчитанных на их основе показателей встречаемости, индекса доминирования (Методика.., 1975) и индекса видового разнообразия Шеннона (Алимов, 2001). В составе каждого зообентоценоза был описан хирономидный комплекс. Для характеристики структуры хирономидофауны использовали индекс I_{Ch} (Зинченко, 2002) равный отношению числа видов ортокладиин к числу видов хирономин.

Результаты и обсуждение

На исследованном участке р. Вишеры зарегистрированы 202 вида донных макробеспозвоночных (список см. ниже), более половины видового богатства бентофауны реки составляют комары-звонцы (54.2%), велико видовое разнообразие подёнок (12.4%) и олигохет (10.0%). Массовыми формами следует считать хирономид *Th.* gr. *lentiginosa* (встречаемость 56.8%), *P. scalaenum* (33.7%), *S. crassiforceps* (33.3%), *M.* gr. *pedellus* (31.8%), *M. bathyphila* (25.9%). Из других животных наибольшее распространение имели олигохеты *L. variegatus* (32.5%) и *T. newaensis* (30.6%), жуки сем. Elmidae (27.1%).

Видовой состав донных животных р. Вишеры

Кл. Oligochaeta

Eiseniella tetraedra (Savigny)
Enchytraeus sp.
Limnodrilus hoffmeisteri Claparede
L. udekemianus Claparede
Lumbriculus variegatus (Mueller)
Nais behningi Michaelsen
N. bretscheri Michaelsen
N. communis Piguet
N. elinguis Mueller
N. pseudobstusa Piguet
N. symplex Piguet
Ophidonais serpentina (Mueller)
Pristina aequiseta Bourne
Propappus volki Michaelsen
Slavina appendiculata (d'Udekem)
Spirosperma ferox (Eisen)
Stylodrilus heringianus Claparede
Tubifex newaensis (Michaelsen)
T. tubifex (Mueller)
Uncinais uncinata (Oersted)

Кл. Hirudinea

Erpobdella octoculata (Linnaeus)
Glossiphonia complanata (Linnaeus)
Helobdella stagnalis (Linnaeus)
Piscicola geometra (Linnaeus)

Кл. Bivalvia

Pisidium amnicum (Mueller)
Сем. Euglesidae n/det.

Кл. Gastropoda

Ancylus fluviatilis Mueller
Anysus albus (Mueller)
Cincinna ambigua (Westerlund)
C. piscinalis (Mueller)
C. pulchella (Studer)
Lymnaea auricularia (Linnaeus)
L. balthica (Linnaeus)
L. glutinosa (Mueller)
L. lagotis (Schranck)
Valvata trochoidea Menke

Кл. Crustacea

Asellus aquaticus Linnaeus

Кл. Insecta

Отр. Plecoptera

Amphinemura borealis (Morton)
Capnia atra Morton
Diura bicaudata Linnaeus
Isoperla difformis Klapalek
Leuctra digitata Kempny
L. fusca (Linnaeus)
Nemoura cinerea (Retzius)
Nemoura sp.
Taeniopteryx nebulosa (Linnaeus)
Xanthoperla apicalis (Newman)

Отр. Ephemeroptera

Baetis vernus Curtis
Caenis horaria (Linnaeus)
C. macrura Stephens
C. luteolum (Mueller)
Ecdyonurus joernensis Bengtsson
Ephemera lineata Eaton
E. vulgata Linnaeus
Ephemerella ignita (Poda)
Heptagenia flava Rostock
H. fuscogrisea (Retzius)
H. sulphurea (Mueller)
Leptophlebia cincta (Retzius)
L. submarginata (Stephens)
Parameletus chelifer Bengtsson
Siphlonurus aestivalis Eaton

Отр. Trichoptera

Anabolia soror McLachlan
Apatania crymophila McLachlan
Arctopsyche ladogensis (Kolenati)
Brachycentrus subnubilis Curtis
Hydropsyche contubernalis MacLachlan
H. nevae (Kolenati)
H. pellucidula Curtis
Hydroptila sp.
Lepidostoma hirtum (Fabricius)
Molanna angustata Curtis
Polycentropus flavomaculatus Pictet
Psychomyia pusilla (Fabricius)
Rhyacophila nubila Zetterstedt
Leptoceridae gen. sp.
Limnephilidae gen. sp.

Отр. Megaloptera

Sialis morio Klingstedt

Отр. Hemiptera

Micronecta sp.

Отр. Coleoptera

Сем. Dryopidae n/det.
Сем. Elmidae n/det.
Сем. Georissidae n/det.
Сем. Haliplidae n/det.

Отр. Diptera

Сем. Athericidae
Atherix ibis (Fabricius)
Сем. Ceratopogonidae n/det.
Сем. Limoniidae
Anthocha sp.
Dicranota sp.
Сем. Muscidae n/det.
Сем. Simuliidae n/det.
Сем. Syrphidae n/det.
Сем. Tabanidae n/det.
Сем. Tipulidae n/det.
Сем. Chironomidae
Ablabesmyia monilis (Linne)
Apsectrotanypus trifascipennis (Zetterstedt)
Brillia flavifrons Johannsen
Chironomus anthracinus Zetterstedt
Ch. obstusidens Goetghebeur
Ch. gr. *obstusidens*

Cladopelma gr. *lateralis*
Cladotanytarsus gr. *mancus*
C. gr. *vanderwulpi*
Cladotanytarsus №5 (Zvereva)
Corynoneura scutellata Winnertz
Cricotopus algarum Kieffer
C. gr. *cylindraceus*
C. gr. *festivellus*
C. gr. *laricomalis*
C. pirifer Hirvenoja
C. gr. *sylvestris*
C. gr. *tremulus* №1
C. gr. *tremulus* №2
C. trifascia Edwards
Cryptochironomus gr. *defectus*
C. dneprinus Pankratova
Cryptotendipes nigronitens (Edwards)
Demicryptochironomus vulneratus (Zetterstedt)
Diamesa heterodentata Botnariuc et Cindia-Cure
Diamesa sp. №1
Diamesa sp. №2
Dicrotendipes nervosus (Staeger)
Epoicocladius flavens (Malloch)
Eukiefferiella gr. *claripennis*
E. gr. *cyanea*
E. gr. *devonica*
E. gr. *gracei*
E. tshernovskij Pankratova
Harnischia curtilamellata (Malloch)
Heterotrissocladius gr. *marcidus*
Hydrobaenus gr. *lapponicus*
Limnophyes pentaplastus (Kieffer)
Lipiniella araenicola Shilova
L. moderata Kalugina
Macropelopia nebulosa (Meigen)
Microchironomus tener (Kieffer)
Micropsectra curvicornis Tshernovskij
M. gr. *junci*
Microtendipes gr. *pedellus*
Monodiamesa bathyphila (Kieffer)
Nilotanipus dubius (Meigen)
Nilothauma brayi (Goetghebuer)
Odontomesa fulva (Kieffer)
Orthocladius dorenus (Roback)
O. lapponicus Goetghebuer
O. obumbratus Johannsen
O. robacki Soponis
O. saxicola Kieffer
O. (Euorthocladius) sp.
O. (Orthocladius) sp.
O. thienemanni Kieffer
Paracladopelma camptolabis (Kieffer)
P. rolli Tshernovskij
Paralauterborniella nigrohalteralis (Malloch)
Paralimnophyes hydrophilus (Goetghebuer)
Paramerina sp.
Paratanytarsus austriacus (Kieffer)
Paratendipes albimanus (Meigen)
Paratrichocladius inaequalis (Kieffer)
P. triquetra (Tshernovskij)
Parorthocladius tridentifer Linevitsh
Phaenopsectra flavipes (Meigen)
Polypedilum bicrenatum Kieffer
P. convictum (Walker)
P. cultellatum Goetghebuer
P. exsectum (Kieffer)
P. nubeculosum (Meigen)
P. pedestre (Meigen)
P. scalaenum (Schrank)
Polypedilum sp. (Chinae gen. №3 Lipina)
Potthastia gaedii (Meigen)
P. longimana Kieffer
Procladius ferrugineus Kieffer
Prodiamesa olivacea (Meigen)
Psectrocladius fabricus Zelentzov
Pseudodiamesa branickii (Nowicki)
Rheocricotopus gr. *atripes*
Rheopelopia sp.
Rheotanytarsus curtistylus Goetghebuer
Robackia demeijerei (Kruseman)
Saetheria sp.
Smittia aquatilis Goetghebuer
S. nana Sychova
Stempellina bausei (Kieffer)
Stempellinella minor (Edwards)
Stictochironomus "connectens №2*"* (Lipina)
S. crassiforceps (Kieffer)
S. gr. *histrio*
Stilocladius clinopecten Saether
Synorthocladius semivirens (Kieffer)
Tanytarsus gr. *exavatus*
T. gr. *lestagei*
T. medius Reiss et Fittkau
T. usmaensis Pagast
T. verralli Goetghebuer
Telmatopelopia nemorum (Goetghebuer)
Thienemanniella gr. *clavicornis*
Thienemanniella sp.
Thienemannimyia gr. *lentiginosa*
Trissopelopia sp.
Tvetenia gr. *discoloripes*
Virgatanytarsus arduennensis (Goetghebuer)
Xenopelopia falcigera (Kieffer)

В составе донных сообществ среднего течения р. Вишеры идентифицировано 158 видов и форм, 51.9% которых являются хирономидами, по 8.9% – олигохетами, подёнками и ручейниками. Массовыми видами, частота встречаемости которых более 50%, являлись *Th.* gr. *lentiginosa* (82.0%), *M.* gr. *pedellus* (55.7%) и *M. bathyphila* (54.9%).

В бентофауне нижнего течения реки отмечено 144 вида зообентонтов. Большую часть видового разнообразия обеспечивают хирономиды (52.8%), совокупная доля видов олигохет, подёнок и ручейников достигает 27%. В Нижней Вишере максимальную частоту встречаемости (около 45%) имеют только хирономиды *S. crassiforceps* (44.9%) и *Th.* gr. *lentiginosa* (44.8%), остальные животные отмечены реже (1.2–29.4%).

Пространственное распределение основных групп зообентоса реки представлено в табл. 1. Бентофауна среднего течения р. Вишеры отличается высокими количественными показателями: 7.6 тыс. экз./м^2 численности и 10.17 г/м^2 биомассы. Доля хирономид в ней составила 37.7% биомассы и 74.1% плотности поселений всех донных животных.

Таблица 1

Средневзвешенные величины численности (N, экз./м^2) и биомассы (B, г/м^2) основных компонентов зообентоса р. Вишеры

Таксон	Участок			
	Среднее течение		Нижнее течение	
	N	B	N	B
Oligochaeta	414	0.61	547	1.04
Hirudinea	25	0.21	1	0.01
Bivalvia	7	0.03	4	0.24
Gastropoda	43	0.91	13	0.24
Plecoptera	178	0.35	16	0.03
Ephemeroptera	412	0.80	61	0.17
Trichoptera	440	2.50	12	0.10
Coleoptera	330	0.24	37	0.02
Chironomidae	5598	3.83	1822	1.96
Прочие*	109	0.69	101	0.47
Всего	**7556**	**10.17**	**2614**	**4.28**

* Crustacea, Hemiptera, Megaloptera, Athericidae, Ceratopogonidae, Limoniidae, Muscidae, Simuliidae, Syrphidae, Tabanidae, Tipulidae.

Наибольшее распространение на этом участке реки получил литопелореофильный зообентоценоз (125 видов) с доминированием хирономид *M.* gr. *pedellus*. В качестве субдоминантов выступают ручейники р. *Hydropsyche*, подёнки р. *Heptagenia*, хирономиды *Th.* gr. *lentiginosa*, виды р. *Orthocladius*. Значение ручейников, подёнок и хирономид подсем. *Orthocladiinae* особенно велико в летний период, к осени *M.* gr. *pedellus* становится монодоминантом.

Количественные показатели донных сообществ в нижнем течении реки снижаются и составляют 4.28 г/м^2 и 2.6 тыс.экз./м^2. При этом возрастает доля хирономид, которые обеспечивают своим развитием 45.8% биомассы и 69.7% численности всех зообентонтов. Наибольшие площади дна занимают песчаные грунты, часто заилённые, на которых формируется зообентоценоз (30 видов) с преобладанием олигохет *T. newaensis* и хирономид *S. crassiforceps*.

В целом хирономиды являются наиболее значимой группой в составе зообентоса р. Вишеры как по числу видов, так и по количественным показателям (табл. 1). Их распределение и представленность в среднем и нижнем течении водотока значительно различались.

За время исследований реки выявлено 109 видов и форм личинок хирономид, среди которых 48 видов относятся к подсем. *Chironominae*, 41 – подсем. *Orthocladiinae*. Видовое разнообразие других подсемейств составило 2–8 видов и форм (табл. 2, рисунок). В составе хирономидофауны участка среднего течения Вишеры зарегистрировано 82 вида, участок нижнего течения отличается меньшим разнообразием хирономид – 76 видов и форм (табл. 2).

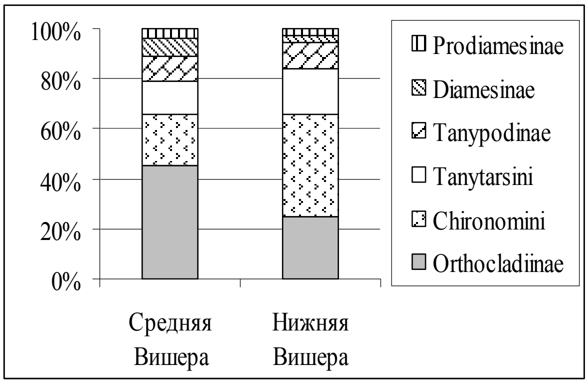
Таблица 2

Количество видов хирономид разных подсемейств и триб в р. Вишере

Таксон	Участок	
	Среднее течение	Нижнее течение
Tanypodinae	8	8
Prodiamesinae	3	2
Diamesinae	6	2
Orthocladiinae	37	19
Chironominae	28	45
Chironomini	17	31
Tanytarsini	11	14
Всего	**82**	**76**
$\boldsymbol{I_{Ch}}$	**1.32**	**0.42**

Фауна хирономид среднего и нижнего течения р. Вишеры значительно различается. В среднем течении по числу видов преобладают ортокладиины (45.1%), величина индекса $\boldsymbol{I_{Ch}}$ составила 1.32, что характеризует данный участок реки как типичный предгорный. В нижнем течении Вишеры происходит увеличение видового обилия хирономин (59.2%) при снижении обилия ортокладиин, диамезин и продиамезин. Для равнинного участка реки значение индекса $\boldsymbol{I_{Ch}}$ снижается и составляет 0.42 (табл. 2).

Тщательным исследованием зообентоса переходного участка выявлена смена ключевых компонентов хирономидных сообществ. Формы, типичные для Средней (виды р. *Eukiefferiella*) и Нижней (*S. crassiforceps*, *D. nervosus* и виды р. *Chironomus*) Вишеры, практически не встречаются в бентофауне переходного участка, подвергающегося загрязнению КБК. Хирономидоценозы здесь сформированы более эврибионтными формами – *T.* gr. *lentiginosa*, *C.* gr. *cylindraceus*.



Пространственное распределение видов хирономид разных подсемейств в р. Вишере

Для хирономидных сообществ р. Вишеры характерно высокое значение представителей подсем. *Tanypodinae* и трибы *Chironomini*, личинки ортокладиин чаще являются субдоминантами. Видовой состав, численность и биомасса хирономидных сообществ, формирующихся на разных грунтах, значительно различаются (табл. 3).

Доминантный комплекс хирономидоценоза каменистых грунтов слагали *M.* gr. *pedellus* и *Th.* gr. *lentiginosa*, также велика роль ортокладиин *O. obumbratus*, *Orthocladius sp.*, *C.* gr. *cylindraceus*. Здесь отмечено наибольшее видовое разнообразие личинок комаров-звонцов и высокие их количественные показатели (табл. 3). Личинки хирономид обеспечивали 44% биомассы и 73% численности животных донного сообщества.

На песчаных грунтах зарегистрирован хирономидоценоз с доминированием типичного псаммофила *S. crassiforceps*. Комплекс с доминированием стиктохиронома отличается наименьшим числом видов, малыми величинами индекса Шеннона, численности и биомассы. Личинки хирономид обеспечивали своим развитием 68% численности и 40% биомассы зообентоценоза.

На заиленных песках плёсов формировалось два хирономидных сообщества, наибольшую роль в которых играли ортокладиины и таниподины. Доминантный комплекс хирономидоценоза, расположенного на участках реки с незначительной антропогенной нагрузкой, определяют *Orthocladius sp.* и *Th.* gr. *lentiginosa*. Доля хирономид в общей биомассе донных животных здесь составила 11%, в численности – 54%. В зоне загрязнения реки КБК на этих же грунтах зарегистрировано сообщество "*Th.* gr. *lentiginosa, C.* gr. *cylindraceus*". Как биомасса, так и численность личинок хирономид имели низкие значения (табл. 3). Но доля хирономид в биомассе и численности всех донных животных этого зообентоценоза достигала 28% и 67% соответственно.

Таблица 3

Средняя численность (N, экз./м^2), биомасса (B, г/м^2), количество видов (S) и индекс Шеннона (H, бит/экз.) хирономидоценозов р. Вишеры

Доминантный комплекс	N	B	S	H	Занимаемый грунт
M. gr. *pedellus*, *Th.* gr. *lentiginosa*	5427	4.54	82	3.02	каменистый
S. crassiforceps	2153	1.20	18	1.98	песчаный
Orthocladius sp., *Th.* gr. *lentiginosa*	2441	0.68	30	2.76	заиленный песок
Th. gr. *lentiginosa, C.* gr. *cylindraceus*	1590	0.45	25	2.99	заиленный песок
Ch. obstusidens	2968	8.72	29	2.54	илистый с примесью глины

Хирономидоценоз с доминированием *Ch. obstusidens* зарегистрирован на илистых грунтах с примесью глины в рипали и медиали плёсов реки. Данное хирономидное сообщество характеризуется большой величиной биомассы и высокой численностью при достаточно низком видовом разнообразии. Доля хирономид в численности и биомассе бентофауны достигает 52% и 42% соответственно.

Выводы

Отличительной особенностью бентофауны р. Вишеры является повсеместное доминирование хирономид. Зарегистрировано снижение видового богатства, численности и биомассы бентофауны от среднего участка к нижнему. По соотношению количественных показателей основных компонентов макрозообентоса донные сообщества среднего течения р. Вишеры можно охарактеризовать как «хирономидно-ручейниковые», а нижнего – как «хирономидно-олигохетные». Доля личинок комаров-звонцов в видовом разнообразии зообентоса на разных участках реки постоянна: 51.9–52.8%. Видовое обилие ортокладиин снижается от предгорного участка к равнинному, а обилие хирономин и танитарзин повышается.

Список литературы

Алексевнина М.С., Корионов А.А. Донная фауна Верхней Вишеры и её притоков в районе Вишерского заповедника // Заповедник "Вишерский": итоги и перспективы исследований (15 лет с основания). Пермь, 2006. С. 76–79.

Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2001. 147 с.

Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М.: Высшая школа, 1960. 191 с.

Зинченко Т.Д. Хирономиды поверхностных вод бассейна Средней и Нижней Волги (Самарская область). Эколого-фаунистический обзор. Тольятти, 2002. 174 с.

Комлев А.М., Черных Е.А. Реки Пермской области: режим, ресурсы, прогнозы, проблемы. Пермь, 1984. 214 с.

Крайнев Е.Ю. К вопросу о изучении мейобентоса горных рек Северного Урала (бассейн Вишеры) // Материалы Междунар. науч.-практ. конф. "География и регион. V. Биогеография и биоразнообразие Прикамья". Пермь, 2002. С. 125–126.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. М.: Наука, 1975. 240 с.

Макарченко Е.А., Макарченко М.А. Chironomidae. Комары-звонцы // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т.4. Высшие насекомые. Двукрылые. СПб., 1999. С. 210–296.

Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР (планктон и бентос) / Под ред. Л.А. Кутиковой и Я.И. Старобогатова. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 510 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т.1. СПб., 1994. 399 с.; Т.3. СПб., 1997. 439 с.; Т.4. СПб., 1999. 998 с.; Т.5. СПб., 2001. 836 с.; Т.6. СПб., 2004. 528 с.

Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthocladiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae). Л.: Наука, 1970. 344 с.

Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Podonominae и Tanypodinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae). Л.: Наука, 1977. 154 с.

Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae). Л.: Наука, 1983. 296 с.

Паньков Н.Н. Зообентос текучих вод Прикамья. Пермь, 2000. 191 с.

Паньков Н.Н. Структура зообентоса реки Вишеры (Северный Урал) в зависимости от тектоники Полюдовского аллохтона // Водные организмы в естественных и трансформированных экосистемах Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2002. С. 77–83 (Тр. Коми НЦ УрО РАН, № 170).

Ресурсы поверхностных вод СССР. Основные гидрологические характеристики. Т. 11. Средний Урал и Приуралье. Вып. 1. Кама. Л., 1967. 536 с.

Справочник по водным ресурсам СССР. Т. XII. Урал и Приуралье. М.; Л., 1936. 664 с.

Таусон А.О. Водные ресурсы Молотовской области. Молотов, 1947. 321 с.

Шилкова Е.В. Донная фауна рек Камы, Вишеры и Колвы // Тез. докл. конф. «Биологические ресурсы водоёмов Урала, их охрана и рациональное использование». Пермь, 1983. С. 77.

Шобанов Н.А. Род *Chironomus Meigen* (Diptera, Chironomidae). Систематика, биология, эволюция: Дис… д-ра биол. наук. СПб., 2000. 375 с.

Cranston P.S. A key to larvae of the british // Freshwater biological association scientific publication. 1982. № 45. P. 1–152.

Hirvenoja M. Revision der Gattung *Cricotopus* van der Wulp und ihrer Verwandten (Diptera, Chironomidae) // Ann. Zool. Fennici. 1973. Vol. 10, № 1. S. 1–363.

Soponis A. A revision of the nearctic species of *Orthocladius* (*Orthocladius*) van der Wulp (Diptera, Chironomidae). Ottawa, 1977. P. 1–167.

Поступила в редакцию 09.01.2007

The benthofauna of Vishera River (Kama River basin)

I.V. Pozdeev

The study results of zoobenthos of middle and lower courses of Vishera River are present. Spatial benthofauna distribution is considered. The chironomid role at benthic communities and their distribution are estimated.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

УДК 596.895.771

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ЧИСЛЕННОСТЬ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ, НАПАДАЮЩИХ НА ОТКРЫТОМ ВОЗДУХЕ В г. ПЕРМИ

Т.М. Кутузова, Л.В. Куслина, Л.С. Павленина, А.А. Павлова

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Дается сравнительный анализ видового разнообразия и численности комаров, обитающих в Свердловском, Кировском и Ленинском районах г. Перми. Несмотря на отличия в видовом составе доминирующие виды в сравниваемых районах одинаковые: *Aedes cantans, Ae. cinereus, Ae. communis*. Наибольшая численность (24 ± 4 экземпляра за учет) установлена в Кировском, ниже – в Ленинском (12 ± 8), наименьшая – в Свердловском (8 ± 5) районах города.

Пермь – крупный индустриальный город с населением более 1 млн человек. Природные условия Перми благоприятны для обитания кровососущих комаров (*Diptera, Culicidae*).

Город расположен в таежной зоне, где преобладают елово-пихтовые леса с примесью лиственных пород. Лесопарковая зона Перми занимает в целом значительную площадь. В ряде районов города лес подходит к жилым кварталам. Вся лесопарковая зона посещается жителями, здесь они становятся прокормителями комаров. Пологоволнистый рельеф местности создает благоприятные условия для возникновения в период весеннего таяния снега многочисленных временных водоемов, в которых как на участках постоянной заболоченности, происходит выплод комаров главным образом родов *Aedes* и *Culex*.

Пермь вытянулась более чем на 60 км вдоль р. Камы. Во время весенних паводков в пойме реки образуются заводи, лужи, заболоченные участки, в которых также происходит развитие комаров (*Aedes, Culex, Anopheles*). Подобные водоемы возникают в поймах малых рек, протекающих по территории города (Данилиха, Ива, Егошиха, Ласьва, Гайва и пр.) Несмотря на загрязненность многих из них хозяйственными и бытовыми отходами, здесь также встречаются личинки некоторых видов *Aedes* и *Culex*. Искусственные пруды, существующие во всех районах города, из-за загрязненности их всевозможными отходами, как правило, служат местом выплода только *Culex pipiens pipiens*. В некоторых прудах встречаются единичные личинки рода *Anopheles*.

Кроме того, развитие комаров идет в подтопленных подвалах многоэтажных домов, где обитает один вид – *Culex pipiens molestus* (Кутузова, 1998). Известно, что в летнее время комары этого вида могут вылетать из домов и нападать на открытом воздухе.

В результате многолетних наблюдений установлено, что в Пермской области обитает 32 вида кровососущих комаров (Кутузова, 1995, 1997), из них в пригороде Перми, являющемся излюбленной зоной отдыха пермяков, обитает 24 вида: 19 из рода *Aedes*, 2 - *Anopheles*, 1 – *Culex* и 1 – *Culiseta*. Массовыми являются *Aedes communis, Ae. cinereus, Ae. cantans* (Кутузова, 2002).

Материал и методы исследования

В 2002–2003 гг. мы провели сравнение видового состава и численности комаров, нападающих на людей в жилых кварталах или в биотопах, расположенных в непосредственной близости от них. Отловы комаров проводились методом учета «на себе» в течение 15 мин на открытом воздухе одновременно в 3 районах города: Свердловском, Кировском, Ленинском. Выполнение работы в одинаковых погодных условиях и в одни и те же сроки сделало сопоставимыми полученные результаты.

В Свердловском р-не учеты комаров проводились в 5 микрорайонах. Площадь лесопарковой зоны из-за высокой плотности застройки здесь очень мала. Комаров отлавливали около мест их выплода: в микрорайонах Крохалева и Краснова – в пойме р. Данилихи, в микрорайоне Владимирский – в пойме р. Егошихи, в микрорайоне Южный – в пойме р. Большая Ива, в микрорайоне Велта – около искусственного пруда. Все места учета находятся поблизости от жилых домов.

В Кировском р-не жилой комплекс располагается в лесном массиве. На территории района имеется несколько искусственных прудов. Повсеместно распространены заболоченные участки. Учеты комаров проводились в 5 микрорайонах: в микрорайоне Железнодорожный – на окраине поселка возле обширного заболоченного участка, загрязненного бытовыми отходами; в микрорайоне Январский – на берегу пруда рядом с кинотеатром «Рубин»; в микрорайоне Судозавод – в заболоченном сосновом бору рядом с ул. 5-я Каховская; в центре Закамска – на ул. М. Рыбалко рядом с кафе «Сиреневый туман»; в микрорайоне Крым – на окраине поселка вблизи магистрали Пермь–Закамск.

Ленинский р-н, расположенный по обеим сторонам р. Камы, существенно отличается от других районов по своим характеристикам. Левобережная часть, являющаяся культурно-деловым центром города, плотно застроена, за исключением узкой береговой полосы, где среди растительности весной возникают временные водоемы. Правобережная часть района (микрорайон Камская долина) лежит в пойме Камы, где весной идет интенсивный выплод комаров. Она застроена частными домами. Второй микрорайон правобережной части комплекс ПГТУ – расположен в лесу. Учеты комаров проводились в микрорайоне Камская долина, на улицах Борцов революции, Торфяная, Болотная, 2-я Камская; в микрорайоне Комплекс ПГТУ – на ул. Дедюкина и в центре города на ул. Окулова.

Результаты и их обсуждение

Результаты исследований представлены в табл. 1 и 2. В табл. 1 приведен видовой состав комаров 3 сравниваемых районов города. Несмотря на определенные отличия в условиях обитания комаров, видовой состав в целом однотипен. Наиболее разнообразным он оказался в Кировском р-не (14 видов), что вполне объяснимо расположением района в лесном массиве и близостью жилых кварталов к природным биотопам. Менее разнообразен он в Ленинском и Свердловском р-нах (по 11 видов). Доминирующими во всех районах оказались одни и те же виды – это *Ae. cantans, Ae. cinereus, Ae. communis*, в Свердловском р-не, кроме того, – *Ae. intrudens*. Суммарно эти виды в каждом районе составили более 80% в сборах. Именно они являются основой синантропной фауны комаров города. Городской комар *Cx. p. molestus* обнаружен на открытом воздухе только в левобережной части Ленинского р-на, на ул. Окулова.

Таблица 1

Видовой состав и соотношение видов (%) кровососущих комаров по районам, нападающих на открытом воздухе в г. Перми (2002–2003 гг.)

№ п/п	Вид	Свердловский р-н	Кировский р-н	Ленинский р-н
1	*Aedes cantans* Mg.	31.9	34.6	36.1
2	*Ae. cinereus* Mg.	20.4	29.7	34.9
3	*Ae. communis* Deg.	14.9	17.8	11.8
4	*Ae. diantaeus* H.D.K.	-	1.8	0.9
5	*Ae. excrucians* Walk	2.5	2.3	6.0
6	*Ae. flavescens* Müll.	2.6	0.2	0.8
7	*Ae. intrudens* Dyar.	19.5	5.1	1.3
8	*Ae. pionips* Dyar.	0.9	0.8	-
9	*Ae. pullatus* Coq.	-	1.0	-
10	*Ae. punctor* Kirby	-	1.3	0.3
11	*Ae. riparius* D.K.	0.7	2.9	0.3
12	*Ae. sticticus* Mg.	2.3	0.7	0.6
13	*Ae. vexans* Mg,.	2.3	0.8	-
14	*Culex pipiens molestus* Forsk.	-	-	6.6
15	*Mansonia richiardii* Fic	2.0	1.0	-
	Всего	100	100	100

Данные по видовому разнообразию и численности комаров, обитающих в 16 изученных нами микрорайонах, представлены в табл. 2.

В Свердловском р-не наибольшие показатели видового разнообразия и численности комаров отмечены в микрорайонах Крохалева, Краснова и Южный; наименьшие – в микрорайонах Велта и Владимирский. Если в первых трех микрорайонах в среднем за сезон нападало 9-12, то в двух последних – около 6 экземпляров комаров за учет. Наиболее благоприятные условия для развития личинок в микрорайоне Крохалева, где в многочисленных лужах вдоль р. Данилихи, хорошо освещенных и прогреваемых солнцем, дно которых покрыто растительностью, происходит их массовый выплод.

В Кировском р-не наибольшее видовое разнообразие комаров установлено в парке возле кинотеатра «Рубин» и в пос. Железнодорожный, наименьшее – на ул. М. Рыбалко. Несмотря на размах показателей количества нападающих в разных районах видов средние показатели численности отличались незначительно. Они оказались самыми высокими в городе, даже в центре района – на ул. М. Рыбалко – составили более 20 экземпляров за учет (табл. 2).

В Ленинском р-не на правом берегу р. Камы нападало 5–7, а на левом – 5 видов комаров. Если на правом берегу р. Камы преобладали массовые виды (табл. 1), то на левом берегу в центре города численно доминировал *Cx. p. molestus*, составивший 83% в сборах. Средняя за сезон численность комаров составила в правобережной части района 12–15, а в левобережной – 9 экземпляров за учет.

Таблица 2

Видовое разнообразие и численность комаров в микрорайонах г. Перми (2002–2003 гг.)

Свердловский р-н			Кировский р-н			Ленинский р-н		
Микрорайоны	Кол-во видов	Сезонный показатель численности (15-мин. учет «на себе»)	Микрорайоны	Кол-во видов	Сезонный показатель численности (15-мин. учет «на себе»)	Микрорайоны	Кол-во видов	Сезонный показатель численности (15-мин. учет «на себе»)
Крохалева (ул. Тбилисская)	9	12 ± 7	Железнодорожный (болото в 500 м от поселка)	10	25 ± 5	ул. Борцов революции	6	12 ± 6
Краснова (ул. Моторостроителей)	8	10 ± 4	Январский (возле к/т «Рубин»)	12	25 ± 5	ул. 2-я Камская	6	15 ± 8
Владимирский (ул. Краснополянская)	4	6 ± 3	Судозавод (ул. 5-я Каховская)	8	26 ± 4	ул. Торфяная	7	14 ± 8
Велта (Пермский пивзавод)	6	6 ± 4	Центр Закамска (ул. М. Рыбалко)	6	23 ± 3	ул. Болотная	7	15 ± 9
Южный (ул. Таджикская)	7	9 ± 4	Крым (автомагистраль Пермь-Закамск)	7	22 ± 4	Комплекс ПГТУ	5	12 ± 8
В целом по району	11	8 ± 5	В целом по району	14	24 ± 4	Центр, ул. Окулова	5	9 ± 7
						В целом по району	11	12 ± 8

Таким образом, во всех районах г. Перми, как на окраине, так и в центре на открытом воздухе отмечается нападение комаров на людей. Во всех исследованных нами микрорайонах комары находят подходящие для выплода водоемы. Из 15 выявленных нами в 3 районах города видов только несколько сумели хорошо приспособиться к городским условиям (*Ae. cantans, Ae. cinereus, Ae. communis, Ae. intrudens*). Они способны к массовому размножению, о чем свидетельствует достаточно высокая численность комаров, особенно в Кировском р-не.

Список литературы

Кутузова Т.М. Сезонная динамика численности малярийных комаров в Пермской области // Вестн. Перм. ун-та. 1995. Вып. 1. Биология. С. 108–113.

Кутузова Т.М. Эколого-фаунистический обзор кровососущих комаров (*Diptera, Culicidae*) Пермской области // Вестн. Перм. ун-та. 1997. Вып. 3. Биология. С. 139–147.

Кутузова Т.М. Кровососущие комары – важнейший компонент энтомофауны г. Перми // Экология города: Материалы регион. науч.-техн. конф. Пермь, 1998. С. 93–94.

Кутузова Т.М. Кровососущие комары зоны отдыха г. Перми // Экология, биоразнообразие и значение кровососущих насекомых и клещей экосистем России. Сб. науч. раб. Великий Новгород, 2002. С. 87–89.

Поступила в редакцию 09.03.2006

The specific structure and the number of bloodsucking mosquitoes attacking outdoors in the city of Perm

T.M. Kutuzova, L.V. Kuslina, L.S. Pavlenina, A.A. Pavlova

The article gives the comparative analysis of the specific variety and number of mosquitoes found in Sverdlovskii, Kirovskii and Leninskii districts of Perm.

Despite the differences in the specific structure the dominating species are similar in the ting species are similar in the districts being compared: *Aedes cantans, Ae. cinereus, Ae. communis*.

The largest number (24 ± 4 specimens registered) has been found in Kirovskii district, fewer (12 ± 8) in Leninskii district, the fewers number (8 ± 5) in Sverdlovskii district of Perm.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

УДК 595.371

ОСНОВНЫЕ ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ДРИФТА РЕКИ СЫЛВЫ (ЗАКАЗНИК «ПРЕДУРАЛЬЕ», 1997–2004 гг.)

Н. Н. Паньков

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Рассматриваются качественные и количественные характеристики дрифта реки Сылвы, его суточная и сезонная динамика летом 1997-2004 гг.

Введение

В современной гидробиологии под дрифтом понимается: а) совокупность организмов, плывущих в речной струе по воле течения; б) явление такого дрейфа. В обоих случаях термин имеет широкую и узкую трактовки. Дрифтом в узком смысле называют только бентосных животных (Waters, 1972; Богатов, 1989). Широкое понятие дрифта помимо обитателей бентали охватывает и других гидробионтов, а также животных суши, случайно оказавшихся в воде; к такой трактовке термина прибегают многие специалисты, выделяющие в составе дрифта водную и воздушную фракции (Шустов, 1977), или автохтонный и аллохтонный компоненты (Чебанова, 1992). Оставляя в стороне вопрос о воздушной фракции, я ограничусь рассмотрением дрифта бентосных животных, т.е. буду придерживаться узкого, более строгого определения этого понятия, старшим синонимом которого является термин «бентосток».

Дрифт – это естественная особенность всех обитаемых водотоков мира (Elliott, 1967). Его причинами в самой общей форме выступают два фактора – активный подъем беспозвоночных в толщу воды, продиктованный необходимостью в перемене биотопа, и смыв животных с грунта течением, которому они не всегда могут противостоять. В соответствии с этим в структуре дрифта выделяют активный (поведенческий) и пассивный компоненты (Waters, 1972).

Во второй половине XX в. дрифт привлекает повышенное внимание специалистов, что объясняется исключительно важной ролью этого явления в жизни речных экосистем. Так, именно дрифт является основным механизмом, обеспечивающим оптимальное размещение животных в бентали, соответствующее ресурсам среды и экологическим потребностям организмов. Дрифт выступает ведущим фактором пространственной организации и динамики зообентоценозов. Дрейфующие беспозвоночные имеют большое значение в питании многих видов рыб, особенно в горных и предгорных реках, где зоопланктон развит слабо, а бентосные животные, скрывающиеся в скважинах грунта, малодоступны.

Для гидробиологов нашего края особый интерес представляет изучение дрифта р. Сылвы – эталонного водотока Пермского Прикамья. Сылва – река предгорного типа длиной около 500 км, берет начало в районе крайней западной гряды Среднего Урала, протекает большей частью по территории возвышенно-всхолмленной Приуральской равнины и впадает в Сылвенский залив Камского водохранилища. Начиная с 1992 г. автором при участии студентов-гидробиологов Пермского университета на р. Сылве проводятся регулярные наблюдения за состоянием зообентоса, основные результаты которых отражены в серии публикаций (см.: Паньков, 2004). Однако такой важный аспект жизни донных животных, как дрифт до сих пор оставался на периферии нашего внимания, будучи удостоенным единственной скромной работы (Паньков, 2002). Настоящая статья имеет целью восполнить указанный пробел.

Материал и методы

Сбор материала для настоящей работы осуществлялся на участке среднего течения р. Сылвы в районе заказника «Предуралье» летом 1997–2004 гг. Для отбора проб использовалась ловушка – горизонтальная сетка из мельничного газа с площадью входного отверстия 660 см^2 и глубиной 75 см. Для расчета истинного объема воды, профильтрованного ловушкой, выполнялась ее предварительная тарировка. Для количественного учета организмов дрифта в соответствии с существующими рекомендациями (Задорина, 1987а; Богатов, 1989) применялся метод дробного лова с пятиминутной непрерывной экспозицией ловушки в потоке; одну пробу составляли уловы, полученные в результате двукратной экспозиции ловушки в каждом горизонте воды (придонном и приповерхностном).

Сбор материала осуществлялся на станции, расположенной в конце переката, в ясную и теплую погоду во время низкого стояния воды. Протяженность переката (300–400 м) значительно превышает среднюю дистанцию дрифта, установленную для большинства донных животных (McLay, 1970; Waters, 1972; Богатов, 1983); это является достаточной гарантией того, что параметры дрифта формируются целиком на данном биотопе.

Пробы отбирались сериями, каждые два часа в течение суток, при этом фиксировалось время восхода и захода солнца и луны, отмечались лунные фазы. За восемь лет исследований отобрано 14 суточных серий проб, из них в июне – 3; в июле – 7; в августе – 4. Кроме того, часть проб отобрана вне суточного графика, в дневные часы (с $12^{\underline{00}}$ до $17^{\underline{00}}$). Общий объем материала составляет 344 пробы дрифта.

В проведении исследований приняли участие студенты кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии Пермского университета Н.В. Щербич, Е.Б. Хомякова, К.А. Идиатуллова и К.В. Чернышева; пользуясь случаем, выражаю им искреннюю признательность.

Результаты исследований

Анализ материала позволил установить, что в составе дрифта исследованного участка р.Сылвы преобладают животные, образующие основной фон развивающихся здесь зообентоценозов (табл. 1).

Среди дрейфующих организмов наиболее велико значение личинок и куколок комаров-звонцов Chironomidae, обеспечивающих до 50.2–57.2% общей численности мигрирующих животных. Постоянным компонентом дрифта являются водные клещи Hydracarina, поденки *Baetis vernus* Curtis, 1830, *Heptagenia sulphurea* (Mueller, 1776) и *Ephemerella ignita* (Poda, 1761), ручейники-гидропсихиды *Cheumatopsyche lepida* (Pictet, 1834), *Hydropsyche contubernalis* McLachlan, 1865 и *Hydropsyche pellucidula* (Curtis, 1834), малощетинковые черви Naididae, ракообразные *Corophium curvispinum* Sars, 1895, речные клопы *Aphelocheirus aestivalis* (Fabricius, 1794), личинки и взрослые жуки Elmiidae, личинки мошек Simuliidae.

Таблица 1

Таксономическая структура дрифта и бентоса (% численности)

Таксон	Дрифт		Бентос
	Днем	Ночью	
Семейство Chironomidae	50.2	57.2	49.5
Baetis vernus Curtis, 1830	8.3	27.4	2.9
Hydracarina	9.3	5.5	1.2
Семейство Hydropsychidae	4.2	4.3	6.5
Heptagenia sulphurea (Mueller, 1776)	5.3	0.9	1.6
Семейство Naididae	4.1	1.2	8.6
Corophium curvispinum Sars, 1895	3.3	1.3	3.5
Aphelocheirus aestivalis (Fabricius, 1794)	3.2	1.3	1.1
Ephemerella ignita (Poda, 1761)	4.0	0.1	1.3
Семейство Elmiidae	2.2	0.3	3.7
Семейство Simuliidae	2.3	0.1	2.5
Семейство Leuctridae	0.5	0	1.0
Семейство Hydroptilidae	0.1	0	3.3
Psychomyia pusilla (Fabricius, 1781)	0	0	4.2
Ancilus fluviatilis Mueller, 1774	0	0	4.0
Brachycentrus subnubilus (Curtis, 1834)	0	0	2.5
Goera pilosa (Fabricius, 1775)	0	0	1.2
Прочие	3.0	0.4	1.4

Значительно реже в пробы попадают личинки мух *Atherix ibis* (Fabricius, 1798), мокрецов Ceratopogonidae, болотниц Limoniidae, веснянок Leuctridae и Perlodidae, ручейников Hydroptilidae и Leptoceridae, поденок *Baetis muticus* (Linnaeus, 1758), *Baetis inexpectatus* (Tshernova, 1928) *Baetis scambus* Eaton 1870, *Caenis macrura* Stephens, 1835, *Ephemera lineata* Eaton, 1870 и *Potamanthus luteus* (Linnaeus, 1767), клопы *Micronecta* sp.

Как видно из табл. 1, структура дрифта не является буквальным отражением структуры зообентоса. С одной стороны, это может быть связано с различиями в миграционной активности животных, с другой – с их разной способностью удержаться на грунте в условиях сильного течения.

Среди донных беспозвоночных р. Сылвы по склонности к дрифту могут быть выделены три группы.

Первую группу составляют животные, сравнительно легко расстающиеся с links бенталью. К ним относятся поденки *B. vernus*, *H. sulphurea*, *E. ignita*, клопы *A. aestivalis* и водные клещи Hydracarina; долевое участие этих существ в дрифте, по меньшей мере в отдельное время суток, заметно превышает их роль в зообентосе. Как известно, для данных членистоногих характерен подвижный образ жизни; они регулярно посещают верхнюю сторону камней, а некоторые из них (*B. vernus*, *A. aestivalis*) имеют обыкновение плавать у самого дна. Таким образом, относительно высокая представленность данных организмов в дрифте вполне закономерна.

Ко второй группе относятся животные с умеренной склонностью к вертикальным миграциям (их доли в дрифте и бентосе приблизительно равны); таковы хирономиды, гидропсихиды, ракообразные *C. curvispinum*, малощетинковые черви Naididae, личинки мошек Simuliidae, жесткокрылые Elmiidae. Характерной особенностью большинства из них (кроме гидропсихид) является малоподвижный образ жизни на верхней стороне камней, часто в толще водорослевых обрастаний (Chironomidae, Naididae, Elmiidae), при относительно слабом развитии органов удержания на субстрате, поэтому вероятность их смыва с камней достаточно велика. Кроме того, эти животные могут подниматься в толщу воды вместе с фрагментами перифитонных матов, срываемых с грунта течением и гидростатическими силами.

Что касается личинок гидропсихид, то эти насекомые, устраивающие стационарные убежища в расщелинах между камнями, достаточно хорошо защищены от течения и могли бы легко сохранять надежную связь с грунтом, однако и они, как мы видели, нередко оказываются в толще воды. Возможно, это связано с территориальным поведением личинок гидропсихид: известно, что каждая из них нуждается в свободном от сородичей участке грунта, потребные размеры которого увеличиваются с возрастом. В результате по мере роста личинок в популяциях гидропсихид развивается острая борьба за жизненное пространство, завершающаяся изгнанием более слабых особей с занимаемой площади; последним ничего не остается, как покинуть бенталь и, повинуясь течению, отправиться на поиски лучшей доли.

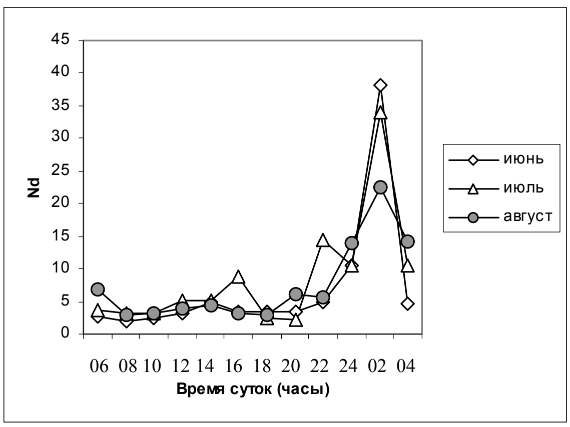
Третью группу составляют животные, в целом не расположенные к вертикальным миграциям, хотя некоторые из них изредка оказываются в составе дрифта. К ним относятся моллюски *A. fluviatilis*, пиявки *E. octoculata* и *H. stagnalis*, веснянки Leuctridae, ручейники *P. pusilla*, *G. pilosa*, *B. subnubilus* и представители семейства Hydroptilidae.

Эти беспозвоночные обладают эффективными адаптациями, позволяющими им более или менее надежно удерживаться на дне. Так, ручейники *G. pilosa* строят тяжелые минеральные домики с балластными камешками по бокам, а секреторные чехлики гидроптилид и брахицентрусов хотя и не тяжелы, но прочно прикреплены к грунту. Личинки ручейников *P. pusilla* обитают в своеобразных постройках – длинных разветвленных ходах-галереях, защищающих их от прямого действия потока. Веснянки Leuctridae живут в скважинах грунта и тоже не подвержены непосредственному влиянию течения. Моллюски *A. fluviatilis* и пиявки настолько плотно присасываются к камням, что их нелегко сорвать даже пинцетом.

Очевидно, именно различия в образе жизни обитателей бентали являются решающим фактором, определяющим неравную вероятность подъема их в толщу воды и, следовательно, именно эти различия выступают механизмом формирования своеобразной структуры дрифта, несколько отличающейся от структуры донной фауны.

Численность (количество особей в 1 м^3 или под 1 м^2 воды) и интенсивность дрифта (количество особей, снесенных через 1 м^2 живого сечения потока за 1 час) в зависимости от сезона и времени суток изменяются в очень широких пределах (0.31–16.9 экз/м^3 и 1.12–60.96 тыс. экз./м^2 в час соответственно). Для других изученных рек России в литературе приводятся достаточно близкие характеристики. Так, интенсивность дрифта в р. Лувеньге (Кольский полуостров), по данным В.М. Задориной (1987б), изменялась в пределах 0.05–16.0 тыс. экз./м^2 в час; в некоторых реках Дальнего Востока этот параметр составляет 4.9–56.8 тыс. экз/м^2 в час (Богатов, 1989). Численность мигрирующих животных в североуральской реке Щугор достигала 0.92–35.6 экз/м^3 (Шубина, 1986).

Суточная динамика интенсивности дрифта донных беспозвоночных р. Сылвы описывается кривой довольно сложной конфигурации, на которой могут быть выделены максимумы и минимумы первого и второго порядков (рисунок). Рассмотренная на уровне элементов первого порядка кривая имеет одно-



Суточная динамика интенсивности дрифта (Nd, тыс. экз/м^2 в час) вершинную форму с наивысшими показателями дрифта в темное время суток и минимальным его уровнем в дневные часы.

Подобный характер суточной динамики типичен для дрифта подавляющего большинства изученных водотоков Земного шара, и, как таковой, он неоднократно описывался в литературе (см.: Богатов, 1994). Специальными работами было установлено, что сигналом к началу интенсивных ночных миграций для животных служит уменьшение освещенности ниже определенного предела. В естественных условиях критический уровень освещенности, измеренный на поверхности воды, составил 1–5 люкс (Богатов, 1994).

Считается, что приуроченность вертикальных миграций донных беспозвоночных к темному времени суток имеет адаптивный характер, сводя к минимуму риск их визуального обнаружения рыбами (Смирнов и др., 1978). Учитывая, что дрейфующие животные лишены убежищ и совершенно беспомощны, данное мнение кажется вполне правдоподобным. Тем не менее оно заслуживает специального обсуждения, поскольку литературные данные довольно неоднозначны.

Сведений по этому вопросу, опубликованных в доступных мне источниках, сравнительно немного, и относятся они в основном к условиям заполярного лета с характерными для них белыми ночами. Так, по данным В.М. Задориной (1987б), полученным для одной из рек Кольского полуострова, пищевая активность молоди семги была тесно связана с изменениями численности мигрирующих беспозвоночных. Другие авторы также отмечают, что молодь лосося в северных реках кормится в основном организмами бентоса, находящимися в толще воды (Elliott, 1970; Шустов, 1977).

На мой взгляд, эти наблюдения не опровергают мнения Ю.А. Смирнова с соавторами (1978); они свидетельствуют лишь об отсутствии возможностей в период белых ночей у животных дрифта скрыться от рыб под покровом темноты, которая в это время недостаточна.

В более низких широтах с нормальной сменой дня и ночи между организмами дрифта и кормящимися рыбами складываются принципиально иные отношения. Как было показано ранее (Паньков, 2002), миграционная активность бентосных животных р. Сылвы находится в противофазе с пищевой активностью хариуса – одного из наиболее многочисленных здесь видов рыб.

Важной характеристикой динамики дрифта является амплитуда колебаний его параметров в течение суток. В Сылве максимальная интенсивность дрифта (N_{max}) превосходит минимальную (N_{min}) в 7.8–17.7 раза.

Диапазон значений N_{max} / N_{min}, приводящихся в литературе, весьма широк. В подавляющем большинстве случаев пик дрифта в десятки и сотни раз превышает его минимальные показатели, однако известны и существенные отклонения от этого правила. Например, для рек с высокой мутностью воды характерен относительно стабильный уровень дрифта в течение суток (Ключарева, 1963); его вероятными причинами могут выступать постоянно низкая освещенность в бентали, стимулирующая вертикальные миграции донных беспозвоночных и в дневное время, а также возбуждение дрифта из-за ухудшения условий обитания в обстановке высокой концентрации взвешенных и влекомых веществ, не испытывающей закономерных колебаний в течение суток.

Очень небольшим размахом колебаний параметров дрифта отличаются водотоки Заполярья; интенсивность миграций донных животных в период белых ночей здесь всего в 1.5–4.0 раза выше, чем в дневное время (Шустов, 1977; Задорина, 1987б; Чебанова, 1992). В конце августа, с наступлением темных ночей, интенсивность ночного дрифта резко возрастает и превосходит дневной его уровень в 5–10 раз (по данным тех же авторов).

В средних и низких широтах, в условиях нормального чередования дня и ночи, максимальные в течение суток показатели дрифта могут принимать различные значения. На основании обобщения большого объема эмпирических материалов выяснено, что интенсивность миграций в темное время суток зависит от уровня освещенности и в лунные ночи максимум дрифта существенно ниже (Waters, 1972). Таким образом, есть основания полагать, что наряду с триггерным механизмом возбуждения дрифта, связанным с неким пороговым уровнем освещенности, существует и механизм его плавной регуляции, в основе которого также лежит реакция организмов на световые условия.

В целом наши данные не противоречат общей закономерности: в лунные ночи (луна во второй или третьей четверти держится на небосводе в течение всего темного времени суток) интенсивность дрифта была достоверно ($n = 7$; $p = 0.05$) ниже, чем в безлунные (табл. 2). Однако, как видно из табл. 2, отношение различных групп гидробионтов к лунному свету неодинаково. Такие животные, как куколки хирономид, ручейников и молодые личинки поденок более активно мигрируют в темные безлунные ночи, в то время как зрелые личинки поденок (с черными крыловыми чехлами), принимающие участие в имагинальном дрифте, значительно интенсивнее сносятся при ярком лунном свете. Возможно, это связано с тем, что лунный свет играет важную роль в пространственной ориентации крылатых особей поденок в наземно-воздушной среде обитания. Миграции амфипод *C. curvispinum*, водных клещей, личинок хирономид, ручейников и прочих групп донных беспозвоночных в лунные и безлунные ночи не обнаруживают каких-либо статистически значимых различий.

По-видимому, лунный свет не является единственным регулятором высоты ночного пика в суточной динамике дрифта. Так, в темные безлунные ночи середины августа максимальная интенсивность дрифта (22.50 ± 2.79 тыс. экз/м^2 в час) была достоверно ниже, чем в конце июня (38.12 ± 8.25 тыс. экз/м^2 в час) и конце июля (33.88 ± 7.33 тыс. экз/м^2 в час), хотя численность донной фауны в это время достигала наивысших значений за весь летний период.

Таблица 2

Интенсивность ночного дрифта (тыс. экз/м^2 за темное время суток) в лунные и безлунные ночи (июнь-июль 2003 и 2004 гг.)

Таксон, стадия	Интенсивность дрифта	
	лунной ночью	безлунной ночью
Chironomidae, личинки	43.14 ± 7.68	59.16 ± 13.77
Chironomidae, куколки	4.18 ± 0.82	21.91 ± 4.35
Ephemeroptera, зрелые личинки	16.02 ± 5.19	5.41 ± 1.93
Ephemeroptera, молодые личинки	4.27 ± 0.71	22.04 ± 4.39
Hydracarina	3.35 ± 1.39	4.90 ± 1.32
Trichoptera, личинки	3.62 ± 0.93	5.16 ± 1.18
Trichoptera, куколки	3.25 ± 1.33	7.94 ± 3.18
Corophium curvispinum	2.33 ± 0.69	1.93 ± 0.29
Прочие	0.32 ± 0.13	0.44 ± 0.38
Всего	80.48 ± 12.90	128.89 ± 18.42

Причины этого мне видятся в следующем. Во-первых, на закате лета напряженность вылета амфибиотических насекомых в крылатой фазе и, следовательно, интенсивность имагинального дрифта значительно ниже, чем в его разгаре. Во-вторых, животные бентоса в это время представлены уже не самыми молодыми особями и менее склонны к миграциям. Наконец, обращает на себя внимание тот факт, что максимальная в течение суток интенсивность дрифта связана статистически значимой отрицательной зависимостью с общей продолжительностью темного времени суток ($r = -0.81$; $n = 14$). Это наводит на мысль, что долгие августовские ночи дают возможность бентосным животным удовлетворять свои потребности к расселению более или менее постепенно.

Более детально суточная динамика миграционной активности беспозвоночных может быть описана следующим образом.

Как только солнце скрывается за горизонтом, дрифт донных животных постепенно активизируется и по мере угасания вечерней зари становится все более интенсивным. Пик вертикальных миграций гидробионтов приходится на самую середину ночи (около 2 часов), после чего их напряженность начинает быстро снижаться и к моменту восхода солнца достигает значений, характерных для светлого времени суток (см. рисунок). Это наблюдение соответствует классической картине, согласно которой интенсивный дрифт полностью прекращается на заре (см.: Богатов, 1994). Таким образом, продолжительность интенсивных миграций донных животных напрямую зависит от длины светового дня и по мере его сокращения ночной максимум дрифта все более растягивается (см. рисунок).

Следует заметить, что многие авторы обращали внимание на приуроченность максимальных показателей дрифта к самому началу ночи или, менее строго, к первой ее половине (Леванидов, Леванидова, 1981; Шубина, 1986; Задорина, 1987б; Богатов, 1994; Руднева, 1995; и мн. др.). Это навело специалистов на мысль, что максимальные показатели численности мигрирующих организмов будут наблюдаться в разное время суток в зависимости от момента захода солнца. Такая связь была выявлена, в частности, Л.В. Рудневой (1995) для горных водотоков бассейна Верхней Оби. По её данным, по мере увеличения продолжительности светового дня пик плотности дрейфующих животных закономерно смещался на более позднее время (с 22 часов в начале мая до 2 часов в конце июня).

Результаты наших исследований демонстрируют устойчивую приуроченность максимальных показателей интенсивности дрифта к середине ночи, не зависящую от длины светового дня. Возможно, частота наблюдений (каждые 2 часа) не позволяет уловить незначительное смещение этого пика при изменении момента захода солнца в пределах 1 часа либо такого смещения в условиях Сылвы вообще не существует.

На фоне ночного максимума интенсивности дрифта иногда имеют место два пика второго порядка (см. рисунок). Первый из них приходится на вечерние сумерки и обусловлен массовым вылетом поденок, главным образом *B. vernus*. Второй пик приурочен к середине ночи и обязан активным миграциям многих групп донных животных.

Один-два дополнительных пика, приходящихся, как правило, на середину ночи и ее вторую половину, отмечают многие исследователи; считается даже, что такой тип кривых вообще характерен для суммарного дрифта (Леванидов, Леванидова, 1981), хотя и однопиковые кривые тоже не являются редкостью (Богатов, 1983).

После восхода солнца интенсивность миграций бентосных животных постепенно (в течение 2–4 часов) достигает минимальных показателей в суточном цикле.

В дневное время, на фоне минимальных значений интенсивности дрифта, наблюдается небольшой, но достоверный пик второго порядка, приходящийся на 12–16 часов (см. рисунок). Подобное осложнение дневного минимума – вполне объяснимое и, возможно, широко распространенное явление, хотя и очень редко отмечаемое в специальной литературе. Об этом свидетельствует, в частности, тот факт, что в полуденное время бывают активны многие гидробионты (Harker, 1953; Muller, 1966; 1973; 1974; и др.), что значительно увеличивает вероятность их поступления в пассивный дрифт. Известно также, что к светлому времени суток приурочен имагинальный дрифт ряда групп амфибиотических насекомых (Леванидов, Леванидова, 1981). Наконец, широко известно, что молодь многих донных животных ведет временный планктонный образ жизни, поведенческой адаптацией к которому служит положительный фототаксис (см.: Паньков, 2002). Таким образом, можно сделать вывод, что дневное повышение интенсивности дрифта должно иметь более широкое распространение, чем принято считать в настоящее время.

В сезонном аспекте дрейфующие организмы достигают своей наивысшей численности в июле (табл. 3), что объясняется, по-видимому, оптимальным сочетанием в это время двух факторов. Во-первых, в середине лета численность донных животных, представляющих собой единственный источник дрифта, по сравнению с его началом уже достаточно высока. Во-вторых, в июле в составе зообентоса присутствует еще немало взрослых личинок амфибиотических насекомых, принимающих активное участие в имагинальном дрифте, а в бентали появляется много молодых животных, сравнительно легко расстающихся с грунтом.

Таблица 3

Численность организмов в дрифте и бентосе (экз/м^2) и их миграционная активность (М)

Период наблюдений	Дрифт	Бентос	М
Июнь	1.94	3080	$63.0 \cdot 10^{-5}$
Июль	2.39	4300	$55.6 \cdot 10^{-5}$
Август	2.08	6500	$32.0 \cdot 10^{-5}$

В июне, когда напряженность вылета имаго амфибиотических насекомых максимальна, миграционная активность животных (отношение численности организмов в дрифте к их численности в бентосе) достигает наивысших значений (табл. 3), однако общая низкая численность животных бентоса обусловливает и сравнительно невысокий уровень дрифта. С другой стороны, в августе, когда численность зообентоса уже достаточно велика, миграционная активность животных снижается до минимума.

Выводы

1. В дрифте р. Сылвы преобладают животные, принадлежащие к числу обычных и массовых представителей донной фауны. Основу численности и таксономического разнообразия дрейфующих организмов составляют амфибиотические насекомые; наряду с ними в толще речной струи сносятся водные клещи, ракообразные и малощетинковые черви.

2. Структура дрифта не является буквальным отражением структуры зообентоса, что связано с различиями в миграционной активности животных и их разной способностью удержаться на грунте в условиях течения. Сравнительно легко расстаются с бենталью подвижные животные, часто посещающие верхнюю сторону камней и имеющие обыкновение плавать у самого дна. Минимальной склонностью к вертикальным миграциям характеризуются беспозвоночные, ведущие криптический образ жизни или обладающие эффективными средствами удержания на субстрате.

3. Численность и интенсивность дрифта в зависимости от сезона и времени суток изменяются в пределах 0.31-16.9 экз/м^3 и 1.12-60.96 тыс. экз./м^2 в час соответственно.

4. Суточная динамика интенсивности дрифта описывается кривой сложной конфигурации, на которой выделяются максимумы и минимумы 1-го и 2-го порядков. На уровне элементов 1-го порядка кривая имеет один максимум, приходящийся на ночные часы, и один минимум, приуроченный светлому времени суток. В дневное время, как правило, наблюдается небольшой пик 2-го порядка. Ночью иногда имеют место два пика 2-го порядка; первый из них, приходящийся на вечерние сумерки, обусловлен массовым вылетом поденок, второй, приуроченный к середине ночи, – активными миграциями многих групп животных.

5. Сигналом к началу интенсивных миграций служит падение освещенности ниже некоторого порогового уровня. Дрифт активизируется сразу после захода солнца и быстро нарастает по мере угасания вечерней зари, достигая своего максимума в середине ночи (около 2 часов). С утренней зарей интенсивность дрифта быстро уменьшается и падает до минимальных значений вскоре после восхода солнца.

6. Интенсивность ночного дрифта ряда групп донных животных зависит от условий освещенности. Взрослые личинки поденок активнее мигрируют в лунные ночи. Наиболее интенсивные миграции куколок ручейников и хирономид, а также молодых личинок поденок наблюдаются в безлунные ночи. Тотальный дрифт в безлунные ночи приблизительно в полтора раза интенсивнее, чем в лунные.

7. Форма ночного пика дрифта в отдельные периоды вегетационного сезона различна и, возможно, зависит от продолжительности темного времени суток. С удлинением ночи пик растягивается, а его амплитуда уменьшается.

8. В сезонном аспекте дрейфующие организмы достигают своей наивысшей численности в июле. Миграционная активность донных животных достигает максимальных значений в июне и постепенно снижается на протяжении всего лета.

Список литературы

Богатов В.В. Донные беспозвоночные и их дрифт в некоторых реках Дальнего Востока: Автореф. дис… канд. биол. наук. Л., 1983. 18 с.

Богатов В.В. Некоторые особенности динамики бентостока в условиях дождевого паводка // Систематика и экология речных организмов. Владивосток, 1989. С. 112–119.

Богатов В.В. Экология речных сообществ Российского Дальнего Востока. Владивосток, 1994. 209 с.

Задорина В.М. Выбор экспозиции ловушки при сборе проб дрифта // Гидробиол. журн., 1987а. Т. XXIII, № 2. С. 79–83.

Задорина В.М. Суточная динамика дрифта водных беспозвоночных в реках Кольского полуострова // Биол. внутр. вод. 1987б. № 73. С. 22–25.

Ключарева О.И. О скате и суточных вертикальных миграциях донных беспозвоночных Амура // Зоол. журнал, 1963. Т. 42, вып. 11. С. 1601–1612.

Леванидов В.Я., Леванидова И.М. Дрифт личинок насекомых в крупной предгорной реке на примере реки Хор (бассейн Уссури) // Беспозвоночные животные в экосистемах Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 22–37.

Паньков Н.Н. Дрифт донных беспозвоночных в предгорной реке Среднего Урала (на примере р.Сылвы, заказник «Предуралье») // Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия: Тез. докл. XII междунар. конф. (Борок, 23-26 сентября 2002 г.). Борок, 2002. С. 86–87.

Паньков Н.Н. Структурные и функциональные характеристики зообентоценозов р. Сылвы (бассейн Камы). Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 2004. 162 с.

Руднева Л.В. Зообентос горных водотоков бассейна Верхней Оби: Автореф. дис... канд. биол. наук. Красноярск, 1995. 24 с.

Смирнов Ю.А. и др. Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л., 1978. 104 с.

Шубина В.Н. Гидробиология лососевой реки Северного Урала. Л.: Наука, 1986. 158 с.

Шустов Ю.А. Дрифт донных беспозвоночных в лососевых реках бассейна Онежского озера // Гидробиол. журн., 1977. Т. 13, вып. 3. С. 32–37.

Чебанова В.В. Динамика дрифта беспозвоночных в лососевых реках разного типа (юго-восток Камчатки) // Гидробиол. журн., 1992. Т. XXVIII, № 4. С. 31–39.

Elliott J.M. Invertebrate drift in a Dartmoor stream // Arch. f. Hydrobiol. 1967. Vol. 63, № 2. P. 202–237.

Elliott J.M. Dial changes in invertebrate drift and the food of trout Salmo trutta L. // J. Fish. Biol. 1970. Vol. 2, № 2. P. 161–165.

Harker J.E. The diurnal rhythm of activity of mayfly nymphs // J. Exp. Biol. 1953. Vol. 30. P. 525–533.

Hynes H.B.N. The Ecology of Running Waters. Toronto: Univ. Toronto Press., 1970. 555 p.

McLay C.L. A theory concerning the distance traveled by animals entering the drift of a stream // J. Fish. Res. Board Canada. 1970. Vol. 27. P. 359–370.

Muller K. Die Tagesperiodik von Fliesswasserorganismen // Z. Morphol. Oecol. Tiere. 1966. Bd. 56. S. 93–142.

Muller K. Circadian rhythms of locomotor activity in aquatic organisms in the subarctic summer // Aquilo Ser. Zool. 1973. Vol. 14. P. 1–18.

Muller K. Stream drift as a chronobiological phenomen in running water ecosystems // Ann. Rev. Ecol. and Syst. 1974. Vol. 5. P. 309–323.

Waters T.F. The drift of stream insects // Ann. rev. Entomol. 1972. Vol. 17. P. 253–272.

Поступила в редакцию 07.02.2006

The main results of the drift investigations on the Sylva River (Preduralie reserve, 1997–2004)

N.N. Pan'kov

The qualitative and quantitative peculiarities, the daily and seasonal dynamics of the drift of Sylva River in summer 1997-2004 are investigated.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

УДК 595.132

СВОБОДНОЖИВУЩИЕ НЕМАТОДЫ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ СЫЛВЫ, ИХ РОЛЬ В МЕЙОБЕНТОСЕ

Е. В. Преснова, А. С. Козлов

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Приводятся данные по видовому составу и количественному развитию свободноживущих нематод на правобережной рипали и перекате среднего течения р. Сылва. Рассмотрена сезонная динамика развития нематод на рипали реки в 2000–2001 гг. Показано, что свободноживущие нематоды являются одной из основных групп мейобентоса р. Сылвы.

Введение

Известно, что популяции мейобентических животных являются составной частью донных биоценозов, а показатели продукции и биомассы мейобентоса иногда превышают такие показатели для макробентоса (Скворцов, 1984б). Свободноживущие нематоды входят в состав мейобентоса водоемов, являясь, наряду с другими группами, одним из основных его компонентов. Изучение видового состава и сезонной динамики развития нематод среднего течения р. Сылвы в районе заказника «Предуралье» и выяснение роли круглых червей в мейобентосе проведены в 2000–2001 гг.

Объект и методы исследования

Река Сылва впадает в Сылвенский залив Камского водохранилища. Сылва берет начало в районе крайней гряды Среднего Урала на высотах около 350 м над уровнем моря. Длина реки составляет в настоящее время 493 км, площадь водосбора - 19700 км^2 (Ресурсы .., 1967). Как и для большинства горных рек, для нее характерны большая извилистость и относительно небольшие средние уклоны – около 0,3 м/км. Бассейн р. Сылвы находится в подзоне южной тайги, в среднем течении встречаются участки лесостепи. Лесистость бассейна составляет около 75%. Сылва протекает в области умеренно-континентального климата. Вегетационный сезон продолжается около 170 дней. Суммы годовых осадков изменяются по годам от 460 до 740 мм. Летом выпадает много осадков, оказывающих существенное влияние на поддержание уровневого режима реки (Комлев, Черных, 1984).

Исследования проводились в среднем течении р. Сылвы в районе заказника «Предуралье». На этом участке течения реки наблюдается чередование перекатов и плесов, некоторое развитие макрофитов (преимущественно рдестов). Чаще других встречаются валунно-галечно-гравийные грунты, на рипали нередко заиленные и составленные преимущественно мелкими фракциями аллювия. Нередки острова, поемные структуры, отмели.

На правобережной рипали и перекате реки в районе заказника «Предуралье» отобрано более 20 проб мейобентоса. Сбор материала проводился аспирантом кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии Пермского госуниверситета Е.Ю. Крайневым с частотой 1 раз в месяц. На рипали реки пробы взяты трубчатым пробоотборником, на перекате мейобентос собирали с помощью гидробиологического скребка, также применяли и метод Шредера-Жадина. В первичной обработке проб принимал участие Е.Ю. Крайнев, пробы мейобентоса разбирались по стандартной методике (Чиркова, 1975). Для определения свободноживущих нематод приготовлено более 120 глицерин–желатиновых препаратов (Цалолихин, 1980).

Результаты исследований

По исследованиям, проведенным в 1998-2000 гг., в мейобентосе р. Сылвы зарегистрировано 42 вида свободноживущих нематод (Преснова, Царькова, 2004). В 2000–2002 гг. в среднем течении реки обнаружен 41 таксон круглых червей (часть нематод определена только до рода) из 8 отрядов и 24 семейств. Впервые для р. Сылвы отмечены представители 19 таксонов: *Eumonhystera vulgaris* (de Man), *E. tuporis* Gagarin, *Monhystrella paramacrura* Meyl, *Daptonema dubium* (Butschli), *Aphanolaimus viviparus* Plotnikoff,. *Chronogaster andrassyi* Loof et Jairajpur, *Plectus cirratus* Bastian, *P. rhizophilus* de Man, *Achromadora terricola* (de Man), *Paramphidelus uniformis* (Thorne), *Bastiania gracilis* de Man, *Tobrilus gracilis* (Bastian), *Tripyla filicaudata* de Man, *Mylonchulus sp.*, *Dorylaimus helveticus* (Steiner), *Epidorylaimus consobrinus* (de Man), *Apor-*

celaimus sp., Panagrolaimus rigidus (Schneider)*, Hirschmanniella sp.*

Таким образом, учитывая исследования, проведенные ранее Е.В. Пресновой и Ю.Ю. Царьковой (2004), в фауне свободноживущих нематод р. Сылвы к настоящему времени зарегистрирован 61 таксон видового и надвидового ранга.

Для бассейна р. Камы впервые отмечено 6 видов круглых червей: *Eumonhystera tuporis, Monhystrella paramacrura, Chronogaster andrassyi, Bastiania gracilis, Tripyla filicaudata, Dorylaimus helveticus.*

На правобережной рипали р. Сылвы обнаружен 31 вид нематод, из отрядов Dorylaimida (7 видов), Enoplida (6 видов), Monhysterida (6 видов), Araeolaimida (5 видов), Chromadorida (4 вида), Mononchida (виды 2 родов) и Rhabditida (1 вид). Доминирует *Dorylaimus stagnalis*, субдоминантом является *Chromadorina viridis*. Из второстепенных видов заметную роль в нематофауне играют *Achromadora terricola* и *Eumonhystera vulgaris*, распространены *Trischistoma monohystera, Aphanolaimus viviparus* и *Eumonhystera dispar*. Среднегодовая численность свободноживущих нематод рипали равна 58.2 тыс. экз/м^2 при средней биомассе 101.6 мг/м^2. Доминантный комплекс нематод составляет 48.9% общей численности круглых червей, причем на долю *Ch. viridis* приходится 26% численности нематод, а на долю *D. stagnalis* – 22.5%. Более половины среднегодовой биомассы нематод рипали составляют особи *D. stagnalis* (54%) (табл.1).

Таблица 1

Структура нематоценозов на рипали и перекате среднего течения р. Сылвы в 2000–2001 гг.

Показатели		Биотоп: Рипаль	Биотоп: Перекат
Число видов		31	23
Численность*, тыс.экз/м^2		58.2	44.5
Биомасса*, мг/м^2		101.6	39.0
Доминирующий комплекс		*Dorylaimus stagnalis, Chromadorina viridis*	*Chromadorina viridis, Ironus ignavus*
% доминирующего комплекса	по численности	48.9	48.1
	по биомассе	57.1	29.6

* Приведены среднегодовые значения численности и биомассы нематод.

На перекате с валунно-галечными грунтами и высокими скоростями течения зарегистрировано 23 вида нематод. В систематическом отношении фауна нематод переката разнообразна на уровне семейств, включает 17 семейств из 6 отрядов. Отряды Monhysterida, Enoplida и Dorylaimida представлены 5 видами круглых червей каждый, в состав отряда Araeolaimida входит 4 вида, отряды Chromadorida и Tylenchida включают по 2 вида нематод. В количественном отношении нематофауна на перекате беднее, чем в рипали. При незначительно меньшей среднегодовой численности (44.5 тыс. экз/м^2) средняя биомасса свободноживущих нематод на перекате ниже в 2.5 раза (39.0 мг/м^2). Видом-доминантом является *Chromadorina viridis*, субдоминантом – *Ironus ignavus* (табл. 1). Из второстепенных видов в нематофауне переката заметное место в биоценозе по показателям количественного развития занимают *Epidorylaimus consobrinus, Dorylaimus helveticus*, *D. stagnalis* и *Aphanolaimus viviparus*. Значительный процент в среднегодовых показателях численности нематод составляют доминирующие и второстепенные виды: *Chromadorina viridis* (37%), *Ironus ignavus* (11%) и *Aphanolaimus viviparus* (10%). По биомассе ведущее место в нематофауне переката, как и в рипали плеса, занимают виды рода *Dorylaimus (D. stagnalis* – 25.5%, *D. helveticus* – 18.5%) и *Ironus ignavus* (23%).

В количественном отношении фауна свободноживущих нематод переката беднее, чем их фауна в рипали. Это связано с менее благоприятными условиями жизни: высокими скоростями течения, жесткими грунтами и др. На исследованных биотопах реки доминирующий комплекс нематод составляют эврибионтные, распространенные в пресных водоемах Палеарктики виды (Цалолихин, 1994). Заиленные грунты рипали способствуют массовому развитию *D. stagnalis*, а на валунно-галечных грунтах переката он встречается в меньшем количестве. Водные макрофиты в обоих биотопах и обрастания камней на перекате определяют развитие перифитонных хромадорид: *Ch. viridis, Chromadorita leuckarti, Achromadora terricola*, питающихся в основном диатомовыми водорослями и простейшими. *D. stagnalis* является одним из доминирующих видов в фауне круглых червей Воткинского водохранилища (Преснова, 2000) и р. Сылвы (Преснова, Царькова, 2004).

В течение 2000–2001 гг. исследована сезонная динамика развития нематод на рипали реки. Наибольшее видовое разнообразие нематод наблюдается в мае-июне, когда в биоценозе обнаружено 15 видов круглых червей. Практически ежемесячно в фауне нематод встречаются *Ch. viridis* (встречаемость – 90.9%), *D. stagnalis* (81.8%), и *Eu. vulgaris* (72.7%). В течение года отмечено 4 пика увеличения численности нематод рипали (рис. 1А). Летом (июнь-июль) круглые черви достигают максимального развития, численность нематод составляет 160, 5 тыс. экз/м^2. Возрастание численности круглых червей наблюдается осенью (в сентябре – 43 тыс. экз/м^2), зимой (в декабре – 57 тыс. экз/м^2) и весной (в марте – 76 тыс. экз/м^2). Летом, осенью и зимой в составе свободноживущих нематод рипали по численности преобладает *Ch. viridis*, составляя от 82.2% до 37% общей численности червей. Весной доминирует *D. stagnalis*, образуя 67% численности нематод рипали. Увеличение биомассы нематод происходит летом (июнь – 351.1 мг/м^2, август – 144.5 мг/м^2), осенью (октябрь – 108.5 мг/м^2), зимой (декабрь – 50.5 мг/м^2) и весной (март – 163.7 мг/м^2). Основную долю биомассы нематофауны рипали обеспечивает своим развитием *D. stagnalis*, так в марте биомасса этого вида составляет 94.2%, в августе – 80.1%, в октябре – 95.6% общей биомассы нематод. Летом в июне 84.5% биомассы круглых червей на рипали образует представитель отряда Dorylaimida – *Aporcelaimus* sp., который имеет большие размеры и высокую индивидуальную массу (рис.1В).

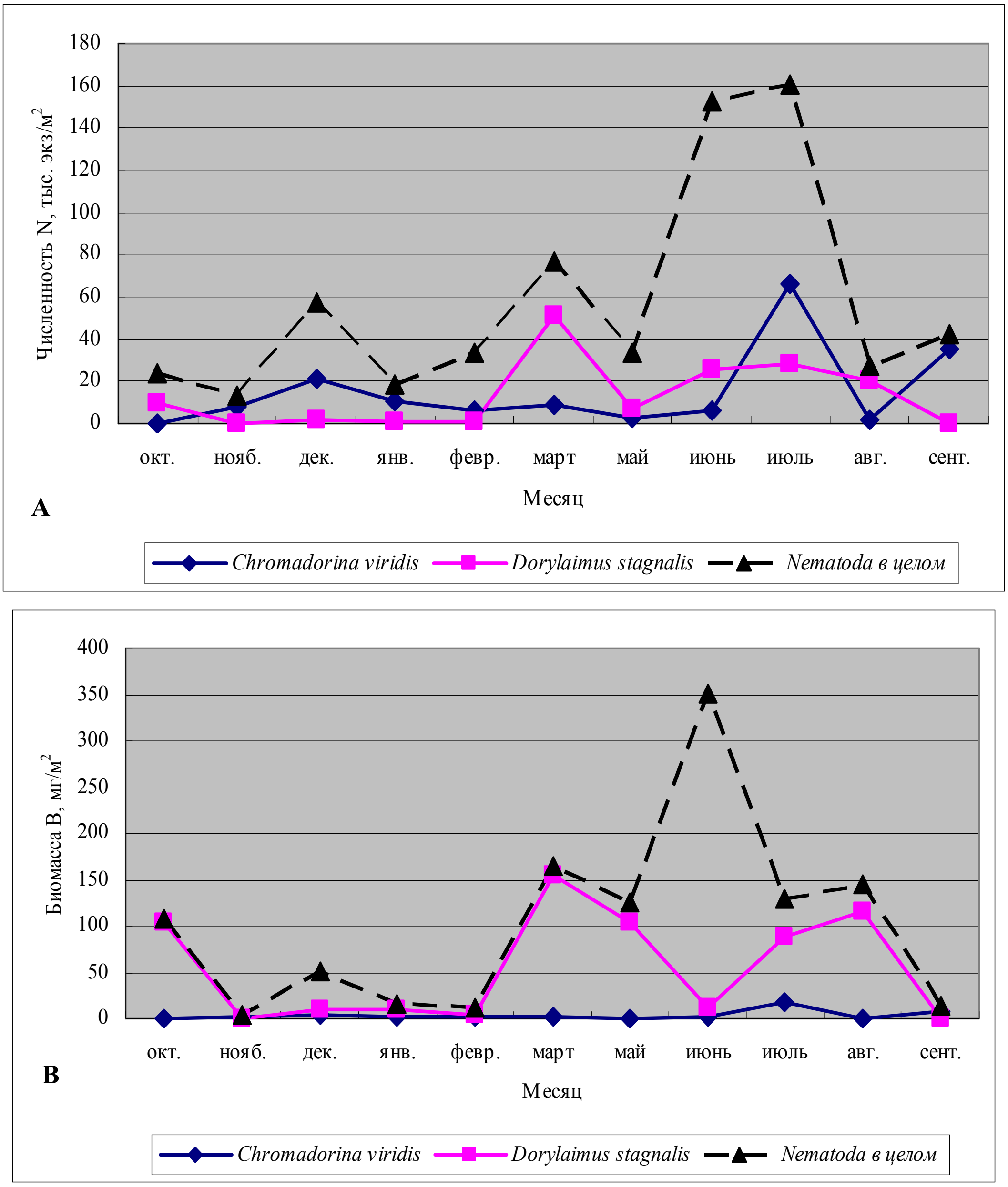


Рис. 1. Сезонная динамика численности (А) и биомассы (В) свободноживущих нематод в рипали плеса р. Сылвы в 2000–2001 гг.

Изменение количественных показателей развития нематод в течение года определяется жизненными циклами доминирующего комплекса нематод рипали и абиотическими условиями среды (температурой воды, течением, грунтами и т.д.), в летние месяцы в нематоценозе возрастает роль второстепенных и редких видов.

В пробах мейобентоса в среднем течении р. Сылвы в районе заказника «Предуралье» на рипали плеса были обнаружены почти все известные для континентальных водоемов группы мейобентосных организмов.

В составе эвмейобентоса встречаются представители следующих систематических групп водных беспозвоночных: тип Cnidaria (класс Hydrozoa), тип Plathelminthes (класс Turbellaria), тип Nemathelminthes (класс Nematoda), тип Rotifera (класс Rotatoria), тип Arthropoda (классы Crustacea и Arachnida (группа Acari)), тип Tardigrada. Ракообразные (кл. Crustacea) представлены веслоногими (Copepoda), среди которых встречаются рачки отрядов Cyclopoida и Harpacticoida, ракушковыми (п/кл. Ostracoda) и ветвистоусыми (Cladocera) рачками. Псевдомейобентос составляют представители классов: Oligochaeta, Hirudinea (из типа Annelida), Gastropoda и Bivalvia (тип Mollusca) и Insecta (тип Arthropoda). Разнообразны в псевдомейобентосе насекомые из отрядов Odonata, Plecoptera, Ephemeroptera, Trichoptera, Hemiptera, Coleoptera и Diptera. Семейство Chironomidae из двукрылых является доминирующей группой псевдомейобентоса рипали (табл. 2).

Таблица 2

Среднегодовая численность (тыс. экз/м^2) и биомасса (мг/м^2) мейобентоса на рипали среднего течения р. Сылвы в 2000–2001 гг.

Группа	Встречаемость по сезонам P, %	Численность	Биомасса
Эвмейобентос			
1) Hydrozoa	45	0.36	0.14
2) Turbellaria	91	7.68	34.46
3) Nematoda	100	58.18	101.61
4) Rotatoria	100	41.91	36.59
5) Crustacea			
5.1. Copepoda	100	23.29	83.04
5.2. Ostracoda	100	26.27	320.62
5.3. Cladocera	100	25.26	559.55
6) Tardigrada	82	5.58	4.48
7) Acari	100	2.15	67.07
Всего эвмейобентоса:		**190.68**	**1207.56**
Псевдомейобентос			
1) Oligochaeta	91	87.39	2972.09
2) Mollusca			
2.1. Gastropoda	45	0.26	537.44
2.2. Bivalvia	64	0.37	395.39
3) Insecta			
3.1. Diptera, в том числе:	100	66.81	1801.85
- Chironomidae	*100*	*64.88*	*997.63*
- Др. Diptera	*55*	*1.93*	*804.23*
4. Другие группы	9–100	17.22	1032.5
Всего псевдомейобентоса:		**172.05**	**6739.27**
Всего мейобентоса:		**362.73**	**7946.83**

В течение года по встречаемости в эвмейобентосе преобладают нематоды (100%), коловратки (100%), все отмеченные группы ракообразных (Cyclopoida, Ostracoda и Cladocera – по 100%, Harpacticoida – 91%) и водяные клещи (Acari, 100%), а также плоские черви (91%). В псевдомейобентосе наибольшую встречаемость имеют олигохеты (91%) и личинки амфибиотических насекомых: поденки (Ephemeroptera, 100%), ручейники (Trichoptera, 100%) и двукрылые (Diptera, 100%), последние представлены в основном хирономидами.

Среднегодовая биомасса организмов мейофауны р. Сылвы в рипали плеса составила 7.9 г/м^2 при среднегодовой численности 362.7 тыс. экз/м^2. По численности организмов эв- и псевдомейобентос близки (соответственно 53 и 47%), а по биомассе организмы псевдомейобентоса в 5.6 раза превосходят организмы эвмейобентоса (табл. 2). Это связано с более высокими показателями индивидуальной массы организмов псевдомейобентоса, прежде всего таких, как Mollusca, Oligochaeta и Diptera.

Среди организмов эвмейобентоса по численности преобладают нематоды, составляя 30.5% от численности всего эвмейобентоса, а также коловратки (22%), ракушковые рачки (13.8%), ветвистоусые и веслоногие ракообразные (13.3 и 12.2% соответственно). По биомассе наибольшую роль в эвмейобентосе играют ракообразные (80%), из них высокие показатели биомассы имеют ветвистоусые рачки и остракоды (соответственно 46 и 27% биомассы всего эвмейобентоса). Значение свободноживущих нематод в среднегодовой биомассе эвмейобентоса рипали невелико, они составляют лишь 8.41% (табл. 2).

Летом 1999 г. исследовано распределение мейобентоса по всему среднему течению р. Сылвы (Крайнев, 2001). В составе мейобентоса отмечено 22 таксона беспозвоночных животных надвидового ранга, среди которых свободноживущие нематоды, веслоногие рачки, клещи и личинки хирономид встречаются в реке повсеместно. Количественное развитие эвмейобентоса р. Сылвы определяется ветвистоусыми и ракушковыми рачками, водяными клещами и нематодами.

Нематоды рипали р. Сылвы, являясь постоянным компонентом мейобентоса (встречаемость 100%), обеспечивают своим развитием 30.5% численности эвмейобентоса и наряду с ветвистоусыми и ракушковыми рачками определяют сезонную динамику численности эвмейобентоса. Сезонная динамика развития нематод в рипали плеса в целом сходна с сезонными изменениями эвмейобентоса рипали (рис.2).

Нематоды придают стабильность и устойчивость эвмейобентическим сообществам среднего течения р. Сылвы; обитая в труднодоступных для большинства мейобентонтов интерстициальных пространствах, они максимально широко используют их возможности (Гагарин, 1993).

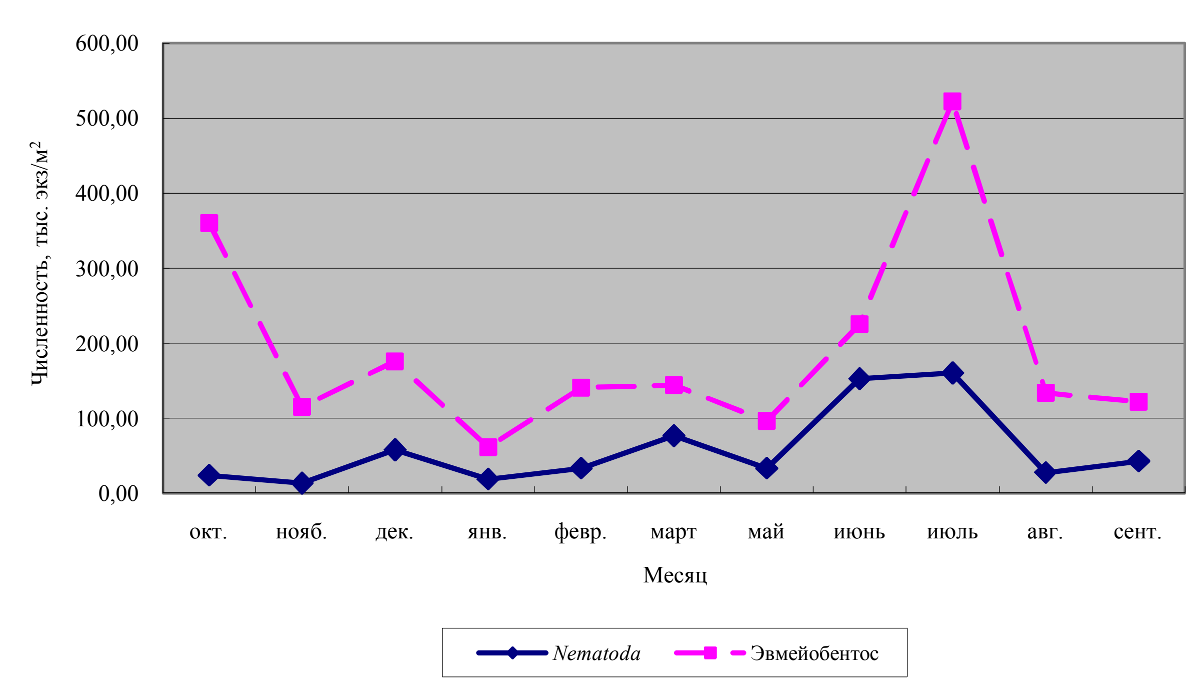


Рис. 2. Сезонная динамика численности эвмейобентоса и свободноживущих нематод рипали р. Сылвы в 2000–2001 гг.

Выводы

Свободноживущие нематоды – одна из самых разнообразных в видовом отношении групп мейобентоса р. Сылвы, которая включает 61 таксон видового и надвидового ранга.

В количественном развитии нематод в течение года отмечено 4 пика увеличения численности и биомассы червей. Сезонная динамика развития фауны нематод на рипали реки определяется доминантными и субдоминантными видами круглых червей, в летние месяцы в нематоценозе возрастает роль второстепенных и редких видов.

Свободноживущие нематоды достигают высоких показателей количественного развития, составляя 30.5% общей численности эвмейобентоса р. Сылвы и являются одной из основных групп мейофауны реки.

Список литературы

Гагарин В.Г. Свободноживущие нематоды пресных вод России и сопредельных стран. (Ч. 1. Отряды Monhysterida, Araeolaimida, Chromadorida, Enoplida, Mononchida). СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. 352 с.

Комлев А.М., Черных Е.А. Реки Пермской области: Режим, ресурсы, прогноз, проблемы. Пермь: Кн. изд-во, 1984. 214 с.

Крайнев Е.Ю. Пространственное распределение мейобентоса р. Сылвы // Вестн. Перм. ун-та. 2001. Вып. 2. Биология. С. 193–201.

Преснова Е.В. Видовой состав свободноживущих нематод Воткинского водохранилища // Вестн. Перм. ун-та. 2000. Вып 2. Биология. С. 265–273.

Преснова Е.В., Царькова Ю.Ю. Свободноживущие нематоды реки Сылвы //Вестн. Перм. ун-та, Пермь, 2004. Вып. 2. Биология. С. 87–89.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Основные гидрологические характеристики. Т. 11. Средний Урал и Приуралье. Вып. 1. Кама. Л., 1967. 650 с.

Скворцов В.В. Количественная оценка участия мейобентического сообщества в процессах трансформации органического вещества в озерных экосистемах // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1984. Вып. 223. С. 108–111.

Цалолихин С.Я. Свободноживущие нематоды Байкала. Новосибирск: Наука, 1980. 120 с.

Цалолихин С.Я. Класс Нематоды (Nematoda) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб., 1994. Т. 1. Низшие беспозвоночные. С. 84–100.

Чиркова З.Н. Микрозообентос // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 178–184.

Поступила в редакцию 30.04.2006

The free-living nematodes of middle reaches of the Sylva river and their part in the meiobenthos

E.V. Presnova, A.S. Kozlov

61 taxa of free-living nematodes were founded in middle reaches of the Sylva river, and 6 of them were marked for the Kama basin for the first time. The seasonal dynamics (quantitative values of development) of nematode abundance and biomass depend on life cycles of the dominant species of worms and on abiotic conditions of environment. The part of nematodes in the meiobenthos was sufficiently high. Nematodes had high species diversity, and they occurred in river each month. The nematode abundance accounted 30.5% from the meiobenhos abundance.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

Микробиология

УДК 579.26:579.222.4

РАСПРОСТРАНЕНИЕ НИТРИЛКОНВЕРТИРУЮЩИХ БАКТЕРИЙ В ПОЧВАХ ПЕРМСКОГО КРАЯ

М. В. Кузнецова[b], **Г. В. Овечкина**[b], **А. Ю. Максимов**[a,b], **В. А. Демаков**[a,b]

[a] Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

[b] Институт экологии и генетики микроорганизмов, 614081, Пермь, ул. Голева, 13

Проведен скрининг микрофлоры, утилизирующей нитрилы карбоновых кислот, в подзолистых, бурых и аллювиальных почвах, широко распространенных в Пермском крае. Обнаружено, что культуры бактерий, обладающие высокой нитрилазной активностью, в основном представлены грамотрицательными штаммами, а среди культур, продуцирующих нитрилгидратазы, преобладают нокардиоподобние актиномицеты. Выявлены сезонные колебания численности бактерий, проявляющих нитрилгидратазную и нитрилазную активность.

Некоторые нитрильные и амидные соединения являются промежуточными продуктами метаболизма или распада тканей у растений и ряда других организмов (Sibbesen et al., 1995). По-видимому, с этим связано разнообразие и широкое распространение в почве и водной среде микроорганизмов, главным образом прокариотических, активно утилизирующих нитрилы и амиды карбоновых кислот. В то же время сообщества бактерий очень чувствительны к токсическому действию нитрилов и некоторых амидов антропогенного происхождения (акриламид, бензамид) и их присутствие в среде может сильно изменять состав почвенной и водной микрофлоры. Поэтому представляет интерес изучение бактерий активных деструкторов нитрилов и амидов, исследование метаболизма этих веществ у бактерий.

Цель настоящей работы – изучение биоразнообразия микроорганизмов, активно метаболизирующих нитрилы карбоновых кислот, в естественных и химически загрязненных почвах Пермского края.

Материалы и методы исследования

Материалом для выделения микроорганизмов служили образцы подзолистых, бурых и аллювиальных почв на суглинистой основе, вод естественной среды и антропогенно измененных почв (табл. 1). При учете сезонных колебаний численности бактерий образцы отбирали ежемесячно с мая по октябрь. Идентификацию бактерий проводили согласно определителю Берджи (1997), руководствам О.А. Нестеренко и соавт. (1985) и И.Б. Ившиной и соавт. (1987).

Штаммы *Rhodococcus* идентифицировали также с помощью видоспецифичных праймеров к генам 16S РНК в соответствии с последовательностями, представленными в базе данных Genbank. Синтез праймеров и секвенирование образцов ДНК проводилось в ООО «Евроген» (Москва).

Общее количество гетеротрофных бактерий в исследуемых почвах определяли методом питательных пластин (МПА) в сочетании с методом последовательных разведений (Методы…, 1991; Практикум…, 2004). Подсчет колоний производили на 3–5-м разведении после инкубации чашек в течение 3 суток при 20°С. Нитрилгидролизущие бактерии подсчитывали высевая почвенный экстракт на минеральную солевую агаризованную среду в разведении 10^0, 10^{-1}, 10^{-2}. Колонии подсчитывали на 3–5-е сутки под малым увеличением (×10). Одновременно проводили высевы на богатую и селективную питательную среду. Численность микроорганизмов определяли как количество клеток в пересчете на 1 г сухой почвы.

Для выделения и культивирования нитрилконвертирующих бактерий применялись минеральная безазотная солевая среда N, содержащая в качестве селективного фактора 10 мМ ацетонитрил (Watanabe et al., 1987; Layh et al., 1997). Клетки бактерий выращивали в 100 мл среды в конических колбах объемом 250 мл при температуре 28°С и постоянном перемешивании со скоростью вращения 120 об/мин. Рост культуры бактерий оценивали по оптической плотности суспензии клеток при λ=540 нм с учетом разведения. Трансформацию нитрилов и амидов с использованием биомассы выделенных штаммов проводили аналогично описанной ранее методике (Максимов и др., 2003).

Таблица 1

Характеристика модельных образцов почв

Характеристика почв	Горизонты почв	№ образца	Глубина отбора проб, см	Примечание
Дерново-подзолистая тяжелосуглинистая почва		1	10	Пермский р-н, пос. Лобаново
Бурая лесная (дерново-карбонатная) тяжелосуглинистая кислая почва	элювиальный иллювиальный	2 3	5 30	Нытвенский р-н
Аллювиальная луговая кислая почва	дернина гумусовый	4 5	5 30	Нытвенский р-н, пойменная зона р. Сюзьвы
Поверхностно-подзолистая супесчаная почва		6	10	г. Пермь, Закамск
Бурая луговая тяжелосуглинистая кислая почва	алфегумусовый глинисто-иллювиальный	7 8	5 30	Пермский р-н
Аллювиальная болотная иловато-перегнойно-глеевая почва	гумусовый переходный	9 10	5 30	Нытвенский р-н, затопляемая пойменная зона р. Сюзьвы
Иловые речные отложения		11		р. Кама
Химически-измененные почвы: дерново-боровая лесная почва		11-15 16-20	10 10	г. Пермь, ФГУП "ПЗ им. С.М. Кирова"; г. Березники, ОАО «Бератон»

Результаты и их обсуждение

В результате проведенных исследований установлено, что бактерии, способные к утилизации нитрилов, достаточно часто встречаются в почвах естественной среды Пермского края.

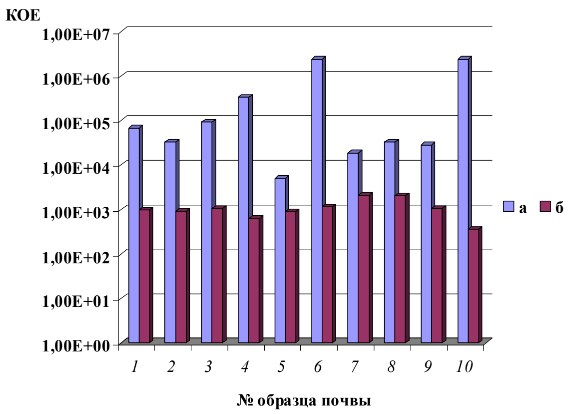


Рис. 1. Содержание гетеротрофных (а) и нитрилутилизирующих (б) бактерий в почвах естественной среды

Их содержание варьирует около значения 10^3 клеток/г сух. почвы (рис. 1). В образцах бурой луговой почвы отмечена повышенная численность нитрилконвертирующих бактерий, что, вероятно, связано с наличием сильно развитой ризосферы травянистых растений, являющейся источником фитогенных нитрильных метаболитов. В то же время, в расположенных ниже серединных горизонтах аллювиальных почв доля бактерий, утилизирующих нитрилы, мала. По-видимому, это связано с высокой плотностью, малой проницаемостью и отсутствием аэрации в этих слоях.

Отношение количества нитрилгидролизующих микроорганизмов к общему числу выделенных бактерий в большинстве проб почв естественной среды не превышало 10%, в основном составляло 1–2%. В исследованных почвах, отобранных с предприятий по производству акриламида, микроорганизмы, способные к утилизации нитрилов, составляли не менее 20%, а в ряде проб – более 40% от общего числа выделенных бактерий (рис. 2).

Наибольшее количество их обнаружено в местах непосредственного контакта почвы с химическим веществом (разливы акрилонитрила – почвы № 11, 12, 18, 19).

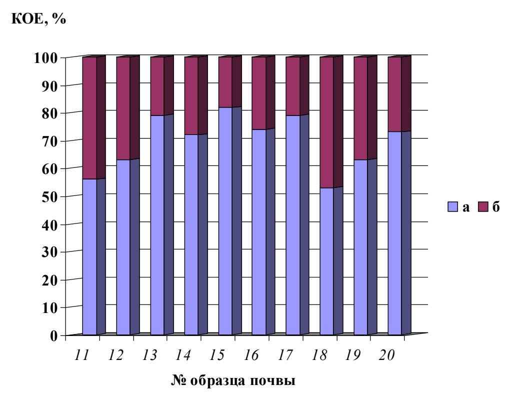


Рис. 2. Содержание гетеротрофных (а) и нитрилутилизирующих (б) бактерий в антропогенно измененных почвах

Полученные данные подтверждают вывод, что микроорганизмы, конвертирующие органические соединения антропогенного происхождения, концентрируются и подвергаются естественной селекции в очистных сооружениях предприятий, а также в загрязненных почвах, местах складирования и использования этих соединений (Watanabe et al., 1987; Нетрусов и др., 2004). При определении численности микроорганизмов на богатых и селективных агаровых средах была проведена первичная оценка видового разнообразия микрофлоры исследуемых объектов.

Гетеротрофы, высеваемые из почв естественной среды, отличаются большим морфологическим разнообразием при росте на полноценных средах (рис. 3). Наименьшее число фенотипических форм было в тяжелосуглинистых бурых почвах и образцах, отобранных из нижележащих серединных горизонтов (№ 1, 7, 8). Это связано с недостатком влаги, что приводит к снижению скорости минерализации, или «кислородным голоданием». И в том, и в другом случае на первый план выходят анаэробные бактерии, не регистрируемые в нашем исследовании.

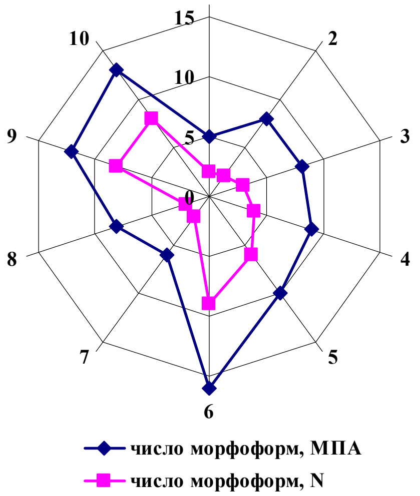


Рис. 3. Морфологическое разнообразие бактерий на полноценных и селективных средах:
1–10 – № образца почвы

Известно, что у бактерий существует два основных пути метаболизма нитрилов: 1) одностадийный гидролиз, осуществляемый ферментом нитрилазой с образованием соответствующей кислоты; 2) гидратация ферментом нитрилгидратазой до амида с последующим гидролизом амидазой амида до кислоты (Knowles, Collins, 1983; Kobayashi et al., 1992). У культур бактерий, выделенных на простых минеральных средах с нитрилом в качестве единственного источника углерода и энергии и/или азота, исследовано наличие нитрилазной и/или нитрилгидратазно-амидазной ферментной системы (табл. 2). Обнаружено, что бактерии, обладающие высокой нитрилазной активностью, в основном представлены грамотрицательными штаммами (группа 4, грамотрицательные аэробные / микроаэрофильные палочки и кокки: роды *Azomonas*, *Azotobacter, Acidovorax, Pseudomonas*, в частности *P. fluorescens* и *P. putida*), а среди культур, продуцирующих нитрилгидратазы, преобладали нокардиоподобные актиномицеты (группа 22, роды *Nocardia*, *Rhodococcus,* в том числе *R. erythropolis, R. rhodochrous, R. ruber, R. luteus*).

Таблица 2

Родовидовой состав характерных культур нитрилметаболизирующих бактерий образца подзолистой почвы

Род, вид	Количество изолятов	
	Нитрилгидратазная система	Нитрилазная система
Azomonas sp.	4	4
Azotobacter sp.	2	1
Acidovorax sp.	1	2
Pseudomonas sp.	1	5
P. fluorescens	1	2
Arthrobacter sp.	1	1
Bacillus sp.	1	-
R. erythropolis	8	5
R. rhodochrous	2	1
R. luteus	1	-
Nocardia sp.	3	2

Особенность почвы как природного местообитания различных микроорганизмов состоит в том, что условия для жизнедеятельности биоты непостоянны, они меняются в зависимости от климатических и других факторов (Нетрусов, 2004). Динамика общей численности бактерий в исследуемых почвах имеет выраженный сезонный характер. Для всех исследованных почв характерно достоверное повышение числа микроорганизмов в августе–сентябре. Численность нитрилутилизирующих бактерий также подвержена резким сезонным колебаниям, и важными факторами, регулирующими жизнедеятельность их в изученной экологической нише, являются увеличение количества и метаболической активности травянистых растений, а также усиление процесса разложения органического вещества в почве, связанного с гибелью и распадом растений, которые становятся источником нитрильных метаболитов. Иные процессы происходят в почвах, отобранных в местах загрязнения нитрилами. Численность бактерий, утилизирующих нитрилы, в них была стабильна в течение всего периода исследования, и статистический анализ не выявил таких резких колебаний численности данной группы микроорганизмов (табл. 3).

Общее количество гетеротрофов в химически измененных грунтах варьировало в меньшей степени, чем в естественных почвах. По-видимому, определяющим фактором, ограничивающим общую численность микроорганизмов в данной экологической нише, является токсическое действие нитрилов, которое осуществляется постоянно (независимо от сезона).

Таблица 3

Сезонное распределение микроорганизмов в почвах с антропогенной нагрузкой на примере почвы 14

Срок отбора	Количество бактерий ($N \times 10^4$ клеток/г сух. почвы)	
	нитрилконвертирующих	гетеротрофных
Май	0.51±0.03	2.12±0.80
Июнь	0.80±0.02	2.30±0.43
Июль	0.75±0.04	3.80±1.20
Август	0.67±0.07	6.23±2.60
Сентябрь	0.40±0.05	5.81±1.40
Октябрь	0.72±0.06	2.42±0.48

Результаты проведенных исследований свидетельствуют о том, что штаммы бактерий, метаболизирующие нитрилы карбоновых кислот, широко представлены в различных типах почв Западного Урала. Их численность значительно повышается при загрязнении среды акрилонитрилом. Умелое использование свойств микробных сообществ может в значительной степени помочь процессу ремедиации загрязненных территорий, что будет способствовать развитию прикладного направления экологии микроорганизмов. В то же время, почвенная микрофлора является важнейшим биологическим ресурсом для получения культур бактерий, продуцирующих разнообразные ферменты, в частности, ферменты метаболизма нитрилов карбоновых кислот, и конструирования на их основе новых штаммов-продуцентов, используемых в биокаталитических процессах органического синтеза (Asano et al., 2002; Banerjee et al., 2002).

Работа поддержана программами Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России», Отделения биологических наук РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» и молодежного гранта УрО РАН.

Авторы выражают благодарность зав. кафедрой физиологии растений и микробиологии ПГУ, д.б.н., проф. О.З. Еремченко за консультации по определению типов почв.

Список литературы

Ившина И.Б., Пшеничнов Р.А., Оборин А.А. Пропанокисляющие родококки. Свердловск, 1987.

Максимов А.Ю. и др. Влияние нитрилов и амидов на рост и нитрилгидратазную активность штамма *Rhodococcus* sp. gt1 // Прикл. биохим. и микробиол. 2003. Т. 39, № 1. С. 63–68.

Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Д.Г. Звягинцева. М.: Изд-во МГУ, 1991. 304 с.

Нестеренко О.А., Красников Е.И., Ногина Т.М. Нокардиоподобные и коринеподобные бактерии. Киев: Наукова думка, 1985. 336 с.

Определитель бактерий Берджи / Под ред. Дж. Хоулта. М.: Мир, 1997. Т. 1, 2.

Теппер Е.З., Шильникова В.К., Переверзева Г.И. Практикум по микробиологии. М.: Дрофа, 2004. 256 с.

Экология микроорганизмов / Под ред. А.И. Нетрусова. М.: Академия, 2004. 272 с.

Asano Y. Overview of screening for new microbial catalysts and their uses in organic synthesis - selection and optimization of biocatalysts // J. Biotechnol. 2002. Vol. 94. P. 65–72.

Banerjee A., Sharma R., Banerjee U.C. The nitrile-degrading enzymes: current status and future prospects // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2002. Vol. 60. P. 33–44.

Knowles C.J., Collins P.A. The utilisation nitriles and amides by *Nocardia rhodochrous* // J. Gen. Microbiol. 1983. Vol. 129. P. 711–718.

Kobayashi M., Nagasava T., Yamada H. Enzymatic synthesis of acrylamide: a success story not yet over… // Trends Bioechnol. 1992. Vol. 10. P. 402–408.

Layh N., Hirringer B., Stolz A., Knackmuss H.-J. Enrichment strategies for nitrile-hydrolysing bacteria // Appl. Microbiol. Biotechnol. 1997. Vol. 47. P. 668–674.

Sibbesen O., Koch B., Rouze P. Biosynthesis of cyanogenic glucosides. Elucidation of the pathway and characterization of the cytochrome P-450 involved in amino acids and their derivatives in higher plants // Wallsgrove R.M. (ed.). Cambridge: University Press, 1995. P. 227–241.

Watanabe I., Satoh Y., Enomoto K. Screening, isolation and taxonomical properties of microorganisms having acrylonitrile-hydrating activity // Agric. Biol. Chem. 1987. Vol. 51. P. 3193–3199.

Поступила в редакцию 05.06.2006

Dissemination of the nitrile-conversing bacteria in the soils of the Perm region

M.V. Kuznetsova, G.V. Ovechkina, A.Y. Maksimov, V.A. Demakov

Screening of microorganisms utilizing nitriles of carboxylic acids from the podzol, brown and alluvial soils widely dispersing in the Perm region was carried out. It was discovered, that the cultures of bacteria, having high nitrilase activity, in essence are gram-negative strains; among the cultures producing nitrile hydratase are mainly predominate nocardioform actinomycetes. Seasonal fluctuations of number of the bacteria having nitrile hydratase and nitrilase activity are revealed.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 **Биология** **Вып. 5 (10)**

УДК 579.222:579.252.5:579.871.2

ГАЛОТОЛЕРАНТНЫЕ БАКТЕРИИ-ДЕСТРУКТОРЫ ПОЛИЦИКЛИЧЕСКИХ АРОМАТИЧЕСКИХ УГЛЕВОДОРОДОВ РОДА *ARTHROBACTER*

О. В. Ястребова[a], Е. Г. Плотникова[a,b]

[a]Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, 614081, Пермь, ул. Голева, 13
[b]Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Методом накопительных культур из почв и донных отложений района солеразработок выделено пять штаммов бактерий рода *Arthrobacter*, способных к росту на нафталине как единственном источнике углерода и энергии при содержании 1 М NaCl в среде культивирования. Штамм *A. globiformis* SF27 утилизирует фенантрен в присутствии 1 М NaCl. Установлены пути метаболизма фенантрена клетками *Arthrobacter* sp. B1 через образование 1,2-дигидроксинафталина, салицилата и клетками *A. globiformis* SF27 – через 1-гидрокси-2-нафтоат, 2-карбоксибензальдегид, *орто*-фталат. В штаммах *A. globiformis* DF14, SF27 и *A. nicotianae* SN17 обнаружены плазмиды размером 120 т.п.н. и 85 т.п.н.

В большинстве случаев загрязнение объектов окружающей среды в промышленных районах носит комплексный, полихимический характер. Наряду с повышенным содержанием поллютантов, к которым относятся моно- и полиароматические углеводороды (ПАУ), почвы и водоемы могут подвергаться воздействию других экстремальных факторов, в частности высокой минерализации. Возможность микробной деструкции ПАУ в данных условиях определяется устойчивостью бактерий к повышенному содержанию солей и способностью проявлять при этом биодеградативные свойства (Kästner et al., 1998; Boonchan et al., 2000).

В последние годы появляется все больше публикаций о грамотрицательных и грамположительных бактериях, способных разлагать широкий спектр токсичных органических соединений различной химической природы, обладающих устойчивостью к экстремальным условиям существования, в том числе к высокой минерализации среды (Luz et al., 1997; Kästner et al., 1998). В то же время, процессы утилизации ПАУ более подробно изучены у грамотрицательных бактерий, в частности у бактерий родов *Pseudomonas* и *Burkholderia* (Yen, Serdar, 1988; Laurie, Lloyd-Jones, 1999). Имеются лишь единичные работы о подробных исследованиях биохимических путей и генетических системах разложения нафталина и фенантрена у грамположительных бактерий (Keuth, Rehm, 1991; Boldrin et al., 1993; Kanaly, Harayama, 2000).

Ранее, из образцов почв и донных отложений района солеразработок нами были выделены бактериальные культуры, отнесенные к родам *Pseudomonas, Rhodococcus, Arthrobacter, Bacillus*, а также сообщества микроорганизмов, способные использовать нафталин, фенантен и бифенил в качестве единственного источника углерода и энергии (Алтынцева, 2001; Плотникова и др., 2001).

Цель исследования – изучение бактерий рода *Arthrobacter,* способных к деструкции нафталина и фенантрена в условиях повышенной минерализации среды.

Методы исследования

Бактериальные культуры. В работе использованы бактериальные штаммы, выделенные из почв и донных отложений, загрязненных отходами химических производств (г. Березники, Пермская область): *Arthrobacter globiformis* SF27, *Arthrobacter globiformis* DF14, *Arthrobacter nicotianae* SN17, *Arthrobacter* sp. B45 и *Arthrobacter* sp. B1 (Алтынцева, 2001; Плотникова и др., 2001).

Среды и условия культивирования. Для роста микроорганизмов использовали минеральную среду Раймонда (Розанова, Назина, 1982) с разным содержанием хлорида натрия. В качестве полноценной среды использовали модифицированную среду Раймонда при добавлении 5 г/л триптона и 2.5 г/л дрожжевого экстракта. Нафталин, фенантрен, бифенил использовали как субстраты в концентрации 1 г/л при культивировании в жидкой минеральной среде. При выращивании микроорганизмов на агаризованных средах добавляли нафталин и бифенил, которые наносили на крышку перевернутой чашки Петри. Культивирование проводили при температуре 28˚С.

Ростовые характеристики штаммов-деструкторов изучались в периодической культуре. Оптическую плотность (ОД) определяли на ФЭК-56М при длине волны 540 нм и толщине кюветы 0.5 см. Количество колониеобразующих единиц (КОЕ) определяли методом серийных разведений с последующим высевом и подсчетом колоний микроорганизмов на чашках с агаризованной полноценной средой.

Плазмидную ДНК выделяли модифицированным методом щелочного лизиса (Marco et. al., 1982), методом Бабыкина (Бабыкин и др., 1984), методом Портного-Уайта (Методы общей бактериологии, 1983).

Электрофорез в агарозном геле осуществляли в соответствии с рекомендациями (Маниатис и др., 1984).

Элиминация бактериальных плазмид была выполнена согласно стандартной методике (Rheinwald et al., 1973).

Анализ метаболитов проводили методом тонкослойной хроматографии (ТСХ) с применением пластин Silufol UV 254 (Kavalier, Чехия) и системы растворителей гексан : этилацетат : уксусная кислота (10:3:1). Пластины анализировали под ультрафиолетом (254 нм).

Результаты и обсуждение

Характеристика бактерий-деструкторов

Выделенные из почв и донных отложений, загрязненных отходами химических и соледобывающего предприятий, 5 штаммов-деструкторов нафталина и фенантрена были идентифицированы как представители рода *Arthrobacter*. Штаммы SF27 (=ВКМ Ac-2063) и DF14 (=ВКМ Ac-2064) отнесены к виду "*A. globiformis"*, штамм SN17 (=ВКМ Ac-2065) определен как представитель вида "*A. nicotianae*". Два бактериальных штамма – B1 и B45 до вида не определены (Алтынцева, 2001; Плотникова и др., 2001).

Исследуемые бактериальные культуры были проверены на способность к утилизации ряда ароматических соединений и продуктов их метаболизма. Установлено, что все штаммы растут на нафталине и салицилате. Два штамма *A. globiformis* – SF27 и DF14, способные к эффективному росту на фенантрене, утилизируют возможные продукты его метаболизма – 1-гидрокси-2-нафтоат и *орто*-фталат, а также растут на гентизате – одном из основных метаболитов нафталина. Штамм *A. nicotianae* SN17 способен к росту на нафталине и его ключевых метаболитах (табл. 1).

Методом ТСХ были определены продукты метаболизма разложения нафталина и фенантрена у *A. globiformis* SF27 и *Arthrobacter* sp. B1. Установлено, что при росте на фенантрене в среде культивирования штамма *A. globiformis* SF27 присутствуют 1-гидрокси-2-нафтоат и два неидентифицированных метаболита. В среде культивирования штамма *Arthrobacter* sp. B1 были зафиксированы 1-гидрокси-2-нафтоат, 1,2-дигидрокси-нафталин и аналогичные неидентифицированные продукты.

При выращивании штаммов SF27, B1 и B45 на нафталине установлено, что в среде культивирования всех трех штаммов в низкой концентрации присутствует салицилат. В культуральной среде *A. globiformis* SF27 обнаружен также катехол, являющийся ключевым метаболитом утилизации салицилата.

Таблица 1

Характеристика бактерий-деструкторов ПАУ рода *Arthrobacter*

Штамм	Ростовые субстраты*						
	Нафталин	Бифенил	Фенантрен	Салицилат	*Орто*-фталат	Гентизат	1H2N
DF14	+	−	+	+	+	+	+
SF27	+	−	+	+	+	+	±
SN17	+	±	−	+	+	+	−
B45	+	−	−	+	−	−	−
B1	+	−	±	+	−	−	−

Примечание. + – выраженный рост; ± – слабый рост; − – нет роста; 1H2N – 1-гидрокси-2-нафтоат;
* рост штаммов проверяли в минеральной среде Раймонда в присутствии 0.5 M NaCl.

На основании полученных данных можно предположить, что утилизация нафталина штаммами SF27, B1 и B45 идет по наиболее распространенному у штаммов-деструкторов нафталина пути с образованием салицилата и катехола в качестве ключевых метаболитов и расщеплением катехола по *мета-* и *орто*-пути (рис. 1). Утилизация фенантрена штаммом B1 возможна с образованием 1,2-дигидрокси-нафталина и салицилата в качестве основных метаболитов, а штаммом *A. globiformis* SF27 - с образованием 1-гидрокси-2-нафтоата, 2-карбоксибензальдегида и *орто*-фталата в качестве ключевых метаболитов без участия ферментов утилизации нафталина (Kiyohara et al., 1976; Iwabuchi, Harayama, 1998).

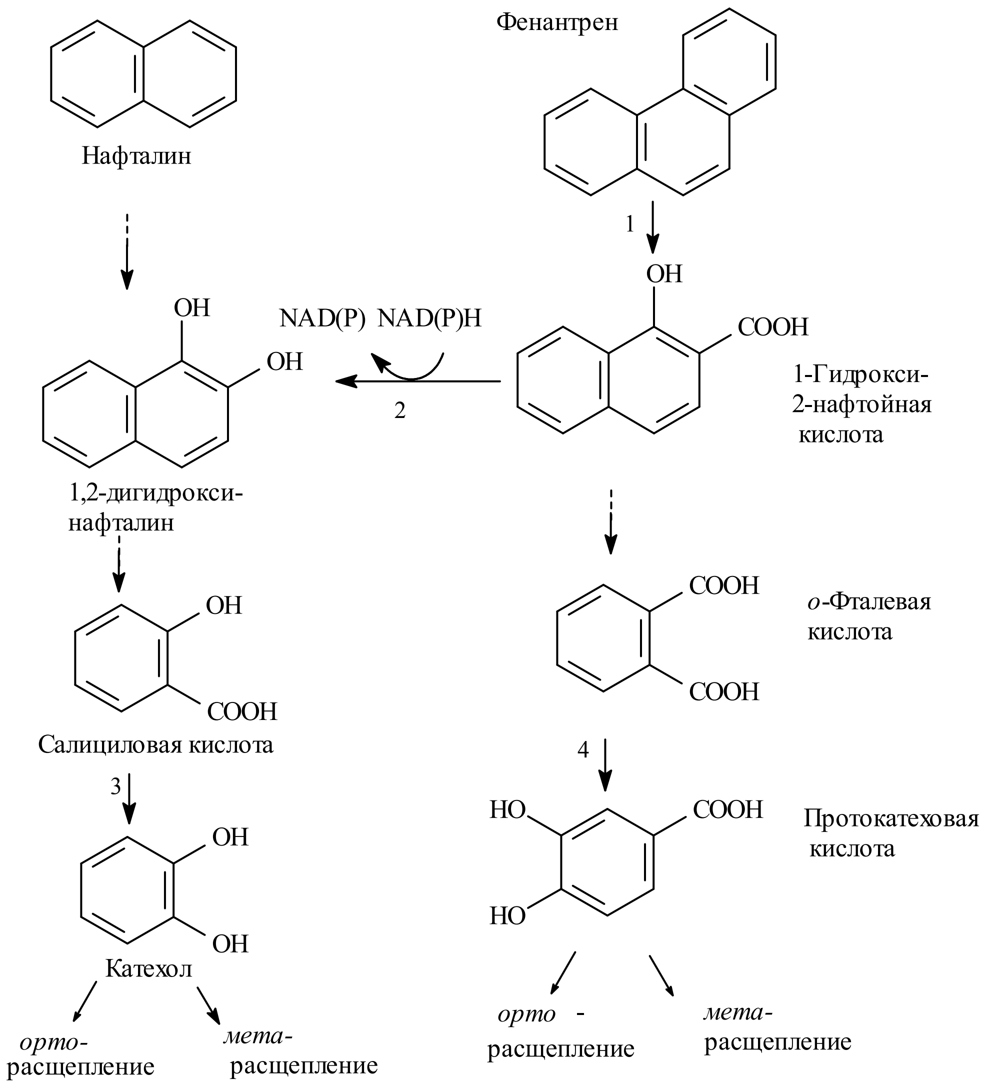


Рис. 1. Метаболические пути биодеградации нафталина и фенантрена (Yen, Serdar, 1988; Iwabuchi, Harayama, 1998): *1* – фенантрен диоксигеназа; *2* – 1-гидрокси-2-нафтоат гидроксилаза; *3* – салицилат 1-гидроксилаза; *4* – *о*-фталат гидроксилаза

Рост бактерий-деструкторов при повышенных концентрациях хлорида натрия

Установлено, что все выделенные штаммы-деструкторы ПАУ рода *Artrobacter* способны к росту как на средах, не содержащих хлорид натрия, так и на средах с повышенным содержанием NaCl: до 2 М – на полноценной среде и до 1 М – на минеральной среде с нафталином в качестве субстрата. Полученные результаты позволяют отнести исследуемые штаммы к умеренно галотолерантным микроорганизмам, по классификации Кашнера (Кашнер, 1981).

Из литературных источников известна способность ряда грамположительных бактерий к утилизации алифатических и моноароматических соединений в условиях повышенной минерализации среды (Luz et al., 1997). Нами изучено влияние различных концентраций NaCl на способность штамма *A. globiformis* SF27 к росту и деструкции фенантрена (рис. 2 А, В). Как показали результаты опыта, повышение концентрации NaCl в среде культивирования штамма SF27 до 0.4 М приводило к снижению максимального значения оптической плотности культуры по сравнению с культурой в контроле, однако количество жизнеспособных клеток культуры оставалось на уровне контроля. В присутствии 0.7 М NaCl в ростовой среде наблюдалось значительное снижение оптической плотности и количества жизнеспособных клеток культуры, а также увеличение лаг-фазы роста культуры. Повышение концентрации NaCl в среде культивирования до 1 М ингибировало рост штамма на фенантрене, однако при определении количества колониеобразующих единиц выявлены жизнеспособные клетки (рис. 2 А, В).

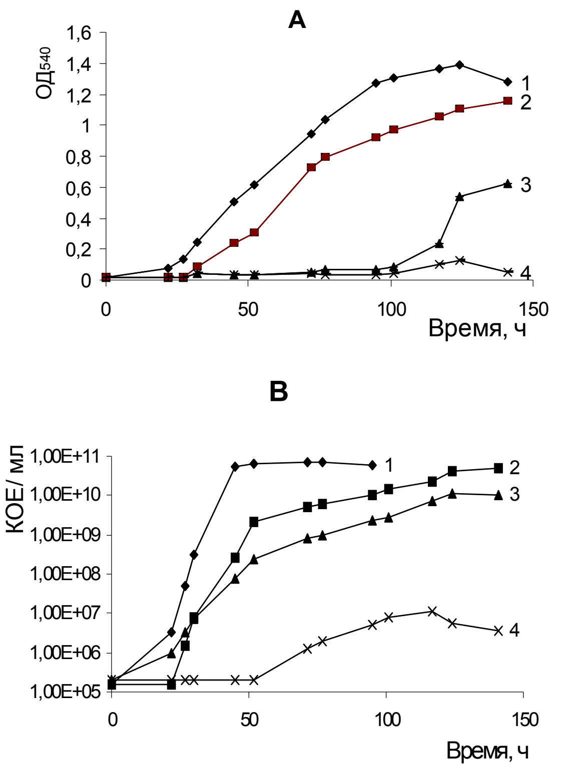


Рис. 2. Рост *Arthrobacter globiformis* SF27 в минеральной среде с фенантреном при разных концентрациях NaCl (М): *1* – контроль (без NaCl); *2* – 0.4 М; *3* – 0.7 М; *4* – 1 М

Влияние засоления среды на ростовые характеристики штамма *Arthrobacter globiformis* SF27 изучалось в сравнении со штаммом *Arthrobacter globiformis* КЗТ-1, выделенным из огородной почвы Подмосковья (Зайцев, Карасевич, 1981). Культивирование штаммов проводилось на среде Раймонда с добавлением триптона и дрожжевого экстракта в качестве субстратов. При увеличении концентрации NaCl в ростовой среде штамма *A. globiformis* SF27 до 0.4 М наблюдались более высокие значения оптической плотности культуры по сравнению с показателями, зарегистрированными при культивировании в условиях обычной минерализации (рис. 3 А, В). При концентрации 1 М NaCl максимальная оптическая плотность культуры штамма SF27 достигала уровня контроля, но за более продолжительный период. Значения оптической плотности для штамма КЗТ-1 при данной концентрации NaCl были существенно ниже, чем при выращивании в среде с обычной минерализацией. При повышении содержания NaCl в ростовой среде до 1.5 М отмечалось снижение максимальной оптической плотности культуры штамма SF27 в 2 раза, по сравнению с контролем, а также увеличение лаг-фазы. В присутствии 1.5 М NaCl в среде культивирования рост штамма *Arthrobacter globiformis* КЗТ1 практически отсутствовал (рис. 3 А, В).

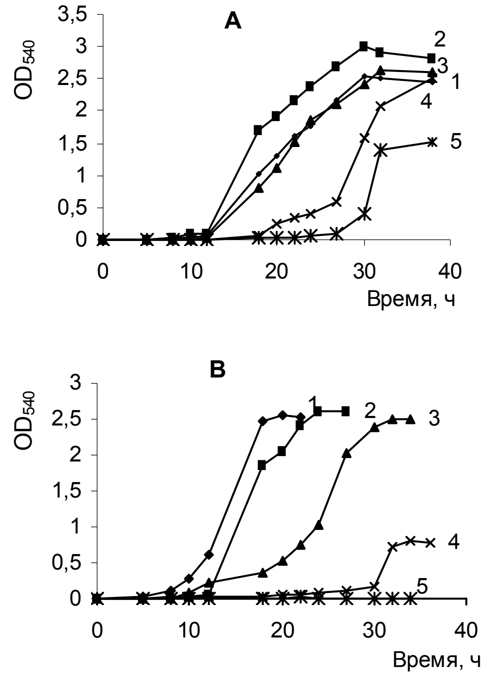


Рис. 3. Рост штаммов *Arthrobacter globiformis* SF27 (А) и КЗТ-1 (В) в полноценной среде при разных концентрациях NaCl (М): *1* – контроль (без NaCl); *2* – 0.4 М; *3* – 0.7 М; *4* – 1 М; *5* – 1.5 М

Из полученных данных следует, что выделенный из почвы с повышенной минерализацией фенантрен-деградирующий штамм *Arthrobacter globiformis* SF27 способен к росту на фенантрене при концентрации NaCl в ростовой среде до 0.7 М и является более устойчивым к высокой минерализации среды, чем представитель того же вида *Arthrobacter globiformis* КЗТ1, выделенный из подмосковной почвы.

Ростовые характеристики штамма *Arthrobacter* sp. В45, выделенного из нафталинутилизирующего сообщества микроорганизмов, исследовались в минеральной среде Раймонда разной минерализации. В качестве субстрата был использован нафталин (рис. 4).

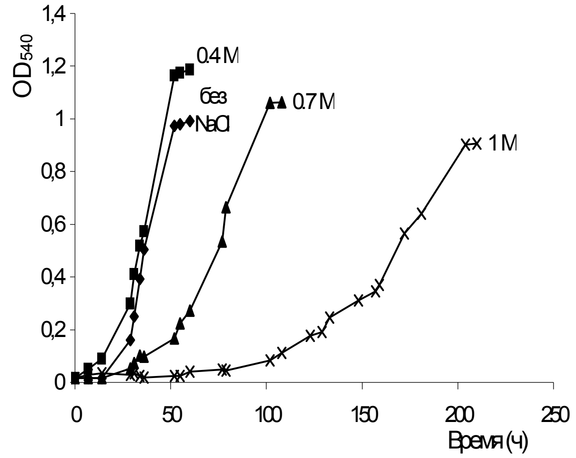


Рис. 4. Рост штамма *Arthrobacter globiformis* B45 в минеральной среде с нафталином при разных концентрациях NaCl (M)

Опыты показали, что присутствие в среде культивирования NaCl в концентрации 0.4M приводило к небольшому увеличению значений оптической плотности культуры. В литературе описано стимулирующее воздействие небольших концентраций хлорида натрия (1-2%) на ростовые характеристики грамположительных штаммов (Плакунов и др., 1999). В присутствии 1 M NaCl наблюдалось увеличение лаг-фазы роста и снижение ростовых показателей культуры. В то же время сообщество микроорганизмов, включающее штаммы *Arthrobacter* sp. B45 и B1, способно к утилизации нафталина при концентрации NaCl в среде культивирования до 1.5 M (Алтынцева, 2001).

Роль плазмид в деградации ПАУ

У большинства описанных в литературе штаммов-деструкторов гены, контролирующие разложение нафталина и фенантрена, расположены в плазмидах (Кочетков, Боронин, 1984; Yen, Serdar, 1988;).

Нами был проведен анализ на наличие плазмидной ДНК штамма-деструктора нафталина *A. nicotiane* SN17 и штаммов-деструкторов нафталина и фенантрена *A. globiformis* DF14 и SF27.

Анализ электрофореграмм показал, что штамм *A. nicotiane* SN17 содержит плазмиду размером около 85 тпн. В штаммах *A. globiformis* DF14 и SF27 зарегистрированы плазмиды размером около 120 тпн.

Известно, что способность к деструкции различных ксенобиотиков бактериями рода *Arthrobacter* также часто определяется плазмидными генами (Furukawa, Chakrabarty, 1982; Eaton, 2001). В наших исследованиях при обработке клеток штамма *A. globiformis* SF27 митомицином С в концентрации 0.6 мкг/мл были получены элиминантные штаммы. Установлено, что элиминанты не способны к росту на нафталине, фенантрене и 1–гидрокси–2–нафтоате; в то же время они сохраняют способность к росту на салицилате. Полученные данные позволяют предположить, что ферменты первичной атаки ароматического кольца фенантрена и 1–гидрокси–2–нафтоата, а также ферменты утилизации нафталина до салицилата у штамма *A. globiformis* SF27 кодируются плазмидными генами.

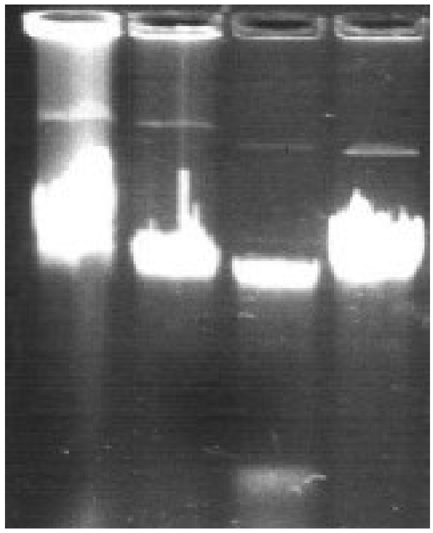


Рис. 5. Электрофореграмма плазмидной ДНК: *1* – pSF27; *2* – pDF14; *3* – pSN17; *4* – NAH7 (83 тпн)

Заключение

Выделенные из почв и донных отложений, загрязненных отходами химических и соледобывающего производств, бактерии рода *Arthrobacter* имеют большой деградативный потенциал. Установлено, что все исследованные штаммы являются деструкторами нафталина и осуществляют его утилизацию по описанному в литературе для ряда штаммов рода *Pseudomonas* пути с образованием салицилата и катехола (Yen., Serdar, 1988). Штамм *Arthrobacter globiformis* SF27, вероятно, способен к деградации фенантрена через 1-гидрокси-2-нафтойную кислоту, 2-карбоксибензальдегид и *орто*-фталат без участия ферментов утилизации нафталина (Kiyohara, Nagao, 1976; Iwabuchi, Harayama, 1998).

Выделенные бактерии-деструкторы ПАУ рода *Arthrobacter* являются умеренно галотолерантными бактериями (Кашнер, 1981) и способны к росту на нафталине при концентрации 1 M хлорида натрия в среде культивирования. Установлено, что все исследованные штаммы на полноценной среде способны к росту при более высоких концентрациях NaCl, чем на минеральной среде с нафталином. Из литературных данных известно, что аминокислоты могут выступать в качестве осмопротекторов и накапливаться клетками ряда галотолерантных штаммов при повышенном засолении среды (Galinski, 1993). Штамм *Arthrobacter globiformis* SF27 способен к утилизации фенантрена при концентрации NaCl до 1 М и растет при более высоких концентрациях хлорида натрия, чем штамм *A. globiformis* КЗТ1, выделенный из подмосковной почвы.

Три штамма SN17, SF27 и DF14 содержат плазмиды большого размера. В эксперименте по элиминации плазмиды *A. globiformis* SF27 получены данные, позволяющие предположить, что ферменты первичной атаки ароматического кольца фенантрена и 1–гидрокси–2–нафтоата, а также ферменты утилизации нафталина до салицилата у данного штамма кодируются плазмидными генами.

На основании полученных результатов можно утверждать, что выделенные бактерии-деструкторы нафталина и фенантрена рода *Arthrobacter* адаптированы к росту и утилизации ароматических субстратов в условиях повышенной минерализации среды и являются перспективными для использования при биоремедиации почв и стоков с повышенным содержанием солей.

Работа поддержана грантом РФФИ-Урал №04-04-96042.

Список литературы

Алтынцева О.В. Галотолернтные бактерии-деструкторы полициклических ароматических углеводородов: Дис. … канд. биол. наук. Пермь, 2001. 139 с.

Бабыкин М.М. и др. Плазмиды различных штаммов *Pseudomonas spheroides* // Молек. генет. микроорг. и вирусов. 1984. № 7. С. 23–28.

Зайцев Г.М., Карасевич Ю. Н. Утилизация 4-хлорбензойной кислоты штаммом *Arthrobacter globiformis* // Микробиология. 1981. Т. 50. С. 35-40.

Кочетков В.В., Боронин А.М. Сравнительное изучение плазмид, контролирующих биодеградацию нафталина культурой *Pseudomonas* // Микробиология. 1984. Т. 53. С. 639–644.

Кашнер Д. Жизнь микробов в экстремальных условиях. М.: Мир, 1981. 365 с.

Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. Методы генетической инженерии // Молекулярное клонирование. М.: Мир, 1984. 390 с.

Методы общей бактериологии / Пер. с англ.; под ред. Ф. Герхардт и др. М.: Мир,1983. Т. 1–3.

Плакунов В.К. и др. Взаимосвязь кинетики роста и дыхания у родококков в присутствии высоких концентраций солей // Микробиология. 1999. Т. 68, № 1. С. 40–44.

Плотникова Е.Г. и др. Бактерии-деструкторы полициклических ароматических углеводородов, выделенные из почв и донных отложений района солеразработок // Микробиология. 2001. Т. 70, № 1. С. 61-69.

Розанова Е.П., Назина Т.Н. Углеводородокисляющие бактерии и их активность в нефтяных пластах // Микробиология, 1982. Т. 51. С. 324–348.

Boldrin B., Tiehm A., Fritzsche C. Degradation of phenanthrene, fluorene, fluoranthene, and pyrene by a *Mycobacterium* sp. // Appl. Environm. Microbiol. 1993. Vol. 59, № 6. P. 1927–1930.

Boonchan S., Britz M.L., Stanley G.A. Degradation and mineralization of high-molecular-weidht polycyclic aromatic hydrocarbons by defined fungal-bacterial cocultures // Appl. Environm. Microbiol. 2000. Vol. 66, № 3. P. 1007–1017.

Furukawa K., Chakrabarty A.M. Involvement of plasmids in total degradation of chlorinated biphenyls // Appl. Envir. Microbiol. 1982. Vol. 44. P. 619–629.

Galinski E.A. Compatible solutes of halophilic eubacteria: molecular principles, water-solute interaction, stress protection // Experientia. 1993. Vol. 49. P. 487–496.

Eaton R. W. Plasmid-encoded phthalate catabolic pathway in *Arthrobacter keyseri* 12B // J. Bacteriol. 2001. Vol. 183. P. 3689–3703.

Iwabuchi T., Harayama S. Biochemical and genetic characterization of *trans*–2–carboxy-bensalpyruvate hydratase-aldolase from a phenanthrene-degrading *Nocardioides* strain // J. Bacteriol. 1998. Vol. 180. P. 945–949.

Kanaly R. A., Harayama S. Biodegradation of high-molecular-weight polycyclic aromatic hydrocarbons by bacteria // J. Bacteriol. 2000. Vol. 182, № 8. P. 2059–2067.

Kästner M, Breuer-Jammali M, Mahro B. Impact of inoculation protocols, salinity, and pH on the degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) and survival of PAH-degrading bacteria introduced into soil // Appl Environ Microbiol. 1998. Vol. 64, № 1. P. 359–362.

Keuth S., Rehm H.-J. Biodegradation of phenanthrene by *Arthrobacter polychromogenes* isolated from a contaminated soil // Applied Microbiology and Biotechnology. 1991. Vol. 34. P. 804–808.

Kiyohara H. Nagao K., Nomi R. Degradation of phenanthrene through *o*–phthalate by *Aeromonas* sp. // Agric. Biol. Chem. 1976. Vol. 40. P. 1075-1082.

Laurie Andrew D., Gareth Lloyd-Jones The *phn* genes of *Burkholderia* sp. strain RP007 constitute a divergent gene cluster for polycyclic aromatic hydrocarbon catabolism // J. Bacteriol. 1999 Vol. 181. P. 531–540.

Luz M., Paje F. Brett A., Neilan A., Couperwite I. A *Rhodococcus* species that thrives on medium saturated with liquid benzene // Microbiology. 1997. Vol. 143. P. 2975–2981.

Marko M.A., Chipperfield R., Birnboim H.C. A procedure for the large-scale isolation of highly purified plasmid DNA using alkaline extraction and binding to glass powder // Analit. Biochem. 1982. Vol. 121. P. 382.

Rheinwald J., Chakrabarty A.M., Gunsalus I.C. A transmissible plasmids controlling camphor oxidation in *Pseudomonas putida* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1973. Vol. 70. P. 885–889.

Yen K.M., Serdar C.M. Genetic of naphthalene catabolism in pseudomonads. CRC // Crit. Rev. Microbiol. 1988. Vol. 15. P. 247–268.

Поступила в редакцию 05.06.2006

Halotolerant bacteria of the genus *Arthrobacter*, capable of growth on polycyclic aromatic hydrocarbons

O.V. Yastrebova, E.G. Plotnikova

Using method of enrichment culture five bacterial strains of genus *Arthrobacter* that were able to grow on naphthalene as a sole source of carbon and energy at 1M NaCl have been isolated from soils and bottom sediments from the area of salt mining. *A. globiformis* strain SF27 utilized phenanthrene in 1 M NaCl presence. Pathways of phenanthrene degradation by *Arthrobacter* sp. B1 via formation of 1,2-dihydroxynaphthalene and salicylate and by *A. globiformis* SF27 – via 1-hydroxy-2-naphthoate, 2-carboxybenzaldehyde and *ortho*-phthalate. Plasmids of 120 kb and 85 kb were detected in *A. globiformis* strains DF14, SF27 and *A. nicotianae* strain SN17.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

УДК 579.22:579.23

АДАПТАЦИОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ ВЫЖИВАНИЯ АЛКАНОТРОФНЫХ РОДОКОККОВ, РЕАЛИЗОВАННЫЕ В НЕБЛАГОПРИЯТНЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ

И. Б. Ившина[a,b], Т. Н. Каменских[a], Б. А. Анохин[b]

[a] Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, 614081, Пермь, ул. Голева, 13
[b] Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Описаны цитобиохимические особенности клеток актинобактерий рода *Rhodococcus* в условиях перехода с углеводного на углеводородное питание. Обнаружены разнообразные способы кооперации клеток родококков в колониальной популяции: слипание пептидогликановых слоев клеточной стенки, формирование одиночных пилевидных поверхностных тяжей и множественных шишковидных выростов на наружной поверхности клеточной стенки, обеспечивающие закрепление родококков и сохранение их в гетерофазных природных средах. Выявлены наиболее типичные реакции родококков на присутствие газообразных и жидких *н*-алканов. Установлен сверхсинтез внеклеточных аминокислот в условиях индукции оксигеназного ферментного комплекса родококков и высказано предположение относительно физиологической роли данного процесса. Выявленные приспособления алканотрофных родококков рассматриваются в качестве адаптационных механизмов их выживания в специфических условиях внешней среды.

Введение

В связи с возрастающим техногенным загрязнением окружающей среды увеличивается число местообитаний, в которых организмы находятся в экстремальных условиях. Несмотря на то, что проблема адаптации микроорганизмов к неблагоприятным условиям среды традиционно рассматривается биохимией и общей микробиологией, для современной биологии прокариот большой интерес представляют микроорганизмы, способные метаболизировать в экстремальных местообитаниях. В биотопах с повышенным содержанием минеральных солей или нефтяным загрязнением доминирующее положение занимают актинобактерии рода *Rhodococcus*. Основная биологическая особенность родококков – их способность к окислительной трансформации и деструкции природных и антропогенных углеводородов, синтезу за счет их всех компонентов клеток. Одно уже это свойство делает их наименее зависимыми от внешней среды и позволяет существовать в условиях, неблагоприятных для других микроорганизмов. Однако без должного внимания остаются вопросы адаптации родококков к изменяющимся условиям среды, переключения с использования одних источников углерода и энергии на другие.

В связи с этим детального изучения заслуживает своеобразие структурной и метаболической организации алканотрофных родококков, появление их качественно новых клеточных структур и физиологических свойств в условиях перехода бактериальных клеток с углеводного на углеводородное питание.

Морфогенез и особенности тонкой структуры клеток родококков

Родококки характеризуются наличием сложного морфогенетического цикла развития. Клетки родококков в молодой (6–15 ч) культуре палочковидные, нитевидные или ветвящиеся (рис. 1а, б). При этом длина клеток колеблется от 7 до 12 мкм, ширина 0.7–0.9 мкм. В первые часы роста образуется нестабильный мицелий, не имеющий перегородок и представляющий собой одну клетку (рис. 1в). Через 16 ч инкубации родококков первичный мицелий распадается на палочковидные фрагменты различной длины. В возрасте 2–5 сут заметно преобладание кокковидных (0.5–0.8 мкм) клеток (рис. 1г).

На основании данных о морфологическом разнообразии родококки можно распределить по возрастающей сложности дифференциации клеток в жизненном цикле в такой ряд: *R. erythropolis* – *R. fascians* – *R. rhodochrous* – *R. "longus"* – *R. opacus* – *R. ruber*. Так, представители *R. ruber* с наиболее выраженным жизненным циклом и мицелиальной стадией развития клеток (в морфоцикле *R. ruber* обнаруживается четыре формы клеток: прорастающая, ветвистая, палочковидная и переживающая) характеризуются способностью ассимилировать, наряду с жидкими, тяжелые газообразные *н*-алканы (пропан, *н*-бутан). Не лишено оснований предположение (Калакуцкий, Агре, 1977), что фрагментация мицелия увеличивает отношение клеточной поверхности к объему и тем самым повышает способность родококков к поглощению трудноусваиваемого субстрата. По-видимому, благодаря способности образовывать первичный мицелий родококки приспособились к жизни не только в водной среде, но и в твердофазном субстрате.

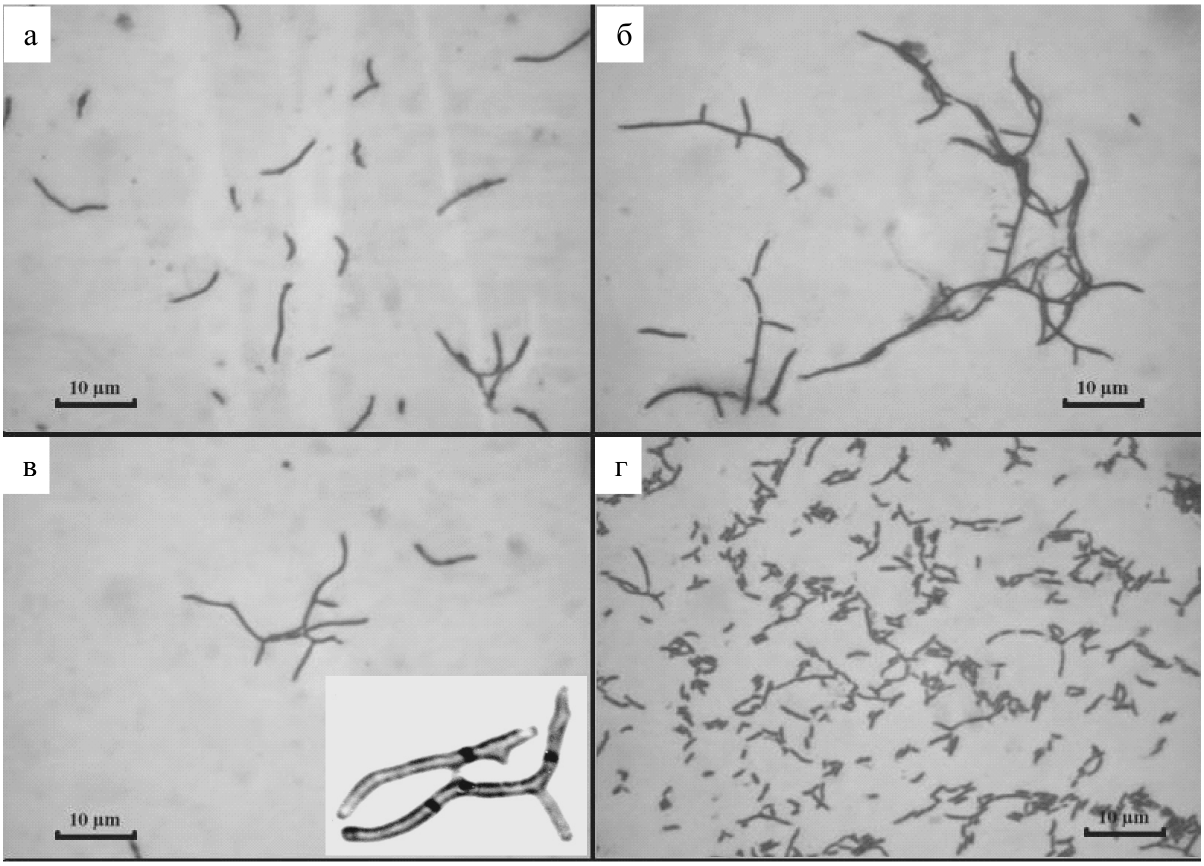


Рис. 1. Морфология клеток *R. opacus* ИЭГМ 716^{T} при росте на мясопептонном агаре. Время культивирования: а – 6 ч; б – 9 ч; в – 15 ч; г – 48 ч (окраска генциановым фиолетовым)

Дополнительная информация о морфологических особенностях родококков получена с помощью сканирующей электронной микроскопии при изучении архитектоники формируемых ими колоний. Так, колонии *R. ruber* дифференцированы на субстратную и надсубстратную зоны роста. При этом наблюдаются разнообразные способы кооперации клеток в колониальной популяции – от слипания пептидогликановых слоев клеточных стенок до формирования одиночных пилевидных поверхностных тяжей и множественных шишковидных выростов на наружной поверхности клеточной стенки (рис. 2а, б). Очевидно, образование морфофункциональных межклеточных контактов в колониях, способствующих возникновению коммуникаций между контактирующими клетками и эффективной генерации ответа «кооперативной клеточной системы» на возможные экологические ситуации, – приспособительный признак родококков, обеспечивающий выживание в гетерофазных природных средах. Можно предполагать, что в естественных условиях закрепление родококков на субстрате идет либо за счет адгезии клеток на его поверхности, либо за счет врастания клеток в субстрат, образования в нем ветвистых особей и формирования мицелиоподобных структур (рис. 2в).

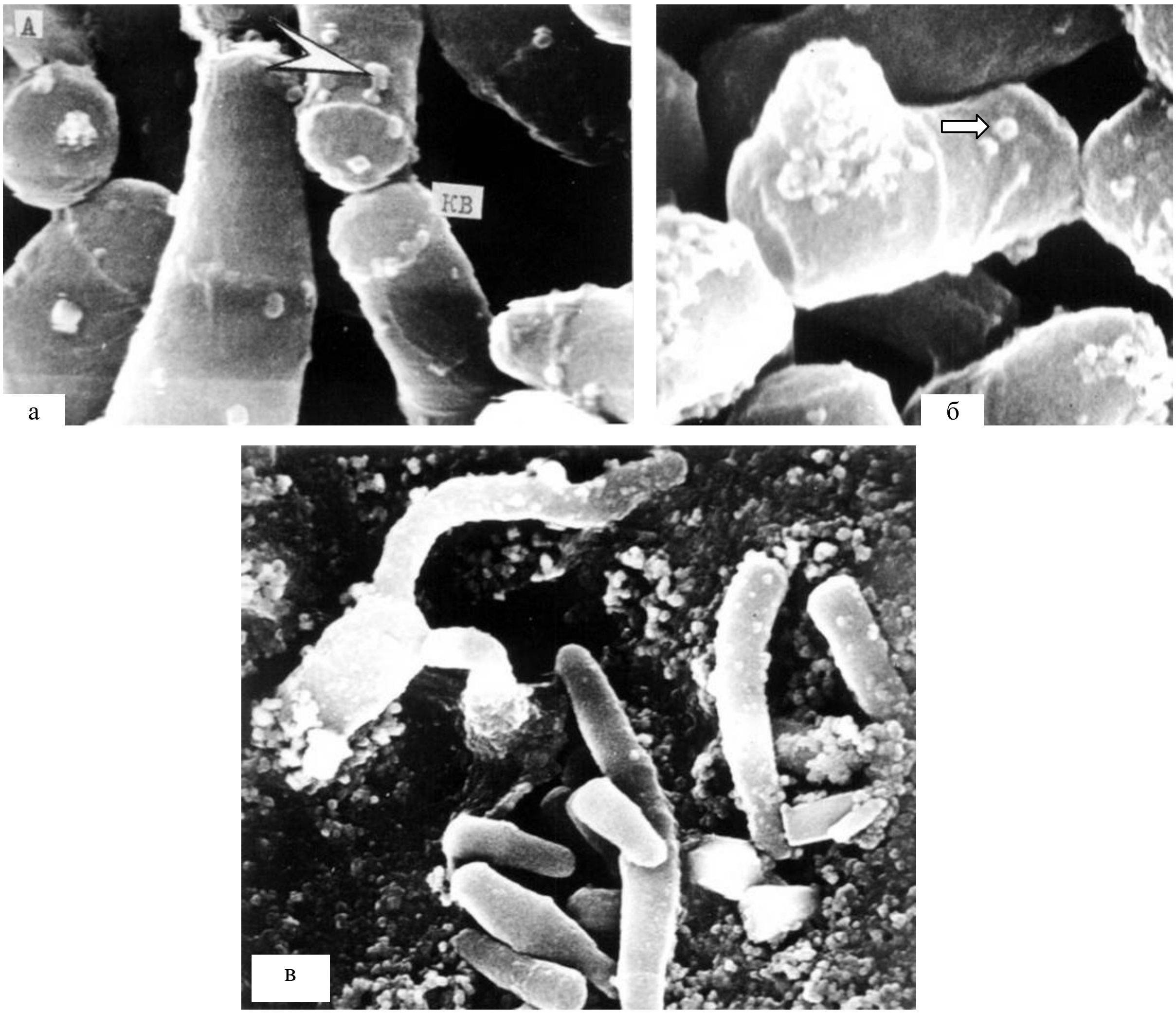


Рис. 2. Клетки *R. ruber* ИЭГМ 333, выращенные на минеральной среде в атмосфере пропана (а, б) и мясопептонном агаре (в), в сканирующем микроскопе:

а – х 36 000; б – х 45 000; в – х 25 000. КВ – кольцевидный выступ; стрелками показаны шишковидные выросты.

Электронограммы выполнены к.б.н. В.П. Шеховцовым с использованием сканирующего электронного микроскопа JSM-50A (фирма JEOL, Япония)

При электронно-микроскопическом изучении алканотрофных родококков выявлены изменения в структурно-функциональных комплексах клеток, которые находятся в зависимости от длины углеродной цепи утилизируемого углеводородного субстрата. Наиболее типичная реакция родококков на присутствие газообразных и жидких *н*-алканов – наличие капсул полисахаридной природы, обнаруживающих родство с рутениевом красным (рис. 3а); вакуолеподобных образований, обладающих ультраструктурными характеристиками, свойственными гранулам поли-β-оксибутирата (рис. 3е); повышение содержания осмиофильных включений, соответствующих по результатам цитохимического окрашивания гранулам полифосфатов (рис. 3а, б) и увеличение их размеров (до 100 нм). Отличительная особенность клеток, выращенных на пропане или *н*-бутане, – фрагментация цитоплазмы (рис. 3в), наличие жировых включений (рис. 3а,б), формирование оксисомоподобных структур (рис. 3а), представляющих собой специализированные участки локализации окисляющих ферментов, которые необходимы для трансформации углеводородного субстрата, образование развитой внутриклеточной мембранной системы (рис. 3а), представленной различными конфигурациями и расположенной нередко по периферии цитоплазмы. Преимущественная локализация выявленных сложных внутриклеточных мембранных образований около клеточной стенки свидетельствует о их вероятной роли в увеличении поверхности цитоплазматической мембраны и метаболизме пропан- и бутанокисляющих родококков. Так, в газоокисляющих клетках обнаруживается активный синтез материала клеточной

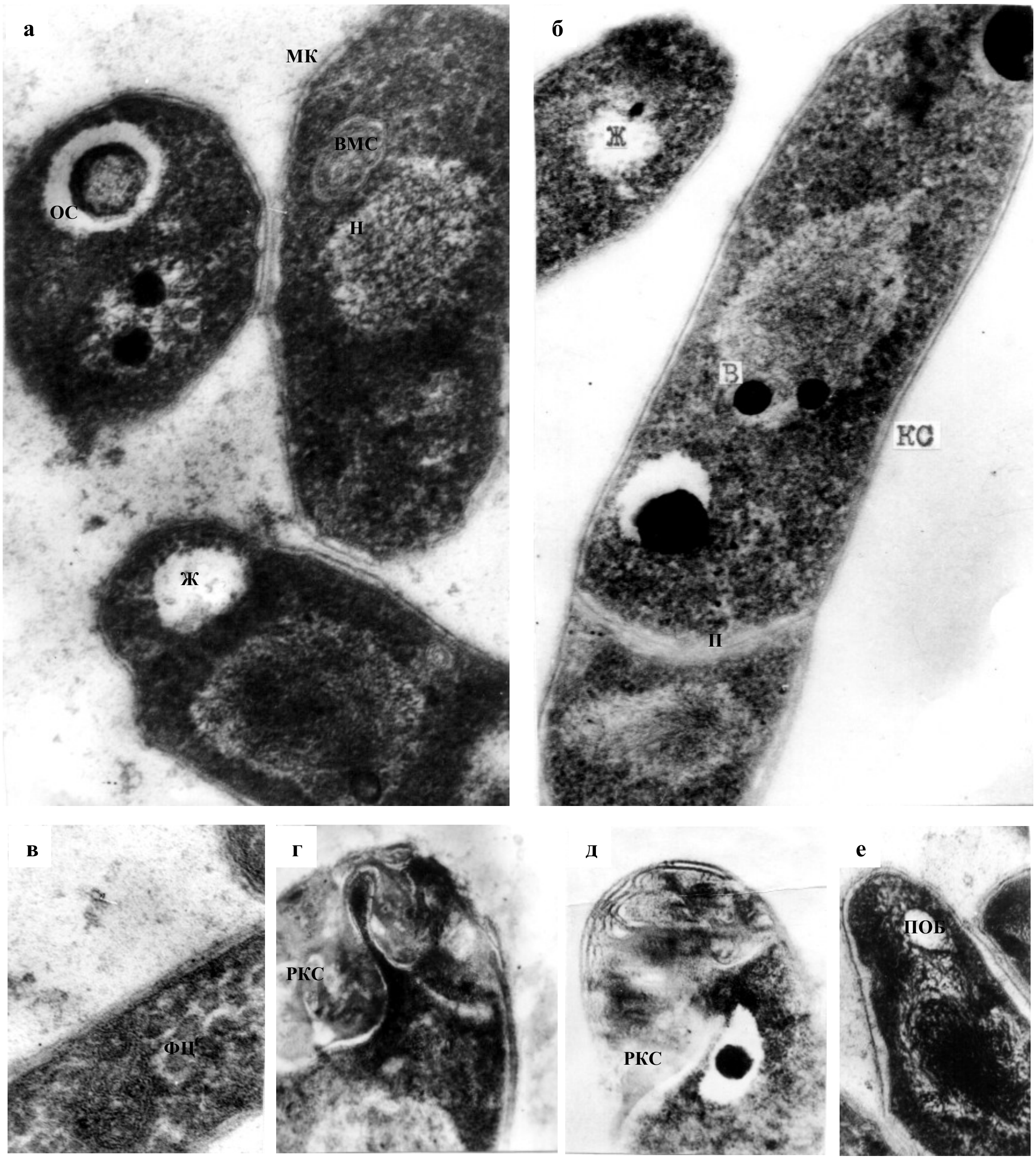


Рис. 3. Ультратонкие срезы клеток *R. ruber*, выращенных на минеральной среде в атмосфере пропана:

а – штамм ИЭГМ 333, х 80 000; б – штамм ИЭГМ 580, х 82 000; в – ИЭГМ 565, х 70 000; г, д – ИЭГМ 342, х 82 000; е – ИЭГМ 73, х 70 000.

КС – клеточная стенка; РКС – разрастание клеточной стенки; МК – микрокапсула; Н – нуклеоид; П – поперечная перегородка; ВМС – внутрицитоплазматическая мембранная система; В – волютин; Ж – жировые включения; ФЦ – фрагментация цитоплазмы; ПОБ – поли-β-оксибутират; ОС – оксисомоподобная структура.

Электронограммы выполнены к.б.н. Л.Е. Глазачевой с использованием электронного микроскопа JEM-100B (фирма JEOL, Япония) при ускоряющем напряжении 80 кВт и рабочем увеличении 13 000-30 000 стенки (рис. 3г, д). Около разрастаний клеточной стенки обычно выявляются мезосомы, имеющие контакт с пограничной цитоплазматической мембраной, и электронно-плотные включения, так называемые оксисомы. Избыточный рост клеточной стенки, увеличивающий ее поверхность, очевидно, связан с созданием своеобразного депо, обеспечивающего фиксацию поступающего гидрофобного ростового субстрата.

Таким образом, данные электронно-цитохимического анализа алканотрофных родококков делают очевидной коррелятивную связь их поверхностных и мембранных ультраструктур с деструктивными процессами *н*-алканов. Исчезновение наблюдаемых изменений в ультратонком строении клеток по мере многократных серийных пересевов последних и инкубации их на стандартных органических средах – убедительное доказательство функциональной приспособленности родококков, инкубированных в присутствии газообразных и жидких *н*-алканов.

Сверхсинтез экстрацеллюлярных аминокислот

В условиях индуцированного алканотрофного метаболизма родококков обнаружено изменение качественного и количественного состава синтезируемых ими внеклеточных аминокислот. Как видно из рис. 4, родококки при выращивании их в глюкозо-минеральной среде и в минеральной среде в атмосфере пропана способны в процессе роста синтезировать и выделять в среду, как правило, несколько аминокислот. При этом следует отметить увеличение количества экстрацеллюлярных аминокислот при росте в минеральной среде с газообразными углеводородами по сравнению с таковыми при росте их в среде с глюкозой. Представители *R. ruber* накапливают при культивировании в присутствии пропана аргинин, валин, гистидин, глутаминовую кислоту, изолейцин, лизин, метионин, тирозин, фенилаланин. При этом состав продуцируемых аминокислот зависит от индивидуальных особенностей конкретных штаммов родококков. Родококки – активные продуценты аминокислот – могут быть использованы в качестве исходного материала для селекции перспективных форм, синтезирующих преимущественно одну аминокислоту в количестве, достаточном для производства.

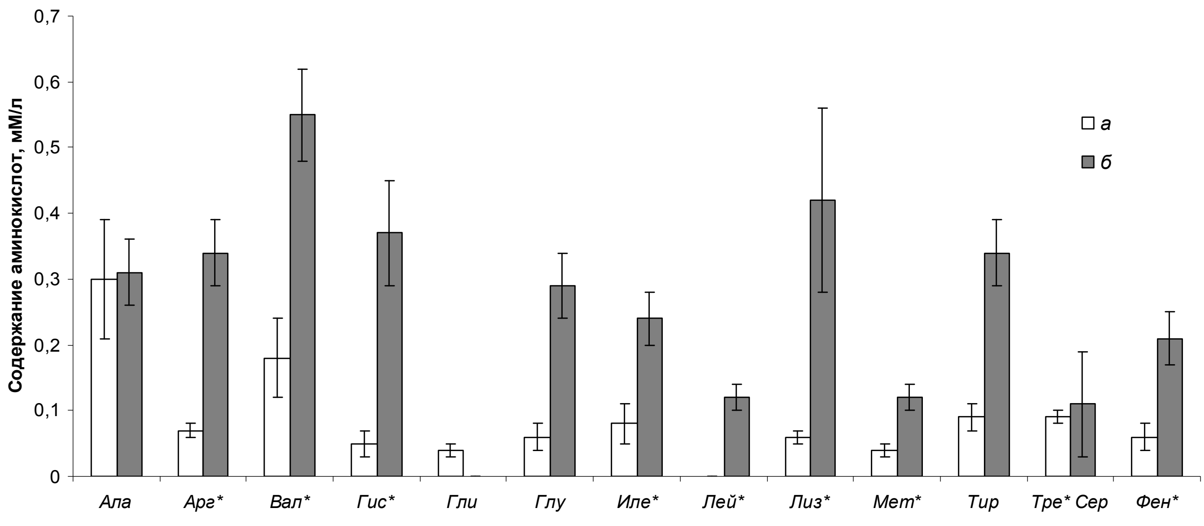


Рис. 4. Синтез экстрацеллюлярных аминокислот родококками при росте на среде с глюкозой (*а*) и в присутствии пропана (*б*):

Ала – аланин, *Арг* – аргинин, *Вал* – валин, *Гис* – гистидин, *Гли* – глицин, *Глу* – глутаминовая кислота, *Иле* – изолейцин, *Лей* – лейцин, *Лиз* – лизин, *Мет* – метионин, *Тир* – тирозин, *Тре Сер* – треонин + серин, *Фен* – фенилаланин; * – незаменимые аминокислоты.

Аминокислотный состав культуральной жидкости родококков изучали методом ионообменной хроматографии с использованием пластинок «Фиксион 50x8». Подвижная фаза – цитратный буфер pH 3.3. Количественное содержание аминокислот определяли после денситометрии пластин на микрофотометре G-II, рассчитывая площади пиков каждой аминокислоты

Способность алканотрофных родококков накапливать внеклеточные аминокислоты, помимо практического значения может иметь и экологический смысл. Известно, что в обмене веществ между организмами биоценозов важную роль играют свободные аминокислоты, влияющие на развитие комплексов микробных ассоциаций. Не исключено смысла предположение, что экстрацеллюлярные аминокислоты, синтезируемые пропан- и бутанокисляющими родококками в естественных субстратах с минимальным содержанием органических веществ, могут быть использованы в процессе жизнедеятельности другими группами гетеротрофных микроорганизмов ценоза.

Следует отметить, что вопрос о физиологической роли процесса сверхсинтеза родококками экстрацеллюлярных аминокислот остается открытым. Очевидно, данный процесс следует рассматривать как футильный сброс избытка восстановительных эквивалентов (избыточной энергии), позволяющий родококкам выживать в неблагоприятных условиях среды (Акименко, 1989).

Заключение

Выявлено, что родококки в условиях индуцированного алканотрофного метаболизма обладают разнообразными способами кооперации клеток в колониальной популяции: слипание пептидогликановых слоев клеточной стенки, формирование одиночных пилевидных поверхностных тяжей, образование множественных шишковидных выростов на наружной поверхности клеточной стенки. Характерной особенностью клеток родококков, выращенных в присутствии газообразных и жидких *н*-алканов, является наличие фибриллярных капсул полисахаридной природы, повышение содержания и размеров гранул полифосфатов и поли-β-оксибутирата, фрагментация цитоплазмы, формирование оксисомоподобных структур, гиперсинтез мембранного аппарата, преимущественная локализация сложных мембранных структур около клеточной стенки,активный синтез новых участков клеточной стенки, а также сверхсинтез таких энергоемких соединений, как экстрацеллюлярные аминокислоты. Все это значительно расширяет адаптивные возможности родококков, свидетельствует об их биологической пластичности и может рассматриваться в качестве адаптационных механизмов выживания их в специфических условиях внешней среды обитания.

Список литературы

Акименко В.К. Альтернативные оксидазы микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 263 с.

Калакуцкий Л.В., Агре Н.С. Развитие актиномицетов. М.: Наука, 1977. 285 с.

Нестеренко О.А., Квасников Е.И., Ногина Т.М. Нокардиоподобные и коринеподобные бактерии. Киев: Наукова думка, 1985. 336 с.

Поступила в редакцию 18.05.2006

Adaptive mechanisms of alkanotrophic rhodococci survival under unfavorable conditions

I.B. Ivshina, T.N. Kamenskikh, B.A. Anokhin

Cytobiochemical features of cells of the genus Rhodococcus actinobacteria under the nutritional shift from carbohydrate type to hydrocarbon one were characterized. Rhodococci cells were found to use different grouping strategies in colony populations, i.e. adhesion of cell wall peptidoglycane layers and formation of multiple cone-shaped offshoots on the cell wall surface. These allow rhodococci cells to “attach” to and survive in heterophasic natural habitats. Most typical reactions of rhodococci to gaseous and liquid *n*-alkanes were detected. Induction of rhodococci oxygenase complex resulted in overexpression of extracellular amino acids, thus the physiological role of this process was assumed. The alkanotrophic rhodococci adaptations observed in the study are considered as adaptive mechanisms of their survival under specific environmental conditions.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
2007 Биология Вып. 5 (10)

УДК 579.663

ИЗУЧЕНИЕ УГЛЕВОДОРОДОКИСЛЯЮЩЕЙ АКТИВНОСТИ РОДОКОККОВ, ИММОБИЛИЗОВАННЫХ В МАКРОПОРИСТОМ КРИОГЕЛЕ ПОЛИВИНИЛОВОГО СПИРТА

А. Ю. Гаврин[a], А.А. Елькин[a], М. С. Куюкина[a,b], В.В. Гришко[c], И. Б. Ившина[a,b]

[a] Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15
[b] Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, 614081, Пермь, ул. Голева, 13
[c] Институт технической химии УрО РАН, 614000, Пермь, ул. Ленина, 13

Определены оптимальные условия иммобилизации клеток родококков в макропористый криогель поливинилового спирта. На примере биодеградации *н*-гексадекана и биотрансформации тиоанизола показано, что каталитическая активность иммобилизованных клеток родококков в 2–2.5 раза выше таковой у свободных клеток.

Иммобилизованные клетки микроорганизмов широко используются в биотехнологиях получения целевых веществ (Синицин и др., 1994). Процесс иммобилизации микробных клеток способствует существенному повышению их каталитической активности и устойчивости к действию неблагоприятных факторов внешней среды. Использование криогелей различной природы для закрепления бактериальных клеток (рис. 1) обеспечивает проведение данного процесса в «мягких» условиях, т. е. при физиологических значениях температуры, pH и без применения токсичных химических веществ. Криогель на основе поливинилового спирта – это макропористый, высокопрочный, по-

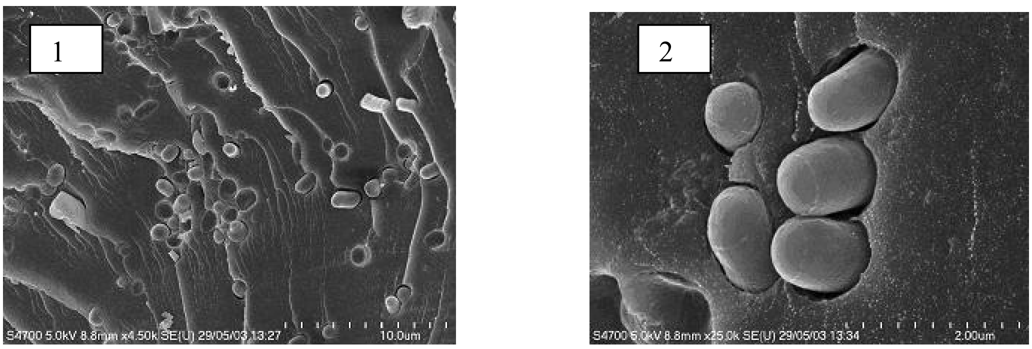
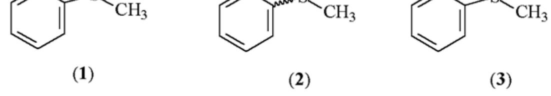


Рис. 1. Клетки *Rhodococcus ruber* ИЭГМ 231, иммобилизованные в макропористом криогеле поливинилового спирта, в сканирующем электронном микроскопе: 1 – х 4500; 2 – х 25000

лимерный материал, получаемый в результате замораживания с последующим оттаиванием концентрированных водных растворов данного полимера (Лозинский, Плиева, Зубов, 1995).

В настоящее время наиболее разрабатываемыми в биотехнологическом отношении актинобактериями являются представители рода *Rhodococcus sensu stricto* (Ившина, 1997). В частности показано (Толстиков, Гришко, Ившина, 2003), что родококки катализируют реакции стереоселективного окисления фенилметилового сульфида (тиоанизола) (1) и его гомологов в соответствующие (R)- или (S)-сульфоксиды (2), широко применяемые в химической и



(1) (2) (3)

фармакологической промышленности. Цель настоящей работы – изучение углеводородокисляющей активности иммобилизованных клеток родококков.

Материалы и методы

В работе использовали штаммы *R. ruber* ИЭГМ 231 и *R. rhodochrous* ИЭГМ 66 из Региональной профилированной коллекции алканотрофных микроорганизмов (акроним ИЭГМ, www.iegm.ru/iegmcol). Культуры параллельно выращивали в мясопептонном бульоне и минеральной среде в присутствии *н*-гексадекана (Каталог штаммов…, 1994). В качестве носителя иммобилизованных клеток использовали криогель поливинилового спирта марки 40/2 (ГОСТ 10779-78) производства предприятия «Азот» (Невинномысск). Формирование гранул криогеля с закрепленными в них клетками родококков проводили согласно ранее описанной методике (Kuyukina et al., 2006). Для гидрофобизации криогеля использовали *Rhodococcus* биосурфактант (Kuyukina et al., 2001). Сравнительное определение жизнеспособности свободных и иммобилизованных клеток родококков осуществляли с помощью специфического окрашивания иодонитротетразолием фиолетовым. Каталитическую активность свободных клеток родококков, а также включенных в матрицу полимерного криогеля определяли в экспериментах по биодеградации *н*-гексадекана и трансформации тиоанизола. Количество остаточного *н*-гексадекана определяли гравиметрически. Анализ продуктов биотрансформации тиоанизола осуществляли методами тонкослойной хроматографии, а также хромато-масс-спектрометрии с использованием хромато-масс-спектрометра Agilent 6890N с квадрупольным масс-спектрометром Agilent MSD 5973N в качестве детектора и кварцевой колонкой HP-5 MS SN US 1518974`-1 (Agilent, США). Долговременное хранение гранул биокатализатора осуществляли в высушенном виде при комнатной или пониженной температурах и в физиологическом растворе при комнатной или пониженной температурах. Жизнеспособность иммобилизованных клеток в процессе хранения контролировали еженедельно в течение 10 месяцев.

Все эксперименты проводили в трехкратной повторности. Для статистической обработки полученных данных использовали программу STATISTICA 6.0. Достоверность различий между средними величинами оценивали с помощью t-критерия Стьюдента.

Результаты и их обсуждение

В результате исследований установлено, что для иммобилизации родококков, предварительно выращенных в мясопептонном бульоне, оптимальное объемное соотношение клеточной массы и раствора поливинилового спирта составляет 1 : 3 с добавлением 10% *Rhodococcus*-биосурфактанта (табл. 1). Для клеток, выращенных в присутствии *н*-гексадекана, такое соотношение составляет 1:2, при этом не требуется добавления *Rhodococcus*-биосурфактанта (табл. 2).

Таблица 1

Характеристика биокатализатора на основе иммобилизированных клеток родококков, выращенных на мясопептонном бульоне

Соотношение клеточная суспензия : криогель, v/v	Количество клеток родококков в 1 грануле криогеля, х 10^3	Концентрация *Rhodococcus*-биосурфактанта, %	Распределение гранул криогеля в двухфазной среде	Механическая прочность гранул криогеля
2:1	210 ± 1.0	3	Вода	Низкая
2:1	21.0 ± 1.0	5	Углеводород/вода	Низкая
2:1	21.0 ± 1.0	10	Углеводород/вода	Низкая
1:1	13.5 ± 1.5	3	Вода	Низкая
1:1	13.5 ± 1.5	5	Углеводород/вода	Низкая
1:1	13.5 ± 1.5	10	Углеводород/вода	Низкая
1:2	8.0 ± 0.6	3	Вода	Высокая
1:2	8.0 ± 0.6	5	Вода	Высокая
1:2	8.0 ± 0.6	10	Углеводород/вода	Низкая
1:3	6.5 ± 0.4	3	Вода	Высокая
1:3	6.5 ± 0.4	5	Вода	Высокая
1:3	6.5 ± 0.4	10	Углеводород/вода	Высокая
1:5	3.0 ± 0.2	3	Вода	Высокая
1:5	3.0 ± 0.2	5	Вода	Высокая
1:5	3.0 ± 0.2	10	Вода	Высокая

Подобранные условия иммобилизации обеспечивают высокую концентрацию жизнеспособных клеток, заключённых в гель, значительную механическую прочность биокатализатора и распределение гранул криогеля на границе раздела фаз *«углеводород–вода»*. Межфазная локализация приводит к тесному взаимодействию гранул катализатора со средой в гидрофильной и гидрофобной фазах, что способствует одновременному поступлению углеводородного субстрата, воды и кислорода к иммобилизованным клеткам.

По нашим данным, углеводородокисляющая активность закреплённых в криогеле клеток существенно выше по сравнению с таковой свободных клеток. Так, степень биодеградации *н*-гексадекана иммобилизованными клетками родококков достигает 51%, тогда как данный показатель для свободных клеток составляет лишь 21%. Сравнительный анализ данных по окислению тиоанизола свободными и закрепленными бактериальными клетками показал, что при использовании свободных клеток родококков полная конверсия сульфида достигается только через 3 сут после его добавления, тогда как использование иммобилизованных клеток позволяет искючить двухдневную стадию подготовки биокатализатора и осуществить полную конверсию тиоанизола уже за 24 ч при условии одновременного введения биокатализатора и субстрата. При этом относительное содержание побочного продукта – сульфона тиоанизола (3) – не превышает 9.5% (рис. 2).

Таблица 2

Характеристика полученного биокатализатора на основе клеток родококков, выращенных в жидкой минеральной среде с добавлением н-гексадекана

Соотношение клеточная суспензия : криогель, v/v	Количество клеток родококков в 1 грануле криогеля, x 10^3	Распределение гранул криогеля в двухфазной среде	Механическая прочность гранул криогеля
2 : 1	12.3 ± 2.0	Углеводород / вода	Низкая
1 : 1	9.3 ±1.5	Углеводород / вода	Низкая
1 : 2	6.2 ± 0.4	Углеводород / вода	Высокая
1 : 3	4.6 ±0.6	Вода	Высокая
1 : 5	3.1 ± 0.7	Вода	Высокая

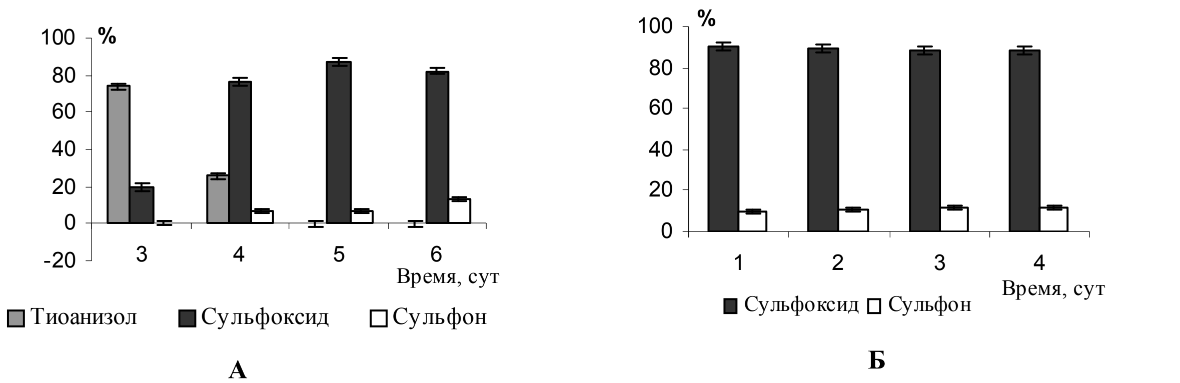


Рис. 2. Динамика накопления продуктов биотрансформации тиоанизола с использованием свободных (А) и иммобилизованных (Б) клеток *R. rhodochrous* ИЭГМ 66

Установлено, что оптимальным способом долгосрочного поддержания полученного биокатализатора является его хранение в высушенном виде при комнатной или пониженной температурах. При этом жизнеспособность иммобилизованных клеток родококков сохраняется на уровне 60–80% в течение 10 месяцев.

Исследования поддержаны грантами Программы Президиума РАН “Молекулярная и клеточная биология” и РФФИ № 04-04-97518-р_офи; 07-04-97612-р_офи.

Список литературы

Ившина И.Б. Бактерии рода *Rhodococcus*: биоразнообразие, детекция, иммунодиагностика: Дис. …д-ра биол. наук. Пермь, 1997.

Каталог штаммов Региональной профилированной коллекции алканотрофных микроорганизмов / Под ред. И.Б. Ившиной. М.: Наука, 1994. 163 с.

Лозинский В.И., Плиева Ф.М., Зубов А.Л. Применение криогелей поливинилового спирта в биотехнологии. Сверхмакропористые носители для иммобилизации молекул // Биотехнология. 1995. № 1. С. 32–37.

Синицин А.П. и др. Иммобилизованные клетки микроорганизмов. М.: Изд-во МГУ, 1994. 288 с.

Толстиков А.Г., Гришко В.В., Ившина И.Б. Энантиоселективное биокаталитическое окисление органических сульфидов в хиральные сульфоксиды // Современные проблемы асимметрического синтеза / Под ред. А.Г. Толстикова. Екатеринбург, 2003. С. 165–205.

Kuyukina M.S. et al. Immobilization of hydrocarbon-oxidizing bacteria in poly(vinyl alchohol) cryogels

hydrophobized using a biosurfactant // J. Microbiol. Methods. 2006. Vol. 65. P. 596–603.
Kuyukina M.S. et al. Recovery of *Rhodococcus* biosurfactants using methyl-tertiary butyl ether extraction // J. Microbiol. Methods. 2001. Vol. 46. P. 149–156.

Поступила в редакцию 18.05.2006

Study of hydrocarbon-oxidizing activity of *Rhodococcus* cells immobilized in poly(vinyl alcohol) cryogel

A.Yu. Gavrin, A.A. Elkin, M.S. Kuyukina, V.V. Grishko, I.B. Ivshina

Optimal conditions for immobilization of *Rhodococcus* cells to macroporous poly(vinyl alcohol) cryogel were developed. It was shown that catalytic activity of immobilized rhodococcal cells, e.g. *n*-hexadecane biodegradation and thioanisol transformation extent, is 2–2.5 times higher than that of free cells.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

УДК 579.25

ИЗУЧЕНИЕ ГЕНОВ, КОНТРОЛИРУЮЩИХ РЕАКЦИЮ ДЕГАЛОГЕНИРОВАНИЯ, БАКТЕРИЙ-ДЕСТРУКТОРОВ 4-ХЛОРБЕНЗОАТА

Е. С. Шумкова[a], **И. В. Лобова**[b], **Л. Н. Ананьина**[a], **Е. Г. Плотникова**[a,b]

[a] Институт экологии и генетики микроорганизмов, 614081, Пермь, ул. Голева, 13

[b] Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Методом полимеразной цепной реакции проведен скрининг бактерий-деструкторов 4-хлорбензойной кислоты на наличие *fcb*-генов, контролирующих реакцию дегалогенирования 4-хлорбензоата. Установлено, что *Arthrobacter* sp. H4, H5, *Pseudomonas fluorescens* H2, *Micrococcus* sp. G120 и *Rhodococcus ruber* P25 содержат *fcb*A и *fcb*B гены, кодирующие 4ХБК-CoA-лигазу и 4ХБК-CoA-дегалогеназу, соответственно. Уровень сходства *fcb*-генов штамма *R. ruber* P25 с деструкторами 4ХБК рода *Arthrobacter* cjcnfdkztn 95–99%.

К наиболее распространенным и экологически значимым загрязнителям окружающей среды относятся галогенированные ароматические соединения, в том числе полихлорированные бифенилы (ПХБ) и хлорбензойные кислоты (ХБК). Данные ксенобиотики являются высокотоксичными веществами, способными вызывать серьезные нарушения нервной, репродуктивной и иммунной систем животных и человека (Кулинский, 1999). Они характеризуются высокой устойчивостью к физическим и химическим воздействиям, способны накапливаться в значительных количествах в объектах окружающей среды. Известно, что основная роль в трансформации ПХБ и ХБК в природной среде принадлежит микроорганизмам (Dua et al., 1991; Hickey et al., 1993; Abraham et al., 2002). Изучение процессов разложения этих соединений микроорганизмами приобретает все большую актуальность и является основой для разработки методов биоремедиации загрязненных почв и водных объектов.

Микробная деструкция ПХБ в большинстве случаев идет до стадии образования хлорбензойной и пентадиеновой кислот. Полное разложение хлорированных бифенилов осуществляется смешанными культурами бактерий, в состав которых входят деструкторы ХБК (Hickey et al., 1993; Fava et al., 1994; Fava et al. 1996; Abraham et al., 2002). О природных бактериях, способных утилизировать моно- и дихлорированные бифенилы, имеются лишь единичные публикации (Arensdorf, Focht, 1995; Kim, Picardal, 2000). Однако, появляются работы по созданию рекомбинантных штаммов, осуществляющих полную деструкцию хлорбифенилов (Havel, Reineke, 1991; Hrywna et al., 1999; Dua et al., 2002; Rodrigues et al., 2006). При конструировании таких микроорганизмов используются клонированные гены, контролирующие реакцию дегалогенирования ХБК. Отщепление галогена от молекулы хлорбензойной кислоты проводит к резкому снижению ее биологической устойчивости и делает это соединение доступным в качестве источника питания для большинства микроорганизмов (Карасевич, 1982).

Реакция дехлорирования 4ХБК, в результате которой происходит замещение иона хлора в *пара*-положении на гидроксильную группу воды и образование *пара*-оксибензойной кислоты, катализируется ферментной системой, включающей 3 компонента: 4ХБК-CoA-лигазу *(*ген *fcbA),* 4ХБК-CoA-дегалогеназу (ген *fcbB*) и *пара*-оксибензоат-CoA-тиоэстеразу (ген *fcbC*) (рис. 1). Подобные ферментные системы обнаружены у ряда деструкторов 4ХБК, в том числе у *Arthrobacter globiformis* КЗТ1 (Tsoi et al., 1991), *Arthrobacter* sp. SU (Schmitz et al., 1992), *Arthrobacter* sp. TM1 (Gartemann, Eichenlaub, 2001), *Pseudomonas* sp. DJ-12 (Chae et al., 2000).

Из почв, загрязненных отходами производства галогенированных соединений (ОАО «Галоген», Пермь), выделены бактериальные штаммы, способные использовать в качестве единственного источника углерода разнообразные ароматические соединения (бифенил, нафталин, толуол, бензол, фенол), а также моно- и дихлорированные бензойные кислоты. Изолированные биодеструкторы отнесены к родам *Arthrobacter, Micrococcus, Pseudo-*

monas, *Planococcus* и *Rhodococcus* (Рыбкина, 2003; Рыбкина и др., 2005). Наиболее интересный из изолированных бактерий штамм *Rhodococcus ruber* P25 является эффективным деструктором ряда ксенобиотиков, в том числе *орто-* и *пара-*замещенных моно- и полихлорированных бифенилов, и он обладает ферментативными системами, отвечающими за деградацию 2ХБК и 4ХБК (Рыбкина, 2003).

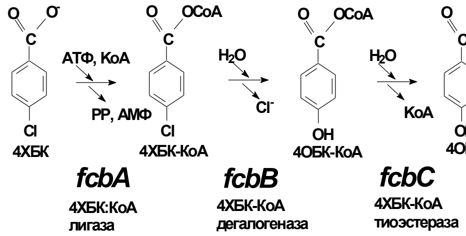


Рис. 1. Схема гидролитического дегалогенирования 4ХБК штаммом *A. globidformis* КЗТ1 (Tsoi et al., 1991)

Цель настоящей работы – поиск и изучение *fcb*-генов, контролирующих реакцию дегалогенирования, бактерий-деструкторов 4ХБК.

Материалы и методы

Рабочая коллекция. В работе использованы бактериальные штаммы, выделенные ранее из образцов почв, отобранных на территории предприятия ОАО «Галоген» (Пермь): *Arthrobacter* sp. H4, H5, *Micrococus* sp. G126, G120, *Planococcus* sp. G110, *P. fluorescens* H2, *P. putida* G107, *R. ruber* P25 (Рыбкина, 2003; Рыбкина и др., 2005), а также биодеструктор 4ХБК *A. globiformis* КЗТ1 (Tsoi et al., 1991).

Среды и условия культивирования. Для культивирования бактериальных культур использовали минеральную среду К1 следующего состава (г/л): K_2HPO_4 x $3H_2O$ – 4, NaH_2PO_4 x $2H_2O$ – 0,4, $(NH_4)_2SO_4$ – 0,5, $Ca(NO_3)_2$ – 10, $MgSO_4$ x $7H_2O$ – 0,15, дополненную раствором витаминов (мкг/л): биотин – 0.02, тиамин – 0.5, рибофлавин – 0.5, инозитол – 0.5, pH среды 7.3 (Zaitsev et al., 1991). В качестве ростового субстрата использовали химически чистую 4ХБК (1 г/л) (Fluka, США), которую добавляли в виде водного раствора. Культивирование микроорганизмов проводили в колбах объемом 250 мл в 100 мл среды при 28°С с аэрацией на шейкере (100 об/мин).

Молекулярно-генетические методы. Выделение тотальной ДНК у исследуемых штаммов проводили по стандартной методике (Ausbel et al., 1995). Плазмидную ДНК выделяли модифицированным методом щелочного лизиса (Marko et al., 1982).

Для проведения полимеразной цепной реакции (ПЦР) и определения нуклеотидных последовательностей исследуемых генов были использованы праймеры, сконструированные на основе известных последовательностей *fcb*-генов штаммов *Arthrobacter* sp. SU и *A. globiformis* КЗТ1 (GenBank). Праймеры к гену *fcbA*:

f:5’-AACTGATCCGCCGAGACAACATTC-3’,
r:5’-AGGCATTTTTCGAGACGCTTCA-3’;
fcbB: f:5’-GGTCCAGCGAGCGAAATCCAGTC-3’,
r:5’-CCCCCGCACACCGCATCAAG-3’.

ПЦР осуществляли на приборе MyCycler (Bio-Rad, США) по стандартной методике (Ausbel et al., 1995). Условия проведения ПЦР: 5 мин. при 95°С, далее 30 циклов: 30 сек. при 94°С, 30 сек. при 60°С, 2 мин. 10 сек. при 72°С.

Для обнаружения ДНК и ПЦР-продуктов применяли электрофорез в горизонтальном агарозном геле (1%) при напряжении 60–90 В в трис-ацетатном буфере (89 мМ Трис, 12.5 мМ Na_2ЭДТА, 89 мМ ацетата Na, pH 8,0). Агарозные гели окрашивали раствором бромистого этидия (2 мкг/мл) в течение 20 мин. и фотографировали в УФ-свете с помощью системы гель-документирования Gel Doc™ XR (BioRad, США). В качестве метчиков использовали ДНК λ/*Hind*III и молекулярный маркер IX (Sigma, Германия). Размер плазмидной ДНК оценивали сравнивая ее электрофоретическую подвижность с подвижностью плазмидной ДНК известного размера. В качестве маркерной плазмиды использовали рКЗТ1 (110 т.п.н.).

Анализ полиморфизма длин рестрикционных фрагментов (ПДРФ) исследуемых участков *fcb*-генов осуществляли с помощью эндонуклеаз рестрикции *Hha*I, *Hae*III, *Eco*RI, *Eco*RV, *Bam*HI, *Pvu*II, *Mse*I (Sigma, Германия). Реакцию проводили при 37°С в течение 1–2 часов в объеме реакционной смеси 20 мкл. Построение карт сайтов рестрикции для участков исследуемых генов осуществляли с помощью программы Vector NTI.

Секвенирование продуктов амплификации проводили по методу Сэнгера с помощью набора CEQ Cycle Sequencing kit на автоматическом секвенаторе CEQ 2000XL DNA Analysis System (Beckman Coulter, США) согласно инструкциям производителя. Полученные нуклеотидные последовательности анализировали с использованием программы Chromas 1.45. Нуклеотидные последовательности были выровнены с соответствующими последовательностями других бактерий-деструкторов с помощью программы CLUSTALX 1.83. Построение дендрограмм сходства исследуемых участков ДНК проводили с помощью метода «neighbor-joining», реализованного в пакете программ TREECONW и PHYLIP. Показатель достоверности порядка ветвления определяли на основании «butstrap»-анализа 100 альтернативных деревьев. Для поиска гомологичных нуклеотидных последовательностей в международных базах данных GenBank/EMBL/DDBJ использовали программу BLAST.

Результаты и обсуждение

Характеристика штаммов-деструкторов

Для настоящей работы были отобраны восемь штаммов, способных использовать в качестве единственного источника углерода и энергии 4-хлорбензоат: *Arthrobacter* sp. H4, *Arthrobacter* sp. H5*, Micrococcus* sp. G120, *Micrococcus* sp. G126*, Planococcus* sp. G110, *P. fluorescens* H2, *P. putida* G107 и *R. ruber* P25.

Показано, что все бактерии-деструкторы способны к росту на возможных продуктах разложения 4ХБК: *пара*-оксибензойной и протокатеховой кислотах. Исследуемые штаммы проявляют широкую субстратную специфичность по отношению к различным ароматическим соединениям, способны к росту на феноле, *орто*-фталате, бензоле и толуоле. Кроме того, изоляты разлагают 2-хлорбензоат (штаммы G120, G126, H2, G107, G110), 3-хлорбензоат и 2,4-дихлорбензоат (штаммы G120, G126, G107, G110) (Рыбкина, 2003; Рыбкина, Гусев, Плотникова, 2005).

Rhodococcus ruber P25 является активным деструктором хлорбифенилов (ХБ): способен утилизировать 2-моноХБ, 4-моноХБ, 2,4-диХБ, 2,2'-диХБ и 4,4'-диХБ, осуществляет 2,3-диоксигенирование ди(*орто-пара*)хлорированного кольца молекулы 2,4,2'-триХБ и окисляет моно(*пара*)хлорированное кольцо 2,4,4'-триХБ. Штамм способен к росту на 2ХБК, 4ХБК и 2,4ДХБК, используя данные субстраты в качестве единственного источника углерода и энергии (Рыбкина, 2003).

Известно, что способность к деструкции различных ксенобиотиков, в том числе ХБК, часто определяется генами, расположенными в плазмидах. Исследуемые нами штаммы были проверены на наличие плазмидной ДНК. Плазмиды большого размера были обнаружены в штаммах *Arthrobacter* sp. H4 (120 т.п.н.) и *P.fluorencens* H2 (100 т.п.н.). Ранее было показано, что штамм *R. ruber* P25 содержит три плазмиды, размеры которых - 110, 90 и 80 т.п.н. Результаты экспериментов по элиминации плазмид позволили предположить, что гены, ответственные за деструкцию 2ХБК и 4ХБК расположены в плазмиде размером 110 т.п.н., гены деструкции бифенила – в плазмиде размером 90 т.п.н., а гены, контролирующие деструкцию нафталина, – в плазмиде размером 80 т.п.н. (Рыбкина, 2003). Таким образом, размер обнаруженных плазмид (100–120 т.п.н.), предположительно содержащих гены деградации 4ХБК, сопоставим с размером плазмид известных биодеструкторов 4ХБК (Gartemann, Eichenlaub, 2001; Zaitsev et al., 1991). Кроме того, в плазмидных ДНК штаммов *A.globiformis* КЗТ1, *Arthrobacter* sp. SU были обнаружены *fcb*-гены, контролирующие первый этап разложения 4ХБК до 4-оксибензоата, дальнейшее разложение которого контролируется хромосомальными генами (Zaitsev et al., 1991; Schmitz et al., 1992).

Скрининг штаммов на наличие fcb-генов методом полимеразной цепной реакции

На матрице ДНК исследуемых штаммов была проведена амплификация нуклеотидных последовательностей, соответствующих участкам *fcb*-генов, контролирующих первый этап разложения 4ХБК (дегалогенрование) у бактерий. Для выявления генов *fcbA* и *fcbB,* кодирующих 4-хлоробензоат-CoA-лигазу и 4-хлоробензоат-CoA-дегалогеназу соответственно, были использованы праймеры, разработанные на основе известных последовательностей *fcb*-генов штаммов *Arthrobacter* sp. SU и *A. globiformis* КЗТ1 (GenBank).

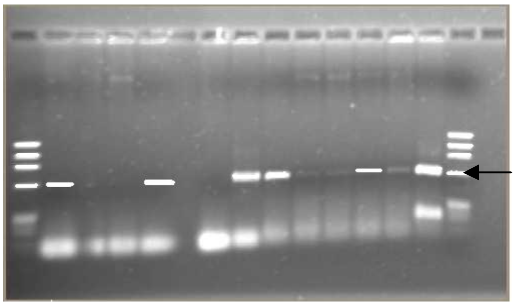


Рис. 2. Гель-электрофорез продуктов ПЦР-амплификации генов *fcb* из препаратов ДНК штаммов: H2 (*2 – fcbA*, *8 – fcbB*), G107 (*3 – fcbA*, *9 – fcbB*), G110 (*4 – fcbA*, *10 - fcbB*), G120 (*5 – fcbA*, *11 – fcbB*), G126 (*6 – fcbA*, *12 – fcbB*), КЗТ1 (*7 – fcbA*, *13 – fcbB*), маркер IX (*1*, *14*)

У пяти из восьми изучаемых штаммов (H4, H5, H2, G120 и P25) обнаружены ПЦР-продукты длиной около 600 п.н., соответствующие фрагменту гена *fcbA.* Ампликоны такого же размера, соответствующие участку гена *fcbB,* получены для всех исследуемых штаммов (рис. 2, 3). Размер гена *fcbA* у *A. globiformis* КЗТ1 (GenBank) составляет 1556 п.н. (позиции 277–1833 секвенированной последовательности ДНК), а гена *fcbB* – 830 п.н. (позиции 1843–2673 секвенированной последовательности ДНК). Амплифицируемая область гена *fcbA*, располагающаяся в районе 568–1157 нуклеотидов, соответствует участку около 1/3 длины гена и находится в его центральной части. Амплифицируемый фрагмент гена *fcbB* располагается в районе 2068–2666 нуклеотидов. Этот участок соответствует большей части гена, за исключением первых 200 п.н. Длина амплифицированных фрагментов *fcb*-генов с матриц ДНК исследуемых штаммов совпадала с ожидаемой. Полученные данные позволяют предположить наличие у штаммов H4, H5, H2, G120 и P25 генов, контролирующих дегалогенирование 4ХБК.

Более подробно были исследованы нуклеотидные последовательности фрагментов *fcbA* и *fcbB* генов, амплифицированных с матрицы тотальной ДНК *R. ruber* P25 и *Arthrobacter* sp. H4.

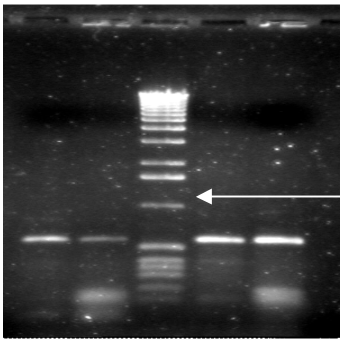


Рис. 3. Гель-электрофорез продуктов ПЦР-амплификации *fcb*-генов штамма КЗТ1 (*1, 4*) и штамма Р25 (*2,5*): *1,2 – fcbA*, *4,5 – fcbB,* 3 – маркер мол. масс 1000 п.н.

ПДРФ-анализ *fcb*-генов штамма *R. ruber* 25

Для подбора эндонуклеаз рестрикции с помощью программы VectorNTI были построены рестрикционные карты генов *fcbA* и *fcbB* штамма *A. globiformis* КЗТ1. ПЦР-продукты *fcb*-генов исследуемого штамма Р25 и контрольного штамма КЗТ1 обработали следующими рестриктазами: ДНК *fcbA* - *Hha*I, *Hae*III, *Eco*RV, *Bam*HI, *Mse*I, а ДНК *fcbB* - *Hha*I, *Hae*III, *Bam*HI, *Pvu*II, *Mse*I. Картины гидролиза перечисленными выше ферментами ампликонов *fcb* генов обоих штаммов совпадали (рис. 4, 5) и согласовывались с предполагаемыми результа-

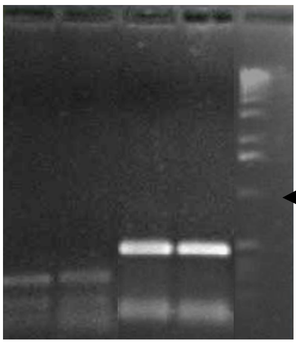


Рис. 4. Электрофореграмма реестрикционных фрагментов, полученных в результате обработки продуктов ПЦР *fcbA* и *fcbB* штамма Р25 (*1, 3*) и штамма КЗТ1 (*2, 4*) эндонуклеазой *Hae*III: *1,2 – fcbA*, *3,4 – fcbB*; 5 – маркер мол. масс 1000 п.н.

тами построенных рестрикционных карт. Таким образом, полученные результаты говорят о сходстве амплифицированных нуклеотидных последовательностей штаммов, что является дополнительным свидетельством в пользу предположения о сходстве генов/ферментов, осуществляющих дегалогенирование 4ХБК у штаммов Р25 и КЗТ1.

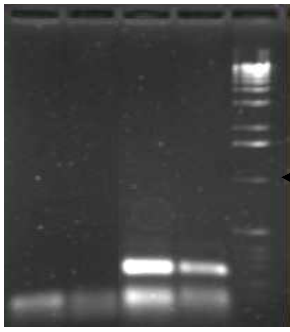


Рис. 5. Электрофореграмма рестрикционных фрагментов, полученных в результате обработки продуктов ПЦР *fcbA* и *fcbB* штамма Р25 (*1, 3*) и штамма КЗТ1 (*2, 4*) эндонуклеазой *Hha*I: *1, 2 – fcbA*; *3, 4 – fcbB*; 5 – маркер мол. масс 1000 п.н.

Анализ нуклеотидных последовательностей *fcb*-генов штаммов-деструкторов 4ХБК

На следующем этапе исследования были определены нуклеотидные последовательности амплифицированных фрагментов *fcbA* и *fcbB* генов штаммов *R. ruber* Р25 и *Arthrobacter* sp. Н4. Для проведения сравнительного анализа полученных нуклеотидных последовательностей с уже имеющимися в международных базах данных GenBank/EMBL/DDBJ последовательностями *fcb* генов штаммов-деструкторов 4ХБК была использована программа BLAST. Для участка гена *fcbA* штамма *Arthrobacter* sp. Н4 обнаружено 100% сходство с гомологичными последовательностями штаммов рода *Arthrobacter*: КЗТ1, FG1, SU, TM1. Уровень гомологии секвенированного участка гена *fcbA* штамма *R. ruber* Р25 с перечисленными выше штаммами составил 98-99% и 95% – со штаммом *Arthrobacter* sp. FHP1 (рис. 6).

В результате проведения сравнительного анализа гомологичных нуклеотидных последовательностей, соответствующих участку гена *fcbB,* обнаружено 100% сходство штамма *Arthrobacter* sp. Н4 и 98–99% штамма *R. ruber* Р25 со всеми исследованными штаммами рода *Arthrobacter* (рис. 6).

Уровень гомологии нуклеотидных последовательностей грамотрицательных штаммов (*Pseudomonas* sp. DJ-12, *Alcaligenes* sp. AL3007) с грамположительными штаммами бактерий-деструкторов 4ХБК составил около 60% для обоих исследуемых *fcb*-генов.

Заключение

Шесть грамположительных и два грамотрицательных штамма-деструктора 4-хлорбензоата были

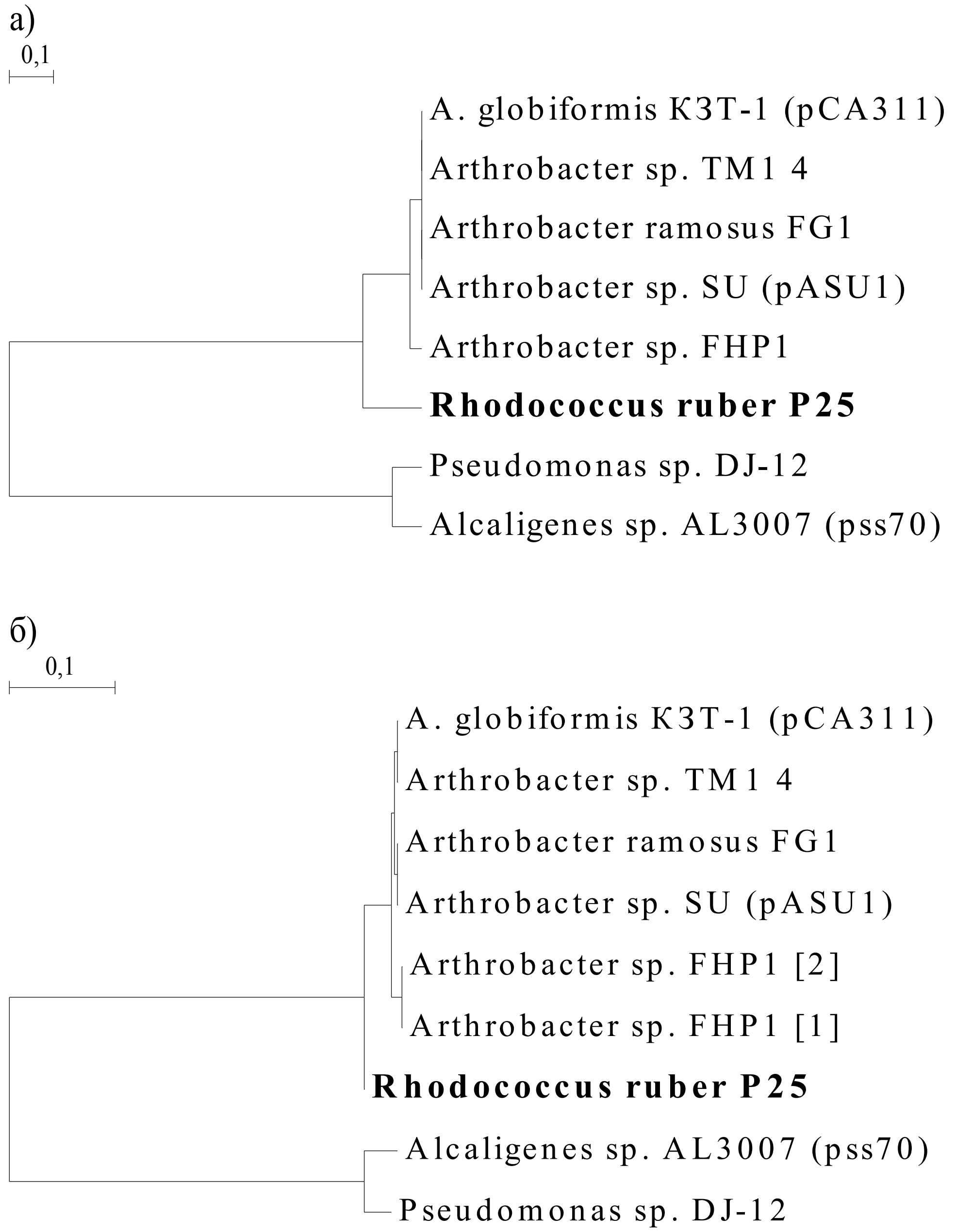


Рис. 6. Древо сходства нуклеотидных последовательностей, гомологичных исследуемым участкам генов *fcbA* (а) и *fcbB* (б) *R. ruber* P25. Масштаб соответствует 10 нуклеотидным заменам на каждые 100 нуклеотидов. “Bootstrap”-анализ проведен на 100 повторностях

исследованы на наличие генов, контролирующих начальный этап разложения 4ХБК – гидролитическое дегалогенирование. Скрининг исследуемых бактериальных культур методом полимеразной цепной реакции установил наличие у штаммов *Arthrobacter* sp. H4, H5, *P. fluorescens* H2, *Micrococcus* sp. G120 и *R. ruber* P25 генов *fcbA* и *fcbB,* кодирующих 4ХБК-СоА-лигазу и 4ХБК-СоА-дегалогеназу соответственно. Данные белки являются компонентами ферментной системы, осуществляющей реакциию дегалогенирования 4ХБК по гидролитическому пути. У штаммов *P. fluorescens* H2, *Arthrobacter* sp. H4 и *R. ruber* P25 гены *fcb,* возможно, локализованы в плазмидах.

ПЦР-анализ ДНК бактериальных культур *Micrococcus* sp. G126, *Planococcus* sp. G110, *P. putida* G107 показал лишь наличие гена *fcbB*. Можно предположить, что нуклеотидные последовательности *fcbA*-генов этих деструкторов отличаются от последовательности генов, на основе которых были синтезированы праймеры. Изучение таких генов представляет интерес и будет продолжено.

Гены *fcbA* и *fcbB* грамположительных штаммов *R. ruber* P25 и *Arthrobacter* sp. H4 были исследованы более детально. ПДРФ-анализ ПЦР-продуктов и сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей *fcb*-генов штамма P25 с гомологичными последовательностями показали их значительное сходство со штаммами рода *Arthrobacter*.

Таким образом, исследуемые биодеструкторы обладают существенным потенциалом в виде генетических систем деградации *пара*-хлорбензоатов, который в перспективе может быть использован в биотехнологиях по очистке почв и водных объектов, загрязненных галогенсодержащими ксенобиотиками.

Работа поддержана грантом РФФИ-Урал №04-04-96042.

Список литературы

Карасевич Ю.Н. Основы селекции микроорганизмов, утилизирующих синтетические органические соединения. М.: Наука, 1982. 144 с.

Кулинский В.И. Обезвреживание ксенобиотиков. // Соросов. образов. журн. 1999. № 1. С. 8–12.

Рыбкина Д.О. Исследование аэробных бактерий, разлагающих полихлорированные бифенилы и хлорбензойные кислоты: Дис. …канд. биол. наук. Пермь, 2003. 181 с.

Рыбкина Д.О., Гусев В.А., Плотникова Е.Г. Почвенные микроорганизмы, разлагающие ароматические углеводороды и карбоновые кислоты. // Вестн. Перм. ун-та. 2005. № 6. Биология. С. 115–122.

Abraham W.R. et al. Polychlorinated biphenyl-degrading microbial communities in soils and sediments. // Curr. Opin. Microbiol. 2002. Vol. 5. P. 246–253.

Arensdorf J.J., Focht D.D. A *meta* cleavage pathway for 4-chlorobenzoate, an intermediate in the metabolism of 4-chlorobiphenyl by *Pseudomonas cepacia* P166. // Appl. Environ. Microbiol. 1995. Vol. 61. P. 443–447.

Ausbel F.M. et al. Short protocols in molecular biology. Third edition. 1995. 450 p.

Chae J.C. et al. Genetic structure and functional implication of the *fcb* gene cluster for hydrolytic dechlorination of 4-chlorobenzoate from *Pseudomonas* sp. DJ-12. // Gene. 2000. Vol. 258. P. 109–116.

Dua M. et al. Biotechnology and bioremediation: successes and limitations. // Appl. Microbiol. Biothechnol. 2002. Vol. 59. P. 143–152.

Fava F. et al. Degradation and dechlorination of low-chlorinated biphenyls by a three-membered bacterial co-culture. // Appl. Microbiol. Biotechnol. 1994. Vol. 41. P. 117 –123.

Fava F. et al. Aerobic dechlorination of low-chlorinated biphenyls by bactterial biofilms in packed-bed batch bioreactors. // Appl. Microbiol. Biotechnol. 1996. Vol. 45. P. 562–568.

Gartemann K.H. and Eichenlaub R. Isolation and characterization of IS1409, an insertion element of 4-chlorobenzoate-degrading *Arthrobacter* sp. strain TM1, and development of a system for transposon mutagenesis // J. Bacteriol. 2001. Vol. 183. P. 3729–3736.

Havel J., Reineke W. Total degradation of various chlorobiphenyls by cocultures and in vivo constructed hybrid pseudomonads. // FEMS Microbiol. Lett. 1991. Vol. 78. P. 163–170.

Hickey W.J., Searles D.B., Focht D.D. Enhanced mineralization of polychlorinated biphenyls in soil inoculated with chlorobenzoate-degradin bacteria. // Appl. Environ. Microbiol. 1993. Vol. 59. P. 1194–1200.

Hrywna Y. et al. Construction and characterization of two recombinant bacteria that grow on *ortho*- and *para*-substituted chlorobiphenyls. // Appl. Environ. Microbiol. 1999. Vol. 65. P. 2163–2169.

Kim S., Picardal F.W. A novel bacterium that utilizes monochlorobiphenyls and 4-chlorobenzoate as a growth substrates. // FEMS Microb. Letters. 2000. V.185. P. 225-229.

Marko M.A., Chipperfield R., Birnboim H.C. A procedure for the large-scale isolation of highly purified plasmid DNA using alkaline extraction and binding to glass powder. // Analit. Biochem. 1982. Vol. 121. P. 382–388.

Rodrigues J.L. et al. Degradation of aroclor 1242 dechlorination products in sediments by *Burkholderia xenovorans* LB400 (*ohb*) and *Rhodococcus* sp. strain RHA1 (*fcb*). // Appl Environ Microbiol. 2006. Vol. 72. P. 2476–2482.

Schmitz A. et al. Cloning and sequence analysis of genes for dehalogenation of 4-chlorobenzoate from *Arthrobacter* sp. strain SU. // Appl. Environ. Microbiol. 1992. Vol.58. P. 4068–4071.

Tsoi T.V. et al. Cloning and expression of the *Arthrobacter globiformis* KZT-1 *fcb* gene encoding dehalogenase (4-chlorobenzoate-hydroxylase) in *E. coli.* // FEMS Microbiol. Lett. 1991. Vol. 81. P. 165–170.

Zaitsev G.M. et al. Genetic control of degradation of chlorinated benzoic acids in *Arthrobacter globiformis, Corynebacterium sepedonicum* and *Pseudomonas cepacia* strains. // FEMS Microbiol. Lett. 1991. Vol. 81. P. 171–176.

Поступила в редакцию 28.06.2006

Study of genes controlling dehalogenation in bacteria-destructors of 4-chlorbenzoate

E.S. Shumkova, I.V. Lobova, L.N. Ananyina, E.G. Plotnikova

Screening of bacteria-destructors of 4-chlorobenzoic acid for *fcb*-genes controlling the initial stage of 4CBA destruction (dehalogenation) has been made by polymerase chain reaction. It was revealed that strains *Arthrobacter* sp. H4, H5, *Pseudomonas fluorescens* H2, *Micrococcus* sp. G120, and *Rhodococcus ruber* P25 comprised *fcb*A and *fcb*B genes encoding 4CBA-CoA-ligase and 4CBA-CoA-dehalogenase, respectively. The analysis of restriction fragment length polymorphism and comparing of sequenced regions of *fcb*-genes of *Rhodococcus ruber* P25 with similar sequences showed 95-99% affinity to *fcb*-genes of strains-destructors of 4CBA from genus *Arthrobacter.*

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

УДК 556.315:556.388:556.46

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АБОРИГЕННОЙ МИКРОФЛОРЫ ДЛЯ БОРЬБЫ С НЕФТЯНЫМ ЗАГРЯЗНЕНИЕМ ПОДЗЕМНЫХ ВОД

В. Т. Хмурчик[a], **Н. Г. Максимович**[b]

[a] Институт экологии и генетики микроорганизмов РАН, Пермь, 614081,ул. Голева, 13
[b] Естественнонаучный институт, Пермь, 614990, ул. Генкеля, 4

Рассматриваются методы биологической очистки природных сред от загрязнения нефтью и нефтепродуктами. Опробован способ борьбы с нефтяным загрязнением вод на территории Полазненского нефтяного месторождения Пермского края с помощью бактериального препарата, созданного на основе аборигенной нефтеокисляющей микрофлоры.

Предприятия нефтедобывающего и перерабатывающего комплекса оказывают существенное воздействие на окружающую среду. В районах их расположения происходит изменение химического и микробиологического состава подземных и поверхностных вод и грунтов в результате их загрязнения нефтепродуктами, поверхностно-активными веществами, различными химическими реагентами. Например, на Полазненском месторождении нефти в течение 50-летнего периода эксплуатации на поверхности грунтовых вод сформировались линзы нефти. Данный участок имеет ряд особенностей, обусловленных развитием карста, которые способствуют загрязнению первого от поверхности водоносного горизонта нефтепродуктами. Здесь все атмосферные осадки, а также проливы, разливы (в том числе нефти) практически беспрепятственно поглощаются трещиноватыми породами, воронками, котловинами и другими карстовыми формами (Горбунова, Максимович, 1991; Бузмаков, Костарев, 2003; Максимович, Казакевич, 2004).

Подземные воды являются благоприятной средой для существования микроорганизмов, которые способны трансформировать не только природные органические компоненты, но и большое количество ксенобиотиков (Ghiorse, Wilson, 1988; Kolbel-Boelke, Anders, Nehrkorn, 1988; Kaiser, Bollag, 1990). Считается, что загрязненные подземные воды содержат адаптировавшиеся микробные популяции, способные к трансформации загрязняющих веществ в окислительно-восстановительных условиях. Существенным фактором является наличие акцепторов электронов (агентов окисления) в достаточном количестве (Criddle, McCarty, Elliott et al., 1986; Edwards, Grbic-Galic, 1992; Elmen, Pan, Leung et al., 1997; Lovley, 1997; Caldwell, Tanner, Suflita, 1999; Robertson, Bowman, Franzmann et al., 2001; Kleikemper, Schroth, Sigler et al., 2002). Таким образом, наличие активной микрофлоры в поземных водах обеспечивает процессы их самоочищения. Однако естественное самоочищение природных объектов, например от нефтяного загрязнения, является длительным процессом, продолжающимся от одного до нескольких десятилетий.

Начиная с 70-х гг. XX в. ведется активный поиск способов интенсификации биологической деградации углеводородов в природной среде. Имеются два принципиальных подхода к решению этой проблемы: стимуляция естественной нефтеокисляющей микрофлоры путем создания оптимальных условий для ее развития и введение в загрязненную экосистему активных углеводородокисляющих микроорганизмов наряду с добавками солей азота и фосфора. В некоторых ситуациях введение бактериальных нефтеокисляющих препаратов не только оправданно, но и совершенно необходимо. Например, в северных районах, где теплый период года непродолжителен, процессы биодеградации не успевают развернуться в полной мере. В таком случае повышение численности углеводородокисляющих микроорганизмов путем интродукции активных форм, безусловно, является полезным (Коронелли, 1996). Особенно актуально это для нашей страны, расположенной в основном в зоне холодного и умеренного климата. Следует отметить, что интродукция в нефтезагрязненную природную среду автохтонных (т. е. выделенных из этой среды) нефтеокисляющих микроорганизмов не оказывает негативного влияния на естественную экологическую обстановку (Морозов, Николаев, 1978; Квасников, Клюшникова, 1981; Коронелли, 1996).

Биохимическая деструкция нефтепродуктов применяется главным образом для ликвидации поверхностных разливов нефти. Отечественные и зарубежные технологии борьбы с нефтяными загрязнениями подземных вод основаны, как правило, на использовании технических средств (сбор, откачка нефти и т.д.) или различных препаратов, в том числе и микробиологических («Путидойл», «Олеоворин», «Нафтокс», «Uni-rem», «Родер», «Центрин», «Псевдомин», «Деструйл», «Микромицет», «Лидер», «Деворойл» и др.). Борьба с нефтяным загрязнением подземных вод требует особых приемов и технологий, учитывающих особенности гидродинамического режима подземных вод, литологический состав вмещающих пород и характер перераспределения нефти в системе «вода – порода».

риальной обработке (2 об.% трехсуточной культуры консорциума с содержанием клеток $1.0 \cdot 10^8$ КОЕ/мл), и сравнивали с контрольными образцами, не подвергнутыми бактериальной обработке. Натурные испытания проводили на наблюдательных скважинах Полазнинского карстового района, где над грунтовыми водами сформировалась нефтяная линза (рисунок).

Анализ ИК-спектров показал снижение интенсивности пиков ароматических колец (1600 и 875-750 см$^{-1}$), CH_2- и CH_3-групп (2900, 2800, 1470, 1380, 720 см$^{-1}$) и различных C-O связей (1740-1700, 1260, 1090 см$^{-1}$) в контрольных и опытных образцах, которое было отчетливым в опытных образ-

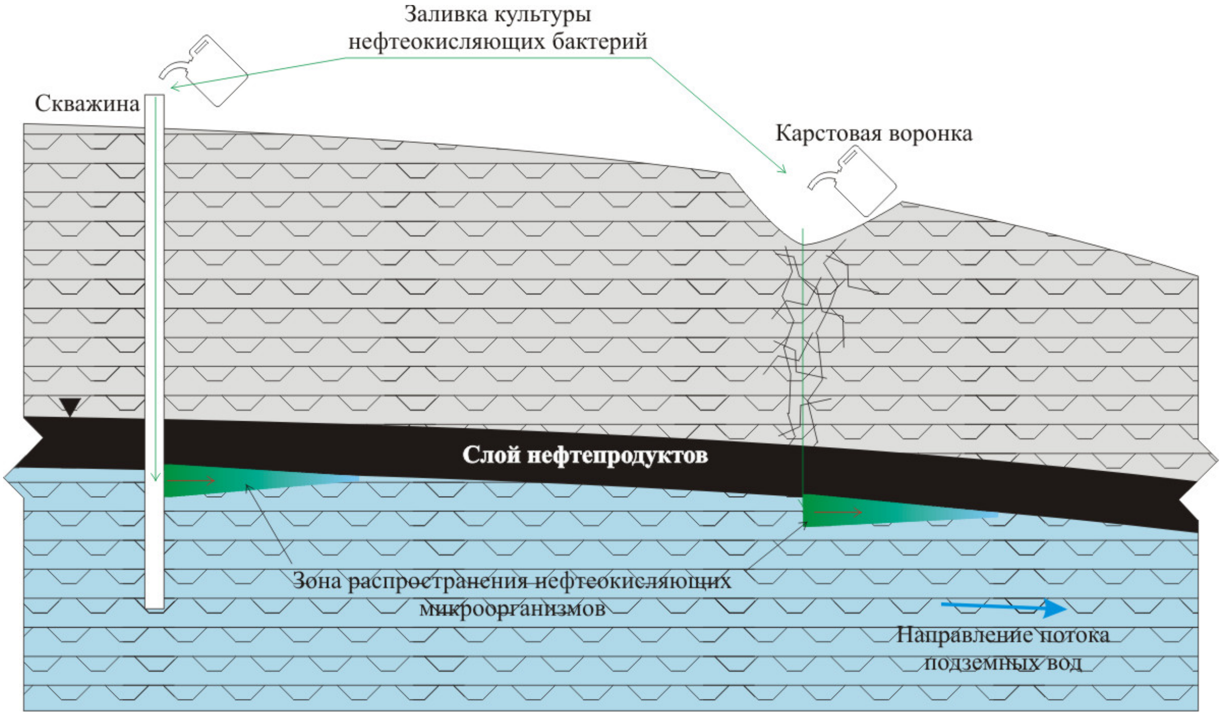


Схема биохимической очистки подземных вод

Для борьбы с загрязнением подземных вод в районе Полазны из почв и подземных вод нефтяного месторождения выделено активное нефтеокисляющее сообщество микроорганизмов, состоящее из двух штаммов бактерий, которые по культурально-морфологическим и физиолого-биохимическим свойствам были отнесены к *Pseudomonas aeruginosa* и *Pseudomonas fluorescens*. Оба штамма бактерий – мезофиллы с границами хорошего роста и высокой активностью при температуре 15–35°С (оптимум 26$\pm$2°С), обладают способностью к денитрификации нитрата. Нефтедеструктирующую активность консорциума микроорганизмов определяли по убыли индивидуальных компонентов нефти, регистрируемой общепринятыми методами газожидкостной хроматографии и ИК-спектрометрии в хлороформенных экстрактах из опытных образцов грунтовых вод Полазнинского нефтяного месторождения, искусственно загрязненных 10 мас.% нефти и подвергнутой бакте-

цах и слабым – в контрольных. В опытных образцах отмечено уменьшение значений спектральных коэффициентов $K(I_{720}/I_{1470})$ и $C_3(D_{720}/D_{1380})$ и увеличение значений спектральных коэффициентов $C_1(D_{1610}/D_{720})$, $C_2(D_{750}/D_{720})$ и $K_1(I_{750}/I_{720})$, свидетельствующие о снижении доли н-парафиновых компонентов. После воздействия бактериального сообщества содержание н-алканов ($\Sigma n\text{-}C_{12\text{-}34}$) в нефти снизилось в 4.2 раза по сравнению с контролем за счет деструкции, главным образом, низко- и среднемолекулярных углеводородов, что не зависело от того, имели углеводороды четное или нечетное число атомов углерода. При этом наблюдалось значительное изменение в соотношении между н-алканами и нафтеновыми углеводородами, а также н-алканами и изопреновыми углеводородами. По данным ИКС и ГЖХ, содержание н-алкильных структур под действием микроорганизмов снизилось примерно в 4 раза. В то же время в контрольных образцах снижение содержания данных компонентов за счет действия физико-химических факторов не превышало 20%. В результате деятельности микроорганизмов в составе отдельных классов углеводородов нефти также произошли значительные изменения.

Таким образом, исследования показали, что выделенное микробное сообщество способно использовать углеводороды нефти для поддержания своей жизнедеятельности и, следовательно, может быть использовано для интродукции в нефтезагрязненные подземные воды Полазнинского нефтяного месторождения с целью их биологической очистки. Данный консорциум может быть применен для очистки не только подземных, но и поверхностных и сточных вод. Его эффективность будет зависеть от конкретных (геохимических, литологических, гидродинамических) природных условий. Метод может быть использован как самостоятельный, так и как дополнительный к традиционным и повышать при этом эффективность очистки. Особый эффект данной технологии можно ожидать при очистке пород от сорбированных нефтепродуктов в зоне сезонного колебания уровня подземных вод.

Следует отметить, что в подземных водах, загрязненных большими дозами органических веществ, создается восстановительная обстановка, вследствие чего деятельность аэробных окисляющих микроорганизмов становится невозможной. В таких случаях процессы естественного самоочищения идут за счет деятельности факультативно анаэробных и анаэробных микроорганизмов (Criddle, McCarty, Elliott et al., 1986, Lovley, 1997; Robertson, Bowman, Franzmann et al., 2001). Так, в подземных водах, загрязненных нефтью и нефтепродуктами, часто обнаруживают способные к их анаэробному окислению сульфатвосстанавливающие бактерии (Coates, Woodward, Allen et al., 1997; Kropp, Davidova, Suflita, 2000; Robertson, Bowman, Franzmann et al., 2001; Townsend, Prince, Suflita, 2004). Поэтому ускорение естественного самоочищения таких подземных вод может быть достигнуто активизацией деятельности анаэробного сульфатвосстанавливающего сообщества путем добавления дополнительных легкометаболизируемых микроорганизмами субстратов (например органических кислот или углеводов) (Kaiser, Bollag, 1990). Образующийся в процессе сульфатредукции сероводород будет мигрировать с током подземных вод, окисляться до элементарной серы на окислительном геохимическом барьере и выпадать в осадок. В настоящее время на Полазнинском месторождении авторами ведется разработка методов очистки нефтезагрязненных подземных вод за счет интенсификации деятельности анаэробных микроорганизмов.

Исследования выполнены при поддержке гранта РФФИ №04-05-96039-р2004урал_а

Список литературы

Бузмаков С.А., Костарев С.М. Техногенные изменения компонентов природной среды в нефтедобывающих районах Пермской области. Пермь, 2003. 171 с.

Горбунова К.А., Максимович Н.Г. Техногенное воздействие на закарстованные территории Пермской области. // География и природные ресурсы. 1991. № 3. С. 42–46.

Квасников Е.И., Клюшникова Т.М. Микроорганизмы – деструкторы нефти в водных бассейнах. Киев: Наукова думка, 1981. 132 с.

Коронелли Т.В. Принципы и методы интенсификации биологического разрушения углеводородов в окружающей среде // Прикл. биохим. и микробиол. 1996. Т. 32, № 6. С. 579–585.

Максимович Н.Г., Казакевич С.В. Геоэкологические особенности Полазнинского месторождения нефти // Геология и полезные ископаемые Западного Урала: Материалы регион. науч.-практ. конф. Пермь, 2004. С. 277–280.

Морозов Н.В., Николаев В.Н. Влияние условий среды на развитие нефтеразлагающих микроорганизмов // Гидробиол. журн. 1978. Т. 14, № 4. С. 55–59.

Caldwell M.E., Tanner R.S., Suflita J.M. Microbial metabolism of benzene and the oxidation of ferrous iron under anaerobic conditions: Implication for bioremediation // Anaerobe. 1999. Vol. 5. P. 595–603.

Coates J.D., Woodward J., Allen J. et al. Anaerobic degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons and alkanes in petroleum-contaminated marine harbor sediments // Appl. Environ. Microbiol. 1997. Vol 63, iss 9. P. 3589–3593.

Criddle C.S., McCarty P.L., Elliott M.C. et al. Reduction of hexachloroethane to tetrachloroethylene in groundwater // J. Contaminant Hydrol. 1986. Vol. 1. P. 133–142.

Edwards E.A., Grbic-Galic D. Complete mineralization of benzene by aquifer microorganisms under strictly anaerobic conditions // Appl. Environ. Microbiol. 1992. Vol. 58. P. 2663–2666.

Elmen J., Pan W., Leung S.Y. et al. Kinetics of toluene degradation by a nitrate-reducing bacterium isolated from a groundwater aquifer // Biotech. Bioeng. 1997. Vol. 55. P. 82–90.

Ghiorse W.C., Wilson J.T. Microbial ecology of the terrestrial subsurface // Adv. Appl. Microbiol. 1988. Vol. 33. P. 107–172.

Kaiser J.-P., Bollag J.-M. Microbial activity in the terrestrial subsurface // Experientia. 1990. Vol. 46. P. 797–806.

Kleikemper J., Schroth M.H., Sigler W.V. et al. Activity and diversity of sulfate-reducing bacteria in a petroleum hydrocarbon-contaminated aquifer // Appl. Environ. Microbiol. 2002. Vol. 68. P. 1516–1523.

Kolbel-Boelke J., Anders E.-M., Nehrkorn A. Microbial communities in the saturated groundwater environment. II: Diversity of bacterial communities in a pleistocene sand aquifer and their *in vitro* activities // Microb. Ecol. 1988. Vol. 16. P. 31–48.

Kropp K.G., Davidova I.A., Suflita J.M. Anaerobic oxidation of n-dodecane by an addition reaction in a sulfate-reducing bacterial enrichment culture // Appl. Environ. Microbiol. 2000. Vol 66, iss 12. P. 5393–5398.

Lovley D.R. Microbial Fe(III) reduction in subsurface environments // FEMS Microbiol. Rev. 1997. Vol. 20. P. 305–313.

Robertson W.J., Bowman J.P., Franzmann P.D. et al. *Desulfosporosinus meridiei* sp nov., a spore-forming sulfate-reducing bacterium isolated from gasoline-contaminated groundwater // Int. J. Syst. Evolut. Microbiol. 2001. Vol. 51. P. 133–140.

Townsend T.G., Prince R.C., Suflita J.M. Anaerobic biodegradation of alicyclic constituents of gasoline and natural gas condensate by bacteria from an anoxic aquifer // FEMS Microbiol. Ecol. 2004. Vol. 49. P. 129–135.

Поступила в редакцию 20.05.2006

Use of autochtonous microflora for purification of oil polluted ground water

G.N. Maximovich, V.T. Khmurchik

The remediation techniques of oil-polluted environments are observed. Authors tested the biotechnological method based on the usage of autochtonous microflora biopreparation to remediate ground water. The results of the test are discussed.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

Экология. Охрана природы

УДК 574

СУКЦЕССИОННОЕ РАЗВИТИЕ БИОСФЕРЫ

О.С. Сергеева

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Исследована динамика накопления живого и мертвого органического вещества биосферы в ходе ее развития. Расчеты показывают, что в настоящее время постоянно идёт процесс захоронения мортмассы и рост живой биомассы и продукции. Преобладание процессов синтеза над распадом органического вещества позволяет сделать вывод о том, что современная биосфера не достигла динамического равновесия и является развивающейся системой. При этом она обладает огромным потенциальным запасом устойчивости, реализация которого уже происходила в неблагоприятные периоды прошлых эпох.

Введение

Состояние современной биосферы во многих отношениях внушает тревогу за ее будущее. Симптомы дестабилизации, вызванные вмешательством человека в ход естественных глобальных процессов, являются предметом обсуждения не только экологов, но и политиков, привлекают внимание широкой общественности. Научных работ, посвященных этим проблемам, огромное количество, но мнения в отношении масштаба и последствий этого вмешательства существенно расходятся. Однако от того, насколько точно составлены эти прогнозы, зависит разработка стратегии устойчивого развития и политика государств. Уже сегодня необходимо предсказывать возможные негативные явления, чтобы избежать непоправимых последствий. К сожалению, не всегда можно определить насколько естественными являются причины вымирания видов и изменения природных экосистем.

Данная работа посвящена исследованию развития биосферы как глобальной экосистемы, выяснению особенностей ее сукцессионного развития в связи с ее масштабностью и длительным ходом эволюции. Мы исходим из идеи, что биосфера, как и всякая экологическая система, подчиняется законам сукцессионного развития, но при этом может иметь ряд особенностей.

Известно, что любая экологическая система должна проходить определенные стадии развития: от пионерной, через промежуточные (сериальные), до климаксной. Климакс – это высшая, кульминационная ступень развития экосистемы. В климаксной стадии развития наиболее полно реализуются все механизмы поддержания внутреннего равновесия, это наиболее устойчивое состояние экосистемы. Для каждой стадии сукцессии характерны своя динамика изменения биомассы, продуктивности, передачи и накопления энергии и веществ, специфическое видовое разнообразие. На какой стадии экологической сукцессии находится современная биосфера: на стадии климакса или только приближается к нему? Насколько совершенны механизмы регуляции ее устойчивости? Биосфера является единственной известной нам глобальной экосистемой, поэтому сравнивать ее не с чем. А это значит, что исследовать ход ее сукцессионного развития можно только аналитически. Необходимо проанализировать ряд параметров, характерных для климаксной стадии развития. Наиболее показательными в этом отношении являются параметры биомассы, продуктивности и энергетики, круговоротов важнейших биогенных элементов (Одум, 1986).

В данном исследовании мы коснемся только одной важнейшей характеристики – динамики изменения биомассы биосферы. Стабилизация роста биомассы – это один из значимых признаков приближения экосистемы к климаксной, завершающей стадии развития. Для зрелой экосистемы характерна также максимальная валовая первичная продуктивность. При этом становятся также максимальными затраты на дыхание и поддержание жизнедеятельности организмов. Практически вся фиксированная энергия тратится на функционирование системы и поддержание ее стабильности и устойчивости. В итоге отношение производства продукции к затратам в зрелой экосистеме приближается к единице, то есть наблюдается равновесие синтеза и разложения. В целом же система, несмотря на высокую жизненную активность, остается неизменной и стабильной. Отметим, что для растущих экосистем характерно превышение синтеза над разложением, т. е. рост биомассы и продукции. В деградирующих системах, наоборот, идет снижение биомассы и процессы разложения преобладают над процессами биосинтеза.

Исследование массы, продуктивности и энергетики биосферы – задача многогранная и очень сложная. Продолжается или завершился рост живого вещества на планете в настоящее время? Вопрос достаточно сложный для современной науки. Как будет показано ниже, даже примерные результаты расчетов массы живых организмов суши и океана для современной биосферы существенно расходятся у разных исследователей, а рассчитать эти показатели для прошлых эпох вообще проблематично. Но, тем не менее, используя в качестве исходных материалов литературные данные, мы попытались исследовать три важнейших процесса, отражающих соотношение синтеза и разложения в биосфере:

динамику концентрации кислорода в атмосфере;

динамику захоронения мертвого органического вещества;

динамику изменения массы живого вещества планеты.

Накопление свободного кислорода в атмосфере

Свободный кислород выделяется в атмосферу зелеными растениями-автотрофами как побочный продукт реакций органического синтеза. Одновременно с этим кислород расходуется на процессы дыхания живых организмов и разложения мертвого органического вещества. В зрелой экосистеме эти процессы уравновешены, а значит, концентрация свободного кислорода в окружающей среде остается постоянной. Традиционно считается, что практически вся масса чистого кислорода на Земле образовалась в результате фотосинтеза. Это хорошо согласуется с гипотезой фотосинтетического происхождения кислородной атмосферы, подробно описанной П. Клаудом и А. Джибором (1972), а также М. Руттеном (1973). Появление первых автотрофных организмов в архее привело к «всплеску» жизни в биосфере, к новому витку биологической эволюции. В результате роста фитомассы происходило постепенное накопление свободного кислорода, который не успевал расходоваться на биологическое окисление. Накопление кислорода в атмосфере примерно до 0.01 от современной концентрации (точка Пастера) позволило фитопланктону заселить поверхностные воды океана, а при достижении 0.1 современного уровня O_2 образовался озоновый экран, что дало возможность живым организмам осваивать сушу. Все эти процессы были связаны с интенсивным ростом биомассы и продуктивности биосферы, а значит, с закономерным сукцессионным развитием. Возрастание концентрации кислорода продолжалось вплоть до появления атмосферы, близкой по составу к современной. Теоретически можно было бы предположить, что стабилизация концентрации кислорода в атмосфере должна свидетельствовать о прекращении роста органической массы, о наступлении равновесия между процессами биосинтеза и дыхания и, следовательно, достижении биосферой стадии климакса. Но именно здесь мы сталкиваемся с рядом спорных моментов.

В первую очередь неясным остается вопрос о времени появления атмосферы, близкой по составу к современной. Мнения известных ученых на этот счет существенно расходятся. Наиболее распространенной оказалась гипотеза о том, что атмосфера близкая по составу к современной, сформировалась около 400 млн лет назад (Руттен, 1973; Одум, 1986 и др.). Затем появилось предположение, что содержание O_2 в атмосфере достигло современного уровня примерно 20 млн. лет назад, то есть к концу неогена (Клауд, Джибор, 1972). К такому же выводу пришел А.М. Алпатьев (1983), подтверждая это данными о существенном росте количества фитомассы вплоть до четвертичного периода.

Одновременно с этим были выдвинуты альтернативные гипотезы о том, что атмосфера, близкая по составу к современной, появилась гораздо раньше. Так, по мнению Г.А. Заварзина (1984), существенную роль в формировании кислородной атмосферы сыграли уже фототрофные прокариоты, способствуя ее формированию с начала фанерозоя, т. е. до появления высших растений. При этом некоторые авторы считают, что значительную роль в формировании кислородной атмосферы на ранних этапах играли также фотохимические реакции, ведущие к диссоциации паров воды и диссипации водорода в космическое пространство (Заварзин, 1984, 2004; Евстафьев, Буслов, 2005). Интенсивное протекание этого процесса в тот период, возможно, было обусловлено сильным ультрафиолетовым излучением Солнца.

Нельзя не упомянуть также гипотезу В.И. Бгатова (1985) о том, что на протяжении истории биосферы существовало два источника кислорода – фотосинтетический и эндогенный (магма). Автор утверждает, что выделение свободного кислорода возможно при подводных извержениях базальтового материала в рифтовых зонах океана, так как в этом случае кислые дымы в воде диссоциируют, растворяясь, и не вступают в окислительные реакции. При насыщении вод кислородом начинается выделение его в атмосферу, что особенно интенсивно происходит в результате выхода холодных глубинных вод на прогреваемую поверхность. Таким образом, до появления фотосинтеза происходило накопление эндогенного (глубинного) кислорода в океане, который поступал в праатмосферу. Фотосинтетический кислород появился только в позднем докембрии. При этом В.И. Бгатов приходит к выводу, что на протяжении всех геологических эпох состав атмосферы был в общих чертах таким же, что и ныне.

По-видимому, такой разброс мнений по вопросу о содержании кислорода в атмосфере в истории Земли связан с тем, что круговорот кислорода до сих пор до конца не изучен. Кроме того, имеется ряд данных о том, что содержание кислорода в атмосфере в различные эпохи подвергалось значительным колебаниям (Клауд, Джибор, 1972; Алпатьев, 1983; Бгатов, 1985 и др.). Предполагаются различные причины. Это, во-первых, могло быть изменение площадей океана и суши в периоды трансгрессий и регрессий, приводившее, в свою очередь, к изменению соотношения фотосинтетической активности фитопланктона и наземной растительности. Во-вторых, содержание кислорода в атмосфере могло зависеть от периодических колебаний температурного режима планеты. В более жаркие периоды межледниковья происходило снижение растворимости кислорода в океане, что приводило к дополнительному выбросу его в атмосферу. В-третьих, в периоды многочисленных вулканических извержений кислород на суше мог расходоваться на окисление газовых выбросов.

Не следует забывать также о том, что свободный кислород частично расходуется на процессы выветривания горных пород. Возможно, что между процессом окислительного выветривания и интенсивностью фотосинтеза существует отлаженный механизм – «избыточный» кислород поглощается корой выветривания. Окисление коры выветривания всегда связано с эпохами относительного усиления продуцирования свободного кислорода. Как показывают расчеты, в современной атмосфере относительное постоянство массы свободного кислорода поддерживается замедлением окислительных процессов в литосфере, что подтверждается формированием ныне недоокисленной зоны литосферы (Алпатьев, 1983).

Приведенные выше рассуждения позволяют сделать вывод о том, что постоянство содержания кислорода в атмосфере есть совокупный результат действия биогенных и абиогенных процессов. По-видимому, в круговороте кислорода кроме биологической регуляции существенную роль играют также окислительные процессы выветривания горных пород, а также, возможно, эндогенные процессы поступления кислорода в океан. Поэтому постоянство концентрации кислорода в атмосфере последних геологических эпох не дает основания делать выводы о постоянстве биомассы живого вещества. А это значит, что концентрация свободного кислорода в атмосфере не может служить достоверным показателем соотношения процессов биосинтеза и разложения органического вещества в биосфере.

Захоронение органического вещества в биосфере

О равновесии или неравновесии синтеза и разложения органического вещества в биосфере можно косвенно судить по процессам образования больших долговременных запасов мортмассы. Захоронение органики должно свидетельствовать либо о преобладании синтеза над разложением, либо о деградации всей экосистемы.

Осадочные породы органического происхождения формировались уже в архее, а в протерозое формировались целые нефтеносные горизонты (например, Лено-Тунгусская впадина). Даже в современную эпоху преобладания окислительных процессов в осадочных отложениях ежегодно захороняется не менее 580 млн. т органического углерода (Успенский, 1970). А.М. Алпатьев (1983) считает, что его захороняется гораздо больше – примерно 1,5 млрд. т в год. Разумеется, накопление и разложение органики не может быть равномерным процессом в геологической истории, но этот процесс все время осуществляется. Известно, что на протяжении всей истории биосферы до неогенового периода происходило непрекращающееся формирование угольных или нефтегазоносных месторождений.

Даже для современного периода характерно образование громадных залежей торфа. Так, группа исследователей под руководством С.Я. Трофимова установила, что заболачивание лесных систем умеренной зоны способствует значительному поглощению углекислого газа атмосферы и что в настоящее время этот процесс приобретает глобальный характер (Регуляторная роль…, 2002).

Вряд ли масштабное захоронение органической массы можно считать следствием уменьшения массы живого вещества и деградации биосферы. Если бы на протяжении столь длительного времени преобладали процессы деградации, то уже исчезло бы все живое на планете. Значит, можно сделать вывод о факте «перепроизводства» органического вещества, которое постепенно накапливается в биосфере. Вероятно, мортмасса – это запасы энергии «на черный день». На этот счет мы можем пока выдвигать предположения, а их справедливость подтвердит только естественный ход развития. В настоящее время человек, сжигая органическое топливо, вновь активно вовлекает накопления в глобальный круговорот веществ. Возможно, из-за этого нарушаются механизмы устойчивости биосферы. Но может быть справедливым и другое предположение: вовлечение неактивного органического вещества в активный круговорот способствует возникновению нового витка развития глобальной экосистемы, активизируя и ускоряя этот процесс.

Таким образом, рост мортмассы в биосфере свидетельствует о том, что скорость биосинтеза почти на всем протяжении истории формирования биосферы преобладала над скоростью разложения. Это значит, что дисбаланс глобальной экосистемы

– свидетельство ее развития, так как она еще не достигла полного равновесного состояния.

Динамика изменения массы живого вещества биосферы

В.И. Вернадский сформулировал закон о константности живого вещества биосферы, согласно которому количество его не подвержено заметным колебаниям, по крайней мере, в рамках значительных геологических эпох. При этом он также писал, что «количество живого вещества, по-видимому, является планетарной константой со времени архейской эпохи, т. е. за все дление геологического времени» (Вернадский, 1967, с. 277). Живые организмы, обладая практически неограниченным потенциалом размножения, едва появившись на планете, сразу завоевали огромные пространства. Такое утверждение великого ученого свидетельствует о том, что планетарной миссии живых организмов он придавал огромное значение, указывая на способность живого вещества планеты воздействовать на глобальные круговороты веществ, формировать на ней пригодные для жизни условия, переживать катаклизмы. Значительные колебания биомассы в ходе эволюции могли бы нарушить стабильное состояние системы, вызвать катастрофические последствия. С этим трудно не согласиться, однако современные палеонтологические данные о динамике изменения массы живого вещества не однозначны.

Так, расчеты А.М. Алпатьева (1983) показывают, что нарастание биомассы происходило не только на заре появления жизни, но и от докембрия до палеозоя, особенно с выходом растений на сушу, а затем от палео- до мезо- и кайнозоя с увеличением площади континентов. Например, ежегодная продукция фитомассы от девона до антропогена возросла в 160–190 тысяч раз (Алпатьев, 1983). К таким же выводам приходит еще ряд авторов, приводящих фактический материал о положительном балансе растительной массы и считающих, что земная растительность на планете не достигла состояния климакса (Диви, 1972; Родин, Базилевич, Розов, 1974). По расчетам В.Ф. Левченко (2004), фотосинтетический индекс биосферы за период от девона до неогена возрос в 10-30 раз, что, несомненно, свидетельствует и о росте не только фитомассы, но и продукции органического вещества. Наглядно иллюстрируют это также расчеты С.Я. Трофимова и его коллег (Регуляторная роль…, 2002). На основе моделирования накоплений запасов органики в фитомассе, подстилке и гумусе в ненарушенных лесных экосистемах они установили, что годичная продукция лесов таежного типа за 200 лет (с 1860 по 2100 г.) должна возрасти на 35–43 %, при этом запас самой фитомассы увеличится на 20%. Расчеты проводились с учетом выбросов CO_2 от сжигания топлива, вырубки лесов и эрозии почв.

В целом же в истории биосферы ее биомасса возросла не меньше, чем на порядок, что подтверждают оценки массы ископаемых строматолитов, составлявших основу биосферы 1–2 млрд. лет назад (Добрецов, Колчанов, 2005). Эти данные так же, как и расчеты по захоронению мертвого органического вещества, свидетельствуют о продолжающемся росте и развитии глобальной экосистемы.

Устойчивость биосферы на начальных и промежуточных стадиях сукцессии

На начальных этапах развития экосистем механизмы поддержания устойчивости и стабильности были несовершенны и, как следствие, состояние системы в целом было неустойчиво. Вполне возможно, что ранние примитивные экосистемы в биосфере не раз появлялись и разрушались под действием неблагоприятных факторов. Появление автотрофных организмов в биосфере, безусловно, способствовало совершенствованию механизмов поддержания устойчивости. Длительное существование прокариотной биосферы с участием цианобактерий уже свидетельствует о ее значительной устойчивости (Заварзин, 2005). На этой стадии появляется поток органического вещества в экосистеме, регулируемый по принципу обратной связи между автотрофами и гетеротрофами. Реализуется возможность биогенного накопления необходимых элементов, регуляции внутренней и даже внешней среды.

С этого времени начинается интенсивный рост массы живого органического вещества биосферы, связанный с широким распространением жизни в пространстве. Такая ситуация характерна для ранних стадий экологической сукцессии. Биологическая эволюция способствовала в свою очередь появлению все новых механизмов адаптации живых организмов и завоеванию еще неосвоенных пространств. Можно предположить, что активный рост биомассы и продуктивности живого вещества продолжался вплоть до полного освоения суши. Параллельно совершенствовались механизмы устойчивости глобальной экосистемы.

Для экосистемы, находящейся на промежуточных стадиях развития и не достигшей зрелого состояния, характерны неравновесные процессы. Могли ли неравновесные процессы в биосфере быть причиной ее неустойчивости? Палеонтологическая летопись свидетельствует о чередовании спокойных эпох и периодов дестабилизации. Эволюционные катастрофы отмечались на рубежах 65, 230, 450 и 650 млн. лет назад. Наиболее древний экологический кризис привел к массовому вымиранию многих видов одноклеточных водорослей, на рубеже 450 млн. лет назад исчезло большинство панцирных обитателей океана, на следующем рубеже вымерли многие виды гигантских амфибий. Последнее массовое вымирание было 65 млн. лет назад и коснулось разнообразного мира рептилий. По-видимому, периоды дестабилизации биосферы – явление достаточно обычное в рамках эволюционного времени. Например, 18 тыс. лет назад имела место значительная убыль наземной биомассы во время вюрмского оледенения: в сумме масса наземной биоты, вещества почв и торфяников не превышала половину такого же показателя, характерного для современности (Горшков, 1998). Сохранение жизнеспособности биосферы на протяжении почти 4 млрд. лет говорит о том, что запас устойчивости биосферы достаточно велик! Внешние возмущающие факторы способны вызвать существенные перестройки, изменить эволюцию органического мира и привести к временной дестабилизации биосферы, но до сих пор они не достигали масштабов, достаточных для уничтожения жизни.

Эволюционное развитие экологической системы направлено на усложнение и формирование такой внутренней структуры, которая поддерживает максимальную ее устойчивость, способность к длительному сопротивлению негативным внешним воздействиям, к быстрому восстановлению нарушенных структур за счет дублирования отдельных элементов системы и путей передачи энергии и вещества. Периодическое возмущающее действие аллогенных факторов формирует так называемую циклическую сукцессию в экосистеме (Одум, 1986). Повторяющиеся катастрофические явления вызывают нарушение в таких экосистемах и отбрасывают их назад в процессе развития. Однако в ходе эволюции в них вырабатываются специальные механизмы, направленные на быстрое восстановление утраченных структур. Формирование таких механизмов, конечно, требует определенных затрат. Можно высказать предположение, что необходимость этих затрат стимулирует создание долговременных запасов органического вещества с аккумулированной в нем энергией. В периоды дестабилизации эти запасы используются живыми организмами, расходуются на восстановление нарушенных структур. Возможно, если бы в истории биосферы не было этих неблагоприятных периодов, то современная биосфера достигла бы более высоких ступеней развития. Но только в этом случае система не обладала бы необходимой упругостью и в целом, несмотря на высокую стабильность, была бы хрупкой.

Исследование периодов стабилизациии и дестабилизации биосферы позволяет предложить гипотезу о ее прерывистом сукцессионном развитии. Суть такой гипотезы в том, что развитие глобальной экосистемы состоит из отдельных завершенных экологических сукцессий, каждая из которых приводит к стабильному равновесному состоянию. При изменении внешних условий возможно разрушение сложившейся климаксной экосистемы, уцелевшие элементы которой служат началом последующей новой экологической сукцессии. Эта гипотеза хорошо согласуется с картиной чередования периодов стабильности и бурного развития биосферы как экосистемы. Однако против этой гипотезы имеется существенное возражение: при обычной смене сообществ каждое вновь возникающее сообщество, наследуя некоторые элементы прошлого, не обязательно будет сложнее и прогрессивнее предыдущего. Если условия среды становятся неблагоприятными, то возможно упрощение экосистемы. В истории биосферы после каждой экосистемной перестройки возникает более совершенная, более сложная, более высоко организованная глобальная система. Значит, все стадии сукцессионного развития продолжают друг друга, органически связаны между собой и представляют единый процесс развития, который нельзя рассматривать дискретно. По-видимому, наиболее обоснованной следует считать гипотезу единого циклического сукцессионного развития биосферы.

Устойчивость биосферы на современном этапе

Итак, обобщая все вышеизложенное, можно сделать вывод о том, что состояние динамического равновесия в биосфере на сегодняшний день не достигнуто. Современная биосфера – развивающаяся экосистема. Однако это не означает, что система неустойчива, так как пройденное эволюционное развитие связано с постоянным совершенствованием механизмов устойчивости. Накопление стратегических запасов богатого энергией органического вещества, рост биомассы и продукции – все это свидетельствует о том, что у биосферы сохраняется огромный потенциал развития.

Сегодня, в эпоху глобального экологического кризиса, вызванного вмешательством человека, искажающему воздействию подвергнуты все геосферы, но особенно опасны нарушения функционирования живого вещества. Последствия этого проявляются в неспособности биоты восстановить динамическое равновесие системы под прессом антропогенных факторов. Наглядный пример тому – рост концентрации углекислого газа в атмосфере вследствие сжигания органического топлива и неспособность автотрофов к поглощению его избытка. Более того, биота суши сама начала выбрасывать углерод в атмосферу, увеличивая, а не уменьшая загрязнение окружающей среды (Горшков, 1990). Все это свидетельствует о превышении порога воздействия на биосферу, которое может привести к снижению способности поддерживать устойчивое состояние. Может ли деятельность человека достигнуть масштабов, сопоставимых с катастрофическими для биосферы?

В отношении эволюционной роли человечества мнения экологов расходятся. Период пессимистических взглядов и прогнозов приходится на 70-е гг. прошлого столетия. Ряд новых исследований в области глобальной экологии позволяет заключить, что многие флуктуации в природе обусловлены закономерностями ее нормального функционирования, а не антропогенной деятельностью. Влияние феноменов абиогенного генезиса (например, вулканической деятельности) на функционирование биосферы не только сопоставимо по суммарной величине с антропогенным воздействием, но и превосходит его. В частности, Ю.П. Селиверстов (2000) относит усиление парникового эффекта и разрушение озонового экрана к последствиям вулканической деятельности, образование кислотных дождей он рассматривает как результат вулканической активности и грозовой ионизации атмосферы. Подвергается сомнению «монополия» фотосинтеза на производство кислорода, который может выделяться также при дегазации мантии, в то время как тропические леса, традиционно считавшиеся «легкими планеты», весь произведенный кислород тратят на функционирование собственной системы.

Две сложные, эволюционно развивающиеся системы – «биосфера» и «социум» – неразрывно связаны между собой. Это взаимовлияние неравноценно. Биосфера существовала до появления человека и может существовать после него. В этом отношении социальная система является соподчиненной. В то же время общество оказывает существенное влияние на биоту, нарушает ее равновесие, выступает как внешний фактор дестабилизации. Сегодня всем ясно, что биосфера должна быть в состоянии, пригодном для жизни. Значит, нужно сохранить в первую очередь естественные механизмы поддержания устойчивости глобальной экосистемы. Антропогенная нагрузка на биосферу должна быть разумно ограниченной, учитывающей законы развития экосистем.

Взаимодействие человечества и естественной биоты и дальше будет происходить в рамках дестабилизированной биосферы. Учитывая огромную инерционность глобальных природных процессов, масштаб и длительность многих дестабилизирующих антропогенных изменений на суше и в Мировом океане, необходимо выработать научно обоснованную стратегию развития человечества и направлений его хозяйственной деятельности. В истории биосферы уже было немало периодов неустойчивого состояния, поэтому можно предположить, что современная дестабилизация биосферы, вызываемая антропогенной деятельностью, носит лишь природно-временной характер и не отражается на ее глобальном развитии. Анализ прошлых эпох показывает, что дестабилизированная биосфера, даже длительное время находящаяся в таком состоянии, не утрачивает своих экологических функций. Находясь в постоянном развитии, живое вещество обладает огромным потенциалом к сопротивлению, меняет действие процессов в неживой природе. Это свойство живого вещества может и должен использовать человек для решения проблем экологического кризиса.

Заключение

Как и всякая экосистема, биосфера изменяется согласно законам сукцессионного развития. Пройдя ряд начальных и промежуточных стадий экологической сукцессии, она достигла определенного совершенства в формировании механизмов поддержания динамического равновесия и устойчивости состояния.

Анализ показал, что концентрация свободного кислорода в атмосфере на протяжении геологических периодов не может быть показателем интенсивности процессов синтеза. Это объясняется тем, что в регуляции круговорота кислорода существенную роль играет не только живое вещество, но эндогенные процессы. В то же время захоронение органического вещества на протяжении всей эволюции, а также рост живой массы и продукции свидетельствуют о том, что в биосфере в целом процессы синтеза всегда преобладали над процессами разложения. Это позволяет нам сделать вывод о том, что современная биосфера не достигла динамического равновесия, не является климаксной экосистемой и находится в состоянии сукцессионного развития. Несмотря на это, в современной биосфере действуют механизмы поддержания устойчивости. Огромный потенциальный запас устойчивости уже не раз реализовывался ею в неблагоприятные периоды эволюционного развития.

В современной биосфере человечество является мощным дестабилизирующим фактором. Нарушение круговорота углерода в биосфере свидетельствует о развитии негативных процессов во взаимодействии общества и природы. Но пока в биосфере сохраняются механизмы поддержания устойчивого состояния, человечество имеет реальный шанс выхода из глобального экологического кризиса. При этом вторжение в тончайшие внутренние механизмы функционирования биосферы недопустимо, так как их надежность, проверенная миллионами лет существования, является гарантом сохранения ее устойчивого состояния.

Список литературы

Алпатьев А.М. Развитие, преобразование и охрана природной среды. Л.: Наука, 1983. 240 с.

Бгатов В.И. История кислорода земной атмосферы. М.: Недра, 1985. 87 с.

Вернадский В.И. Биосфера. Избранные труды по биогеохимии. М.: Мысль, 1967. 374 с.

Горшков В.Г. Энергетика биосферы и устойчивость состояния окружающей среды. Итоги науки и техники ВИНИТИ. Сер. Теор. и общ. вопросы географии. М:, 1990. Т. 7. 238 с.

Горшков С.П. Концептуальные основы геоэкологии. Смоленск: Изд-во Смоленск. гум. ун-та, 1998. 472 с.

Диви Э. Круговорот минеральных веществ // Биосфера. М., 1972. С. 120–138.

Добрецов Н.Л., Колчанов Н.А. О ранних стадиях зарождения и эволюции жизни // Междунар. рабочее совещ. «Происхождение и эволюция биосферы»: Тез. докл. Новосибирск, 2005. С. 7–9.

Евстафьев В.К., Буслов М.М. Возможный абиогенный путь появления кислорода в атмосфере Земли // Междунар. рабочее совещ. «Происхождение и эволюция биосферы»: Тез. докл. Новосибирск, 2005. С. 128–129.

Заварзин Г. А. Бактерии и состав атмосферы. М.: Наука, 1984. 199 с.

Заварзин Г.А. Микробы держат небо // Наука из первых рук. 2004. № 1. С. 21–28.

Заварзин Г.А. Становление биосферы. // Междунар. рабочее совещ. «Происхождение и эволюция биосферы»: Тез. докл. Новосибирск, 2005. 11–12.

Клауд П., Джибор А. Круговорот кислорода // Биосфера. М.: Мир, 1972. С. 73–90.

Левченко В.Ф. Эволюция биосферы до и после появления человека. СПб.: Наука, 2004. 166 с.

Одум. Ю. Экология: В 2-х т. М.: Мир, 1986. Т.2. 376 с.

Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем / Отв. ред. Г.В. Добровольский. М.: Наука, 2002. 364 с.

Родин Л. Е., Базилевич Н.И., Розов Н.Н. Биологическая продуктивность растительности земной суши и океана и факторы ее определяющие // Человек и среда его обитания. Л., 1974. С. 160–175.

Руттен М. Происхождение жизни (естественным путем). М.: Мир, 1973. 411 с.

Селиверстов Ю.П. Причины и роль изменчивости глобально-региональных систем // География и окружающая среда. М.: ГЕОС, 2000. С. 10–22.

Успенский В.А. Введение в геохимию нефти. Л.: Недра, 1970. 310 с.

Поступила в редакцию 14.04.2006

Ecological succession of biosphere

O.S. Sergeeva

Biosphere is a global ecosystem, which develops according to the laws of ecological succession. The balance of synthesis and destruction is the most important ecosystem developmental quotient. The analysis of literature data makes it possible to come to conclusion that the mass of living material has been increasing throughout the evolution of biosphere. All the above-mentioned facts make it possible to come to conclusion that the growth and development of the global ecosystem continues. Perhaps, the current destabilization of the biosphere has a naturally temporary character. However, we know that in the evolution of biosphere there was a good few periods of destabilization caused by external factors. The examination of past periods shows that the destabilized biosphere does not lose its functions.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
2007 Биология Вып. 5 (10)

УДК 581.5:632.122.2+631.466.1

ВЛИЯНИЕ НЕФТЯНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПОЧВЫ НА РАСТЕНИЯ

А.В. Назаров

Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, 614081, Пермь, ул. Голева, 13
Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Систематизированы литературные данные о воздействии нефтяного загрязнения почвы на растения. Рассмотрены основные механизмы влияния загрязненной почвы. Обсуждена роль микроорганизмов в проявлении фитотоксических свойств нефтезагрязненной почвы.

В настоящее время нефть является одним из основных загрязнителей окружающей среды. Опасность данного загрязнителя, прежде всего, связана с высокой чувствительностью к нему высших растений, притом, что они занимают ключевое положение практически во всех наземных экосистемах, определяя существование и состав остальных биологических компонентов биогеоценозов (Красильников, 1958; Работнов, 1978; Работнов, 1978; Бигон и др., 1989; Звягинцев и др., 1992; 1993). Кроме того, негативное влияние нефтяного загрязнения на растения снижает эффективность их использования при фиторекультивации нефтезагрязненных почв.

Основными факторами отрицательного воздействия нефтяного загрязнения почвы на биологические объекты, которые обычно отмечаются в литературе, являются токсическое действие углеводородов нефти и изменение физико-химических свойств почвы (Гузев и др., 1989; Халимов и др., 1996). Влияние нефтяного загрязнения на физико-химические свойства почвы связано, главным образом, с обволакиванием нефтью почвенных частиц в связи, с чем происходит сильное увеличение гидрофобности почвы, она утрачивает способность впитывать и удерживать воду, происходит вытеснение воздуха из почвенных пор, и, в конечном итоге, нарушается водный и воздушный режимы почвы (Трофимов и др., 2000). В ряде работ (Оборин и др., 1988; Гузев и др., 1989; Халимов и др., 1996) показано, что рост гидрофобности и другие изменения физических свойств почвы обусловлены тяжелыми фракциями, а прямой токсической эффект нефтезагрязненной почвы определяется легкими фракциями углеводородов нефти. Легкие фракции сравнительно легко и быстро разрушаются или мигрируют из почвы, и при сильном загрязнении основную роль в негативном влиянии играют трудноразложимые тяжелые фракции (Гузев и др., 1989; Халимов и др., 1996).

Кроме того, в нефтезагрязненных почвах уменьшается доступность для растений элементов минерального питания (ЭМП): азота, фосфора, калия, из-за их иммобилизации микроорганизмами под воздействие высокого соотношения углерода/азота, обволакивания нефтью почвенных частиц, которое препятствует миграции подвижных форм ЭМП в раствор, а также вследствие отрицательного влияния нефти на бактерии, участвующих в круговороте азота в почве (Хазиев и др., 1988; Исмаилов, 1988; Xu, Johnson, 1997).

Меньшее внимание уделялось исследованию трансбиотического влияния нефтяного загрязнения почв на растения. В условиях пустынь и полупустынь отмечена массовое поражение растений, произрастающих на почвах с битумами нефти, вредителями, вызывающими галлобразование (Несветайлова,1953; Викторов, 1957; Грищенко,1982). По данным Е.В. Лебедевой с соавторами (1988) в почве под влиянием выбросов нефтехимического завода зарегистрировано повышение численности фитопатогенных микромицетов. При нефтяном загрязнении отмечается увеличение количества почвенных грибов, продуцирующих токсины, которые угнетают и вызывают гибель растений (Киреева и др., 2000; Назаров, 2000; Иларионов и др., 2003).

Как правило, к угнетению и гибели растений приводят даже невысокие концентрации нефти и нефтепродуктов в почве. По некоторым данным полная гибель травянистых растений происходит при объеме утечки 1,1 л/м^2, то есть содержании 0,5% нефти в 15 см слое почвы (McGrath, 1988), а прекращение роста растений наблюдается в обычно при содержании в почве 3500 мг нефти на кг почвы, что составляет 0,35% (Mcgill, 1977). Другой особенностью действия нефтяного загрязнения почвы на растения является его очень большая длительность, из-за медленного самоочищения загрязненных почв. По литературным данным, полученным в разных климатических условиях, период восстановление растительности на почвах при их сильной степени может составлять до 10-20 лет и более (Hunt et al., 1973; Freedman, Hutschinson, 1976; Mcgill, 1977; Шилова, 1977; 1978; Демиденко, Демурджан, 1988; Максименко и др., 1997).

Т. Савкина с соавторами выделили следующие степени влияния нефти на урожайность растений в зависимости от ее концентрации в почве: I. Не большое повреждение почвы при дозе нефти в 0,1-0,25 кг/м^2 земли, снижение урожая в течение двух лет, при этом оно не превышает 25%. II. Среднее повреждение 0,25-0,5 кг/м^2 – вызывает исключение почвы из производственного цикла до одного года, снижение урожая примерно на 50% продолжается в течение следующих пяти-шести лет. Полного восстановления почва достигает, по всей вероятности, через десять-двенадцать лет. III. Сильное повреждение 0,5-1,0 кг/м^2 исключение почвы из производственного цикла до трех лет. Полного восстановления почва достигает по всей вероятности через пятнадцать лет. IV. Очень сильное повреждение – более чем 1,0 кг/м^2 земли, полное исключение почвы из производственного цикла до пяти-десяти лет, в зависимости от количества нефти содержащейся в почве.

Однако существуют экосистемы, где нефтяное загрязнение оказывает слабое негативное воздействие или влияет даже положительным образом на растения. В условиях пустынь и полупустынь на богатых битумами почвах, находящихся над зонами глубинных разломов нефтеносных территорий, часто отмечается стимулирование растений. Они имеют ярко-зеленый цвет в течение всего вегетативного сезона, в то время как вне этих зон растительный покров выгорает к началу июня, высота растений в 2-3 раза выше, чем на незагрязненных участках, соответственно выше и продуктивность растительных сообществ (Грищенко, 1982). В условиях пустыни Кувейта ряд видов растений были устойчивы к почвенному загрязнению сырой нефтью в дозе до 10% (Radwan et al., 1995). Предлагается даже использовать нефть, нефтепродукты (мазут, битумные смеси и др.), шламовые отходы в качестве противоэрозионных средств для закрепления песков и для улучшения их зарастания растениями в зоне пустынь и полупустынь (Леонтьев, Ким, 1973; Подгорнов, 1984; Свинцов, 1984; Кокшарова, 1986; Эшмуратов, Мирзажанов, 1989; Бабаев и др., 1988; Данилин, Сабиров, 1986). Слабо реагирует на загрязнение нефтью гидрофитная и водная растительность. Многие водные и гидрофитные видов растений устойчивы к влиянию нефти до концентрации 10 г/л воды, при этом нефть в концентрации 1 г/л обладает стимулирующим эффектом (Морозов, Петров, 1972). Нефть оказывает относительно слабое и кратковременное действие в естественных и лабораторных условиях на обычные для заболачиваемой зоны морских прибрежий (маршей) виды растений *Spartina alterniflora* и *S. patens* даже в высоких дозах, до 8-32 л/м^2 (DeLaune et al. 1979; Smith et al., 1984; Lin, Mendelssohn, 1996).

Нужно заметить, что нефть не редко оказывает также стимулирующее действие на растения и не только в пустынных, водных и болотных биоценозах. В экспериментах И.И. Шиловой (1988) при внесении в почву нефти в дозе 2,4 л/м^2 всходили и росли только единичные растения овсяницы луговой и костра безостого, но при этом наблюдалось увеличение их массы в десятки раз, по сравнению с массой отдельного растения, выращенного на не загрязненной почве. К стимулирующему действию нефти на растения также можно отнести повторное цветение у видов, нормально цветущих один раз в сезон (Несветайлова, 1953; Грищенко, 1982). Предполагается, что здесь могут иметь место следующие факторы (Шилова, 1988): действие стимуляторов роста растений, содержащихся в нефтях; улучшение питания растений за счет разложения нефтяных органических веществ; уменьшение конкуренции между растениями из-за изреживания травостоя под воздействием нефти.

В целом на нефтезагрязненых почвах у растений отмечаются следующие физиономические и фенологические отклонения от нормы (Грищенко, 1982): 1) появление гигантских и карликовых форм; 2) нарушение нормальных пропорций во внешнем облике растений; 3) возникновение наростов, наплывов, утолщений, придающих отдельным экземплярам уродливый облик; 4) нарушение нормального ритма развития (повторное цветение видов, нормально цветущих один раз в сезон); 5) сильная поврежденность растений вредителями. На клеточном и физиологическом уровне воздействие углеводородов нефти на растения проявляется в нарушении структуры хлоропластов и фотосинтеза (Веселовский, Вишевцев, 1988; Pikovski et al., 1998). Углеводороды повреждают мембраны хлоропластов, митохондрий (Буадзе, 1988), мембраны клеток корня (Gilfillan et al., 1989). Растения, растущие при нефтяном загрязнении почвы, содержат значительно большее количество веществ со стресспротективными свойствами – антоцианов, аскорбиновой кислоты, рибофлавина, чем без загрязнения (Чупахина, Масленников, 2004).

Устойчивость растений к нефтяному загрязнению сильно зависит от их стадии развития и их биомассы. Так, негативное влияние нефти на подрост сосны высотой до 75 см проявляется при дозе 5 л/м^2, а высотой 110-130 см – при дозе 10 л/м^2 (Невзоров, 1976). Наиболее чувствительны к токсическому воздействию нефтепродуктов растения, находящиеся на ранних стадиях развития (Mcgill, 1977; Казанцева, 1994), а устойчивы многолетние взрослые растения, так как у них происходит отрастание новых органов из спящих почек, после гибели части растений после загрязнения (Baker, 1971; Hunt et al.,1971; Wein, Bliss, 1973; Burk, 1977). Поэтому нефтезагрязненные участки заселяют, прежде всего, виды растений способные к вегетативному размножению, при котором образуются уже вполне развитые растения мало чувствительные к нефти в почве (Назаров и др., 2000). Это доказывает и то, что большинство видов растений, которые указываются как наиболее толерантные к нефтяному загрязнению, а также как пионерные растения нефтезагрязненных почв (Шуйцев, 1982; Шилова, 1977; 1978; 1988; Максименко и др., 1997) способны к быстрому вегетативному размножению. Растения, высаженные рассадой и корневищами, обнаруживают большую устойчивость к нефтяному загрязнению почвы, снижение их общей биомассы при загрязнении у данных растений по сравнению с растениями, посаженными в чистую почву на порядок меньше, чем у растений, посеянными семенами (Назаров и др., 2005). Таким образом, данным способом посадки удается получить большую биомассу растений на нефтезагрязненной почве, чем при высеве растений семенами. Часто пионерными растениями нефтезагрязненных почв в связи с их повышенной толерантностью являются деревья и кустарники, мхи, напротив, показывают повышенную чувствительность к нефтяному загрязнению (Шилова, 1977; 1978; Максименко и др., 1997; Гашева и др., 1990). В работе Д.Б. Робсон с соавторами (2004) было показано, что растения, при прорастании в нефтезагрязненной почве имеющие крупные семена были менее чувствительны к нефтяному загрязнению почвы, чем обладающие мелкими семенами. Так если у видов растений с массой семян 1,0-9,9 мг нефтяное загрязнение приводило к снижению биомассы растений на 25%, то у растений с массой менее 0,1 мг – на 95%.

В литературе отмечены противоречивые сведения по влиянию нефтяного загрязнения на лишайниковый покров. По одним источникам лишайники являются одной из наиболее чувствительных к нефти групп организмов (Hunt et al.,1971; Fridman, Hatschinson, 1976; Шилова, 1977; 1978), по другим – лишайники могут даже доминировать в растительных сообществах при нефтезагрязнении почвы (Atlas et al., 1976; Максименко и др., 1997). Подобного рода противоречия не редко встречаются в литературе и по другим вопросам влияния на растения нефтяного загрязнения. Например, по данным Н.А. Киреевой с соавторами (2001а) у звездчатки средней (*Stellaria media*) была отмечена повышенная толерантность к нефтяному загрязнению почвы, в наших исследованиях (Назаров и др., 2000) данный вид был одним из наиболее чувствительных к содержанию нефти в почве.

Противоречивые результаты были получены и по влиянию нефти на прорастание семян растений. В ряде работ нефть оказывала сильное отрицательное воздействие (таб. 1). В отдельных работах отмечено отсутствие воздействия нефтяного загрязнения на прорастание семян (Blankenchip, Larson, 1978). Как правило, в полевых условиях нефтяное загрязнение почвы действует негативно на прорастание сильнее (Невзоров, 1976; Шилова, 1988), чем в лабораторных (Халимов и др., 1996; Киреева и др., 2001а; 2001b; Аниськина, 2006). Данное отрицательное влияние объясняется не только токсичностью нефти, но и приобретением почвы гидрофобных свойств (Невзоров, 1976; Шилова, 1988), кроме того, углеводороды нефти, сорбируясь на поверхности семян, препятствуют поступлению в них воды. Это подтверждается тем, что семена, пролежавшие в почве три месяца и даже перезимовавшие в ней, не теряли своей жизнеспособности (Невзоров, 1976).

По нашим данным всхожесть семян растений в нефтезагрязненной почве определяется, в основном, доступностью для них воды и кислорода, а не токсичностью нефти (Назаров, 2004). Семена клевера лугового (*Trifolium pratense*) замоченные в воде течение суток и высаженные на поверхность почвы нормально прорастали до концентрации нефти в почве 30%. Выше этой дозы нефть не сорбировалась почвенными частицами, при этом растения всходили через пленку нефти на поверхности почвы, отдельные растения в эксперименте появлялись даже при загрязнении 40 %, когда толщина нефтяной пленки достигала 3 мм. Отрицательное влияние нефтяного загрязнения на сухие и замоченные семена, помещенные в толщу загрязненной почвы, проявлялось при дозах нефти выше 5%. Полное отсутствие прорастания в этих случаях отмечалось при 30-35%. Снижение всхожести у сухих семян, посаженных на поверхность почвы, наблюдалось при концентрациях выше 10%, полное ингибирование прорастания – при 35%. Угнетение и гибель растений на нефтезагрязненной почве во всех вариантах отмечались через 10-15 дней после их прорастания, до этих сроков никаких видимых признаков угнетения растений отмечено не было.

Таким образом, не смотря на относительно широкое распространение метода оценки токсичности нефтезагрязненной почвы по всхожести в ней семян растений (Панозишвили, Чубинидзе, 1987; Петухов и др., 2000; Banks et al., 2003), этот метод не дает корректного представления о токсичности почвы, так как прорастание семян в данном случае сильно зависит от доступности для них воды и кислорода.

Массовая гибель молодых растений через некоторое время после их прорастания в нефтезагрязненной почве, отмеченная в нашем эксперименте, также наблюдалась многими авторами (Демиденко и др., 1983; Веселовский, Вишевцев, 1988; Шилова, 1988; Максименко и др., 1997; Аниськина, 2006). Этот эффект не связан с ухудшением физических свойств нефтезагрязненной почвы, так как он отмечается и при внесении в почву с нефтью композитных смесей, восстанавливающих промывной и воздушный режим почвы (Демиденко и др., 1983). Другим объяснением может быть медленное проникновение в растения углеводородов нефти, которые в конечном итоге вызывают его угнетение и гибель. Однако массовая гибель проростков происходит как в только что загрязненной почве, так и в почве через несколько лет после загрязнения (Шилова, 1988; Максименко и др., 1997). Период острого токсического действия при нефтяном загрязнении не так длителен, так как он обусловлен легкими фракциями углеводородов, которые относительно быстро выветриваются и разрушаются (Гузев и др., 1989). Кроме того, как уже было сказано, в некоторых случаях нефтяное загрязнение оказывает слабое негативное воздействие или влияет на растения даже положительным образом, что слабо согласуется с представлением о высокой фитотоксичности углеводородов нефти.

Таблица 1

Влияние нефтяного загрязнения почвы на прорастание в ней семян

Вид растения	1	2	Примечание	Литературный источник
Pinus sylvestris		4 л/м^2 (2%)*	Отсутствие прорастания семян в течение 5 лет	Невзоров, 1976
Avena sativa	5%	10%		Демиденко и др., 1983
Bromus inermis; Festuca pratensis	2,4 л/м^2 (1%)*	22 л/м^2 (10%)*		Шилова, 1988
Lepidium sativum	80 мл/кг (6,4%)	400 мл/кг (32%)*		Халимов и др., 1996
A. sativa; Hordeum vulgare; Secale cereale	1%	5%-7%		Петухов и др., 2000
A. sativa;Echinochloa crusgalli; Hordeum distichon; L. sativum; Melilotus officinalis; Panicum miliaceum; S. cereale; Stellaria media; Triticum aestivum; Zea mays	1-2%		10-15% нефти в почве снижало всхожесть по сравнению с незагрязненной почвой от 1,5 до 5 раз	Киреева и др., 2001; 2001
Arabidopsis thaliana	15%		Семена высаживались в почву, концентрация менее 7,5% в большинстве случаев имела стимулирующее действие, при 15% всхожесть снижалась в 1,2 раза	Аниськина, 2006
A. thaliana	1,1%	4,5%	Семена высаживались в песок, концентрация 0,6% и менее имела стимулирующее действие	Аниськина, 2006

Примечание. 1 - минимальная использованная концентрация нефти, вызвавшая отрицательный эффект; 2 – концентрация нефти, вызывавшая полное ингибирование прорастания семян; * - ориентировочный пересчет в процентное содержание нефти выполненный автором статьи

Существующие противоречия сглаживает гипотеза о микробном происхождении в нефтезагрязненной почве фитотоксинов. Т.Г. Мирчинк (1988) на основании данных о росте численности микромицетов в загрязненных тяжелыми металлами, нефтью и пестицидами почвах предположила, что повышение токсичности загрязненных почв для растений в данных случаях может быть обусловлено действием микотоксинов. Эксперименты с обработкой семян и проростков растений средами, на которых культивировались микромицеты, выделенные из загрязненной и не загрязненной нефтью почв, показали повышение при загрязнении численности грибов способных к продукции фитотоксинов (Киреева и др., 2000). При этом, например, культуральная жидкость *Penicillium variabile* – типичного микромицета при нефтяном загрязнении и не выделенного из незагрязненной почвы угнетала рост корней пшеницы (*T. aestivum*) на 100%, кресс-салата (*L. sativum*) – на 88%, кукурузы (*Z. mays*) – на 82%. В экспериментах данных авторов также наблюдалась неоднозначность действия микотоксинов на растения, зависящее от вида растения. Культуральная жидкость *Aspergillus* *terreus,* доминировавшего в загрязненной почве, ингибировала рост корней проростков пшеницы (*T. aestivum*) на 100%, кресс-салата кресс-салата (*L. sativum*) – на 21%, но стимулировала рост корней кукурузы (*Z. mays*) и ржи (*S. cereale)* на 108% и 38% соответственно. Таким образом, возможно, что нефть положительно влияет на растения также и через изменение микробного сообщества при загрязнении почвы.

Опыты, проведенные по выращиванию растений нефтезагрязненной почве в стерильных условиях, показали сильную зависимость выживаемости растений при загрязнении от почвенной микрофлоры (Назаров, 2000; Иларионов и др., 2003). В нестерильных условиях при концентрации нефти в почве 30% через месяц после посадки происходила гибель всех растений клевера лугового, в стерильных условиях их выживаемость снижалась по сравнению с незагрязненной почвой в 1,2 раза, при инокуляции почвы накопительной культурой бактерий она также уменьшалась в 1,4 раза, при внесении в почву накопительной культуры грибов, состоявших из представителей родов *Mucor* и *Aspergillus* наблюдалась отмирание всех растений. Накопительные культуры микроорганизмов были выделены из прикорневой зоны (ризосферы) 10 суточных проростков растений, выращенных на почве с внесенной нефтью в дозе 30%.

С ростом концентрации нефти также как и в почве без растений в ризосфере и на поверхности корней растений (ризоплане) происходит увеличение численности сапротрофных микромицетов, однако в зоне ризосферы и ризопланы это повышение более значительно (Назаров, 2000; Иларионов и др., 2003). При высоких уровнях загрязнения, доза нефти 10-30%, численность микромицетов в ризосфере и ризоплане 14 суточных проростков костра безостого (*Bromus inermis*) была на один порядок выше, чем в почве без растений, а у клевера лугового (*T. pratense*) в большинстве случаев на 2 порядка. При этом если в ризосфере и ризоплане растений, выросших на чистой почве, сапротрофные микромицеты составляли десятые доли процента от общей численности микроорганизмов, то с повышением концентрации загрязнения в почве их доля повышалась, при дозе нефти 20% и 30% их доля составляла до нескольких десятков процентов. Соответственно фитотоксические свойства ризосферной почвы при нефтезагрязнении были выражены сильнее, чем у почвы без растений. Всхожесть семян клевера лугового в вытяжках из нефтезагрязненной почвы без растений была ниже, чем в незагрязненной в 1,2-1,5 раза. Слабо от нее отличалась всхожесть клевера в вытяжках из ризосферной почвы 14 суточных проростков костра безостого, выращенных при загрязнении нефтью, однако в вытяжках из ризосферы 14 суточных проростков клевера лугового она была ниже до 4,2 раза, при 30% внесенной нефти. Коэффициент корреляции между всхожестью семян и численностью грибов в почве, из которой была сделана вытяжка, составлял -0,8. Также было установлено (Назаров и др., 2004), что обработка растений на нефтезагрязненной почве противогрибковыми микробными и химическими препаратами до 10 раз повышает их выживаемость и биомассу.

Увеличение численности сапротрофных микромицетов в прикорневой зоне растений при нефтяном загрязнении почв может быть вызвано усилением отмирания корней и корневых клеток у растений из-за негативного воздействия нефти, нарушением защиты растений от гидролитического действия сапротрофов или сочетание этих факторов. Нужно отметить, что на корнях растений, произрастающих на незагрязненной почве в нормальных условиях, сапротрофные микромицеты не являются доминирующей группой микроорганизмов; их доля в ризосферной зоне резко повышается, когда растение находится на последней стадии своего развития, при отмирании корней (Красильников, 1958; Кожевин, 1989). В некоторых случаях в почве без нефти также отмечается рост численности токсинообразующих микромицетов в прикорневой зоне (при бесконтрольном использовании минеральных удобрений, внесении органического вещества в почву, длительном выращивании монокультуры растений на протяжении нескольких лет), что также приводит к угнетению растений, снижению их биомассы и урожайности (Возняковская, 1976; Берестецкий, Надкеречный, 1978; Мирчинк, 1988). Полученные данные показывают важную роль токсинообразующих микромицетов в проявлении нефтезагрязненной почвой фитотоксических свойств, наибольшее значение при этом имеют микромицеты ассоциированные с растениями.

Таким образом, влияние на растения нефти при загрязнении почвы можно разделить на прямое – это непосредственное токсическое или стимулирующее действие углеводородов и других веществ, содержащихся в нефти и косвенное, и опосредованное, через изменение физико-химических свойств почвы, трансформацию почвенного микробного сообщества. При этом противоречия в данных о воздействии нефти на растения полученных разными авторами говорят наибольшей значимости опосредованного влияния, так как оно в отличие от прямого действия сильно зависит от других экологических факторов и может сильно варьировать в зависимости от окружающих условий.

Работа поддержана грантами РФФИ Урал № 07-04-96016 и РФФИ офи №07-04-976225.

Список литературы

Аниськина М.В. Мутагенный и токсический эффекты у растений *Tradescantia* (clon 02) и *Ara-*

bidopsis thaliana (L.) Heynh., индуцированные нефтью и нефтепродуктами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар., 2006. 20 с.

Бабаев М.Г., Довмат Т.А., Нурыев Б.Н. Вяжущее для закрепления песков // Тез. докл. 5 Всесоюзной научной конференции. М.: 1988. С. 43-45.

Берестецкий О.А., Надкеречный С.П. Содержание грибов-продуцентов фитотоксических веществ в почве при бессменном выращивании и в севообороте // Фитотоксические свойства почвенных микроорганизмов. Л.: ВНИИСХМ, 1978. С. 94-104.

Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология. Особи популяции и сообщества. 2 Т. М.: Мир, 1989.

Буадзе О.А. Ультраструктурные и цитологические основы действия ксенобиотиков на растительные клетки // Биотрансформация ксенобиотиков в растениях. Тбилиси: Менциерба, 1988. С.248-284.

Викторов С.В. Ботанические признаки битуминозности пород и почв на Южном Устьюрте и в северо-восточной Турмении // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1957. Вып. 3. С.181-182.

Веселовский В.А., Вшивцев В.С. Биотестирование загрязнения среды нефтью по реакции фотосинтетического аппарата растений // Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. М.: Наука, 1988, с.99-112.

Возняковская Ю.М. Взаимоотношения растений с микроорганизмами ризосферы и филлосферы // Агрономическая микробиология. Л.: Колос, 1976. С. 144-179.

Гашева М.Н., Гашев Н.С., Соромотин А.В. Состояние растительности как критерий нарушенности лесных биоценозов при нефтяном загрязнении // Экология. 1990. № 2. С. 77-78.

Грищенко О.М. Ботанические аномалии как поисково-разведочный критерий нефтегазоносности // Экология. 1982. № 1. С. 18-22.

Гузев В.С., Левин С.В., Селецкий Г.И. и др. Роль почвенной микробиоты в рекультивации нефтезагрязненных почв // Микроорганизмы и охрана почв. М.: Изд-во МГУ, 1989. С.121-150.

Данилин А.Л.; Сабиров М.К. Методы создания кустарниковых пастбищ на подвижных песках Узбекской ССР // Тр. Среднеазиатского НИИ лесного хозяйства. 1986. Т. 24. С. 42-45.

Демиденко А.Я., Демурджан В.М., Шеянова А.Д. Изучение питательного режима почв, загрязненных нефтью // Агрохимия. 1983. № 9. С. 100-103.

Демиденко А.Я., Демурджан В.М. Пути восстановления нефтезагрязненных почв черноземной зоны Украины // Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. М.: Наука, 1988. С.197-206.

Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Бабьева И.П. и др. Роль микроорганизмов в биогеоценотических функциях почв // Почвоведение. 1992. № 6. С. 63-77.

Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Лысак Л.В. Растения как центры формирования бактериальных сообществ // Журнал общей биологии. 1993. Т. 54. № 2. С. 183-199.

Иларионов С.А., Назаров А.В., Калачникова И.Г. Роль микромицетов в фитотоксичности нефтезагрязненных почв // Экология. № 5. 2003. С. 341-346.

Исмаилов Н.М. Микробиология и ферментативная активность нефтезагрязненных почв // Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. М.: Наука, 1988. С. 42-56.

Казанцева М.Н. Влияние нефтяного загрязнения на таежные фитоценозы Среднего Приобья: Автореф. дис…. канд. биол. наук. Екатеринбург, 1994. 26 с.

Киреева Н.А., Галимзянова А.М., Мифтахова А.М. Микромицеты почв, загрязненных нефтью, и их фитотоксичность // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34. Вып. 1. С. 36-41.

Киреева Н.А., Мифтахова А.М., Кузяхметов Г.Г. Рост и развитие сорных растений в условиях техногенного загрязнения почвы // Вестник Башкирского университета. 2001a. № 1. С. 32-34.

Киреева Н.А., Мифтахова А.М., Кузяхметов Г.Г. Влияние загрязнения нефтью на фитотоксичность серой лесной почвы // Агрохимия. 2001b. № 5. С. 64-69.

Кожевин П.А. Микробные популяции в природе. М.: Изд.-во МГУ, 1989. 175 с.

Кокшарова Н.Е. Методы создания защитных насаждений на донных отложениях побережья Арала // Тр. Среднеазиатского НИИ лесного хозяйства. 1986. Т. 24. С. 65-74.

Красильников Н.А. Микроорганизмы почвы и высшие растения. М., 1958. 462 с.

Лебедева Е.В., Каневская И.Г., Трилесник Г.И. Влияние нефтехимических загрязнений на микромицеты почвы // Вестник ЛГУ. Сер. 3. 1988. № 4. С. 31-35.

Леонтьев А.А., Ким В.И. Новые методы закрепления и облесения песков // Защитное лесоразведение на песчанных территориях Средней Азии. Вып. XV. Ташкент: СредазНИИЛ, 1973. С. 43-48.

Максименко О.Е., Червяков Н. А., Каркишко Т.И., и др. Динамика восстановления растительности антропогенно нарушенного сфагнового болота на территории нефтепромысла в Среднем Приобье // Экология. 1997. № 4. С. 243-247.

Мирчинк Т.Г. Почвенная микрология. М.: Изд-во МГУ, 1988. 220 с.

Морозов Н.В., Петров Г.Н. Опыты по самоочищению воды от нефти в присутствии водной растительности. // Теория и практика биологического самоочищения загрязненных вод. М.: Наука, 1972. С. 53-59.

Назаров А.В. Микробно-растительное взаимодействие при нефтяном загрязнении дерново-подзолистых почв Пермского Предуралья: Автореф. дис…. канд. биол. наук. Пермь, 2000. 24 с.

Назаров А.В., Иларионов С.А., Азизова Э.А. Формирование растительности на экспериментальных загрязненных площадках // Вестник Пермского университета. 2000. Вып. 2. С. 80-84.

Назаров А.В., Иларионов С.А., Сергеев В.А. и др. Способ фиторекультивации нефтезагрязненных почв. Патент РФ № 2225086 С1. 2004.

Назаров А.В., Иларионов С.А., Калачникова И.Г. Способ повышения биомассы и выживаемости растений на нефтезагрязненной почве. Патент РФ № 2249933 С2. 2005.

Невзоров В.М. О вредном воздействии нефти на почву // Известия вузов. Лесной журнал. 1976. № 2. С. 164-165.

Несветайлова Н.Г. О растительности битуминозных грунтов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1953. Вып. 6. С. 55-62.

Оборин А.А., Калачникова И.Г., Масливец Т.А. и др. Биологическая рекультивация нефтезагрязненных земель в условиях таежной зоны // Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. М.: Наука, 1988. С.140-159.

Панозишвили К.П., Чубинидзе Н.Д. Использование углеводородокисляющих бактерий для рекультивации почвы, загрязненной нефтью // Бюл. ВНИИ с.-х. микробиологии. 1987. Т. 46. С. 28-30.

Петухов В.Н., Фомченков В.М., Чугунов В.А. и др. Биотестирование почвы и воды, загрязненных нефтью и нефтепродуктами, с помощью растений // Прикладная биохимия и микробиология. 2000. Т. 36, № 6. С.652-655.

Подгорнов А.С. Закрепление подвижных песков химическими способами // Природные условия и ресурсы пустынь СССР, их рациональное использование. М.: 1984. С. 402-406.

Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд.-во МГУ, 1978. 383 с.

Свинцов И.П. Особенности фитомелиорации подвижных песков с применением вяжущих веществ // Природные условия и ресурсы пустынь СССР, их рациональное использование. М.: 1984. С. 422-428.

Савкина Т., Боярский З., Стжыщ З. Повреждения почвы, вызванные загрязнением нефти // Матер. симп. по вопросам рекультивации нарушенных промышленностью территорий. Лейпциг. 1970. Ч. 1. С. 199-205.

Трофимов С.Я., Аммосова Я.М., Орлов Д.С. и др. Влияние нефти на почвенный покров и проблема создания нормативной базы по влиянию нефтезагрязнения на почвы // Вестник МГУ. Сер.17. 2000. № 2. С. 30-34.

Хазиев Ф.Х., Тишкина Е.И., Киреева Н.А. и др. Влияние нефтяного загрязнения на некоторые компоненты экосистемы // Агрохимия. 1988. № 2. С. 56-61.

Халимов Э.Н., Левин С.В., Гузев В.С. Экологические и микробиологические аспекты повреждающего действия нефти на свойства почвы // Вестник МГУ. Сер. 17. 1996. №. 2. С. 59-64.

Чупахина Г.Н., Масленников П.В. Адаптация растений к нефтяному стрессу // Экология. 2004. № 5. С. 330-335.

Шилова И.И. Первичные сукцессии растительности на техногенных песчаных обнажениях в нефтегазодобывающих районах Среднего Приобья // Экология. 1977. № 6. С. 5-15.

Шилова И.И. Влияние загрязнения нефтью на формирование растительности в условиях техногенных песков нефтегазодобывающих районов Среднего Приобья // Растения и промышленная среда. Свердловск. 1978. Вып. 5. С.44-52.

Шилова И.И. Биологическая рекультивация нефтезагрязненных земель в условиях таежной зоны // Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. М.: Наука, 1988. С. 159-168.

Шуйцев Ю.К. Деградация и восстановление растительных сообществ тайги в сфере влияния нефтедобычи // Добыча полезных ископаемых и геохимия природных экосистем. М.: Наука, 1982. С. 70-81.

Эшмуратов Б.Х.; Мирзажанов К.М. Определение оптимальных доз противодефляционных химических препаратов // Тр. СоюзНИХИ. 1989. Т. 62. С. 62-66.

Atlas R.M., Schofield E.A., Morelli F.A. et al. Effects of petroleum pollutants on Arctic microbial populations // Environ. Pollut. 1976. Vol. 10. № 1. P. 35-43.

Baker J.M. Seasonal effects of oil pollution on salt marsh vegetation // Oikos. 1971. Vol. 22. № 1. P. 106-110.

Banks M.K., Schwab P., Liu B. et al. The Effect of Plants on the Degradation and Toxicity of Petroleum Contaminants in Soil: A Field Assessment // Advances in Biochemical Engineering // Biotechnology. 2003. Vol. 78. P. 75-96.

Blankenship D.W., Larson R.A. Plant growth inhibition by the water extract of a crude oil // Water, Air and Soil Pollut. 1978. Vol. 10. № 4. P. 471-472.

Burk C.J. A four year analysis of vegetation, following an oil spill in a freshwater marsh // J. Appl. Ecol. 1977. Vol. 14. № 2. P. 515-522.

DeLaune R.D., Patrick J.W.H., Buresh R.J. Effect of crude oil on a Louisiana *Spartina alterniflora* salt marsh // Environ. Pollut. 1979. Vol. 20. № 1. P. 21-31.

Freedman W., Hutchinson T.C. Physical and biological effects of experimental crude oil spills on Low Arctic tundra in the vicinity of Tuktoyaktuk, N.W.T. Canada // Canad. J. Bot. 1976. Vol. 54, № 19. P. 2219-2230.

Gilfillan E.S., Page D.S., Bass A.E. et al. Use of Na/K ratios in leaf tissues to determine effects of petroleum on salt exclusion in marine halophytes // Marine Pollut. Bull. 1989. № 6. Vol. 20. P. 272-276.

Hunt P.G., Ricard W.E., Denece F.J. Terrestrial oil spills in Alaska: Environmental effects and recovery // Proc. of joint conf. on precention and control of oil spills. Washington: 1973. P. 733-740.

Lin Q., Mendelssohn I.A. A comparative investigation of the effects of South Louisiana Crude oil on the vegetation of fresh, brackish, and salt marshes // Marine Pollut. Bull. 1996. № 2. Vol. 32. P. 202-209.

McGill W.B. Soil restoration following oil spills--A review // J. Can. Petrol. Technol. 1977. Vol. 16. № 2. P. 56-64.

McGrath D. Oil spillage on grassland effects on grass and soil // Farm Food Res. 1988. Vol. 19. № 5. P. 28-29.

Pikovskii Y., Oborin A., Veselovskii V. et al. Polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) and photosynthetic activity of perennial cereals as markers of soil remediation after petroleum hydrocarbons pollution (field experience) // Proc. of the 42-nd OHOLO Conf. Novel Approarches for Bioremediation of Organic Pollution. Eliat, 1998. P. 22.

Radwan S., Sorkhoh N., El-Nemr I. Oil biodegradation around roots // Nature. 1995. Vol. 376. № 27. P. 302.

Robson D.B., Germida J.J., Farrell R.E. et al. Hydrocarbon tolerance correlates withseed mass and relative growth rate // Bioremediation J. 2004. Vol. 8. № 3-4. P. 185-199.

Smith C.J., DeLaune R.D., Patrick J.W.H. et al. Impact of dispersed and undispersed oil entering a Gulf Coast salt marsh // Environ. Toxicol. Chem. 1984. Vol. 3. P. 609-616.

Wein R., Bliss L.C. Experimental crude oil spills on Arctic plant communities // J. Appl. Ecol. 1973. Vol. 10. № 3. P. 671-682.

Xu J.G. Johnson R.L. Nitrogen dynamics in soils with different hydrocarbon contents planted to barley and field pea // Can. J. Soil. Sci. 1997. Vol. 77. P. 453–458.

Поступила в редакцию 30.03.2006

The effect of oil pollution of soil on plants

A.V. Nazarov

Effects of oil polluted soil on the plants has been reviewed. Basic mechanisms of influence polluted soil are considered. Action of microorganisms on the increase phytotoxic properties polluted soil is discussed.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

УДК 591.524.11

СТРУКТУРА ДОННЫХ СООБЩЕСТВ РЕКИ МУЛЯНКИ И ОЦЕНКА ЕЁ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ

М. С. Алексевнина, Е. В. Преснова

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Приведены данные по видовому составу зообентоса р. Мулянки, дан анализ количественного развития бентофауны, выявлен характер изменений донных сообществ реки от истока до устья. Рассчитаны индексы загрязнения, свидетельствующие о нарушении речных экосистем в местах интенсивного антропогенного воздействия.

Введение

Для контроля качества воды малых рек широко используются гидробиологические методы, которые позволяют установить интегральное воздействие загрязнителей на экосистему. Наиболее достоверную оценку качества воды можно получить при изучении зообентоса водотоков (Макрушин, 1974; Алимов, Балушкина, Умнов, 1996).

Наблюдения за состоянием донных сообществ р. Мулянки от истока до устья проведены впервые. Подобные исследования вносят большой вклад в решение практических задач, связанных с биологическим контролем за качеством воды.

Объект и методы исследования

Объект исследования – река Мулянка, которая является левым притоком Камы. Её верхнее течение находится на территории Пермского района, среднее и нижнее, а также устьевая часть – в Индустриальном районе г. Перми.

Мулянка – равнинная река, длина её 52 км, площадь водосбора – 467 км^2. Река принимает 35 притоков, наиболее крупными являются Пыж и Рыж (Комлев, Черных, 1984). Бассейн р. Мулянки претерпел значительные изменения в результате хозяйственной деятельности (вырубка лесов, распашка земель и др.). Естественные условия характерны только для верхнего течения реки, а за 16.5 км до устья они полностью нарушены – многочисленными трубами, мостами, переездами, теплотрассой. Химический состав воды в р. Мулянке и её притоках обусловлен воздействием промышленных предприятий г. Перми, объектов нефтеперерабатывающей промышленности и коммунально-бытовых стоков.

На реке отмечается неблагоприятный кислородный режим. Химическое потребление кислорода (ХПК) составляет 40–70 мгO_2/л при норме 30 мгO_2/л; биохимическое потребление кислорода (БПК$_5$) – 5,15 – 7,08 мгO_2/л при норме – 5 мгO_2/л (Двинских, Китаев, 2005).

В среднем течении р. Мулянки в районе впадения р. Пыж ПДК по нефтепродуктам превышена в 49.4 раза. В приустьевом участке установлены превышения ПДК по азоту аммония в 1.3 раза, азоту нитритов в 2.5 раза, нефтепродуктам в 2 раза. Высокое содержание нефтепродуктов в р. Мулянке отмечено ниже впадения р. Пыж и составляет 2.47 мг/л при их фоновой концентрации в районе д. Субботино 0.2 мг/л. Таким образом, средний и особенно нижний участки реки оказываются наиболее загрязненными (Состояние и охрана…, 2003).

В результате антропогенного воздействия произошли значительные изменения в характере грунта реки. Если раньше преобладающим типом донных отложений являлись чистые пески (с кварцем и даже яшмой), то в настоящее время дно реки значительно заилено, увеличилась зарастаемость Мулянки, особенно в нижнем течении. По берегам много мусора и техногенных отходов.

Гидробиологический материал собирали на 8 разрезах реки, которые располагались в верхнем (3), среднем (2) и нижнем (3) течении. Сбор бентоса осуществляли с июня по октябрь 2003 г. За вегетационный сезон собрано и обработано 32 бентосные пробы. Для сбора зообентоса использовали гидробиологический скребок. Анализ материала проведен по общепринятой методике (Методика, 1975).

В сборе и обработке материала большое участие принимала студентка Н.П. Побережник.

Результаты исследований

В результате исследований в донной фауне р. Мулянки зарегистрировано 75 видов животных: *Oligochaeta* (10 видов), *Hirudinea* (2 вида), *Gastropoda* (4 вида), *Bivalvia* (2 вида), *Insecta* (55 видов).

Кольчатые черви встречаются по всему течению р. Мулянки. Из олигохет разнообразно представлено семейство *Tubificidae*. В верхнем течении реки фауна кольчатых червей богаче. Кроме широко распространенных в реке тубифицид и наидид, здесь обнаружены люмбрикулиды и люмбрициды, а также два вида пиявок (табл. 1).

Таблица 1

Таксономический состав донной фауны реки Мулянка

Таксон	Течение			Устьевой участок
	верхнее	среднее	нижнее	
Класс Oligochaeta				
Сем. *Naididae*				
Stylaria lacustris L.	-	-	++	-
Nais simplex (Pig.)	+	-	-	+
Сем.*Tubificidae*				
Tubifex tubifex (Mull)	+++	+++	++	+
Tubifex newaensis Mich.	++	-	-	-
Spirosperma ferox Eisen	+	-	-	-
Limnodrilus udekemianus Clap.	+	+	-	-
L. hoffmeisteri Clap.	-	-	+	-
Potamothrix hammoniensis (Mich.)	-	++	++	-
Сем.*Tubificidae juv.*	++++	++	+++	+++
Сем. *Lumbriculidae*				
Lumbriculus variegatus (Mull)	+	-	-	-
Сем. *Lumbricidae*				
Eiseniella tetraerda (Sav.)	+	-	-	-
Класс Hirudinea				
Glossiphonia complanata L.	++	-	-	+
Erpobdella octoculata (L.)	++	+	+	-
Класс Gastropoda				
Lymnaea auricularia L.	+	+	-	-
L. stagnalis (L.)	+	-	-	+
L. lagotis (Schr)	++	+	+	-
Cincinna piscinalis (Mueller)	+	+	-	+
Сем. *Planorbidae juv.*	-	-	-	+
Класс Bivalvia				
Dreissena polymorpha (Pal)	-	-	-	+
Sphaerium corneum (L.)	+++	+	-	-
Класс Insecta				
О. Ephemeroptera				
Сем. *Baetidae*				
Baetis rodani (Pic)	++	-	-	-
B. vernus (Curt)	+	-	-	-
Cloeon dipterum (Lin)	+	-	-	-
Сем. *Heptageniidae*	+	-	-	-
Сем. *Ephemeridae*				
Ephemera vulgata (Lin)	+	++	+	-
О. Plecoptera				
Сем.*Perlodidae*				
Isoperla sp.	+++	-	-	-
О. Hemiptera				
Notonecta glauca (Lin)	+	-	-	-
О. Coleoptera				
сем. *Dytiscidae*	+++	++	+	-
О. Trichoptera				
Сем.*Hydropsychidae*				
Hydropsyche angustipennis (Curt)	++	-	-	-
Сем. *Limnephilidae*				
Limnephilus flavicornis (Fab.)	-	-	+	-
Halesus radiatus (Curt)	++	+	-	-
Stenophylax sequax (McL)	+	-	-	-
Сем. *Brachycentridae*				
Brachycentrus subnubilis Curtis	++	+	-	-
Сем. *Molannidae*				
Molanna angustata (Curt)	+	-	-	-

Окончание табл. 1

Таксон	Течение			Устьевой участок
	верхнее	среднее	нижнее	
Сем. *Phryganeidae*				
Phryganea bipunctata (Retz)	+	-	-	-
O. Diptera				
Сем. *Stratiomyidae*	++	-	-	-
Сем. *Sciomyzidae*	+	-	-	-
Сем. *Athericidae*				
Atherix ibis (F.)	+	-	-	-
Сем. *Limoniidae*				
Dicranota bimaculata (Sch.)	++	-	-	-
Limnophila sp.	-	+		
Сем. *Dixidae*	-	+	-	-
Сем. *Simuliidae*	+	-	+	-
Сем. *Chaoboridae*	+	-	-	-
Сем. *Ceratopogonidae*	-	+	-	-
Сем. *Chironomidae*				
Micropsectra junci (Meigen)	+	+	-	-
Tanytarsus lestagei Goetg.	+	-	+	-
Paratanytarsus austriacus K.	-	-	+	-
Reotanytarsus sp.	-	-	-	+
Cladopelma sp.	+	-	-	-
Paratendipes gr. albimanus	++	-	+	-
Microtendipes gr. pedelus	+	+	-	-
Paracladopelma gr. camptolabis	+	-	-	-
Sergentia gr. longiventris	-	-	++	-
Dicrotendipes nervosus (St.)	-	-	++	++
Polypedilum gr. nubeculosum	-	+	+	++
Endochironomus impar (Walk.)	++	-	-	++
Harnischia curtilamellata (Malloch)	-	-	+	-
H. fuscimana Kieff	-	-	+	-
Cryptochironomus gr. defectus	-	+	-	+
Cryptochironomus sp.	-	+	-	-
Stictochironomus histrio (Fab)	++	-	-	-
Chironomus plumosus (L.)	++	-	+	++
Ch. anthracinus (Zet)	-	-	-	+
Ch. annularius (Mg)	+	-	-	-
Pseudodiamesa gr. nivosa	+	-	-	-
Prodiamesa olivacea (Mg.)	+++	+	+	-
Psectrocladius obvius (Walk.)	++	++	-	-
P. barbimanus (Edw.)	++	-	-	-
Brillia modesta (Mg.)	-	+	-	-
Cricotopus gr. algarum	+	-	-	-
Thienemannimyia gr.lentiginosa	+++	+	-	+
Procladius ferrugineus Kieff.	++	+	++	-
P. choreus Meigen	+	+	++	-
Anatopynia plumipes (Fries.)	+	-	-	-
Всего таксонов	**53**	**26**	**21**	**15**

Примечание: – вид не обнаружен; + 1–30 экз/м^2; ++ 31–150 экз/м^2; +++ 151–1000 экз/м^2; ++++ 1001 и более экз/м^2.

Моллюски встречаются в р. Мулянке от истока до устья. Двустворчатые наиболее многочисленны в верхнем течении за счет массового развития *Sphaerium corneum* и в устье реки, где обитает *Dreissena polymorpha*, которая является основным компонентом бентофауны Воткинского водохранилища (Биология …, 1988). Из брюхоногих моллюсков часто встречается *L. lagotis*.

Как и в других реках, в бентосе Мулянки разнообразно представлены насекомые (55 видов, 20 семейств и 6 отрядов) (табл. 1). Наиболее многочисленны в видовом отношении личинки хирономид (31 вид). По всему течению реки в массе встречаются *Prodiamesa olivacea*, *Thienemannimyia gr.lentiginosa* и *Procladius ferrugineus*. Средняя биомасса макрозообентоса р. Мулянка в 2003 г. составила 24.7 г/м^2, при численности – 2.4 тыс. экз/м^2 (табл.2). Большую часть биомассы бентофауны обеспечивают своим развитием личинки амфибийных насекомых (41.3%), 33.6% – моллюски и 25.1% – кольчатые черви.

На протяжении реки структура донных сообществ значительно изменяется от истока до устья. В верхнем течении формируются богатые в видовом отношении (53) и наиболее продуктивные донные сообщества, биомасса зообентоса составляет 57.9

г/м^2 при численности 4.8 тыс.экз/м^2 (табл. 2). Около 40% биомассы обеспечивают своим развитием моллюски, среди которых доминируют *Sphaerium corneum* и *Lymnaea lagotis*. Также широко представлены насекомые, составляющие 38% биомассы всего зообентоса. Преобладающее развитие получают личинки ручейников (*Molanna angustata*) и личинки хирономид (*Prodiamesa olivacea* и *Thienemannimyia gr.lentiginosa*). Наряду с этими группами животных достаточно плотные поселения (1,5 тыс. экз/м^2) образуют олигохеты, среди которых наиболее многочисленны *Tubifex tubifex*.

Таблица 2

Состав и распределение численности (N, экз/м^2) и биомассы (B, г/м^2) зообентоса р. Мулянка в 2003 г.

Таксон	Течение						Средний показатель		Устьевой участок	
	верхнее		среднее		нижнее					
	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
Oligochaeta	1571	2.9	580	1.56	673	1.94	941	2.1	406	0.4
Hirudinea	147	8.6	50	3.6	6	0.003	67	4.1	18	0.07
Gastropoda	99	7.9	30	0.4	6	0.4	45	2.8	31	1.73
Bivalvia	255	16.2	10	0.42	--	--	88	5.5	25	12.1
Insecta, в том числе:	2733	22.3	590	5.8	488	2.5	1270	10.2	597	0.4
O. Coleoptera	416	3.48	80	0.65	18	0.13	168	1.41	--	--
O. Trichoptera	208	10.6	20	0.8	6	0.11	78	3.8	--	--
O. Ephemeroptera	538	0.9	220	3.7	12	0.8	256	1.8	--	--
O. Plecoptera	202	0.1	--	--	--	--	67	0.003	--	--
O. Heteroptera	6	0.1	25	0.05	--	--	10	0.05	--	--
O. Diptera, в т. ч.	1288	7.1	255	0.67	452	1.4	665	3.05	597	0.4
Сем. Chironomidae	1140	4.5	215	0.3	440	1.3	598	2.0	597	0.4
Всего	4806	57.9	1260	11.8	1173	4.82	2413	24.7	1065	14.7

В среднем течении реки биоразнообразие и продуктивность бентофауны значительно снижается. В донных сообществах нами отмечено 26 видов, а биомасса их при численности 1.26 тыс. экз/м^2 составляет 11.8 г/м^2. Около половины её (49%) обеспечивают своим развитием насекомые (табл. 2). Массовыми среди них являются личинки поденок (*Ephemera vulgate*) и личинки хирономид. Большой вклад в биомассу донного сообщества вносят пиявки, главным образом *Erpobdella octoculata*, составляя 30% от общей биомассы зообентоса, и олигохеты, среди которых доминирует *Tubifex tubifex*, причем численность (0.4 тыс. экз/м^2) и биомасса (1.13 г/м^2) его возрастают по сравнению с показателями количественного развития в верхнем участке реки (0.29 тыс. экз/м^2 и 0.39 г/м^2).

В нижнем течении формируются ограниченные в видовом отношении (21 вид) и самые малопродуктивные донные сообщества. Биомасса бентоценозов составила 4.8 г/м^2, при численности 1.2 тыс. экз/м^2(табл. 2). Более 90% биомассы зообентоса обеспечивают своим развитием личинки хирономид (52%) и олигохеты (40%). Остальные группы донных животных встречаются крайне редко, двустворчатые моллюски полностью отсутствуют.

Таким образом, в верхнем течении реки обитают полимиксные донные сообщества, в которых преобладающее развитие получают моллюски и личинки ручейников. Величина индекса видового разнообразия, по Шеннону, оказалась самая высокая - 4.3 бит/экз. Видовое разнообразие бентоценозов в среднем течении реки снижается (индекс Шеннона равен 3.15 бит/экз). Доминирующее положение в них занимают личинки поденок, при этом увеличивается доля олигохет, главным образом тубифицид. В нижнем течении сформировались олигомиксные хирономидно-тубифицидные бентоценозы. Индекс видового разнообразия снижается до 2.8 бит/экз.

Устьевой участок реки нами выделен как своеобразный биотоп, являющийся по существу заливом Воткинского водохранилища. Здесь сформировалось монодоминантное донное сообщество, в котором моллюск *Dreissena polymorpha* составляет 82% биомассы зообентоса (14.7 г/м^2). Происходит значительное обеднение фауны насекомых, нами отмечено только 8 таксонов комаров-звонцов. Из других групп животных достаточно плотные поселения создают олигохеты, представленные молодью тубифицид (табл. 2).

Очевидно, изменение структуры донных сообществ р. Мулянки связано как со сменой основных характеристик реки: скорости течения, расхода воды, аккумуляцией взвеси, так и характером распространения загрязнений. С продвижением от истока к устью происходит ухудшение качества воды, что отражается на видовом составе и структуре донных сообществ.

Донные животные и их сообщества благодаря особенностям их экологии могут служить хорошим показателем изменений внешней среды, в том числе и антропогенного характера. Поскольку у большинства представителей донной фауны продолжительность жизненного цикла превышает несколько месяцев, а иногда и лет, то их сообщества, по сути, аккумулируют изменения условий жизни в течение достаточно длительного периода времени. Поэтому при биологическом анализе вод важно учитывать состояние донных сообществ (Финогенова, Алимов, 1976).

В основу биологического анализа качества воды положены данные о таксономическом составе бентоценозов, соотношении отдельных таксонов в них и представленности видов-индикаторов. Достоинство методов биологического анализа воды заключается, во-первых, в систематическом накоплении объективных биологических данных, характеризующих состояние экосистем природных вод. Во-вторых, структура бентических сообществ не только отражает состояние реки в момент исследования, но и дает интегральное представление об условиях, существующих длительное время.

Таблица 3

Показатели качества воды р. Мулянки в 2003 г.

Индекс	Течение			Характер изменений
	верхнее	среднее	нижнее	
No/Nb	32.6	46.6	56.5	+*
Bn/Bo	8.48	3.66	1.29	-
St	2.34	2.73	3.12	+
Kch	1.45	0.65	4.8	+
BI	8	6	5	-

* "+" – показатели индекса увеличиваются при загрязнении; "-" – показатели индекса уменьшаются при загрязнении.

Для оценки качества воды нами выбраны следующие показатели: биотический индекс Вудивисса (BI) (Woodiwiss, 1964), индекс Гуднайта-Уитлея (No/Nb) (Goodnight, Whitley, 1961), индекс соотношения численности подсемейств хирономид (Kch) (Балушкина, 1976), индекс сапротоксобности (St) (Яковлев, 1988), индекс Кинга и Балла (Bn/Bo) (King Ball, 1964). Значения их для разных участков реки приведены в табл. 3, и, как видно из таблицы, с продвижением от верхнего участка к нижнему величины индексов Bn/Bo, BI – уменьшаются, а No/Nb, Kch, St – увеличиваются, что свидетельствует о повышении сапробности реки с продвижением вниз по течению, особенно ниже впадения р. Пыж.

Для более достоверной оценки качества воды разработан интегральный показатель (IP), отражающий средние значения индексов в преобразованной форме (Balushkina, Finogenova, 2003). Интегральный показатель максимально учитывает характеристики донного сообщества – наличие видов индикаторов сапротоксобности (St), соотношение индикаторных групп животных более высокого таксономического ранга (No/Nb), степень доминирования различных групп хирономид (Kch) и структуру сообщества в целом (BI). Для расчета IP необходимо провести преобразование отдельных индексов, учитывая тот факт, что с увеличением загрязнения значения индексов St, No/Nb, Kch возрастают, а значения биотического индекса Вудивисса и индекса Кинга и Балла – снижаются. Величины вышеуказанных индексов выражены в условных баллах, а индекс No/Nb – в процентах. Все это затрудняет сравнение результатов оценки по отдельным показателям и делает невозможным получение единого IP. Поэтому А.Ф.Алимов, Е.В. Балушкина, А.А.Умнов (1996) предлагают выразить BI величиной, обратной его значению, и в этом случае показатели индекса по мере возрастания загрязнения будут увеличиваться от 0.1 до 1. Таким образом, значения индекса приобретают ту же направленность, что и остальные три показателя. Поскольку сравнение целых чисел удобнее, показатели St, Kch и 1/BI были выражены в процентах от их максимальных значений (табл. 4).

Таблица 4

Значения преобразованных индексов загрязнения и интегральный показатель оценки качества воды на разных участках р. Мулянки

Течение	Индекс					Класс вод
	No/Nb	St	Kch	BI	IP	
Верхнее	32.6	58.5	12.6	20	30.7	Умеренно загрязненные
Среднее	46.6	68.2	5.6	40	40.1	Умеренно загрязненные
Нижнее	56.5	78.0	41.7	50	56.5	Загрязненные

Рассчитанный нами интегральный показатель (IP) для разных участков р. Мулянки позволяет достаточно аргументированно дать оценку состояния экосистемы реки и определить степень её загрязнения. Согласно полученным результатам верхнее и среднее течение р. Мулянки можно отнести к умеренно загрязненному, а нижнее характеризуется как загрязненное. Следует отметить, что изменения величины интегрального показателя (IP) четко коррелируют с изменениями индексов видового разнообразия Шеннона (H) и индексом Кинга и Балла (Bn/Bo), что свидетельствует о достаточной надежности этих показателей.

Выводы

1. Изменение условий обитания донных животных при хроническом длительном загрязнении р. Мулянки, особенно ниже впадения р. Пыж, приводят к нарушению речной экосистемы. С продвижением от истока к устью происходит качественное и количественное обеднение бентофауны, бентоценозы с преобладанием моллюсков, личи-

нок ручейников и поденок сменяются хирономидно-тубифицидными.

2. Рассчитанный нами интегральный показатель IP позволяет достаточно достоверно определить степень загрязнения водотока и четко классифицировать его. Согласно полученным данным верхнее и среднее течение Мулянки можно характеризовать как в-мезосапробный участок, а нижнее – а-мезосапробный.

3. По результатам исследования донной фауны р. Мулянки, можно утверждать, что "городские" реки, находятся в крайне неустойчивом состоянии. В то же время они сохраняют тот резерв, который при сокращении загрязнений позволит им восстановить естественные экосистемы. Необходимо обратить серьезное внимание на состояние рек, протекающих по территории г. Перми, принять все возможные меры для снижения на них антропогенного стресса.

Список литературы

Алимов А.Ф., Балушкина Е.В., Умнов А.А. Подходы к оценке состояния водных экосистем // Экологическая экспертиза и критерии экологического нормирования (теоретические и прикладные аспекты). СПб., 1996. С. 15–18.

Балушкина Е.В. Хирономиды как индикаторы степени загрязнения воды // Методы биологического анализа пресных вод. Л., 1976. С. 106–118.

Биология Воткинского водохранилища / Под ред. М.С. Алексевниной. Иркутск, 1988. 184 с.

Двинских С.А., Китаев А.Б. Характеристика химического состава и состояния вод малых рек г. Перми // Состояние и охрана окружающей среды Пермской области в 2004 году. Пермь, 2005. С. 59–61.

Комлев А., Черных Е. Реки Пермской области. Пермь, 1984. 214 с.

Макрушин А.В. Биологический анализ качества воды. Л., 1974. 55 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975.

Состояние и охрана окружающей среды Пермской области. Пермь, 2003. 136 с.

Финогенова Н.П., Алимов А.Ф. Оценка степени загрязнения вод по составу донных животных // Методы биологического анализа пресных вод. Л., 1976. С. 95–106.

Яковлев В.А. Оценка качества поверхностных вод Кольского севера по гидробиологическим показателям и данным биоестествознания. Апатиты, 1988. С. 17–25.

Balushkina E.V., Finogenova N. P. Changes in the bentic cjmmuniti structure and assessment of the water quality and the state of the ecosystems of Neva Bay and the eastern Gulf of Finland in 1994-2001 // Proc. Estonian Acad. Sci. Biol.Ecol. 2003. Vol. 52, № 4. P. 365–377.

King D.I., Ball R.C. Aquantitative biologicalmeasure of stream pollution // J. Water Pollution Control Federation. 1964. Vol. 36, № 5. P. 650–653.

Goodnight C. J., Whitley L. S. Oligochaetes as indicators of pollution // Proc.15th Ind. Waste Conf., Pardue Univ. Ext. Ser. 106: 139. 1961.

Woodiwiss F.S. The biological system of stream classification used by the Trent River Authority // Chemistry and Industry. 1964. P. 443–447.

Поступила в редакцию 27.01.2006

The structure of the benthonic fauna in the Muljanka River and the estimation of an ecological conditions

M.S. Aleksevnina, E.V. Presnova

The species structure, diversity and number development of benthonic communities in the Muljanka River are change for the worse under anthropogenic influence. The integration index (IP) was counted and it was showed, that the head stream and the middle stream of the Muljanka River may account to b – mesosaprobic zone, the down stream may account to a – mesosaprobic zone.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
2007 Биология Вып. 5 (10)

УДК 504.73.062:631.41

ТЕХНОГЕННОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ ФОНОВЫХ ТЕРРИТОРИЙ ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ (НА ПРИМЕРЕ ТРОИЦКОГО ЗАКАЗНИКА)

О. З. Еремченко, Л. В. Шушминцева

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

В Троицком заказнике отмечено накопление тяжелых металлов (Co, Mn, Zn, Pb) в поверхностных горизонтах почв, связанное, по-видимому, с воздушным загрязнением территории. Перераспределение воздушных поллютантов в почвенном покрове привело к повышению содержания некоторых тяжелых металлов в солонцовых почвах пониженных равнин. На примере клубники (*Fragaria viridis)* показано приспособление растений к повышенному почвенно-геохимическому фону.

Техногенное поступление тяжелых металлов (ТМ) в воздушную среду имеет глобальный характер. Загрязнение воздуха усиливается и распространяется от населенных и промышленно развитых районов на удаленные, проявляясь даже на фоновых, особо охраняемых природных территориях (Загрязнение воздуха и жизнь растений, 1988). Накопление металлов в почвах представляет опасность для живых организмов, в том числе для растительности. По этой причине необходимо изучение содержания элементов-загрязнителей в экосистемах и прогнозирование возможных последствий дальнейшего антропогенного воздействия.

Цель данной работы – определить состояние Троицкого заказника как особо охраняемой природной территории, выявить наличие загрязнения и характер накопления ТМ в разных компонентах экосистем: почвах и растениях.

Биогеохимический фон заказника определяется в первую очередь химизмом почвообразующих пород. Установлено, что в желто-бурых карбонатных суглинках уровень содержания Ni, Cr, Mn, Cu, Mo выше кларков литосферы, а количество Co, Pb и Zn меньше или равно кларкам (табл. 1).

Наличие металлов в четвертичных суглинках связано с расположением на Урале и в Зауралье месторождений руд и пород, обогащенных тяжелыми металлами. Включение элементов в природную миграцию определяет формирование территорий с повышенным почвенно-биогеохимическим фоном.

Почвы в значительной степени наследуют особенности химического состава почвообразующих пород, однако в результате почвообразования содержание ТМ может существенно измениться. Установлено, что уровень накопления Pb, Zn, Cu в почвах заказника в 4–6 раз выше кларков почв мира (по Виноградову), а Ni, Co, Cr, Mn и Sr в 1.2–3 раза; уровень Mo приближается к кларкам.

Природный уровень содержания ТМ в почвах существенно трансформируется техногенным загрязнением. В Зауралье особую роль в этом процессе играет усиливающееся загрязнение воздушной среды. Широко распространены такие аэральные поллютанты, как свинец, цинк, марганец, которые переносятся на значительные расстояния и аккумулируются в почве и растительности (Челябинская область.., 1995; Комплексный доклад…, 2002). Относительно повышенное содержание в почвах заказника Pb, Zn не связано с химизмом почвообразующих пород, по-видимому, идет привнос этих элементов из атмосферы.

Как известно, поступление техногенных поллютантов из воздуха сопровождается загрязнением поверхностных слоев почв (Елпатьевский, 1991). Было проведено сравнение содержания ТМ в поверхностных слоях черноземов и солонцов и их содержания в материнской породе. Повторность определения содержания 10-кратная, достоверность различий оценена математически.

Материнская порода по сравнению с верхними слоями почв характеризуется достоверно повышенным количеством Cr, в ходе почвообразовательных процессов содержание этого элемента в почвенных горизонтах уменьшается (табл. 2). Отмечено большее накопление в почве остальных элементов (кроме Mo), чем в материнской породе; при этом достоверные различия установлены по Co, Mn, Zn, Pb, Sr.

Таблица 1

Содержание ТМ в почвообразующей породе Троицкого заказника, мг/кг

Объект	Ni	Co	Cr	Mn	Cu	Zn	Pb	Mo	Sr
Почвообразующая порода	84	16	460	1140	86	54	10,4	3,2	116
Кларк по Виноградову	58	18	83	1000	47	83	10	2	-

Таблица 2

Содержание ТМ в луговом солонце, мг/кг

Слой, см	Ni	**Co**	**Cr**	**Mn**	Cu	**Zn**	**Pb**	Mo	**Sr**
0–5	90	25	320	1660	95	253	54	1,89	330
10–15	93	24	310	1630	93	186	48	2,31	350
140–150	84	16	460	1140	86	54	10	3,2	116

Примечание. Жирным шрифтом выделены элементы, по которым различия в содержании ТМ достоверны.

Биогенная аккумуляция микроэлементов в верхних горизонтах характерна для почв, формирующихся на породах с низким уровнем их содержания (пески, выщелоченные каолинитовые породы). Выше указано, что почвообразующие породы и почвы Троицкого заказника достаточно обеспечены этими элементами. Вероятно, накопление ТМ обусловлено не избирательной аккумуляцией растений в ходе почвообразования, а дополнительным их поступлением из воздушной среды.

Солонец характеризуется значительным накоплением цинка, верхний слой гумусового горизонта содержит цинка на 26% больше, чем нижний слой этого горизонта. Ближайшим источником поступления цинка и других ТМ в экосистемы заказника может служить Троицкая ГРЭС. По остальным ТМ не установлено достоверных различий между двумя верхними слоями (0–5 и 10–15 см) солонца.

Существуют механизмы перераспределения воздушных мигрантов в почвенном покрове, связанные с характером рельефа, растительности, наличием геохимических барьеров и др. (Ильин, 1991, Добровольский, 1998, и др.). В Троицкой лесостепи в зависимости от рельефа может идти миграция элементов с последующей аккумуляцией в понижениях. Установлено, что черноземы на гриве содержат меньше ТМ, чем солонцы пониженных равнин (табл. 3). По сравнению с черноземом верхний слой солонца содержит достоверно больше Co (разница составила 23%), Mn (30%), Cu (7%) и Pb (28%). Выше было показано, что этими же элементами в большей степени обогащены верхние горизонты почв, чем материнская порода (табл. 2).

Таблица 3

Содержание элементов в слое 0–5 см солонца лугового и чернозема обыкновенного, мг/кг

Почва	Ni	**Co**	Cr	**Mn**	**Cu**	Zn	**Pb**	Mo	Sr
Солонец	90	25.0	320	1660	95.0	253	54.0	1.9	330
Чернозем	83.3	20.3	344	1278	88.9	220	42.2	1.5	333
t_{05}^{*}	1.0	**2.38**	0.51	**3.09**	**2.09**	1.14	**2.85**	0.2	0.3

Примечание. t_{05}^{*} – критерий Стьюдента опытный, теоретический = 2.1. Жирным шрифтом выделены элементы, по которым различия в содержании ТМ достоверны

При высоком уровне содержания ТМ в окружающей среде экологически важно оценить интенсивность накопления элементов растениями. У растений существуют эффективные механизмы защиты от загрязнителей (Ильин, 1991; Ковалевский, 1991; Шемякина, Шушминцева, 2005). В условиях заказника клубника (*Fragaria viridis* (Duch.) Weston) обитает на луговых солонцах и черноземах. Проведено сравнение содержания ТМ в надземных и подземных органах клубники, произрастающей в различных почвенно-геохимических условиях. Оказалось, что один и тот же вид растений отличается по химическому составу. Надземные органы клубники на солонце содержат достоверно больше Co, Mo, Cr и Mn, чем на черноземе (рис. 1). В корнях Cu и Zn концентрируются клубникой на солонце, однако Cr и Mo интенсивнее накапливаются растением на черноземе (рис. 2).

Из названных элементов техногенными загрязнителями солонцовой почвы являются Co, Cu, Zn, Mn, однако в отношении техногенного и токсичного Pb у клубники на разных почвах не установлено существенных различий. Некоторое количество ТМ задерживается на уровне корней, не поступая в надземные органы, чтобы обеспечить нормальный метаболизм и репродукцию. Это могут быть адсорбционные процессы на эпидерме корней, задержка в вакуолях, экзоцитоз (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Нестерова, 1989).

Повышенное содержание Mo и Cr в клубнике на солонце, возможно, обусловлено повышенной подвижностью этих анионогенных элементов в щелочных почвенных водах солонца.

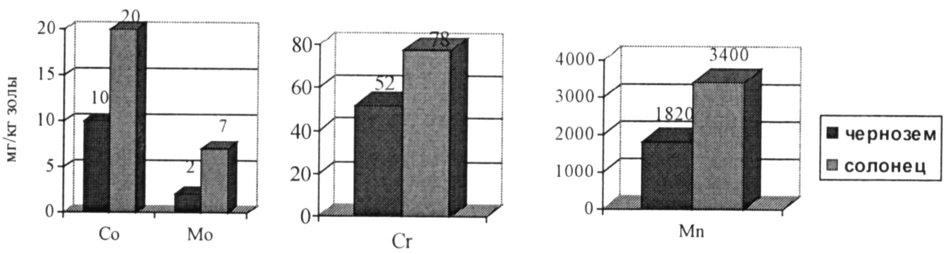


Рис. 1. Содержание ТМ в надземных органах клубники, мг/кг золы

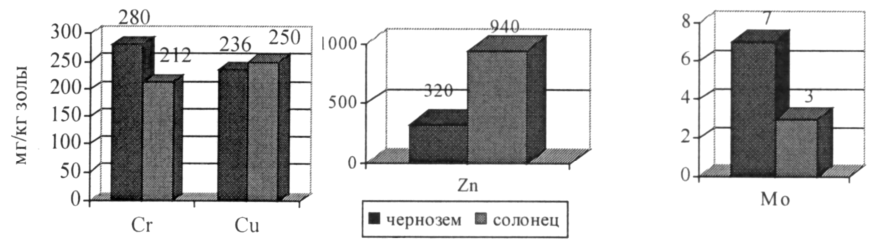


Рис. 2. Содержание ТМ в корнях клубники, мг/кг золы

Таким образом, установлено, что экосистемы Троицкого заказника развиваются в условиях повышенного биогеохимического фона, обусловленного химизмом почвообразующих пород и воздушным загрязнением. Исследования по оценке уровня опасности накопления ТМ и прогнозу экологических последствий загрязнения продолжаются.

Список литературы

Добровольский В.В. Основы биогеохимии. М.: Высшая школа, 1998. 413 с.

Ильин В.Б. Тяжелые металлы в системе почва – растение. Новосибирск, 1991. С. 5–41.

Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М., 1989.

Ковалевский А. Л. Биогеохимия растений. Новосибирск, 1991.

Комплексный доклад о состоянии окружающей среды Челябинской области в 2001 году. Челябинск, 2002. 174 с.

Нестерова А.Н. Действие тяжелых металлов на корни растений, поступление, локализация и механизмы устойчивости растений // Биол. науки. 1989. № 9. С. 72–86.

Челябинская область: Краткий географический справочник. Челябинск, 1995. 77 с.

Шемякина Е.А, Шушминцева Л.В Интенсивность поглощения тяжелых металлов растениями Троицкого заказника // Экология: проблемы и пути решения. Пермь, 2005. С. 116–119.

Поступила в редакцию 14.03.2006

Technogenic pollution of background territories Southern Transural (on an example of Troitskogo reserve)

O.Z. Eremchenko, L.V. Schuschmintseva

In Troitsk reserve accumulation of heavy metals (Co, Mn, Zn, Pb) in superficial horizons soils, connected, apparently, with air pollution of territory is marked. Redistribution of heavy metals in a soil cover has resulted in increase of their maintenance in solonetzic soils the lowered plains. On an example of a strawberry (*Fragaria viridis*) the adaptation of plants to the increased soil – geochemical background is shown.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 **Биология** **Вып. 5 (10)**

УДК 579.26

ИССЛЕДОВАНИЕ МИКРОБИОТЫ БИБЛИОТЕК И ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ БИБЛИОТЕЧНЫХ ФОНДОВ

И. О. Белевич[a], **Г. А. Александрова**[b]

[a] Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15
[b] Естественнонаучный институт, 614990, Пермь, ул. Генкеля, 4

Исследованы образцы строительных материалов, воздуха и смывы с поверхностей книг и стеллажей из помещений библиотек и архивов на предмет поражения плесневыми грибами. Во всех исследованных образцах выявлена высокая контаминация микомицетами. Предложены дезинфекционные мероприятия и даны рекомендации по обеззараживанию и сохранению библиотечных фондов.

Экология и гигиена помещений являются важным объектом исследований в XXI в. Состояние здоровья людей на 50% определяется условиями и образом жизни и на 20–25% – качеством окружающей среды. Одним из показателей загрязненности помещений является, в частности, количество плесневых грибов и их спор, которые кроме вреда здоровью человека наносят ощутимый вред материалам, окружающим нас: подвергают деградации краску, бетон, штукатурку, кирпич, пластик, дерево, бумагу и другие материалы.

Анализ данных литературы показывает, что на сегодняшний день известно более 200 видов грибов, встречающихся в архиво- и книгохранилищах. Из них около 40 видов – постоянные обитатели хранилищ.

Плесневые грибы наиболее опасны для документов, так как вырабатывают ферменты, разрушающие целлюлозу, и вызывают тяжелое поражение бумаги. Такие грибы способны за 2 месяца разрушить до 50% целлюлозы в бумаге.

Среди часто встречаемых микромицетов в воздухе и на поверхностях книг и стеллажей библиотек и архивов наибольшую долю составляют следующие грибы-агенты биоповреждений: *Aspergillus ochraceus, A. flavus, A. fumigatus, A. versicolor, A. niger, A. wentil, A. terreus; Penicillium spp.; Fusarium spp.; Scopulariopsis brevicsulis; Mucor spp.; Rhizopus spp.; Alternaria spp.; Stemphylium verruculosum; Cladosporium spp.; Trichoderma spp.; Aureobasidium pullulans; Cephalosporium rozeum; Rhodotorula rubra.*

Объекты и методы исследований

Исследование проводилось в лаборатории «Бактерицид» ФГНУ «Естественнонаучный институт» (лицензия ГСЭН 1.58.7 МЗ РФ от 26.02.2002).

Объектом исследования явились пробы, отобранные в проблемных помещениях двух категорий:

– отделы библиотеки Пермского университета (читальный зал гуманитарной литературы, книгохранилище, редкий фонд периодической литературы, читальный зал естественно-научной литературы, зал каталогов);

– архивы (архив ГУВД, архив администрации г. Перми, архив ОАО «Редуктор-ПМ», архив Пермского университета).

Отбор проб производили для выявления:

– общего количества бактерий (общего микробного числа, далее – ОМЧ) – на чашки Петри с рыбно-пептонным агаром (далее – РПА);

– плесневых грибов и дрожжей – на элективные среды Сабуро и Чапека.

Пробы воздуха отбирали во время максимальной функциональной нагрузки помещения аспирационным методом (с применением аппарата Кротова); для выявления ОМЧ пропускали 100 л воздуха со скоростью 25 л/4 мин, для выделения плесневых и дрожжеподобных грибков – 250 л воздуха со скоростью 25 л/10 мин.

После посева чашки Петри инкубировали в термостате при температуре 25°С (для выявления плесневых и дрожжеподобных грибов) в течение 5–7 суток и при 37°С для выявления ОМЧ в течение 24–48 часов.

Об обсемененности воздуха микромицетами судили по количеству колониеобразующих единиц микроорганизмов (далее – КОЕ), осевших на поверхность чашки Петри в пересчете на 1 м^3.

Отбор проб проблемных строительных материалов на предмет выявления загрязнения их микомицетами производили в виде соскобов стерильным шпателем (с учетом глубины поражения), которые помещались в герметичную упаковку с сопровождающим документом (этикеткой).

В стерильных условиях ламинарного бокса пробу помещали в колбу с 50 мл 0.9% NaCl. После получения суспензии образец последовательно разводили. Для посева отбирали по 1 мл из каждого разведения и производили посев на РПА (для определения ОМЧ) и посев двуслойно-агаровым способом с использованием среды Чапека или Сабуро.

Чашки Петри с посевами на средах Чапека и Сабуро термостатировали при 25°С в течение 5–7 суток, посевы для определения ОМЧ инкубировали при 37°С. Затем производили прямой подсчет видимых визуально КОЕ и выражали их количество на 1 г пробы.

Для окончательной идентификации грибов колонии микроскопировали и устанавливали их родовое название с использованием микологических атласов и определителей (Райлло, 1950; Атлас…, 1953; Пидопличко, 1972).

Опыты проводили не менее чем в 3-кратной повторности. Полученные данные обработаны с помощью статистической программы «STADIA 6.0».

Результаты и их обсуждение

В период исследования было изучено на предмет обсеменения микромицетами 5 отделов библиотеки Пермского университета и помещения архивов 4 учреждений. Для анализа загрязненных микромицетами помещений были отобраны образцы:

– штукатурки (соскобов строительных материалов с элементами побелки, покраски и т.д.);
– смывов с поверхностей (стеллажей, книг);
– воздуха.

Результаты исследований помещений библиотек представлены в табл. 1. Анализ данных показывает, что микроорганизмы помещений библиотеки представлены 8 родами микомицетов, лучистыми и дрожжеподобными грибками и сапрофитными бактериями. Среди плесневых грибов во всех видах отбора проб существенно преобладают грибы рода *Penicillium*. Процентное содержание представителей рода *Penicillium* в образцах строительных материалов составило 18,6%; в смывах с поверхностей стеллажей и книг – 46,5%; в образцах воздуха – 69,9% (рис. 1).

Таблица 1

Содержание микромицетов в образцах, отобранных в помещениях библиотек

Выделенные микромицеты, род	Среднее содержание микромицетов					
	образцы штукатурки, соскобы		смывы с поверхностей книг и стеллажей		образцы воздуха	
	КОЕ*/1 г образца	%	КОЕ/дм^2	%	КОЕ/м^3 воздуха	%
Penicillium	129763	18,6	9110	46,5	331	39.9
Aspergillus	73895	10,6	17	0,1	85	10.2
Mucor	1690	0,2	5	0,1	-	-
Trichoderma	-	-	-	-	8	0.96
Fusarium	11094	1,6	2	0,1	161	19.4
Cladosporium	278	0,1	-	-	164	19.8
Alternaria	17382	2,5	-	-	-	-
Saccharomycetes	457388	65,5	9811	50,1	33	3.98
Actinomyces	7232	1,0	2	0,1	8	0.96
Rhizopus	-	-	-	-	40	4,8
Бактерии	-	-	642	3,3	-	-

* - колониеобразующая единица

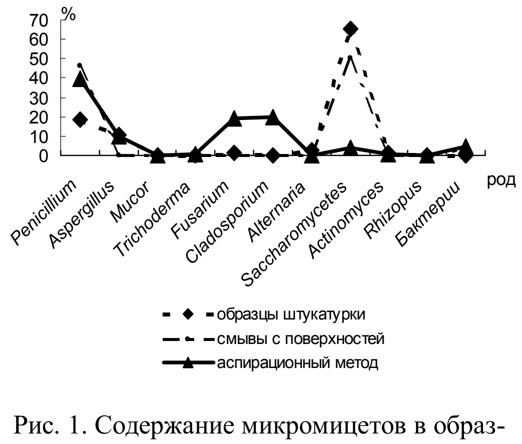


Рис. 1. Содержание микромицетов в образцах, отобранных в помещениях библиотек

При оценке состояния документов учитывают, что количество микроорганизмов на горизонтальных поверхностях документов не должно превышать 50 КОЕ/дм^2 (Заключение…, 2002). Из табл. 1 видно, что количество пенициллий на горизонтальных поверхностях превышает норму более чем в 180 раз.

Во всех отделах библиотеки в смывах и образцах штукатурки обнаружено повышенное содержание представителей рода *Saccharomycetes*. Количество дрожжей составляет 50.1%, что отражает несоответствие микроклимата в помещениях библиотечных фондов нормам: при визуальном осмотре отмечено наличие многочисленных протечек, повышенной влажности.

Микробиологический анализ образцов штукатурки, смывов с поверхностей пола, потолка, стен, стеллажей, книг, папок, дел и образцов воздуха в помещениях исследуемых архивов выявил представителей 9 родов микромицетов.

В образцах штукатурки, воздуха помещений и в смывах с поверхностей пораженных документов было выявлено существенное загрязнение микомицетами родов *Penicillium* и *Aspergillus* (табл. 2, рис. 2).

Таблица 2

Содержание микромицетов в образцах, отобранных в помещениях архивов

Выделенные микромицеты, род	Образцы штукатурки, с элементами побелки		Смывы с поверхностей книг и стеллажей		Образцы воздуха	
	КОЕ/1 г образца	%	КОЕ/дм^2	%	КОЕ/м^3	%
Penicillium	247363,7	98,7	670	58,4	4132	72,5
Aspergillus	42	0,02	362	31,5	1148	20,14
Mucor	712,6	0,28	17	1,48	-	-
Trichoderma	74,2	0,03	-	-	8	0,14
Cladosporium	-	-	-	-	16	0,3
Rhizopus	-	-	56	4,9	328	5,75
Actinomyces	250	0,099	-	-	-	-
Fusarium	-	-	2	0,17	40	0,7
Saccharomycetes	2264	0,9	41	3,75	28	0,5

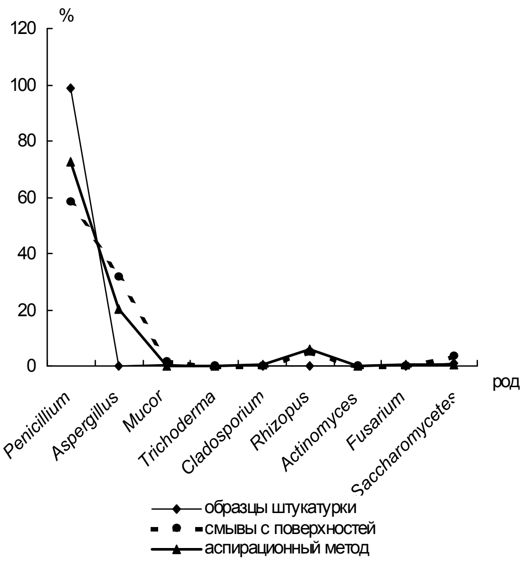


Рис. 2. Содержание микромицетов в образцах, отобранных в помещениях архивов

Таким образом, наряду с грибами, поражающими архивные документы, наиболее часто встречаются микомицеты рода *Penicillium, Aspergillus*, относящиеся, согласно классификации СП 1.3.1318-03, к микроорганизмам – возбудителям инфекционных заболеваний человека. Многие грибы могут вырабатывать токсины, вызывающие у человека симптомы отравления или оказывающие канцерогенное действие. В частности, *Aspergillus* и *Penicillium* относятся к токсигенным грибам.

Для ликвидации загрязнения микромицетами воздуха и поверхностей пола, потолка, стен, стеллажей, книг, папок и дел в архивах были проведены комплексные дезинфекционные мероприятия с последующим микробиологическим контролем. Дезинфекция воздуха осуществлялась с помощью газогенератора «Турбофогель» путем создания аэрозольного облака фунгицидного препарата «Тефлекс». Обработка документов производилась методом полистной очистки чистым тампоном, смоченным дезсредствами с фунгицидными свойствами «Антиплесень» и «Реставратор».

Учитывая вышесказанное, следует заключить, что длительное несоблюдение санитарно-гигиенического режима в закрытых помещениях (температурный режим, относительная влажность, нарушение гидроизоляции, нарушение работы вентиляционной системы, протечки и т.д.) формирует неблагоприятные условия как для труда и жизнедеятельности человека, так и для хранения редких книжных фондов, являющихся историческим достоянием. Необходимо следовать рекомендациям нормативных документов, регламентирующих контаминацию микромицетами библиотечных и архивных фондов. Согласно п. 4.4.6-4.4.7 ГОСТ 7.50-2002 «Консервация документов» в архивных и библиотечных помещениях «…гигиеническую обработку выполняют не реже одного раза в 1–2 года», «…микологический и энтомологический надзор осуществляют обследованием фондов два раза в год, а при необходимости – чаще» (ГОСТ 7.50-2002).

Список литературы

Атлас грибов, патогенных для сельскохозяйственных животных и птиц /Общ. ред. А.Х. Саркисова. М.: Изд-во с/х лит., 1953. 160 с.

Бурова С.А. Исследование грибковой обсеменённости помещений библиотек // Гигиена и санитария. 1994. № 2.

ГОСТ 7.50-2002 “Консервация документов”. 12 с.

Губернский Ю.Д., Калинина Н.В., Мельникова О.А. Эколого-гигиеническая оценка влияния факторов внутрижилищной среды на аллергизацию населения // Гигиена и санитария. 1998. № 4. С. 50–54.

Елинов Н.П. Микробиота некоторых хранилищ фондов библиотеки Российской академии наук. Средства и методы деконтаминации // Докл. Междунар. конф «БАН – 10 лет после пожара», 16–18 февраля 1998. М., 1998.

Заключение Федерального центра консервирования (Пермская ГОУБ им. Горького) библиотечных фондов. СПб., 2002.

Методические рекомендацим по исследованию микробиоты помещений / Под ред. О.Д. Васильева. СПб., 2003.

Митрофанов В.С., Козлова Я.И. Плесени в доме (обзор) // Проблемы медицинской микологии. 2004. Т. 6, № 2. С. 10–18.

Пидопличко Н.М. Пенициллии (ключи для определения видов). Киев: Наукова думка, 1972. 150 с.

Райлло А.И. Грибы рода фузариум / Под ред. М.В. Горленко. М.: Изд-во с/х лит., 1950. 415 с.

САНПиН 2.1.3.1375-03, приложение 7 «Допустимые уровни бактериологической обсемененности воздуха среды помещений лечебных учреждений в зависимости от их функционального назначения и класса чистоты».

Справочник по санитарно-противоэпидемическому режиму. М.: Грант, 1998. 760 с.

Фармокопея СССР. 11-е изд., вып. 2. М.: Медицина, 1989. 398 с.

Якимова Ю.Я. Санитарная микробиология воздуха. М., 2003.

Поступила в редакцию 11.05.2006

Research microbiota of libraries and problems of preservation of library funds

I.O. Belevich, G.A. Aleksandrova

Samples of building materials, air and washouts from surfaces of books and racks from premises of libraries and archives have been investigated for defeat mycelial funguses. In all investigated samples it is revealed high contamination of mycomycetes. Recommendations on disinfecting and preservation of library funds have been offered.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

УДК 550.47

ОЦЕНКА СОВРЕМЕННОГО БИОГЕОХИМИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ЗАПОВЕДНЫХ ЭКОСИСТЕМ ПЕРМСКОГО КРАЯ

Е. А. Хайрулина, Е. А. Ворончихина

Естественнонаучный институт, 614990, ул. Генкеля, 4

Рассмотрены естественные и техногенные факторы распределения тяжелых металлов (ТМ) в биотическом компоненте экосистем заповедника «Басеги». Для выявления роли данных факторов в экосистемах проанализированы концентрации ТМ в горных породах, почвах, растительности, органах мелких млекопитающих и атмосферных осадках. Выявлена локальная трансформация естественных биогеохимических показателей в результате аккумуляции ТМ в почвенно-биотических компонентах заповедных экосистем.

В современных условиях, когда нарастание антропогенной нагрузки создает реальную угрозу существованию естественных биотических комплексов, для их сохранения учреждаются особо охраняемые территории различного статуса. Высшей формой охраняемых территорий являются заповедники. В Пермском крае созданы два заповедника: «Басеги» (создан в 1982 г.) и «Вишерский» (1991 г.). Важнейшая задача заповедников края – сохранение эталонов западноуральской горной тайги. Заповедный режим позволяет оградить биотические комплексы от прямого воздействия человека, но не от опосредованного загрязнения в результате привноса поллютантов с атмосферными осадками.

В плане территориального размещения относительно источников промышленных выбросов заповедники Пермского края находятся в разных условиях. Расположенный на севере края заповедник «Вишерский» удален от источников загрязняющих атмосферных выбросов, в то время как заповедник «Басеги» находится в границах ареалов рассеивания выбросов промышленных центров, долгое время специализировавшихся на добыче и переработке угля. В настоящее время промышленность там представлена производством цемента, черной и цветной металлургией, машиностроением. Перечисленные производства являются источниками выбросов тяжелых металлов (ТМ), экологическая опасность которых как загрязнителей среды обитания усугубляется их устойчивостью в природной среде, а также тем, что они способствуют формированию геохимических аномалий, вызывающих деформацию естественных биогеохимических процессов в целом.

Стабильность химического состава природной среды – важное условие сохранения биоразнообразия заповедных горно-таежных экосистем. Контроль за состоянием химических параметров средообразующих компонентов, их влиянием на биоразнообразие выполняется в заповеднике «Басеги» в соответствии с разделом «Биогеохимический мониторинг» летописи природы с 1992 г. При изучении биогеохимических параметров экосистем наибольшее внимание уделяется выявлению содержания ТМ в компонентах горно-таежных ландшафтов, поскольку даже в условиях умеренного атмотехногенного воздействия данные элементы представляют опасность для лесных экосистем. Лесная растительность и почвы выступают мощным поглотителем поллютантов, они способны их трансформировать и в разной степени аккумулировать в различных компонентах лесных экосистем до токсического для биоты уровня (Аржанова, Елпатьевский 1990; Лукина, Никонов, 1996; Обухов 1989).

Исследование биогеохимических параметров западноуральской горной тайги проводилось с использованием метода ключевых площадок, выбранных после первичного полевого обследования в наиболее типичных горно-таежных природных комплексах с учетом экспозиционного фактора и обладающих относительной однородностью почвообразующих пород, почв и растительного покрова. Площадки представляют собой элементарные ландшафты транзитного класса, доминирующие в ландшафтной структуре заповедника «Басеги» и сохранившиеся в относительно естественном состоянии – не затронуты вырубками. На каждой площадке определялось содержание микроэлементов в почвообразующих породах, почве, растительности (*Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., *Betula pubescens* Ehrh.) и органах мелких млекопитающих (крот, мышовка, бурозубка, полевка). Всего отбиралось 70–80 проб ежегодно в летний вегетационный период (июль–август). Выявлялось атмотехногенное воздействие. Определение веществ-поллютантов из группы ТМ выполнено методом опробования снежного покрова на стационарных площадках биогеохимического мониторинга (31 проба). Пробы снежного покрова отбирались в конце марта перед началом снеготаяния. Существование коррелятивных зависимостей между содержанием поллютантов в воздухе и снеге позволяет использовать этот компонент ландшафта при геохимической индикации загрязнения. Оценка загрязнения снежного покрова особенно актуальна для характеристики ландшафтов таежной зоны. Загрязнители накапливаются в снеге в течение 4–5 месяцев. Весной, в результате снеготаяния, накопленные вещества начинают участвовать в миграционных процессах в ландшафтах.

Валовое содержание микроэлементов определялось в Центральной Уральской лаборатории атомно-эмиссионным анализом, позволяющим отслеживать широкий круг элементов (36 элементов). После выявления приоритетных загрязнителей проводилось определение подвижных форм тяжелых металлов в почвах в лаборатории атомно-абсорбционной спектроскопии географического факультета МГУ.

Исследования химического состава снежного покрова заповедника «Басеги» выявили значительную неоднородность распределения загрязняющей нагрузки. В целом средние концентрации практически всех рассматриваемых элементов превышают средние расчетные нормы (Геохимия окружающей среды, 1990) для европейской части России (табл. 1). В химическом составе талых снежных вод преобладают цинк, марганец и барий. Максимальная суммарная микроэлементная нагрузка выявлена на Северном Басеге. Среднее суммарное содержание металлов в химическом спектре снега на западном склоне (площадка № 1) составляет 5876.2 мг/кг, на восточном (площадка № 2) – 4755.3 мг/кг. Как на западном склоне, так и на восточном лидирует Zn. Практически по всем элементам содержание ТМ в снежном покрове на западном склоне выше, чем на восточном. Концентрация тяжелых металлов в снежном покрове Южного Басега значительно меньше: на восточном склоне (площадка № 6) – 3286.3 мг/кг, на западном (площадка № 8) – 2421.4 мг/кг. Тем не менее. содержание наиболее токсичных металлов (свинец, ванадий, медь и кадмий) здесь, по сравнению с содержанием их в природных комплексах г. Северный Басег, возрастает.

Таблица 1

Содержание микроэлементов в снежном покрове заповедника «Басеги» (1994–2001 гг.)

Элемент	Норма*	№ площадки отбора							
		1		2		6		8	
		1**	2***	1	2	1	2	1	2
Ni	57.0	121.8	23.1-193.8	50.7	32.8-88.7	52.8	16.4-86.7	47.8	39.6-66.5
Co	10.0	19.9	1.6-55.0	16.7	-	6.5	2.7-10.3	3.4	2.5-4.2
Cr	52.0	243.0	99.6-497.0	231.3	91.4-645.2	150.9	90.5-275.9	171.2	82.3-291.6
Mn	520.0	1291.2	428.0-4720.5	683.1	182.0-1854.8	441.7	164.0-896.6	393.8	164.6-1750.0
V	50.0	55.5	30.0-93.2	31.3	10.6-88.7	90.1	9.1-162.1	60.9	25.7-74.1
Cu	100.0	156.1	21.4-316.7	72.9	17.8-185.5	141.5	23.1-272.4	102.4	17.2-175.0
Zn	610.0	2531.1	621.7-6335.4	2470.7	364.0-9193.5	217.5	104.0-275.9	154.7	21.6-246.0
Pb	90.0	59.7	12.8-115.2	34.2	5.5-109.7	117.7	11.6-327.6	87.9	4.3-193.8
Mo	1.0	2.9	2.6-3.1	3.6	0.6-6.5	1.7	0.6-2.7	3.2	1.5-4.9
Ba	…	435.2	106.0-1250.0	565.3	69.1-1854.8	349.2	90.5-551.7	187.0	82.3-291.7
Sr	…	3.1	-	38.9	18.6-59.2	59.1	1.4-116.8	3.4	-
Cd	0.5	0.0	-	0.0	-	0.2	0.09-0.3	1.3	0.1-2.5

* – Норма содержания в плотном остатке снега (Геохимия окружающей среды, 1990).

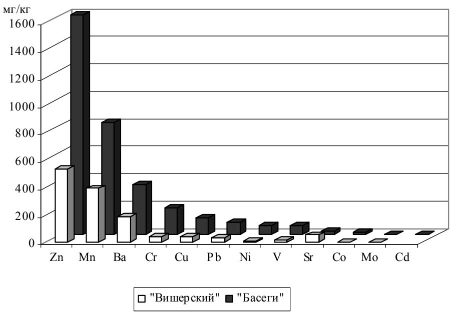
** 1 – среднее арифметическое содержания элементов в плотном остатке (мг/кг сухой массы).

*** 2 – пределы колебаний (мг/кг).

Анализ данных позволил вычленить два геохимически различных ареала повышенного содержания ТМ в снежном покрове: западный склон г. Северный Басег с высокими значениями кобальта, хрома и цинка, никеля, меди и восточный склон г. Южный Басег, где концентрация кобальта, хрома, никеля ниже, но максимальные значения отмечены у ванадия и свинца (табл. 1).

Сравнение микроэлементного состава талых вод заповедников «Басеги» и «Вишерский» (рисунок) и данных по содержанию ТМ в снежном покрове за период наблюдения позволило сделать вывод о преобладании техногенных факторов в формировании химического состава осадков на территории заповедника «Басеги».

В отличие от снега, почвы способны аккумулировать поллютанты в течение всего периода техногенного воздействия, именно почвы являются



Среднее содержание тяжелых металлов в плотном остатке снега в заповедниках «Басеги» и «Вишерский» за 1994–2001 гг.

одним из наиболее информативных блоков ландшафта, отражающих основные геохимические процессы, поэтому педохимическая индикация рассматривается современной наукой как метод экологической оценки состояния ландшафтов в целом.

Коренные почвообразующие породы, биоклиматические факторы и горный рельеф способствуют формированию на территории заповедника «Басеги» главным образом буроземов кислых грубогумусных среднесуглинистых и подзолистых. Отличительной особенностью буроземов является преобладание бурых гуминовых кислот, которые образуют нерастворимые органоминеральные комплексы. Данные комплексы малоподвижны и выполняют функцию структоров (клеящих веществ), удерживая в почвенных агрегатах от вымывания тонкие частицы минерального и органического вещества (Геннадиев, Глазовская, 2005), что может способствовать накоплению ТМ.

Почвы заповедника «Басеги» имеют кислую реакцию среды, вследствие чего преобладают процессы выноса элементов в условиях кислого выщелачивания. Наиболее низкие значения pH отмечены в верхней части профиля (4.8–5.4). В горизонтах, переходных к почвообразующей породе, pH постепенно смещается в сторону слабокислой (6.2). Содержание органического вещества ($C_{орг}$) составляет 35–36% в лесной подстилке и 8.9–14.4% в органоминеральном горизонте. Содержание фракций физической глины и особенностей ее размещения по горизонтам свидетельствуют об облегченности верхней части профиля почв и элювиально-иллювиальном характере распределения тонких частиц. Высокое содержание органического вещества, физической глины обеспечивает высокую способность почв заповедника удерживать ТМ. Емкость катионного обмена в верхнем горизонте почв (А1) высокая и составляет 38–50 мг-экв/100 г. Анализ физико-химических свойств позволяет сделать вывод о том, что в горно-таежных ландшафтах маломощные буроземы с высоким содержанием слаборазложившейся органики отличаются большой буферностью к ТМ. При постоянном поступлении поллютантов аэротехногенным путем опасность загрязнения очень высокая.

Важным почвенным процессом, определяющим перераспределение химических элементов, является их биологическое накопление. По данным Н.Ф. Глазовского (1987) и В.В. Добровольского (1998), для растений лесной зоны характерно интенсивное накопление марганца, цинка и бария. Поэтому наряду с кислым выщелачиванием в верхних горизонтах почв заповедника идет биогенное накопление данных элементов.

Распределение ТМ в профиле почв горно-таежных ландшафтов коррелирует с содержанием в субстрате органического вещества и физической глины. По уровню концентрации ТМ почвы существенно отличаются от коренных пород. В них интенсивно накапливается марганец, цинк, свинец, кадмий. Концентрации этих элементов, по сравнению с концентрациями их в почвообразующих породах, увеличились в 1.5–3 раза. В дальнейшем с целью выявления степени воздействия атмотехногенного фактора на формирование химизма почв был проведен отбор лесной подстилки, по которой можно судить о поступлении химических элементов из нижних почвенных горизонтов и атмосферы. Распределение средних концентраций рассматриваемых ТМ в лесной подстилке заповедника отражает табл. 2. Из анализа данных видно, что в верхних грубогумусовых горизонтах (А0) и в органоминеральном горизонте (А1) активно накапливаются элементы биофилы (цинк, марганец), в меньшей степени – ванадий, медь. К элементам низкого биологического захвата можно отнести никель, кобальт, хром, стронций и молибден. Их концентрации в органогенных горизонтах составляют 10–50% от исходного содержания в почвообразующих породах.

Уровень техногенной нагрузки можно оценить принимая коэффициент концентрации (КК) элемента как отношение содержания элемента в изучаемой системе к его кларку в литосфере (в нашем случае к кларку для пород Урала, рассчитанному Г.А. Вострокнутовым (1986)), а коэффициент рассеяния (КР) как отношение кларка элемента в литосфере к его содержанию в данном объекте (Перельман, Касимов, 1999).

Исследуемые почвы обеднены многими элементами – это следствие преобладания процесса выноса элементов в условиях кислого выщелачивания над процессом их биогенной аккумуляции. В большей степени рассеиваются из верхнего органогенного горизонта почв ванадий, медь, кобальт (КР=1.7–1.5). Близки к кларковым значениям содержания никеля (КК=1.1). Наиболее активно накапливается в почвах свинец (КК=4.9). Максимальными значениями аккумуляции свинца в почвах характеризуются природные комплексы Южного Басега (КК=5.5) и южный склон Северного Басега (КК=6.0). В почвах заповедника «Басеги» тоже активно накапливаются марганец (КК=2.6), цинк (КК=2.3) и хром (КК=2.1).

Таблица 2

Валовое содержание тяжелых металлов в лесной подстилке горно-таежных ландшафтов заповедника «Басеги» (1994–2002 гг.)

№ площадки	Зольность, %	Содержание элемента, мг/кг												
		Ni	Co	Cr	Mn	V	Cu	Zn	Pb	Cd	Mo	Ba	Sr	Всего
1 (n*=4)	50.9	23.9	9.0	43.2	1410.9	48.0	26.1	97.5	36.9	0.0	1.0	309.8	59.7	3990.5
2 (n=4)	40.9	17.1	4.2	54.0	2391.9	61.7	31.8	131.5	42.3	0.0	3.6	242.5	52.5	5188.0
4 (n=5)	11.6	12.4	4.0	35.2	937.0	34.6	24.0	144.5	48.8	1.4	0.8	143.3	32.3	2812.2
5 (n=3)	35.1	27.1	12.0	102.6	3328.0	77.2	38.6	124.0	59.9	1.2	1.2	395.1	55.9	7314.2
6 (n=4)	38.0	26.3	10.9	59.7	2429.2	55.5	26.4	149.5	55.0	4.0	1.3	301.5	63.7	5736.4
8 (n=4)	44.8	27.8	7.8	77.1	2033.4	73.8	31.3	162.8	51.4	1.2	1.4	506.7	82.4	6878.4
Кларк для пород Урала**		20.0	10.0	30.0	800.0	80.0	50.0	60.0	10.0	0.2	1	150	150	

* n – количество проб;

**по Г.А. Вострокнутову, 1986.

Содержание некоторых ТМ в почвах заповедника «Басеги» не удовлетворяет санитарно-гигиеническим нормативам. Так, обнаружены превышения ПДК свинца в 3 раза, цинка – в 1.5 раза, марганца + ванадия – в 3 раза, кадмия – в 4 раза. В данных почвенно-геохимических условиях они являются подвижными и активно вовлекаются в биологический круговорот.

Анализ содержания подвижных форм основных загрязняющих элементов (марганца, цинка, свинца, никеля, кадмия и хрома) в органоминеральном горизонте, проведенный на площадках горы Южный Басег (площадки № 6 и 8) и горы Северный Басег (площадки № 1 и 2), показал, что в почвах южной части заповедника валовое содержание ТМ и содержание подвижных форм выше, чем в северной. Особенно опасна высокая концентрация лекгоподвижных форм (ацетатно-аммонийный буфер – АА) кадмия, свинца, хрома (табл. 3), так как эти тяжелые металлы находятся в форме, доступной для растений.

Таблица 3

Содержание подвижных форм тяжелых металлов в органоминеральном горизонте горно-таежных ландшафтов заповедника «Басеги», мг/кг (2002 г.)

№ площадки	pH	Mn		Zn		Pb		Cd		Cr	
		АА	1н.HCl	АА	1н.HCl	АА	1н.HCl	АА	1н.HCl	АА	1н.HCl
1	5.0	107.2	204.2	4.8	74.6	6.8	12.6	0.08	0.14	0.2	0.0
2	4.5	71.5	106.7	4.5	12.8	8.5	19.2	0.07	0.23	0.0	0.0
6	4.8	171.5	352.3	9.2	25.0	23.0	52.6	0.19	0.50	0.0	0.0
8	5.4	149.7	371.4	17.2	44.5	7.1	22.2	0.25	0.41	0.9	0.0

Валовые содержания ТМ в фитомассе заповедника на различных площадках изменяются в меньших пределах, чем в почвах. Тем не менее высоких концентраций достигают те же элементы. Концентрации хрома изменяются от 0.74 до 12.81 мг/кг (табл. 4). Максимальное значение отмечено на восточном склоне г. Южный Басег и превышает верхний предел кларка для растительности суши в 6 раз (Кабата-Пендиас и др., 1989). Содержание свинца в древесной растительности изменяется от 0.51 до 1.92 мг/кг. Максимальное содержание данного элемента обнаружено в растительности природных комплексов г. Южный Басег; оно превышает кларк растений в 9 раз. Аналогичная аномалия характерна и для другого токсичного элемента – кадмия, хотя его максимальное содержание (0.2 мг/кг) не превышает верхнего предела кларка кадмия в растительности суши.

Аккумуляция практически всех ТМ в листве березы более высокая, чем в хвое ели и пихты. Более активное накопление свинца идет в хвое ели и пихты. Анализ коэффициентов биологического поглощения лиственных и хвойных пород показал их слабую дифференциацию между природными комплексами горы Северный Басег (площадки № 1 и 2) и зональными ландшафтами (Глазовский, 1987; Добровольский, 1998). Для данных природных комплексов характерно активное биологическое поглощение марганца, цинка, стронция, бария, меди (табл. 5), что подчеркивает катионофильный характер биогеохимической специализации растений лесных ландшафтов.

На склонах горы Южный Басег (площадки № 6, 8) происходит изменение состава ассоциации наиболее биологически активных тяжелых металлов и увеличиваются видовые различия в накоплении элементов. В листве березы продолжают активно накапливаться цинк, марганец, стронций, барий. Для хвойных деревьев Кб марганца, бария значительно снизился: марганца – в 2 раза, бария – в 3 раза. Увеличилось биологическое поглощение у всех древесных пород свинца в 2 раза, ванадия – в 1.5–2 раза, хрома – в 14 раз, кадмия – в десятки раз.

Таблица 4

Среднее содержание тяжелых металлов в фитомассе древесных растений горно-таежных ландшафтов (1994–2002 гг.)

№ площадки	Субстрат	Содержание элемента, мг/кг											
		Ni	Co	Cr	Mn	V	Cu	Zn	Pb	Cd	Mo	Ba	Sr
1	Хвоя	1.93	0.29	0.77	455.66	0.37	2.53	11.96	0.70	0.00	0.22	34.64	15.65
	Лист березы	4.66	0.60	0.82	642.60	1.20	3.68	86.92	0.81	0.02	0.28	96.12	27.31
2	Хвоя	1.11	0.24	0.77	432.23	0.40	2.93	24.44	0.93	0.00	0.15	53.36	10.62
	Лист березы	3.15	0.48	0.80	611.39	1.05	4.14	65.31	0.85	0.00	0.23	82.21	15.17
4	Хвоя	1.15	0.16	0.98	370.82	0.69	2.91	13.55	1.53	0.00	0.05	10.23	10.25
	Лист березы	2.81	0.44	0.89	487.32	1.17	3.99	43.14	0.77	0.00	0.18	18.48	14.09
5	Хвоя	0.54	0.20	0.59	282.50	0.84	2.68	14.95	0.91	0.00	0.13	8.95	3.13
	Лист березы	2.74	0.42	0.97	360.42	2.04	3.70	67.34	0.51	0.00	0.19	22.98	18.40
6	Хвоя	1.94	0.42	0.74	314.43	1.20	2.67	10.60	1.24	0.02	0.06	22.88	7.43
	Лист березы	6.47	0.65	12.81	573.02	1.91	4.52	63.43	1.72	0.05	0.06	51.11	18.22
8	Хвоя	1.61	0.18	1.19	333.96	1.10	3.91	17.29	1.92	0.00	0.08	21.88	6.28
	Лист березы	2.73	0.45	1.08	530.84	1.86	3.85	59.68	1.31	0.20	0.23	43.96	14.07
Среднее значение	Хвоя	1.38	0.25	0.84	364.93	0.77	2.94	15.47	1.20	0.00	0.11	25.32	8.89
	Лист березы	3.76	0.51	2.90	534.27	1.54	3.98	64.30	1.00	0.05	0.19	52.48	17.88
Кларк*		<3.7	0.01-2.0	0.02-0.2	15-500	<0.002	5-30.0	1.2-73	<0.2	0.08-0.28	0.03-1.0	1-198	

* – Кларк растительности суши, по А. Кабата-Пендиас и др., 1989.

Таблица 5

Ряды коэффициентов биологического поглощения в горно-таежных ландшафтах

№ площадки	Субстрат	Кб					
		> 20	10–20	5–10	1.0–5	0.1–1.0	<0.1
1	Хвоя ели, пихты	Mn_{31}, Mo_{21}, Sr_{20}	Zn_{11}	Ba_{8}, Cu_{7}, Ni_{6}	$Co_{2,1}$, $Pb_{2,1}$	$Cr_{0,9}$, $V_{0,4}$	Cd
	Лист березы	Zn_{80}, Mn_{44}, Sr_{35}, Mo_{28}, Ba_{21}	Ni_{14}, Cu_{11}		$Co_{4,4}$, $Pb_{2,4}$, V_{2}, Cr_{1}		Cd
2	Хвоя ели, пихты	Mn_{25}	Zn_{18}, Ba_{14}, Sr_{13}	Cu_{8}	$Mo_{4,1}$, $Ni_{3,0}$, $Co_{3,0}$, $Pb_{2,6}$	$Cr_{0,8}$, $V_{0,5}$	Cd
	Лист березы	Zn_{50}, Mn_{35}, Ba_{21}	Sr_{19}, Cu_{11}	Ni_{9}, Co_{6}, Mo_{6}	$Pb_{2,4}$, $V_{1,6}$	$Cr_{0,8}$	Cd
6	Хвоя ели, пихты		Mn_{17}, Sr_{13}	Zn_{9}, Cu_{9}, Ba_{7}	$Ni_{3,6}$, $Pb_{3,3}$, $Mo_{2,8}$, $Co_{2,5}$, $V_{1,4}$	$Cr_{0,8}$,$Cd_{0,2}$	
	Лист березы	Zn_{55}, Sr_{32}, Mn_{32}	Ba_{15}, Cu_{15}, Cr_{14}, Ni_{12}		$Pb_{4,6}$, $Co_{3,9}$, $V_{2,3}$, $Mo_{1,4}$	$Cd_{0,6}$	
8	Хвоя ели, пихты		Mn_{16}, Zn_{12}, Cu_{10}	Sr_{7}, Pb_{5}	$Mo_{4,3}$, $Ba_{3,5}$, $Ni_{3,3}$, $Co_{1,2}$, $V_{1,1}$, $Cr_{1,1}$		Cd
	Лист березы	Zn_{40}, Mn_{16}	Cd_{16}, Sr_{16}, Mo_{13}, Cu_{10}	Ba_{7}, Ni_{6}	$Pb_{3,4}$, $Co_{3,1}$, $V_{2,0}$, $Cr_{1,0}$		

Для определения глубины воздействия загрязнения тяжелыми металлами на природный комплекс с позиций проникновения их в пищевую цепь и влияния на фауну изучался микроэлементный состав биосубстратов мелких млекопитающих, отловленных в очаге загрязнения (табл. 6). Наибольшее число микроэлементов обнаружено в печени мышовки – 259.3 мг/кг. В органах животных по валовому содержанию преобладают биофильные элементы – Mn, Cu и Zn. Их концентрации в печени изменяются от 14 до 88 мг/кг. Наименьшие валовые содержания Co, Cr, Mo, Be. Превышение среднего содержания в биосубстратах животных (Овчинников, 1990) обнаружено по более широкому спектру ТМ, чем, например, в почве и растительности. Наибольшие превышения отмечены по Mn (в 441 раз – в печени крота), Be (в 226 раз – в печени бурозубки), Cr (в 20 раз – в печени мышовки), Ba (в 20.5 раза – в печени мышовки), V (в 8 раз – в печени мышовки), Cu (в 11.5 раза – в печени крота), Zn (в 3 раза – в печени мышовки), Mo (в 4 раза – в печени мышовки).

Таблица 6

Микроэлементный состав биосубстратов мелких млекопитающих заповедника «Басеги» (фитоценозы бассейна Малого Басега, 1996 г.)

Характер субстрата	Золь-ность, %	Содержание элементов в плотном остатке, мг/кг сухой массы													
		Ni	Co	Cr	Mn	V	Cu	Zn	Pb	Cd	Mo	Ba	Sr	Be	Всего
Печень крота	4.3	0.9	0.4	0.8	43.0	1.3	25.8	17.2	0.9	0.9	0.4	8.6	8.6	0.04	149.1
Печень крота	4.3	1.5	0.3	1.0	88.2	0.9	24.5	44.1	2.0	2.5	0.5	9.8	8.8	0.05	224.5
Печень мышовки	16.4	3.3	0.8	1.6	24.6	1.6	16.4	49.2	2.5	-	0.8	16.4	84.8	-	259.3
Печень бурозубки	8.0	0.7	0.4	0.8	32.0	0.8	14.4	24.0	1.2	2.4	0.4	8.0	8.0	0.08	139.8
Печень крота	4.6	0.5	0.5	1.4	32.2	0.9	27.6	41.4	1.8	2.3	0.5	9.2	4.6	-	165.2
Печень полевки	5.2	0.8	0.2	0.8	20.8	0.9	9.4	26.0	0.8	-	0.4	10.4	5.2	-	111.4
Среднее содержание в биосубстратах животных (по Овчинникову, 1990)		0.8	0.3	0.08	0.2	0.2	2.4	16.0	2.0	0.5	0.2	0.8	14.0	0.3×10^{-2}	

Анализ содержания химических элементов в компонентах экосистем заповедника «Басеги» позволил выявить сложившуюся на период исследования локальную трансформацию естественных биогеохимических показателей в результате аккумуляции ТМ в почвенно-биотических компонентах заповедных экосистем. Пропорциональное изменение содержаний элементов в перечисленных субстратах свидетельствует о поступлении данных химических элементов с воздушными потоками.

Список литературы

Аржанова В.С., Елпатьевский Л.В. Геохимия ландшафтов и техногенез. Спб.: Наука, 1990. 197 с.

Вострокнутов Г.А. Временное методическое руководство по проведению геохимических исследований при геоэкологических работах. Екатеринбург: Уралгеология, 1991. 137 с.

Геннадиев А.Н., Глазовская М.А. География почв с основами почвоведения: Учебник М.: Высш. шк., 2005. 461 с.

Геохимия окружающей среды / Ю.Е. Сает, Б.А. Ревич, Е.П. Яншин и др. М.: Недра, 1990. 335 с.

Глазовский Н.Ф. Биогеохимический круговорот в различных природных зонах СССР // Биогеохимический круговорот веществ в биосфере. М.: Наука, 1987. С. 56–64.

Добровольский В.В. Основы биогеохимии. М.: Наука, 1998 413 с.

Кабата-Пендиас. А., Пендиас Х. и др. Микроэлементы в почвах и растениях. М., 1989.

Лукина Н.В., Никонов В.В. Биогеохимические циклы в лесах Севера в условиях аэротехногенного загрязнения. В 2-х ч. Апатиты: Изд-во Кольского науч. центра РАН, 1996. 213 с.

Обухов А.И. Теория и практика рекультивации почв, загрязненных тяжелыми металлами // Тез. докл. VII Всесоюз. съезда почвоведов. Кн 1. Новосибирск: Наука, 1989. С. 209.

Овчинников Л.Н. Пркладная геохимия. М.: Недра, 1990. 248 с.

Перельман А.И., Касимов Н.С. Геохимия ландшафтов: Учеб. пособие. Изд. 3-е, перераб. и доп. М.: Астрея-2000, 1999. 786 с.

Поступила в редакцию 24.05.2006

Assessment of contemporary biogeochemistry of reserves of Perm region

E.A. Khayrulina, E.A. Voronchihina

Natural and technogenic factors of heavy metal distribution in biotic component of natural reserve “Basegi” were examined. Analysis of heavy metal concentrations in rocks, soil, plants, mammals and atmospheric precipitates in pristine ecosystems allows determine role of natural and technogenic factors. As a result of heavy metal accumulation in soil-biota components transformation of natural biogeochemistry was found out.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 **Биология** **Вып. 5 (10)**

УДК 630.182.3 / 674.032.475.4

К ОБОСНОВАНИЮ НЕОБХОДИМОГО КОЛИЧЕСТВА ЛЕСНЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕЗЕРВАТОВ ДЛЯ ПЕРМСКОГО КРАЯ

М. В. Рогозин, А. Ю. Запоров, А. В. Жекин

Естественнонаучный институт, 614990, Пермь, ул. Генкеля, 4

С целью оптимизации количества и уточнения пространственных границ популяций и групп популяций основных лесообразующих пород в 2003–2005 гг. обследованы 98 лесных генетических резерватов. За основу пространственной организации принято геоморфологическое районирование Пермского края. Предложено сохранить 68 резерватов с участием основных лесообразующих пород из расчета от 1 до 8 в каждом из 16 геоморфологических районов.

Одной из основ сохранения биологического разнообразия Пермского края является охрана уникального генетического фонда лесообразующих пород: сосны, ели, лиственницы, березы, липы. В соответствии с п. 1 «Положения о выделении …» (1982) сохранение генофонда предусматривается в виде «… воспроизводства в поколениях популяций и отдельных ценных внутрипопуляционных структур». Одним из способов сохранения генофонда является выделение лесных генетических резерватов (ЛГР). Определение необходимого количества ЛГР в Пермском крае – достаточно сложная задача, и она может быть решена пока только в первом приближении.

Для сохранения и воспроизводства в поколениях какой-либо популяции или группы популяций необходимо прежде всего знать их пространственные границы. На основе анализа генетически обусловленных признаков для сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) на востоке европейской части России А.И. Видякиным (1997, 2004) впервые были выделены признаки-маркеры популяционного уровня структурной организации вида – фены окраски семян, окраски шишек, типа развития апофиза кроющих чешуй шишек. Были выделены и маркеры надпопуляционного уровня: индекс формы шишек, форма апофиза кроющих чешуй шишек и формы составных частей шишки. Оказалось, что популяционная структура сосны обыкновенной сложна и представляет собой иерархическую систему ареальных элементов разного ранга, включающую популяции, группы популяций, миграционные зоны. Она сформировалась в ходе эволюции под влиянием естественного отбора, обусловленного спецификой лесорастительных условий. Площадь популяций очень большая, она достигает сотен тысяч гектаров. Ширина границ между популяциями составляет около 20 км. В частности, в пределах соседней, Кировской области А.И. Видякин (1997) выделил 17 популяций сосны, границы которых, как правило, совпадают с границами физико-географических районов. У более крупных структур в виде группы популяций границы совпадают с крупными формами рельефа – возвышенностями, низменностями, равнинами, речными террасами. Так, Северо-Увальская группа популяций занимает территорию возвышенности Северные Увалы, Тиманская – Тиманский кряж, Верхнее-Камская – Верхнекамскую долину (Видякин, 1997).

Знание границ популяций основных лесообразующих пород, в особенности хвойных, весьма важно для ведения лесного хозяйства. Перемещение семян из одного района в другой в лесокультурных целях осуществляется в крае достаточно часто, но оно должно быть научно обоснованным. Предложено считать оптимальным вариантом перемещение семенного материала в границах популяции, а предел допустимого перемещения должен быть в границах группы популяций. Для сохранения генофонда вида необходимо выделение генетических резерватов из расчета один резерват на каждую популяцию (Видякин, 2004).

В Пермском крае исследования популяций и структуры ареалов основных пород-лесообразователей носили фрагментарный характер и не решали наиболее актуальной задачи – определения их популяционной структуры. Границы популяций выделены пока только для лиственницы Сукачева (Путенихин и др., 2004). Ее популяционная структура определена как колониальная с относительной мономорфностью отдельных колоний. Несколько небольших ее колоний от г. Красновишерска и до г. Чайковского, в основном по долине р. Камы и р. Чусовой, определены как одна популяция (Пермско-Камская) (Путенихин и др.,2004).

А.И. Видякин (2004) исследовал в Пермском крае только крайний северо-запад, куда из Кировской области и республики Коми заходят группы популяций сосны – Верхнекамская и Северо-Увальская; они занимают соответственно Верхнекамскую равнину и возвышенность Северные Увалы. Если полагать, что в оставшейся части Пермского края группы популяций сосны размещены на таких же крупных формах рельефа, то таких форм здесь, по геоморфологическому районированию (Максимович и др., 1979) насчитывается 16. Однако количество групп популяций, по-видимому, будет больше, так как некоторые крупные формы рельефа находятся не в одной, а в нескольких растительных зонах. Так, Среднекамская долина проходит через подзоны средней и южной тайги и зону смешанных лесов (рис. 1). В свою очередь, в зависимости от расчлененности рельефа, климатических и эдафических особенностей в группе может быть различное число популяций. Среди множества не до конца выясненных пока причин формирования той или иной популяции заметную роль играют эдафические условия, которые определяют видовое разнообразие и особенности коренных насаждений: состав пород, класс бонитета, преобладающие типы леса. Эти особенности живого растительного покрова в укрупненном виде, вместе с другими физико-географическими особенностями, учтены в ландшафтном районировании Прикамья, предложенном Н.Н. Назаровым (1996), который в Пермском крае выделил 39 ландшафтов.

Обычно один геоморфологический район включает 2–3 ландшафта, но иногда состоит и из одного (например, Верхнекондасские Увалы, Северные Увалы) (Назаров, 1996).

В лесном хозяйстве для выделения лесосеменного района или подрайона принято использовать так называемые лесорастительные районы (Основные …, 2000). Однако по размерам и характеру занимаемой территории последние соответствуют, скорее, группе популяций. При этом лесорастительный район часто расположен на разных геоморфологических образованиях, таких, например, как долина и равнина, предгорья и возвышенная равнина. По этой причине лесорастительное районирование не может быть в полной мере правильно использовано для выяснения даже приблизительных границ не только отдельных популяций, но и их групп.

С учетом разнообразия рельефа Пермского края, обусловленного пограничным его расположением, в физико-географическом отношении (Высокое Заволжье – Урал) наиболее целесообразным и органичным является установление границ популяций в соответствии с геоморфологическим районированием.

При выделении ЛГР в Пермском крае в 1989–1992 гг. институтом леса Уральского научного центра АН СССР под руководством А.К. Махнева и Ю.М. Алесенкова (Паспорта …, 1992), была сделана попытка с охватом всех лесхозов более или менее равномерно распределить резерваты по всей области. На их территории предполагалось охранять основные лесообразующие породы: сосну обыкновенную (*Pinus sylvestris*), ель сибирскую (*Picea obovata*), сосну кедровую сибирскую (*Pinus sibirica*), лиственницу Сукачева (*Larix sukaczewii*), березу повислую (*Betula pendula*) и пушистую (*B. pubescens*), осину обыкновенную (*Populus tremula*) и липу мелколистную (*Tilia cordata*). Так как в освоенных районах края леса были пройдены рубками два, а местами и три раза, то найти большие массивы продуктивных хвойных лесов оказалось непросто. Очень часто такими оказывались леса I группы, расположенные вблизи крупных населенных пунктов и в долине р. Камы. Определенное предпочтение этим массивам отдавалось и по экономическим соображениям, так как они уже были исключены из расчетов главного пользования лесом. В Пермской области было выделено 98 лесных генетических резерватов, на территории которых Пермским лесохозяйственным территориальным производственным объединением в 1992 г. был определен особый режим ведения хозяйства.

В настоящее время 4 генрезервата являются особо охраняемыми природными территориями (ООПТ) регионального значения, их границы полностью совпадают с границами ООПТ, а 11 резерватов являются частью 6 более обширных ООПТ: «Осинская дача», «Красное плотбище», «Кудинский», «Вороновский», «Озеро Адово» и «Верхнеяйвинский», площадью от 4 до 35 тыс. га каждый. Еще три резервата входят в заповедник «Вишерский».

Таким образом, из 98 ЛГР 18 входят в ООПТ регионального и федерального значения.

За прошедшие годы специалисты лесного хозяйства и представители научных учреждений обследовали многие резерваты, выделенные в 1989–1992 гг. Были высказаны сомнения в целесообразности существования некоторых из них в связи с явным несоответствием предъявляемым к ним требованиям и излишним их количеством (Положение …, 1982). Поэтому в 2002 г. Естественнонаучным институтом (ЕНИ) в Комитет по охране окружающей среды Пермской области было подано предложение о проведении обследования ЛГР с целью выяснения их состояния и выявления наиболее ценных участков. Такое обследование было проведено лабораторией экологии леса ФГНУ «ЕНИ» в 2003–2005 гг.

После обследования 86 резерватов Пермской области и анализа данных 11 ЛГР Коми-Пермяцкого автономного округа по паспортам было признано, что из 98 генрезерватов только 79 соответствуют нормативам их выделения (Положение …, 1982) и отличаются хорошим санитарным состоянием. 14 резерватов, расположенных рядом и имеющих общие границы, были объединены попарно. В результате в 7 паспортах они получили двойной номер. По этой причине предлагается учитывать их как 72 объекта. Породный состав резерватов приводится в табл. 1 и 2, а схема расположения ЛГР представлена на рис. 1 (при этом ранее рекомендованные к исключению резерваты № 30, 60 и 66 также приведены на рисунке как единственные на достаточно большой территории).

Таблица 1

Породный состав лесных генетических резерватов Пермской области

№ резервата	Лесхоз	Лесничество	Кварталы	Площадь, га	Доля породы, % запаса									Доля породы, % площади	
					С	Е	П	Лц	К	Б	Ос	Лп	прочее	Лц	К
Зона тайги															
Подзона средней тайги															
11, 97	Вайский	Кутимское	210, 218, 233	1521		46.0	18.7		13.1	12.2					86.7*
12, 14	Заповедник "Вишерский"		178, 189, 207	4859		46.5	25.7		8.1	19.6					92.5*
13			126, 146	3789		51.3	24.7		10.9	15.1					73.5*
17	Яйвинский	Чикманское	1, 2	2195		60.8	23.9			15.3					23.0*
18			18, 19	2096		59.4	28.5		0.1	12.0					52.0*
19		Верх-Яйвинское	47	804		58.6	28.8			12.6					
20			31, 32	1731		64.0	30.9			4.9			0.2		
21		Луньевское	94, 100, 112, 118	441	1.0	39.3	16.6			41.5	1.6				
26, 27	Колвинский	Верх-Колвинское	226, 227, 271	2163		52.5	8.3			37.6	3.1				14.0*
28, 29		Вижайское	6, 17, 32, 51, 52	4223		46.4	7.1			46.6					25.6*
35	Чердынский	Бондюжское	338, 339	915	72.4	6.6		0.6		15.4	5.0				
38		Чердынское	60	278	60.0	33.6	4.1				2.3				
32	Соликамский	Соликамское	7, 8, 9	339		50.0	9.7		2.1	35.0	3.2				15.4*
33		Урольское	124, 125, 126	343		60.0	12.6			18.4					
34		Ульвинское	72, 97	819	62.2	28.0	3.6			6.2					
40, 41	Горнозаводский	Кусье-Александровское	220, 221, 224, 225, 227	1604	14.6	31.6	15.2			25.6	12.8		0.2		
79		Вижайское	85, 86	937		57.0	18.0			19.0	6.0				
80		Басегское	14, 20	875		31.4	10.1			54.8	3.7				
81		Усть-Койвинское	58, 70, 90, 91	1235	1.5	34.0	21.0			24.9	14.6	2.7	1.3		
		Теплогорское	124, 136	1582	1.4	49.6	10.6			34.9	3.5				12.0*
90	Чусовской	Чусовское	88, 89, 96, 97, 102, 103, 108, 109	1104	1.2	37.6	18.9			34.6	1.5	6.2			
91		Вильвенское	225-228	1331		31.3	3.1			65.6					
В среднем по подзоне для 22 ЛГР, %				100.0	9.8	44.7	15.5	0.0	1.6	25.3	2.6	0.4	0.1		

Продолжение табл. 1

№ резервата	Лесхоз	Лесничество	Кварталы	Площадь, га	Доля породы, % запаса									Доля породы, % площади	
					С	Е	П	Лц	К	Б	Ос	Лп	прочее	Лц	К
Подзона южной тайги															
4, 5	Березниковский	Романовское	225, 226, 246, 247	435	1.2	51.5	15.5			25.6	6.2				
3	Березниковский	Пригородное	54, 55, 56	312		57.7	10.6			26.4	5.2	0.1			
1, 2	Березниковский	Пригородное	23, 39, 40, 63	582		65.5	26.5			7.1		0.9			
10	Березниковский	Таманское	6, 7, 16	358	21.8	41.8	3.6		0.5	31.6	0.6	0.1			
7	Березниковский	Пыскорское	25	272	0.8	56.8	12.2			14.7	15.5				
42	Добрянский	Висимское	136, 137	491	1.2	13.1				79.7	6.0				
43	Добрянский	Полазненское	72, 73, 77, 78, 79, 81, 82, 83, 88, 89	1292	18.8	10.0				13.5	47.8	9.9			
44	Добрянский	Шеметевское	47, 48, 49, 59, 60	1078	55.8	31.5		0.2		9.2	2.8	0.6			
45	Закамский	Нытвенское	63, 64	371	8.1	75.5	4.2			9.2	3.0	0.5		25.2*	
46	Закамский	Нытвенское	88, 89, 93, 94, 95	992	98.9					1.1					
47	Ильинский	Ильинское	11-13	436	28.9	54.2	4.1			10.8	2.0				
48	Ильинский	Чермозское	5, 6, 8-11	632	3.0	96.7					0.3				
51	Кизеловский	Кизеловское	52, 63	208		44.2	25.2			26.0	3.9		0.6		
53	Кизеловский	Губахинское	21, 22	269		49.7	13.3			36.5	0.5				
54	Кизеловский	Губахинское	165, 166, 181, 182	345		64.4	17.6			16.7		1.3			
67	Лысьвенский	Соинское	24, 25	470	4.6	46.7	7.9			26.5	14.3				
68	Лысьвенский	Лысьвенское	43-51, 55, 56	1309		29.9	14.3			37.4	3.8	14.4	0.2		
76	Оханский	Оханское	29-31	1045	86.7	0.6		0.7		11.8	0.2			73.0*	
77	Очерский	Кипринское	78, 90-93, 96, 97, 99, 100-102	1090		61.5	22.9	0.3		3.7	0.4				
					С	Е	П	Лц	К	Б	Ос	Лп	прочее	Лц	К
78	Очерский	Больше-Сосновское	35-38	459		62.6	35.0			0.9		1.5			
79	Сивинский	Верещагинское	49-53	957	14.4	63.4	21.7			0.5					
В среднем по подзоне для 20 ЛГР, %				100,0	17.8	48.9	11.7	0.1	0.0	14.5	5.6	1.4	0.0		
В среднем по зоне для 42 ЛГР, %				100,0	12.3	46.4	13.5	0.0	0.7	22.3	4.0	0.7	0.1		

Окончание табл. 1

№ резервата	Лесхоз	Лесничество	Кварталы	Площадь, га	Доля породы, % запаса									Доля породы, % площади	
					С	Е	П	Лц	К	Б	Ос	Лп	прочее	Лц	К
Зона смешанных лесов															
Подзона широколиственно-хвойных лесов															
57	Кишертский	Кишертское	26, 27, 28	682	37.7	38.4	19.0			4.9					
58			31, 32	387	83.9	9.9	4.2	0.4		1.3	0.3				
59	Куединский	Ошьинское	69, 70, 78, 79, 85, 86, 89, 90	1023	64.7					26.1	6.3	2.9			
61		Бардымское	6, 7, 9, 11	546	0.4	2.9				70.7	24.3	1.7			
72	Осинский	Беляевское	76, 84, 89-91, 93-95	1055	10.9	10.2	6.8	2.8		38.6	25.5	5.2		43.1*	
73			105-110	459	63.0	23.0	13.0	1.0						43.0*	
74		Осинское	1, 2, 3, 8, 9, 10, 19, 31, 43	847	98.7	0.2				1.1				22.6*	
75			110, 114, 117	354	65.1	1.7				12.2	3.0				
86	Чайковский	Степановское	19, 28, 29, 31, 32, 33, 41-43	1094	93.1	0.9				6.0					
87		Дубровское	12-23	690	93.2	6.8									
89		Чайковское	18, 23, 24, 28, 29	580	49.0	5.0	0.7			36.2	5.0	4.1		62.8*	
В среднем по зоне для 11 ЛГР, %				100,0	60.0	10.6	4.0	0.4		17.9	5.9	1.3			
Зона Кунгурской лесостепи															
62	Кунгурский	Кунгурское	1, 2	252	55.2	32.3	9.6			1.5	1.4				
63			4, 5	280	81.1	18.6				0.3					
64			10, 11	230	70.5	17.3	0.8			11.4					
65		Ординское	41, 45	497	48.8	19.5	0.8			14.9	16.1				
69	Октябрьский	Тюйнское	30	280		1.5	0.9			91.7	5.1	0.8			
70			114	145	52.7					46.8	0.3		0.2		
71			94, 95	570		27.7	23.0			15.4	6.3	27.6			
В среднем по зоне для 7 ЛГР, %				100.0	44.0	16.7	5.0			26.0	4.2	4.1	0.0		
В среднем по Пермской области для 60 ЛГР, %				100.0	40.0	24.7	7.5			22.1	4.7	2.0	0.1		

Примечание: *– показана доля площадей с участием Лц или К от 3% и более

Таблица 2

Породный состав лесных генетических резерватов Коми-Пермяцкого автономного округа

№ резервата	Лесхоз	Лесничество	Кварталы	Площадь, га	Доля породы, % запаса									Доля породы, % площади	
					С	Е	П	Лц	К	Б	Ос	Лп	прочее	Лц	К
Зона тайги															
Подзона средней тайги															
22	Веслянский	Березовское	61	881	63.2	33.7				3.1					
23		Веслянское	153	851	68.5	31.5									
24	Гайнский	Гайнское	17, 25	917	64.8	32.5				2.7					
25		Леманское	145, 146	701	34.8	56.8				0.5	7.9				
92		Мысовское	44, 51	923		99.3				0.7					
16	Юрлинский	Березовское	84, 85, 86, 94, 95	1433	48.5	45.0				6.5					
96		Лопанское	1, 7	510	18.3	79.3				2.4					
15	Косинский	Вырашано-Чураковское	227, 228	482	93.8	6.2									
В среднем по подзоне для 8 ЛГР, %				100,0	50.0	47.0				2.0	1.0				
Подзона южной тайги															
93	Кудымкарский	Кувинское	118, 133	389	1.1	36.0				7.8	55.1				
94		В.-Иньвенское	3, 4	447		85.0				15.0					
95		В.-Юсьвенское	20, 23	414		80.9					18.9	0.2			
В среднем по подзоне для 3 ЛГР, %				100.0	0.4	67.3				7.6	24.7				

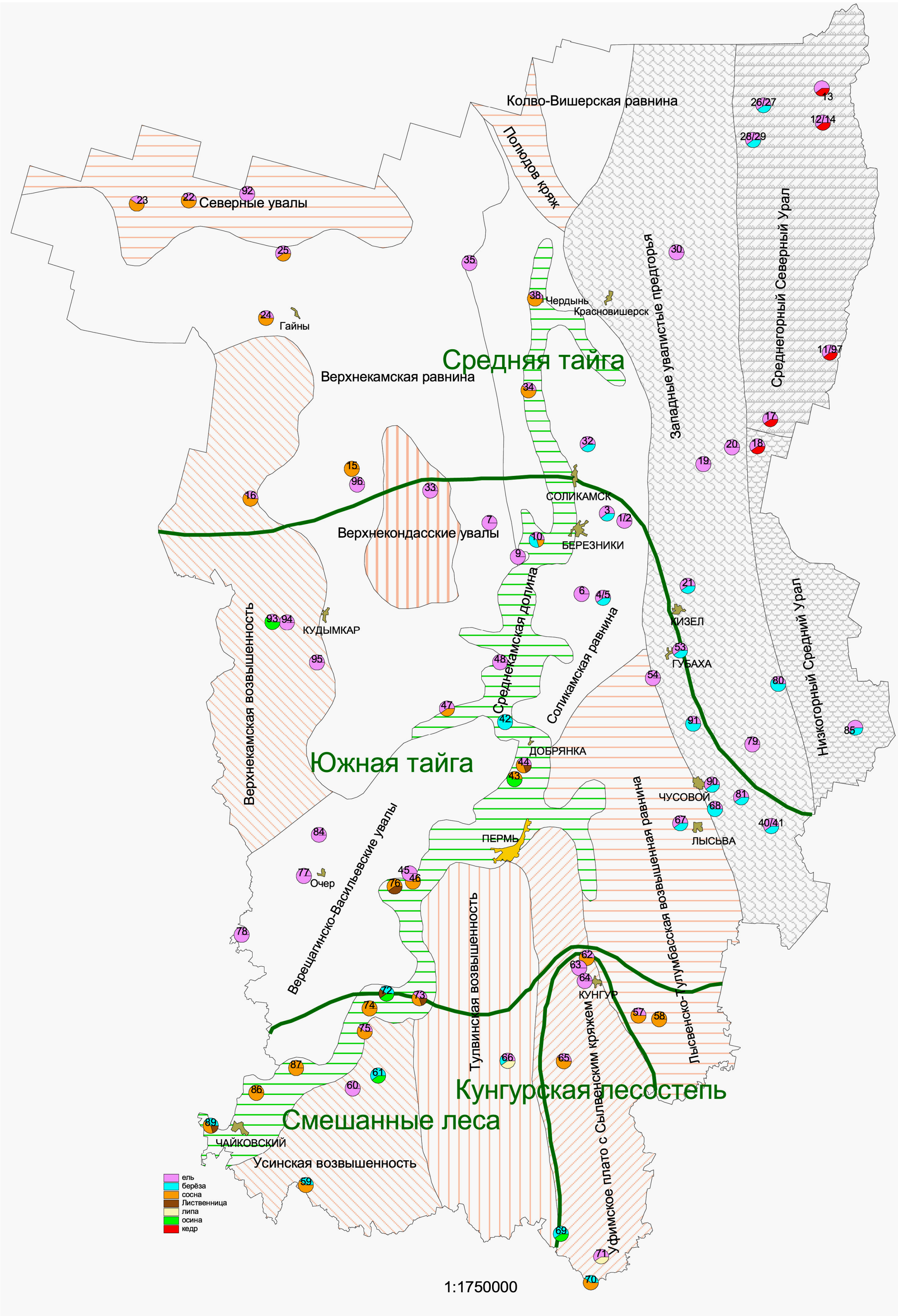


Рис. 1. Расположение лесных генетических резерватов (ЛГР) в Пермском крае. Номера ЛГР приведены в соответствии с табл. 1 и 2

Таблица 3

Необходимое количество лесных генетических резерватов в Пермском крае по лесорастительным зонам с использованием данных физико-географического районирования по Максимовичу Г.А., Вохмяниной Е.И. (1979) и Назарову Н.Н. (1996)

№ п/п.	Физико-географическое районирование		Лесные генрезерваты		Количество лесных генрезерватов, где порода в запасе или занимаемая ей площадь (для Лц, К) превышает 20% и более (числитель) и необходимое для породы количество резерватов (знаменатель), шт.							Излишек (+) или нехватка (-) резерватов по породам				Количество недостающих резерватов
	Геоморфологические районы (группы предполагаемых популяций)	Количество ландшафтов, шт.	Номера	Количество, шт.	С	Е	Лц	К	Б	Ос	Лп	С	Е	другие породы	№ излишних лесных генрезерватов	
	Зона тайги															
	Подзона средней тайги															
1	Северные Увалы	1	22, 23, 92	3	2/2	3/2							1		92	
2	Верхнекамская равнина	2	15, 24, 25, 96	4	3/2	3/2						1	1		25, 15	
3	Полюдов кряж и Колво-Вишерская равнина	3			/1	/1						-1	-1			1
4	Соликамская равнина	2	32, 35	2	1/1	1/1			1/1							1
5	Среднекамская долина	2	34, 38	2	2/2	2/2										
6	Западные увалистые предгорья	3	19, 20, 21, 79, 80	5		5/3			2/2				1		20	
7	Среднегорный Северный Урал	2	11/97, 12/14, 17, 13, 26/27, 28/29	6		6/2-4		4/2-4	3/2				1		28/29	
8	Низкогорный Средний Урал	1	18, 85	2		2/2		1/1	1/1							
	Итого:	16		24	8/8	22/15-17		5/3-5	7/6							
	Подзона южной тайги															
9	Верхнекамская возвышенность	1	93, 94, 95	3	/1	3/2				1/1		-1	1		95	1
10	Верхнекамская равнина	2	7, 48	2	/1	2/2						-1				
11	Верхнекондасские Увалы	1	33	1	1/1											
12	Среднекамская долина	5	10, 47, 42, 43, 44, 46, 76	7	5/3-2	2/3-2	2/2		2/1	1/1						
13	Соликамская равнина	2	1/2, 3, 4/5	3	/1	3/2			2/1			-1	1		3	1
14	Западные увалистые предгорья	2	53, 54, 90, 91, 40/41, 68, 81	7		7/2-3			6/2			1	3		53, 68, 81, 91	
15	Верещагинско-Васильевские Увалы	2	45, 77, 78, 79	4		4/2-3										
16	Тулвинская возвышенность	1			/1	/1			/1	/1		-1	-1	-1		1
17	Уфимское плато с Сылвенским кряжем	1				/1					/1		-1	-1		
18	Лысьвенско-Тулумбасская возвышенная равнина	4	67	1		1/2			1/2	1/1			-1	-1		1
	Итого:	19		29	5/6-7	23/17-20	2/2		11/7	3/4	/1					6

Окончание табл. 3

№ п/п	Физико-географическое районирование		Лесные генрезерваты		Количество лесных генрезерватов, где порода в запасе или занимаемая ей площадь (для Лц, К) превышает 20% и более (числитель) и необходимое для породы количество резерватов (знаменатель), шт.							Излишек (+) или нехватка (-) резерватов по породам				Количество недостающих резерватов
	Геоморфологические районы (группы предполагаемых популяций)	Количество ландшафтов, шт.	Номера	Коли-чество, шт.	С	Е	Лц	К	Б	Ос	Лп	С	Е	другие породы	№ излишних лесных генрезерватов	
	Зона смешанных лесов															
	Подзона широколиственно-хвойных лесов															
19	Среднекамская долина	2	72, 73, 74, 75, 86, 87, 89	7	5/2-3	2/2	3/2		2/2	1/1		2		1	75, 87	
20	Усинская возвышенность	1	59, 60, 61	3	1/1	1/1			2/1	/1	/1			-1		
21	Тулвинская возвышенность	2	66	1		1/1-2			1/1							1
22	Лысьвенско-Тулумбасская возвышенная равнина	2	57, 58	2	2/2	1/2										1
	Итого:	7		13	8/5-6	5/6-7	3/2		5/4	1/2	/1					2
	Зона Кунгурской лесостепи															
	Уфимское плато с Сылвенским кряжем. Ландшафты:															
23	Иренско-Кунгурский	1	62, 63, 64	3	3/2	1/1										
24	Тюйско-Сарсский	1	69, 70, 71	3	1/1	1/1			1/1	1/1	1/1					
	Итого:	2		6	4/3	2/2			1/1	1/1	1/1					
	Всего:	**44**		**72**											**14 шт.**	**8**

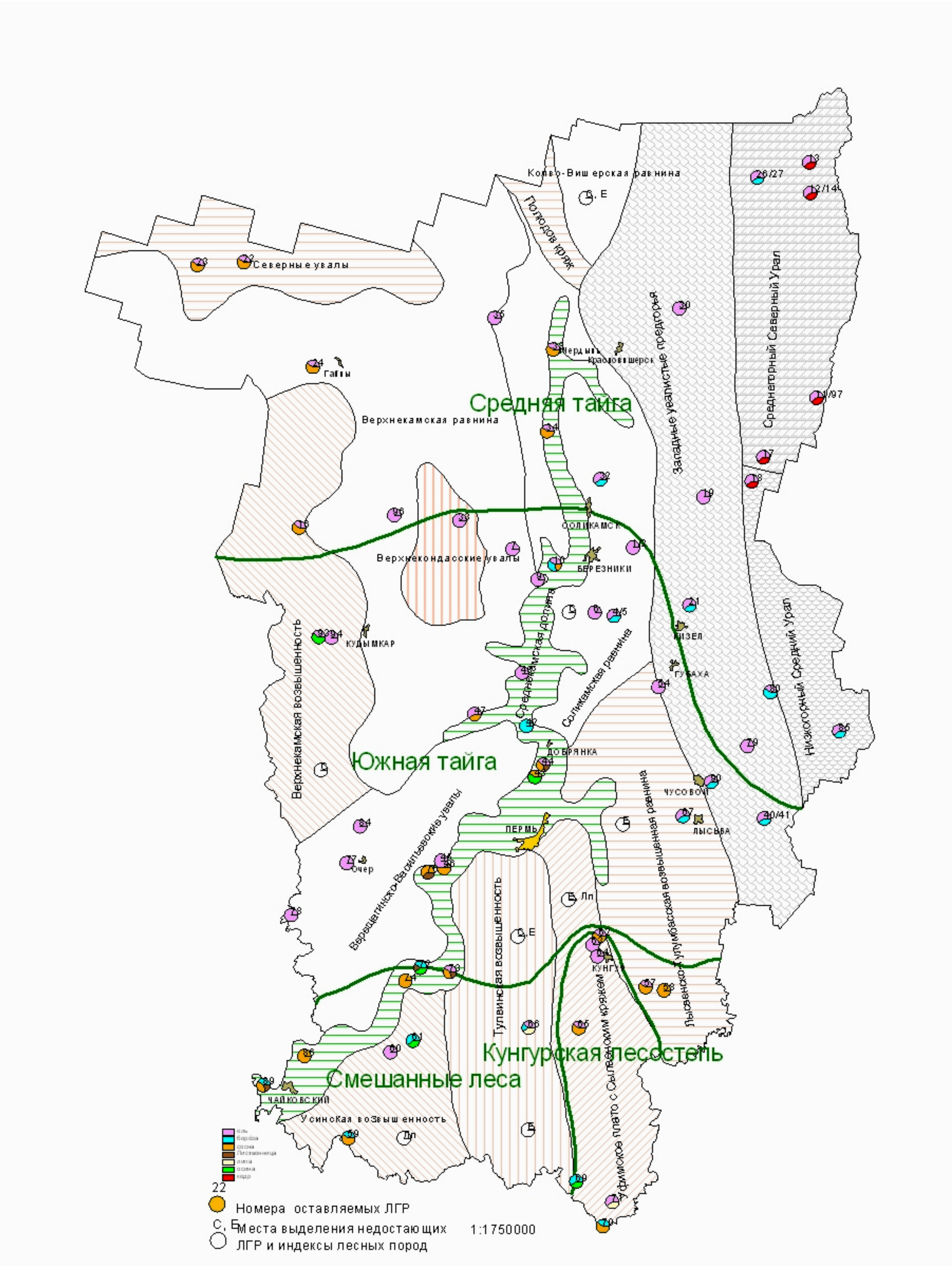


Рис. 2. Рекомендуемые к сохранению 62 лесных генетических резервата, распределенные по геоморфологическим районам Пермского края

Анализ территориального размещения ЛГР показывает, что их количество в геоморфологических районах колеблется от 0 до 8. Исходя из предположения, что границы геоморфологического района примерно соответствуют границам группы популяций и что группа популяций состоит в среднем из 2–3 популяций, необходимое число резерватов в одном районе составит от 1 (в малом) и до 3–4 (в большом по размерам и протяженности геоморфологическом районе). С учетом данных соображений были проведены расчеты необходимого количества лесных генрезерватов по растительным зонам и подзонам (табл. 3).

После исключения излишних ЛГР из 79 осталось 62 (в том числе 6 с двойными номерами). На рис. 2 показаны примерные места для выделения 8 недостающих ЛГР.

Таким образом, после обследования в 2003–2005 гг. и расчетов количества резерватов по геоморфологическим районам из 98 ранее выделенных лесных генрезерватов мы считаем необходимым оставить 68; с учетом объединения 12 из них попарно, при наличии общей границы их количество составит 62. По причине несоответствия требованиям к выделению ЛГР и избыточного их количества в некоторых геоморфологических районах, рекомендуется исключить из списка 19 лесных генрезерватов.

Список литературы

Видякин А.И. Популяционная структура и селекция сосны обыкновенной. // Генетика и селекция на службе леса: Материалы междунар. науч. конф. 28–29 июня 1996 г. Воронеж, 1997. С. 122–127.

Видякин А.И. Популяционная структура сосны обыкновенной на востоке европейской части России: Автореф. дис.… д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2004. 22 с.

Максимович Г.А., Вохмянина Е.И. Геоморфологическая карта Пермской области. // Информ. листок № 179-79 / Перм. межотрасл. центр науч.-техн. информ. Пермь, 1979.

Назаров Н.Н. Классификация ландшафтов Пермской области. // Вопросы физической географии и геоэкологии. Пермь, 1996. С. 4–10.

Основные положения организации и развития лесного хозяйства Пермской области. Т. 1. Пермь, 2000. 434 с.

Паспорта 98 лесных генетических резерватов Пермской области и Коми-Пермяцкого автономного округа / Институт леса АН СССР. Свердловск, 1992. Фонды Пермской зональной лесосеменной станции.

Положение о выделении и сохранении генетического фонда древесных пород в лесах СССР. Гослесхоз СССР. Приказ № 112 от 13.08.1982 г.

Путенихин В.П., Фаркушина Г.Г., Шигапов З.Х. Лиственница Сукачева на Урале. М., 2004. 276 с.

Поступила в редакцию 06.06.2006

On proving the required quantity of genetic forest reservations for the Perm Territory

M.V. Rogozin, A.J. Zaporov, A.V. Zhekin

For the purpose of quantative optimization and in order to define the surface border of population together with population groups of the main forestforming sorts 98 forest genetic reserves have been investigated during 2003–2005 years. For the basis of surface organization geomorphology of the divisions into districts of the Perm Region has been undertaken. 68 reseves containing the main forestforming sorts in calculation from 1 to 8 in each of 16 geomorphology regions have been proposed.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

УДК 502.74:595.762

РЕКОМЕНДУЕМЫЕ К ОХРАНЕ ВИДЫ ЖУЖЕЛИЦ *(COLEOPTERA, CARABIDAE)* ПЕРМСКОГО КРАЯ

А.Г. Воронин

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Приводится критический анализ литературы по охраняемым видам жужелиц Пермского края. На основании литературных данных и собственных полевых исследований рекомендованы к охране в условиях Пермского края шесть видов жужелиц: *Carabus loschnikovi* F.-W., *C. schoenherri* F.-W., *Pterostichus kaninensis* Popp., *P. archangelicus* Popp., *Chlaenius tibialis* Dej., *Brachinus crepitans* L.

Первоначальные рекомендации по охране видов жужелиц Пермского края были сделаны А.М. Бурыловой. В своей первой работе, затрагивающей этот вопрос (Бурылова, 1989), она рекомендует к охране *Calosoma sycophanta* L., обитающего, по ее мнению, в Нижнем Прикамье. Однако достоверных находок этого вида в Пермском крае до сих пор нет. Вывод о распространении этого вида в Нижнем Прикамье был сделан А.М. Бурыловой на основе карты ареала этого вида, опубликованной в Красной книге СССР (1984). В опубликованном несколько позднее плакате «Редкие насекомые Прикамья» (Бурылова, 1990) приводятся рисунки *Calosoma sycophanta* L. и *Carabus violaceus* L. Достоверные сведения о нахождении в Пермском крае *C. violaceus* L. также отсутствуют. Проверка сборов показала, что А.М. Бурыловой неправильно определен *Carabus schoenherri* F.-W. Таким образом, оба этих вида были указаны для Пермского края ошибочно и достоверно здесь пока не известны.

В двух наших работах (Воронин, 1992, 1994) рассматривается фауна жужелиц заповедника «Басеги», отмечаются интересные в научном отношении виды и даются рекомендации по их охране. К таким видам отнесены *Carabus loschnikovi* F.-W., *Epaphius rivularis* (Gyll.), *Bembidion nitidulum* (Marsh.) (= *B. deletum* Serv.), *Pterostichus kaninensis* Popp., *P. urengaicus* Jur., P. *archangelicus* Popp., *Trichocellus mannerheimi* (F. Sahlb.), *Harpalus calathoides* Motsch. Из них *H. calathoides* указан ошибочно: проверка определения этого экземпляра Б.М. Катаевым показала, что экземпляр относится или к *H. anxius* (Duft.), или к *H. kirgisicus* Motsch. (точное определение невозможно, так как найдена самка, а надежно различаются эти виды лишь по гениталиям самцов).

Изучаемому вопросу посвящены и несколько работ В.О. Козьминых. В первой работе, написанной в соавторстве с С.Л. Есюниным (Есюнин, Козьминых, 1992) и посвященной редким и охраняемым беспозвоночным памятника природы «Спасская гора», рекомендованы к охране следующие виды жужелиц: *Nebria gyllenhali* Schoenh. (= *N. rufescens* (Stroem)), *Carabus sibiricus* F.-W., *C. clathratus* L., *Pterostichus uralensis* Motsch., *Harpalus anxius* (Duft.), *Badister unipustulatus* Bon., *Masoreus wetterhali* (Gyll.), *Brachinus crepitans* (L.). Все эти виды имеют обширные ареалы, они достаточно обычны, и их существованию ничего не угрожает. Поэтому, на наш взгляд, рекомендовать их к охране излишне. Исключение составляет лишь *B. crepitans*, которого можно рекомендовать к охране на местном уровне, так как его ареал в Пермском крае продвигается много дальше к северу, чем в европейской части России.

Еще в двух, дублирующих друг друга в части жужелиц, публикациях (Козьминых, 1996, 1997а) приводятся «редкие и охраняемые жесткокрылые Урала». Из них в Пермском крае обитает лишь *Carabus menetriesi* Fldm. Хотя этот вид и включен в Красную книгу Российской Федерации (2001), он имеет обширный ареал, его существованию ничего не угрожает, и рекомендовать его к охране, на наш взгляд, излишне.

Еще в одной работе В.О. Козьминых (1997б) дан список видов, соответствующих статусу «редкие и украшающие природу виды». Из них в Пермском крае встречаются *Nebria rufescens* (Stroem), *Carabus estreicheri* F.-W., *C. sibiricus* F.-W., *C. clathratus* L., *C. loschnikovi* F.-W., *Pterostichus kaninensis* Popp., *P. kokeili archangelicus* Popp., *Harpalus calathoides* Motsch., *Chlaenius tibialis* Dej. Кроме этого, в списке приводится *Cicindela restricta* F.-W., отмечавшийся в Пермском края ошибочно (Козырев, Козьминых, 1994; Козырев, Козьминых, Есюнин, Дурманов, 1994) и в действительности здесь не встречающийся (Маталин, 1999).

Вряд ли можно считать удачной попытку включения ряда видов жужелиц в Красную книгу Среднего Урала (1996). Большинство попавших туда видов имеют обширные ареалы и не являются редкими. В частности, это можно сказать о *Carabus estreicheri* F.-W., *C. canaliculatus* Ad., *C. menetriesi* Fldm., *C. odoratus* Motsch., *C. sibiricus* F.-W. Нетрудно убедиться, просматривая эту книгу, что в нее в основном включены виды крупные, красивые и полезные для человека, а не виды, которые уязвимы или исчезают в настоящее время и потому нуждаются в охране. Кроме того, некоторые видовые очерки, посвященные жужелицам, содержат грубые ошибки.

В очерке о *Carabus loschnikovi* сообщается, что этот вид «предпочитает каменистые тундры гольцового и подгольцового поясов» (Красная книга…, 1996, с. 60). Это утверждение, мягко говоря, странно, так как в подгольцовом поясе нет тундр вообще, а тундра, где обитает этот вид (вершина горы Средний Басег), относится не к каменистым, а к кустарничковым и кустарничково-лишайниковым. Вряд ли можно согласиться и с тем, что этот вид «до настоящего времени не охранялся», так как единственная известная популяция этого вида в Пермском крае находится на территории заповедника и рекомендации по охране этого вида были опубликованы нами за несколько лет до выхода Красной книги Среднего Урала (Воронин, 1992), а рабочие материалы о необходимости охраны этого вида были переданы научному отделу заповедника еще раньше.

Ошибочным является указание *Carabus canaliculatus* в заповеднике «Басеги» на карте распространения этого вида. В Пермском крае вид пока не зарегистрирован, ближайшая находка этого вида – в Висимском заповеднике (Ухова, Ломакин, Зиновьев, 1996; Ухова, Зиновьев, 2000). Также пока не найден в Пермском крае и *C. odoratus* – указание на его обнаружение в заповеднике «Басеги» ошибочно. Очерк о виде *C. sibiricus* содержит утверждение, что особенности биологии этого вида не изучены. Это не совсем так. Фенология и сезонная динамика численности этого вида известны (Шиленков, 1978; Воронин, Гридина, 1984). Вопреки утверждению Ю.И. Коробейникова о том, что «жуки отмечались весной» (Красная книга, 1996, с. 64), этот вид в наших условиях имеет период размножения и наибольшую активность в конце лета и осенью.

Указанных недостатков в Красной книге Среднего Урала (1996) можно было бы избежать при лучшем изучении литературы по этим вопросам и в особенности если бы не игнорировались, очевидно сознательно, депонированные рукописи. В основном по этой же причине «за бортом» этой работы осталась довольно богатая литература по жужелицам учлесхоза «Предуралье», где встречается ряд видов, включенных в Красную книгу Среднего Урала (1996).

Публикация и материалы Красной книги Среднего Урала (1996) вызвали неоднозначную реакцию у специалистов, работающих в этой области. В частности, критическая статья по поводу этой книги была опубликована нами (Воронин, 1997). Еще в двух наших работах (Воронин, 2000, 2001) рассматриваются общие принципы включения беспозвоночных в региональные Красные книги на примере жужелиц Урала.

Проблемам внесения видов жужелиц в Красную книгу Среднего Урала была посвящена публикация А.В. Козырева (2000). Этот автор совершенно справедливо отмечает, что в Красную книгу Среднего Урала включались жужелицы «не столько по признаку редкости вида, сколько исходя из величины тела, структуры верха, окраски, т.е. из эстетических характеристик» (с. 162). Он считает, что из обитающих на Среднем Урале 350 видов жужелиц около 15% являются редкими и очень редкими или относятся к исчезающим или находящимся под угрозой исчезновения биогеоценозам и что всех их нужно включать в Красные книги. На наш взгляд, это предложение нереально. Редких видов жужелиц на Среднем Урале больше 15%. Более того, их вообще большинство. Так, по нашим данным (Воронин, 1999), к редким видам в лесной зоне Среднего Урала относятся 167 видов, что составляет 54% найденных видов. Целесообразно включать в Красные книги не все редкие виды, а только те, которые находятся под угрозой исчезновения вследствие антропогенного воздействия и определяют своеобразие фауны региона.

Как мы видим, вопросам охраны жужелиц в Пермском крае посвящено достаточно много литературы. Различные авторы рекомендуют к охране различные виды жужелиц, и единого мнения по этому вопросу пока нет. Изучив все литературные источники и обширный полевой материал (собрано более 30 000 экземпляров), мы можем рекомендовать к охране шесть видов жужелиц. Ниже даны подробные характеристики этих видов, включая данные об истории их изучения в Пермском крае, географическом и биотопическом распределении, фенологии. Приведены сведения о том, кто и когда предложил их к охране в Пермском крае. Биологические, экологические и географические характеристики видов приводятся с учетом работ, выполненных и за пределами Пермского края, в других участках видовых ареалов.

Carabus loschnikovi F.-W.

Впервые популяция этого вида на территории Пермского края была открыта нами в июле 1982 г. во фрагменте горной тундры на вершине горы Средний Басег. Первоначально этот вид был неправильно определен О.Л. Крыжановским и фигурировал в одной из наших первых публикаций как *Carabus odoratus* Motsch. (Воронин, 1983). Позднее мы исправили эту ошибку (Воронин, 1992, 1993), и в последующих наших публикациях этот вид фигурирует уже под правильным названием. Тем не менее, отголоском этой ошибки является, на наш взгляд, указание *C. odoratus* Motsch. для Басег в

Красной книге Среднего Урала (1996), что, безусловно, не соответствует действительности (очерк по этому виду был подготовлен к печати Ю.И. Коробейниковым).

В изученном фрагменте горной тундры популяция этого вида занимает площадь в несколько квадратных километров, но вид достаточно многочислен и составляет основу населения жужелиц этого местообитания. Относительная численность (уловистость) имаго при учете их почвенными ловушками составляла в июле 1982 г. в пихтовом мелколесье 22.5 экз. на 100 ловушко-суток; в июле и августе 1990 г. на кустарничково-лишайниковом участке фрагмента горной тундры – 11.3 экз. на 100 ловушко-суток. Специальных исследований фенологии этого вида в условиях Пермского края не проводилось, но наибольшая относительная численность (уловистость) вида наблюдается, как и у многих других тундровых видов жужелиц, в июле – самом теплом месяце года. Нельзя сказать, что особенности биологии этого вида не изучены, как это утверждает Ю.И. Коробейников (Красная книга Среднего Урала, 1996). В частности, его фенология изучалась в условиях Южного Прибайкалья В.Г. Шиленковым (1978). В этих условиях вид производит яйцекладку в конце июня – июле; зимует имаго; вид имеет одногодичный цикл развития и относится к весенним видам с зимующими молодыми жуками. Вопросам фенологии этого вида на Восточном Саяне была посвящена публикация И.Х. Шаровой, Л.Ц. Хобраковой (2002).

На территории Пермского края вид представлен изолированной популяцией – реликтом плейстоценовых оледенений. Пермский край – это самая западная точка нахождения вида. Основной ареал охватывает Алтай, Саяны, Восточную Сибирь, Забайкалье, Монголию. Особенно этот вид характерен для горных тундр этих регионов, но в Восточной Сибири заселяет не только горные тундры, но и равнинные леса. На Урале встречается в горных тундрах Полярного, Приполярного и Северного Урала (Козырев, 2001). Возможно нахождение новых изолированных популяций этого вида в горных тундрах северо-востока Пермского края.

Carabus schoenherri F.-W.

Этот вид впервые был найден в Пермском крае в 1899 г. в районе Кизеловского завода Соликамского уезда, о чем А.П. Семенов-Тян-Шанский (1910) упоминал на собрании Русского энтомологического общества. Предложен к охране А.В. Козыревым (2000) как самая крупная и красивая жужелица Среднего Урала. Однако первая попытка рекомендовать этот вид к охране была сделана еще до А.В. Козырева. На плакате редких насекомых Прикамья (Бурылова, 1990) был изображен *Carabus violaceus* L. В действительности же, как показала наша проверка определения вида в сборах А.М. Бурыловой, этот вид был неправильно определенным *C. schoenherri*.

Вид пока достаточно широко распространен в Пермском крае, однако не встречается в горах его восточной части. Заселяет леса, особенно смешанные и лиственные, лесные поляны. Местами нередок. В изученных нами биотопах, где встречался этот вид, его обилие (доля в общем количестве экземпляров жужелиц, отловленных в биотопе) составляло при учете почвенными ловушками 1.2–4.0%, а относительная численность (уловистость) – 1.6–2.5 экземпляра на 100 ловушко-суток. По нашим данным (Воронин, 1999), в заказнике “Предуралье” вид имеет весеннее размножение (пик численности приходится на конец июня – начало июля).

Этот сибирский вид заходит на западе ареала в восточную часть лесной зоны Восточно-Европейской равнины. Западная граница его ареала проходит западнее Пермского края. «Присутствие *Carabus schoenherri*… характерно для всего региона Поволжья и рассматривается как отличительная черта востока европейской части лесного пояса» (Феоктистов, 1983, с. 5). Он заселяет Республику Мордовию (Феоктистов, 1979), Чувашскую Республику (Хмельков, 1984, 1998), Республику Марий-Эл (Утробина, 1965), Кировскую область (Шернин, 1928; Юферев, 1986), Республику Татарстан (Лебедев, 1906). В то же время в хорошо изученной Московской области он уже не обнаружен (Шарова, 1982; Орлов, 1983; Федоренко, 1988). Отсутствует также в Нижнем Поволжье (Калюжная, Комаров, Черезова, 2000).

Pterostichus kaninensis Popp.

Впервые этот вид был найден на территории Пермского края нами в июле 1982 г. в заповеднике «Басеги» (один экземпляр был обнаружен во фрагменте горной тундры на вершине горы Средний Басег). Первоначально вид был определен О.Л. Крыжановским как *P. negligens* Sturm. Под таким названием он фигурирует в некоторых наших публикациях (Воронин, Есюнин, 1989, 1990(1992)). *P. negligens* был описан с гор Средней Европы, а *P. kaninensis* – с полуострова Канин. Оба этих вида неоднократно указывались для территории Урала, особенно его северной части. Морфологические различия этих двух видов достаточно спорны. Мы придерживаемся мнения Б.М. Катаева и Д.Е. Ломакина (Kryzhanovskij, Belousov, Kabak et al., 1995), которые считают, что, вероятно, оба этих названия являются синонимами. Однако требуется глубокая ревизия подрода *Cryobius* Chaud., к которому относятся эти виды, чтобы окончательно разрешить этот вопрос.

Наши более поздние исследования показали, что этот вид, в отличие от встречающегося совместно с ним во фрагменте горной тундры на вершине горы Средний Басег *Carabus loschnikovi*, заселяет также горные тундры на горе Северный Басег. Здесь он встречается и в примыкающих к горным тундрам елово-березовых лишайниковых криволесьях, курумниках и черничниках верхней части подгольцового пояса. При исследовании нескольких вершин гор Южных Басег обнаружить этот вид не удалось (эти вершины отличаются меньшей высотой, и фрагменты горно-тундрового пояса здесь не выражены). В соседней, Свердловской области вид отмечался у каменистых останцев на вершинах гор Белая, Старик-Камень, Большой Сутук в окрестностях Висимского заповедника Ю.И. Коробейниковым (1990, 1991).

Вид был впервые рекомендован к охране нами в 1992 г. (Воронин, 1992), однако не был включен в Красную книгу Среднего Урала (1996).

Во фрагменте горной каменистой тундры на вершине горы Северный Басег *P. kaninensis* входил в число доминантов (56.5% от общего числа собранных в этом биотопе почвенными ловушками экземпляров жужелиц). Однако относительная численность (уловистость) его здесь невелика – 1.3 экземпляра на 100 ловушко-суток. Этот вид был встречен нами также в лишайниковой тундре на его северном склоне (1.8% от общего числа собранных здесь жужелиц; 0.1 экземпляра на 100 ловушко-суток). На горе Средний Басег один экземпляр этого вида найден в пихтовом мелколесье посреди кустарничково-лишайниковой тундры.

В работе В.О. Козьминых, А.В. Козырева, С.Л. Есюнина, Т.И. Гридиной (1994), посвященной жужелицам заповедных и охраняемых территорий Пермской области, также упоминается *P. kaninensis*. Ни разу не побывав на Басегах, автор этих тезисов В.О. Козьминых утверждает, что этот вид очень обычен в самых различных стациях этого хребта, а не только в горно-тундровых и что вид не нуждается в охране. Это утверждение ошибочно. *P. kaninensis*, действительно, встречается не только во фрагментах горной тундры, но за их пределами заселяет не самые различные стации, а только курумники, черничники и елово-березовые лишайниковые криволесья верхней части подгольцового пояса. Он представлен здесь изолированными популяциями – реликтами плейстоценовых оледенений и, вопреки мнению этих авторов, заслуживает охраны.

Pterostichus arhangelicus Popp.

Мы считаем эту форму самостоятельным видом, хотя в опубликованной недавно систематической сводке по жужелицам России и сопредельных стран (Kryzhanovskij, Belousov, Kabak et. al., 1995) она приводится в качестве подвида *P. kokeili* Mill. По мнению Б.М. Катаева (устное сообщение), *P. archangelicus* отличается от последнего вида формой переднеспинки и должен рассматриваться в качестве самостоятельного вида.

Вид обитает во фрагментах горной тундры, черничниках и сухих елово-березовых лишайниковых криволесьях верхней части подгольцового пояса гор Северный и Средний Басеги. Он представлен на вершинах гор изолированными популяциями – реликтами плейстоценовых оледенений. В изученных нами биотопах он входил в состав доминантов в черничнике у вершины горы Северный Басег – составлял 42.2% от общего количества отловленных здесь почвенными ловушками экземпляров жужелиц, его относительная численность (уловистость) составляла 2.7 экземпляра на 100 ловушко-суток. В кустарничковой тундре на вершине горы Средний Басег его относительная численность (уловистость) составляла 0.5 экземпляра на 100 ловушко-суток.

Вид был впервые рекомендован к охране нами в 1992 г. (Воронин, 1992), однако не был включен в Красную книгу Среднего Урала (1996). В.О. Козьминых, А.В. Козырев, С.Л. Есюнин, Т.И. Гридина (1994) также высказывали сомнения в необходимости охраны этого вида, как и относительно *P. kaninensis*. Это утверждение ошибочно по тем же причинам, которые приведены в очерке о *P. kaninensis*.

Chlaenius tibialis Dej.

Вид впервые был найден нами в Пермском крае в заказнике «Предуралье» в 1976 г. Первоначально он был определен О.Л. Крыжановским как новая форма *Chlaenius nitidulus* (Schrnk.), отличающаяся от номинальной темной окраской ног и пропорциями переднеспинки. Именно под таким названием этот вид приводится в наших первых публикациях (Воронин, 1978, 1991, 1993). Более позднее определение показало, что найденная форма относится к *C. tibialis*.

Вид имеет европейский ареал и в основном приурочен к неморальной зоне (Воронин, 1999). Можно предположить, что этот вид является неморальным реликтом, сохранившимся в Южноуральском рефугиуме со времен оледенения. Вид пока обнаружен только в Предуралье, восточнее Уральского хребта не встречается. В достаточно хорошо изученной Новосибирской области он не обнаружен (Дудко, Любечанский, 2002). Найден на Урале не только в заказнике «Предуралье», но и в г. Ухте, г. Перми и её окрестностях, на берегах рек Сим и Ай на Южном Урале (Козырев, Козьминых, Есюнин, 2000). Все эти места сбора также относятся к Предуралью.

Вид впервые был рекомендован к охране В.О. Козьминых (1997б). Встречается под камнями на берегах небольших рек. Интересны его взаимосвязи с систематически близким ему *Chlaenius vestitus* (Pk.) в заказнике «Предуралье». В конце 70-х – начале 80-х гг. он попадался здесь достаточно часто. Затем его численность снизилась, и он стал замещаться *C. vestitus*, в середине 90-х гг. его численность здесь снова возросла. Вид является весенним, наибольшая численность отмечена в первой половине лета (Воронин, 1999).

Brachinus crepitans L.

Впервые обнаружен в Пермском крае нами (Воронин, 1978) в июле 1976 г. на суходольных лугах заказника "Предуралье". Еще в то время О.Л. Крыжановский отмечал, что это самая северная находка этого вида в европейской части СССР (устное сообщение). Позднее этот вид был обнаружен еще севернее в Лунежских горах (Козьминых, 2002, 2003). На территории Пермского края вид является реликтом ксеротермического периода, когда степная растительность была распространена значительно дальше к северу, чем в настоящее время. Он приурочен к выходам участков степей и остепненных лугов на холмах по долинам рек Сылвы и Камы, в заказнике "Предуралье" встречается также в антропическом ландшафте на территории поселка Частые. Характерен для островной Кунгурской лесостепи и ее окрестностей.

Рекомендован к охране С.Л. Есюниным, В.О. Козьминых (1992). В самой северной точке своего обитания, на Лунежских горах заселял разнотравный луг, поляну у ельника, сосново-березовый лес (единичная находка), известковые обнажения у южного склона горы (Козьминых, 2002, 2003). Относительная численность (уловистость) его в открытых стациях составляла 0.1–4.6 экземпляра на 100 ловушко-суток.

В целом вид имеет европейско-западносибирский неморально-степной ареал. В Западной Европе он не является редким. Имеет весеннее размножение, зимует имаго (Larsson, 1939). Его находка в Пермском крае интересна тем, что это крайняя северо-восточная точка его ареала, находящаяся намного севернее области распространения этого вида на Восточно-Европейской равнине.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (Р2004 "Урал", № 04-04-96055).

Список литературы

Бурылова А.М. Насекомые Прикамья в Красной книге СССР // Животный мир Прикамья. Пермь, 1989. С. 175–183.

Бурылова А.М. Редкие насекомые Прикамья: Плакат / Перм. пед. ин-т; Перм. обл. совет ВООП. Пермь, 1990.

Воронин А.Г. Стациальное распределение жужелиц заказника "Предуралье". Пермь, 1978. 27 с. Деп. в ВИНИТИ 10.08.78, № 2678-78.

Воронин А.Г. Доминирующие виды жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) Среднего Урала // Фауна и экология насекомых Урала: Информ. материалы. Свердловск, 1983. С. 12.

Воронин А.Г. Некоторые итоги изучения жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) учлесхоза "Предуралье" // Пермский университет – науке и производству: Тез. юбил. науч. сессии. Пермь, 1991. С. 247–250.

Воронин А.Г. Фауна жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) заповедников Среднего Урала. Пермь, 1992. 21 с. Деп. в ВИНИТИ 08.01.92, № 70-В92.

Воронин А.Г. Фауна жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) лесной зоны Среднего Урала. Пермь, 1993. 56 с. Деп. в ВИНИТИ 23.12.93, № 3148-В93.

Воронин А.Г. Жуки-жужелицы (*Coleoptera, Carabidae*) заповедника "Басеги" и вопросы их охраны // Охраняемые природные территории. Проблемы выявления, исследования, организации систем: Тез. докл. междунар. науч. конф. Пермь, 1994. Ч. II. С. 40–42.

Воронин А.Г. О некоторых видах жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*), включенных в Красную книгу Среднего Урала // Проблемы региональной Красной книги: Межведом. сб. науч. тр. Пермь, 1997. С. 42–43.

Воронин А.Г. Фауна и комплексы жужелиц (*Coleoptera, Trachypachidae, Carabidae*) лесной зоны Среднего Урала (эколого-зоогеографический анализ). Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1999. 244 с.

Воронин А.Г. Некоторые вопросы составления региональных Красных книг на примере жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) Урала // Экологические основы стабильного развития Прикамья: Материалы науч.-практ. конф. Пермь, 2000. С. 138–140.

Воронин А.Г. Некоторые проблемы охраны беспозвоночных на примере жуков-жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) Урала // Проблемы и перспективы географических исследований: Сб. науч. тр. Пермь, 2001. С. 215–221.

Воронин А.Г., Гридина Т.И. Сезонная динамика относительной численности некоторых видов жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) южной тайги Пермской области // Экология. 1984. № 6. С. 68–70.

Воронин А.Г., Есюнин С.Л. Жужелицы в высотных поясах гор Среднего Урала // Насекомые в биогеоценозах Урала: Информ. материалы. Свердловск, 1989. С. 12–13.

Воронин А.Г., Есюнин С.Л. Комплексы жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) гор Среднего Урала // Успехи энтомологии в СССР: жесткокрылые насекомые: Материалы X съезда Всесоюз. энтомол. о-ва. Л., 1990(1992). С. 31–32.

Дудко Р.Ю., Любечанский И.И. Фауна и зоогеографическая характеристика жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) Новосибирской области // Евразиатский энтомол. журн. 2002. Т. 1, вып. 1. С. 30–45.

Есюнин С.Л., Козьминых В.О. Редкие и охраняемые беспозвоночные заповедного урочища "Спасская Гора" // Насекомые в естественных и антропогенных биогеоценозах Урала: Материалы IV совещ. энтомологов Урала. Екатеринбург, 1992. С. 46–48.

Калюжная Н.С., Комаров Е.В., Черезова Л.Б. Жесткокрылые насекомые Нижнего Поволжья. Волгоград, 2000. 204 с.

Козырев А.В. Проблемы внесения жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) в Красную книгу Среднего Урала // Экологические основы стабильного развития Прикамья: Материалы науч.-практ. конф.

Пермь, 2000. С. 162–163.

Козырев А.В. О распространении жужелиц рода *Carabus* на Урале // Фауна и экология жужелиц естественных и антропогенных ландшафтов: Сб. материалов межрег. науч.-практ. конф. карабидологов. Саранск, 2001. С. 38–40.

Козырев А.В., Козьминых В.О. Особенности фауны жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) памятника природы “Сарашевская дубрава” // Охраняемые природные территории. Проблемы выявления, исследования, организации систем: Тез. докл. междунар. науч. конф. Пермь, 1994. Ч. II. С. 61–63.

Козырев А.В., Козьминых В.О., Есюнин С.Л. Состав локальных фаун жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) Урала и Приуралья // Вестн. Перм. ун-та. 2000. Вып. 2. Биология. С. 165–215.

Козырев А.В., Козьминых В.О., Есюнин С.Л., Дурманов П.В. Жесткокрылые Пермской области. 4. Материалы к фауне жесткокрылых (*Coleoptera*) памятника природы “Сарашевская дубрава”. 20 с. Деп. в ОНП НПЭЦ “Верас-Эко” и ИЗ АН Беларуси 21.02.94, № 401.

Козьминых В.О. Редкие и охраняемые жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) Урала // Экологические пробл. и способы их решения: Материалы межвуз. науч.-практ. конф. Соликамск, 1996. С. 60–62.

Козьминых В.О. Редкие и охраняемые жужелицы (Insecta: *Coleoptera, Carabidae*) Урала // Достижения современной фармацевтической науки и образования – практическому здравоохранению: материалы юбил. науч.-практ. конф. Пермь, 1997а. С. 234–235.

Козьминых В.О. Редкие и подлежащие охране жужелицы (*Coleoptera, Carabidae*) Урала, рекомендуемые для занесения в центральные и региональные издания Красной книги // Проблемы региональной Красной книги: Межведом. сб. науч. тр. Пермь, 1997б. С. 55–63.

Козьминых В.О. Видовой состав и распределение жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) по биотопам ландшафтного памятника природы Лунежские горы // География и регион: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. V. Биогеография и биоразнообразие Прикамья. Пермь, 2002. С. 116–122.

Козьминых В.О. Состав и распределение жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) по биотопам ландшафтного памятника природы «Лунежские горы» (Пермская область) // Экологические проблемы заповедных территорий России. Тольятти, 2003. С. 204–210.

Козьминых В.О., Козырев А.В., Есюнин С.Л., Гридина Т.И. Жужелицы (*Coleoptera, Carabidae*) заповедных и охраняемых территорий Пермской области: библиографический и краткий фаунистический обзоры // Охраняемые природные территории. Проблемы выявления, исследования, организации систем: Тез. докл. междунар. науч. конф. Пермь, 1994. Ч. II. С. 63–64.

Коробейников Ю.И. Некоторые особенности фауны и экологии жужелиц высокогорий Висимского заповедника и прилегающих территорий // Исследования природы в заповедниках Урала: Информ. материалы. Свердловск, 1990. С. 30–32.

Коробейников Ю.И. Жужелицы горных тундр Урала // Экологические группировки жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) в естественных и антропогенных ландшафтах Урала: Сб. науч. тр. Свердловск, 1991. С. 51–60.

Красная книга Российской Федерации (Животные). М.: Аст: Астрель, 2001. 864 с.

Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области): Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1996. 279 с.

Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. 2-е изд. М.: Лесная пром-сть, 1984. Т. 1. 392 с.

Лебедев А. Материалы для фауны жуков (Coleoptera) Казанской губернии // Тр. рус. энтомол. о-ва. 1906. Т. XXXVII. С. 352–438.

Маталин А.В. О распространении Cicindela maritima (*Coleoptera, Carabidae*) на севере России // Биоразнообразие наземных и почвенных беспозвоночных на Севере: Тез. докл. Междунар. конф. Сыктывкар, 1999. С. 135–137.

Орлов В.А. Жужелицы рода *Carabus* L. в Московской области // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. М., 1983. С. 113–120.

Семенов-Тян-Шанский А.П. Нахождение в Соликамском уезде Пермской губернии *Carabus schoenherri* Fisch.-W. // Рус. энтомол. обозр. 1910. Т. 10, № 1–2. С. 50.

Утробина Н.М. К выделению комплекса полезных беспозвоночных в почвах Марийской АССР // Итоговая науч. конф. Казан. гос. ун-та за 1964 год (краткое содержание докладов). Секция биол.-почв. наук. Казань, 1965. С. 57–60.

Ухова Н.Л., Зиновьев Е.В. Редкие и особо охраняемые беспозвоночные животные Висимского государственного заповедника // Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала: Тез. докл. науч.-практ. конф. Сыктывкар, 2000. С. 185–186.

Ухова Н.Л., Ломакин Д.Е., Зиновьев Е.В. Список видов жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) района Висимского заповедника // Проблемы заповедного дела: Материалы науч. конф. Екатеринбург, 1996. С. 108–110.

Федоренко Д.Н. Фауна жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) Московской области // Насекомые Московской области. Проблемы кадастра и охраны. М., 1988. С. 20–46.

Феоктистов В.Ф. Комплексы жужелиц в фитоценотических рядах Мордовского заповедника //

Фауна и экология беспозвоночных: Сб. науч. тр. М., 1979. С. 26–40.

Феоктистов В.Ф. Зоологическая диагностика фитоценозов (на примере изучения комплексов жужелиц Мордовского заповедника): Автореф. дис. …канд. биол. наук. М., 1983. 16 с.

Хмельков Н.Т. Экологическая структура фауны жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) некоторых биотопов нагорных дубрав Чувашской АССР // Эколого-морфологические особенности животных Среднего Поволжья: Межвуз. сб. науч. тр. Казань, 1984. С. 38–46.

Хмельков Н.Т. Новые данные по фауне жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) Чувашской Республики // Экологические исследования в Чувашии: Материалы I-й Республ. энтомол. конф. Чебоксары, 1998. С. 95–104.

Шарова И.Х. Фауна жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) Московской области. М., 1982. С. 223–236.

Шарова И.Х., Хобракова Л.Ц. Сезонная динамика жизненного цикла *Carabus loschnikovi* F.-W. (*Coleoptera, Carabidae*) в высокогорьях Восточного Саяна // XII съезд Рус. энтомол. о-ва: Тез. докл. СПб., 2002. С. 379–380.

Шернин А.И. К фауне жуков (Coleoptera) северных уездов Вятской губернии // Тр. Вятского НИИ краеведения. 1928. Т. 4. С. 34–56.

Шиленков В.Г. Особенности биологии массовых видов жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) фауны Южного Прибайкалья // Энтомол. обозр. 1978. Т. 57, вып. 2. С. 290–301.

Юферев Г.И. Экологическая характеристика наземной колеоптерофауны Свечинского района Кировской области // Экология животных Поволжья и Приуралья: Межвуз. сб. науч. тр. Куйбышев, 1986. С. 20–25.

Kryzhanovskij O.L., Belousov I.A., Kabak I.I. et al. A Checklist of the Ground-Beetles of Russia and Adjacent Lands (Insecta, *Coleoptera, Carabidae*) // Pensoft Ser. Faunist. 1995. № 3. 271 p.

Larsson S.G. Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden // Entomol. Medd. 1939. Bd. 20. S. 277–560.

Поступила в редакцию 20.02.2006

Species of ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*) of Perm region recommended for protection

A.G. Voronin

The review of literary sources on protected species of ground beetles of Perm region is done. On the basis of literary data and own field researches 6 species of ground beetles were recommended for protection in the conditions of Perm region: *Carabus loschnikovi* F.-W., *C. schoenherri* F.-W., *Pterostichus kaninensis* Popp., *P. archangelicus* Popp., *Chlaenius tibialis* Dej., *Brachinus crepitans* L.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

Почвоведение

УДК 631.4

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ПОЧВЕННО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

О. З. Ерёмченко, Н. В. Москвина, Н. В. Орлова, Р. В. Кайгородов, О. А. Лымарь, А. Н. Власов

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Описаны основные направления почвенно-генетических исследований на биологическом факультете в 1930–2005 гг.

В 30-90-е гг. XX в. научные работы почвоведов Пермского государственного университета были связаны преимущественно с проблемой генезиса и сельскохозяйственного использования солонцов лесостепного Зауралья. Под руководством профессора А.И. Оборина на территории Троицкого заказника Пермского госуниверситета были организованы стационарные научные исследования. Разработаны приемы повышения плодородия луговых солонцов: безотвальная обработка, химическая мелиорация, предложена система внесения удобрений; произведен подбор наиболее перспективных сельскохозяйственных культур для освоения солонцов (Оборин, 1958, 1971, Оборин и др., 1972). В 1959 г. при участии А.И. Оборина были составлены первые рекомендации по ведению сельского хозяйства в зауральском регионе; в последующем материалы его работ использовались Госпланом СССР.

Основным достижением проф. А.И. Оборина в области генезиса почв было создание учения о периодичности развития процессов засоления – рассоления солонцов, обусловленных многолетними колебаниями увлажненности климата и уровня минерализованных грунтовых вод. Это учение получило развитие в работах ученицы А.И. Оборина профессора О.З. Ерёмченко (1991, 1995, 1997). Многолетняя цикличность развития почвообразовательных процессов и периодичность изменений мелиоративных свойств солонцов Южного Зауралья обусловлены 20–22-летними циклами увлажненности климата. Минерализованные грунтовые воды наряду с климатом определяют направленность развития процессов засоления и рассоления в луговых солонцах. Низкий уровень грунтовых вод в экосистемах солонцовых комплексов лесостепного Зауралья отмечался в 1934–1939, 1952–1959, 1974–1986, 1995–1998 гг., а высокое стояние грунтовых вод – в 1940–1951, 1960–1973, 1987–1994 гг.; глубина залегания грунтовых вод по периодам изменялась в среднем на 1–2 м. В динамике минерализации грунтовых вод прослежена некоторая асинхронность периодических колебаний, обусловленная горизонтальным и вертикальным переносом солей в почвах и грунтах почвенной катены; минерализация меняется по периодам в несколько раз. Процессы засоления – рассоления в целинных солонцах развиваются асинхронно, обусловливая перераспределение водорастворимых солей в почвенном профиле. В гумусовом и солонцовом горизонтах засоление развивается после влажных многоводных, а также сухих маловодных периодов; рассолению благоприятствует средняя увлажненность климата и среднее стояние грунтовых вод. Распашка почв солонцов с разрушением солонцового горизонта изменила характер зависимости процессов от увлажненности климата и уровня грунтовых вод: засоление максимально проявляется через несколько лет после многоводных периодов, а рассоление – после маловодных периодов. В мелиорированных солонцах процессы засоления – рассоления развиваются в целом так же, как и в немелиорированных солонцах. Были составлены математические зависимости для системы солонец – факторы среды, положенные в основу прогноза направленности развития почвообразовательных процессов. Режимообразующие факторы и направленность процессов засоления – рассоления в широком интервале и взаимосвязанно изменяют основные параметры мелиоративного состояния солонцов: степень и химизм засоления горизонтов, глубину залегания солевых горизонтов, карбонатность, долю обменного натрия в поглощающем комплексе. От колебаний параметров засоления и солонцеватости зависят родовые и видовые признаки, отраженные в генетической классификации солонцов. В динамике эффективного плодородия луговых солонцов лесостепного Зауралья проявляется цикличность изменений, обусловленных 20–22-летними колебаниями увлажненности климата и направленностью развития процессов засоления – рассоления. Максимальная эффективность гипсования (прибавки урожая около 3 ц корм. ед./га) получена при относительно пониженной испаряемости и развитии процессов рассоления; при доминировании процессов засоления в гипсованных солонцах, особенно сульфатного химизма, прибавки урожая становятся минимальными, недостоверными. Предложена система прогноза развития процессов почвообразования на основе данных многолетней цикличности, включающая следующие этапы: 1) выявление цикличности изменений климатических условий и характера увлажненности периода; 2) определение периода водности минерализованных грунтовых вод; 3) выявление направленности развития процессов засоления-рассоления в почвах; 4) оценка эффективности агротехнических и мелиоративных приемов земледелия на ближайшие несколько лет (Ерёмченко, 1999).

У агросолонцов лесостепного и степного Зауралья отмечено формирование новых генетических свойств: повышенная изменчивость основных параметров засоления и солонцеватости в зависимости от ритмов поступления в почву тепла и влаги; значительная однородность обрабатываемых горизонтов по морфологическому строению, химическому и гранулометрическому составам; проявление признаков засоления и солонцеватости в поверхностном слое (по количеству подвижных соединений натрия, карбонатов, pH, насыщенности натрием, дисперсности частиц); высокая изменчивость химического состава подпахотных горизонтов из-за подвижности в профиле водорастворимых солей, карбонатов и гипса; снижение гумусированности, особенно содержания лабильных соединений, с некоторым накоплением гумуса в подпахотных горизонтах по сравнению с целиной. В профиле агрогенно-преобразованных солонцов диагностированы изменения свойств генетических горизонтов, обусловленные характером земледельческих воздействий. Деградационные изменения физико-химических и химических свойств солонцов и снижение уровня их плодородия связаны с развитием агрогенно-индуцированных процессов засоления, карбонатизации, ощелачивания, дегумификации и водно-эрозионных процессов. Прогрессивные изменения в профиле солонцов обусловлены устойчивым развитием процессов рассоления, декарбонизации и нейтрализации щелочности (Ерёмченко, 1997, 1999).

Восстановление плодородия деградированных солонцов происходит в залежном состоянии за счет природно-естественных механизмов. В залежных солонцах лесостепного и степного Зауралья на фоне периодичности изменений содержания водорастворимых солей и насыщенности натрием развивалось направленное рассоление и рассолонцевание по обменному натрию (Ерёмченко и др., 2004). Контроль над процессами восстановления солонцовых экосистем в залежах Южного Зауралья продолжается по настоящее время.

На территории Троицкого заказника начаты исследования закономерностей формирования современного уровня содержания тяжелых металлов. Повышенное количество тяжелых металлов в почвах заказника в значительной степени связано с химизмом почвообразующих пород. Кроме того, накопление Pb, Cu, Zn, Mn, Sr в поверхностном слое почв, по сравнению с нижележащими горизонтами и материнской породой, свидетельствует о загрязнении этими элементами воздушной среды в зауральском регионе. Обнаружена также повышенная аккумуляция поллютантов в верхнем слое солонцовых почв пониженной равнины вследствие их перераспределения по элементам рельефа.

В конце XX в. получили развитие исследования, связанные с антропогенной трансформацией почвенного покрова в регионе. Многообразие форм деятельности человека обусловливает разнообразие изменений в профиле и свойствах почв. Антропогенные факторы могут индуцировать развитие новых почвообразовательных процессов, вести к деградации и полному уничтожению почв. В техногенных ландшафтах роль почв выполняют поверхностные почвоподобные образования, которые, несмотря на глубокую трансформацию, остаются биокосными многофазными системами, состоящими из твёрдой, жидкой и газообразной фаз с непременным участием живой фазы. Они выполняют определённые экологические функции, в первую очередь, они пригодны для произрастания растений, способны сорбировать в толще загрязняющие вещества и удерживать их от проникновения в грунтовые воды, а также от поступления пыли в воздух.

Современные направления почвенно-генетических исследований на кафедре физиологии растений и микроорганизмов связаны с наиболее масштабными техногенными факторами: селитебными, индустриальными и водно-мелиоративными.

Первое направление – изучение процессов формирования свойств почв и техногенных поверхностных образований (ТПО) на территории городов и поселков Пермского края. В формировании почвенного покрова селитебных ландшафтов проявляются некоторые общие закономерности: уничтожаются природные почвы, перемешиваются грунты, почвы загрязняются органическими и минеральными веществами, в их состав включается много бытового и строительного мусора и др. В то же время специфика почв и ТПО зависит от региональной направленности процессов почвообразования, истории и возраста формирования селитебного ландшафта, местных форм современной техногенной деятельности человека. Почвы приобретают новый комплекс свойств и режимов, от которого зависит их способность к выполнению экологических функций.

Города таежно-лесной зоны Прикамья (Пермь, Соликамск, Березники) расположены на холмисто-увалистой эрозионной равнине и песчаных террасах р. Камы. В почвенном покрове преобладали подзолистые суглинистые и супесчаные почвы. Дерново-карбонатные и дерново-бурые глинистые почвы располагались на участках с максимальной крутизной и имели небольшие ареалы (Коротаев, 1962; Скрябина, 1998).

В многоэтажных районах городов, застроенных в 30–60 гг. XX столетия, почвенный покров был трансформирован в связи с выравниванием склонов, засыпкой логов и долин малых рек, разнообразным строительством. В настоящее время в профиле городских почв и ТПО редко встречаются органогенные и гумусовые, а также подзолистые горизонты. Сохранившиеся иллювиальные горизонты почв и материнские породы (пески древнеаллювиального происхождения и элювиально-делювиальные суглинки) перемешаны с привезенными грунтами, бытовым и строительным мусором.

На местах, не затронутых строительством в последние десятилетия, в профиле городских почв образовались маломощные гумусовые горизонты. На клумбах и газонах для повышения плодородия поверхность почв покрывается 5–10-сантиметровым слоем смеси низинного торфа с песком.

Выделенные почвенные разности с территории жилых районов города были соотнесены с классификацией, разработанной М.Н. Строгановой и др. (Почва, …, 1997) для городских почв таежно-лесной зоны (на примере г. Москвы). К блоку естественно-антропогенных почв, классу поверхностно-преобразованных были отнесены урбо-дерново-подзолистые и урбо-дерново-карбонатные почвы, сохранившие диагностические горизонты, но включающие много мусора и характеризующиеся повышенным уплотнением. Кроме того, в этот же класс включены погребенные почвы, сохранившие генетические горизонты, но покрытые с поверхности суглинистыми или песчаными грунтами. Блок естественно-антропогенных почв относительно слабо представлен в почвенном покрове, поскольку, как правило, преобразование затрагивает большую часть профиля.

Блок антропогенно-преобразованных почв, класс антропоземы, тип урбаноземы представлен собственно урбаноземами и экраноземами. Собственно урбаноземы обладают профилем, состоящим из минерально-гумусового субстрата разной мощности и качества с примесью городского мусора, и характеризуются отсутствием генетических горизонтов. Экраноземы залегают под асфальтобетонным покрытием.

К блоку техногенных поверхностных образований, классу техноземы, типу почвогрунты, подтипу реплантоземы отнесли почвоподобные тела, сформированные на рекультивируемых после строительства территориях и покрытые с поверхности слоем торфокомпоста.

О частоте встречаемости основных подтипов городских почв можно судить по материалам съемки территории (масштаб 1:5000) одного из районов г. Перми. Урбопочвы и культуроземы не занимали значительных площадей, и выделить их контуры при съемке практически было невозможно. Грунты под зданиями занимали 17% площади. Преобладали в почвенном покрове района собственно урбаноземы (около 60%) с разной степенью включения строительного и бытового мусора и перемешивания грунтов. Примерно в равной степени представлены экраноземы, закрытые асфальтобетоном (14%), и реплантоземы на газонах с маломощными органогенно-гумусовыми горизонтами (10%) (Ерёмченко, Москвина, 2005). В районах одноэтажной частной застройки городов, на территории поселков значительные площади занимают агроподзолистые почвы с гумусовыми горизонтами повышенной мощности.

Городские почвы и ТПО, несмотря на перемешивание грунтов и создание насыпных слоев, наследовали природную закономерность в дифференциации гранулометрического состава. Почвы и ТПО молодых террас р. Камы имели, как правило, более легкий (песчаный, супесчаный) состав. На водоразделах и коренных склонах речной долины преобладали городские почвы и ТПО преимущественно суглинистого состава. Кроме того, в почвенном профиле встречались слои, резко отличающиеся по гранулометрическому составу, образовавшиеся за счет привезенных грунтов при устройстве поверхности.

Почвы и ТПО жилых районов наиболее часто характеризуются слабощелочной, реже – сильнощелочной ($pH>8.5$) реакцией почвенного раствора. Нейтральной реакцией ($pH=6–7$) отличались преимущественно свежие органоминеральные слои на поверхности реплантоземов, некоторые подповерхностные горизонты урбопочв и культуроземов. В большинстве разрезов щелочная среда почвенных растворов достигает глубины не менее метра. Как правило, отсутствовала гидролитическая форма кислотности.

Преобладающая часть почв показала реакцию на присутствие карбонатов – «вскипание» от соляной кислоты. Содержание карбонатов в почвенном мелкоземе колеблется в пределах от 1 до 4% и выше. Карбонаты представлены солями кальция и магния, их количество, извлекаемое 0.02-нормальной солянокислой вытяжкой, достигало 100–200 мг-экв/100 почвы. Окарбоначивание и щелочная реакция почв в городах Пермской области связаны с повсеместным использованием карбонатного щебня при укладке дорог, засыпке строительных площадок.

Гумус считают главным показателем плодородия почвы, поскольку в нем сосредоточено до 95–99% всех запасов азота, значительная часть фосфора и серы, а также калий, кальций, магний, железо, многие микроэлементы. При минерализации гумуса эти элементы переходят в формы, доступные для питания растений и микроорганизмов. От уровня содержания и состава гумусовых веществ зависит связывание (понижение доступности) токсичных соединений многих ТМ, органических загрязнителей. Городские почвы наследуют часть гумуса от природных почв, кроме того, процесс гумусообразования идет непосредственно в городской среде при участии живых организмов (растений, животных, микроорганизмов). Человек привносит в почвы города органогенные вещества: торф, навоз, органические загрязнители, сажу, которые со временем могут трансформироваться биотой в гумус. Содержание валового органического углерода в поверхностных горизонтах почв и ТПО городов Пермь, Березники, Соликамск колеблется в очень широких пределах. Урбо-дерново-подзолистые почвы наследовали не более 2–3% углерода гумуса. Под асфальтобетоном в экраноземах количество органического углерода составляло 0.5–2%. Минимальным количеством органического углерода (менее 1%) характеризовались собственно урбаноземы. В городских почвах со сложными профилями и погребенными горизонтами присутствовал общий углерод – несколько максимумов, либо гумусовые горизонты залегали под минеральными слоями.

«Молодые» реплантоземы имели черные, рыхлые органогенные слои, содержащие от 10 до 16% валового органического углерода; мощность их редко превышала 10 см. С «возрастом» окраска и мощность органогенного слоя изменялись; он становился бурым, уплотненным, образовалась дернина слоем до 2–3 см; содержание органического углерода снижалось до 2–6%.

Физико-химическая поглотительная способность почв имеет большое значение как фактор, удерживающий в почве минеральные удобрения, органические и неорганические загрязнители. В органо-минеральных горизонтах реплантоземов емкость катионного обмена составляла до 60–85 мг-экв/100 г почвы, в минеральных суглинистых слоях она находилась в пределах 20–30 мг-экв/100 г, а в супесчаных почвах и слоях – менее 20 мг-экв/100 г почвы.

В почвах и ТПО городов наряду с высокой изменчивостью содержания питательных элементов, в том числе азота, отмечается и увеличение их запасов. В районах многоэтажной застройки городов Пермской области валовое содержание азота в верхних горизонтах почв и ТПО составляло преимущественно 0.10–0.20 %, лишь в реплантоземах увеличивалось до 0.24–0.46%. В погребенных горизонтах содержание валового азота достигало второго максимума – 0.11–0.39 %.

Изучение доступности для растений элементов питания показало, что городские почвы и ТПО обеспечены подвижными формами калия; обогащение калием идет за счет антигололедных солей, строительных материалов, бытовых отходов. Содержание валового фосфора невысокое, но на этом фоне может иметь место относительно повышенное содержание подвижного фосфора, возможно обусловленное фосфорорганическими загрязнителями (детергенты).

В зимний период для борьбы с гололедом на дорогах региона применяются галитовые отходы. Наибольшее количество солей реплантоземы придорожных полос г. Перми содержали в весенний период, при этом количество хлоридов не превышало 0.8 мг-экв/100 г почвы. Наибольшее количество обменного натрия в придорожных реплантоземах достигало 1.4 мг-экв/100 г почвы и в среднем составляло 0.6–0.8 мг-экв/100 г. Реплантоземы возле дорог отличались от реплантоземов, расположенных во дворах, более высокой величиной pH.

Количество микроэлементов в почвах определяется, прежде всего, их содержанием в исходной почвообразующей породе, кроме того, под влиянием почвообразующего процесса происходит их дальнейшее перераспределение. В Пермском крае почвообразующие суглинистые и глинистые породы элювиально-делювиального происхождения содержат больше Cr (приблизительно в 1.5–2.0 раза), Mn (1.5–2.0 раза), Zr (1.5 раза), но меньше Sr (2.5 раза), Be (2–3 раза), Sn (2.5–5 раз), V и Ni (1.3–1.6 раза) чем кларки осадочных пород (по Виноградову). Древнеаллювиальные пески молодых террас р. Камы характеризуются значительно меньшими запасами микроэлементов, чем элювиально-делювиальные суглинки и глины.

В содержании микроэлементов почв и ТПО жилых районов исследуемых городов прослежена высокая степень изменчивости. Так, установлено, что в поверхностных слоях количество Ni колебалось в интервале от 30 до 300 мг/кг; преобладали почвы с содержанием Ni 30–100 мг/кг (около 80%). Количество Cr в почвах жилой зоны изменялось от 20 до 700 мг/кг; чаще встречались почвы с содержанием Cr 150–280 мг/кг. Особенно сильно колебалось содержание Pb – от 6 до 1500 мг/кг; преобладали почвы и ТПО с количеством Pb 6–70 мг/кг (около 90%) и т.д. В суглинистых пробах из почв и ТПО по сравнению с супесчаными в среднем повышено количество всех исследуемых микроэлементов, за исключением Sr.

На фоне высокой изменчивости микроэлементного состава почвенного покрова жилых районов городов, обусловленной различиями в химизме “почвообразующих” грунтов, в г. Перми проявилась тенденция к техногенному загрязнению Pb, Zn, Cu, Sn, в городах Березники и Соликамск – Pb и Zn (Еремченко, Москвина, 2004). Органо-минеральные слои реплантоземов обогащались Mn и Ti за счет применения торфокомпоста. Если в минеральных горизонтах почв и ТПО содержание Mn составляло около 600–1000 мг/кг, а Ti – 4000-4500 мг/кг почвы, то в верхнем слое реплантоземов их количество возрастало до 1500–2000 и 5000–10000 мг/кг соответственно. Накопление Mn в торфе является результатом болотного почвообразования; Ti, по-видимому, попадает в торфокомпост с минеральным компонентом (в регионе перерабатывается титановая руда). Высокий уровень содержания хрома является фоновым для территории таежно-лесной зоны Прикамья, так как он наследуется от почвообразующих пород.

Второе направление почвенно-генетических исследований в регионе – изучение деградации почвенного покрова на территории промышленных зон, связанной с механическим разрушением почв и химическим загрязнением. На территории Пермского края специфическим загрязнителем являются солевые отходы Соликамско-Березниковского экономического района. На Верхнекамском месторождении солей ведется добыча минерального сырья для получения калийных удобрений, технической и пищевой соли, для магниевого производства. Солевые отвалы ежегодно занимают более 20–25 га. Основной компонент отходов – галит ($NaCl$ 90.55–94.54%, KCl 3.2–7.34%, $MgCl_2$ 0.07–0.08%, $CaSO_4$ 1.34–1.48 %).

При организации площадок для складирования отходов производилось выравнивание поверхности, отсыпка водоотводных ложбин, перемешивание грунтов; в результате были уничтожены природные почвы и на поверхности сформировались ТПО, выполняющие функции почв. Исследованные ТПО зоны солеотвалов городов Соликамск и Березники были отнесены к группе натурфабрикатов (Классификация почв…, 2000). Они включали абралиты, представляющие собой вскрытый минеральный материал суглинистого или супесчаного состава, лишенный гумусированного слоя, литостраты – насыпные, перемешанные минеральные грунты на выровненной грунтовой площадке, созданной для солеотвала, органостраты, состоящие из низинного торфа, и органолитостраты – из перемещенных торфоминеральных грунтов.

Содержание органического вещества в минеральных ТПО низкое – 0.5–1% гумуса, органолитостраты отличаются присутствием торфа, количество которого колеблется от 2 до 50%. У минеральных ТПО емкость катионного обмена зависит от гранулометрического состава: у суглинистых она составляла 20–25 мг-экв/100 г, у супесчаных уменьшалась до 13–15 мг-экв/100 г почвы.

Реакция почвенного раствора минеральных ТПО колеблется от нейтральной (pH=6) до щелочной (до pH=8.7). В торфяных слоях органолитостратов проявляется кислотность (3.9–6.7 pH).

Засоленность ТПО сопровождается вхождением натрия в почвенно-поглощающий комплекс. Количество обменного натрия варьирует в широких пределах и зависит от уровня засоленности; при низком засолении его количество составляет 1–2 мг-экв/100 г, а при высоком – достигает 10–15 мг-экв/100 г почвы.

Обеспеченность ТПО доступным для растений калием высокая, а обеспеченность доступным фосфором низкая.

Отходы горной промышленности зачастую существенно влияют на уровень химического загрязнения ландшафтов. Изучение микроэлементного состава ТПО возле солеотвалов г. Соликамска показало, что в поверхностном слое ТПО наблюдается повышенное содержание Cu, Mn, Pb, V, Sr, Ni, Co, Ba (в 1.2–2.5 раза) по сравнению с их содержанием в дерново-подзолистой почве. Повышенное количество указанных тяжелых металлов содержится и в нерастворимом остатке солевых отходов, которые участвуют в формировании микроэлементного состава ТПО. Количество Zn, Cr, Sn и Ti в минеральных ТПО ниже уровня их содержания в природной почве.

От устройства площадки для складирования солеотвалов зависит степень засоления и радиус воздействия солей на корнеобитаемые горизонты ТПО. При хорошем оттоке соленых поверхностных и грунтовых вод влияние засоления минимально. Высоким и средним засолением преимущественно характеризуются ТПО, находящиеся на расстоянии около 1–5 м от солеотвалов. ТПО, расположенные в радиусе нескольких десятков метров, были преимущественно не засолены, реже имели слабую или среднюю засоленность хлоридами натрия. При отсутствии водостоков от солеотвалов значительное засоление распространяется на всю территорию разлива соленых вод.

Свойства ТПО определяют разнообразие и продуктивность растительности, произрастающей возле солеотвалов. С другой стороны, под влиянием растительности улучшаются свойства почвогрунтов (накапливаются гумус, питательные элементы, формируется структура и др.), происходит биологическая рекультивации техногенных территорий. При устройстве территории для солеотвалов растительность большей частью была уничтожена, в настоящее время здесь сформировались сообщества синантропных видов растений. Растительные сообщества, произрастающие в условиях устойчивого повышенного засоления ТПО, характеризуются низким проективным покрытием (10–30%) и низким видовым разнообразием (не более 10 видов). Характерными видами являлись *Puccinellia distans, Lactuca tatarica, Lepidium latifolium, Chenopodium glaucum,* кроме того, встречаются злаки (*Agropyron repens, Calamagrostis epigeios*), другие маревые (*Atriplex patula, A. calotheca)*, представители разнотравья *(Leucanthemum vulgare, Artemisia vulgaris, Hieracium umbellatum).* Таким образом, к условиям техногенного засоления приспособились преимущественно синантропные, адвентивные растения, в данном регионе они произрастают у дорог, жилья, в посевах сельскохозяйственных растений. Некоторые из них (*Puccinellia distans*, *Lactuca tatarica*, *Chenopodium glaucum*, *Atriplex patula*) характеризуются эффективными механизмами солеустойчивости, так как обитают в солонцовых и солончаковых экосистемах лесостепного Зауралья.

ТПО с низким и неустойчивым засолением занимали рудеральные сообщества с преобладанием многолетних злаков (*Calamagrostis epigeios, Bromopsis inermis, Agropyron repens, Phleum pratense,* *Anthoxanthum odoratum*) и элементами разнотравья (*Lathyrus pratensis, Leucanthemum vulgare, Matricaria recutita, Melilotus albus, Trifolium repens, Rumex confertus, Hieracium umbellatum*), представляющие собой предшествующую лугам стадию восстановительных сукцессий.

Третье направление почвенно-генетических исследований связано с изучением массового подтопления и заболачивания почв в прибрежных зонах водохранилищ Пермского края. Камское водохранилище, созданное в 1956 г., затопило аллювиальные и болотные почвы 1-й и 2-й террас р. Камы. Почвы 3-й террасы оказались преимущественно в условиях подтопления (Крюгер, Лютин, 1936). Ширина зоны подтопления с глубиной залегания грунтовых вод не более 1.5–2 м в среднем составляет 500–800 м и определяется в основном подпором подземных вод и водоподъемной способностью почвогрунтов. Здесь наиболее отчетливо выражены изменения в растительном покрове – отмирание древесной и формирование болотной растительности. Ширина зоны подтопления с уровнем грунтовых вод менее 2 м – от 600 до 1000 м и более (Матарзин и др., 1981). В нижнем течении притоков р. Камы (Косьва, Обва, Иньва, Пож, Нижний Лух и др.) были затоплены поймы с аллювиальными лугами и почвами. По берегам образовавшихся заливов в аллювиальных и гидроморфных условиях оказались подзолистые почвы. Так, подъем грунтовых вод в долинах рек Н. Лух и Висим привел к заболачиванию супесчаных подзолов и подзолистых почв, современная их площадь составляет около 4000 га; 7000 га таких почв находится в долинах соответствующих рек (Ерёмченко, 2002).

По классическим представлениям, процесс заболачивания почв проявляется в виде оглеения и торфообразования (Зайдельман, 1998). Исследовалась трансформация свойств подтопленных подзолистых супесчаных и суглинистых почв на берегах заливов по рекам Н. Лух, Чусовая и Пожва. В гидроморфных условиях (при уровне грунтовых вод менее 1 м) сформировались почвы с признаками дерново-грунтово-глееватой и лугово-болотной оглеенной. У дерново-грунтово-глееватых почв несколько увеличилась мощность гумусового горизонта по сравнению с таковым у автоморфных подзолистых почв. Признаки оподзоливания почти не выражены в морфологических признаках профиля супесчаных почв, у суглинистых почв могли присутствовать морфологические признаки слабого оподзоливания. В лугово-болотных почвах под оглеенным гумусовым горизонтом мощностью 10–20 см расположен переходный оглеенный горизонт пестрой сизо-светло-коричневой окраски, сильнообводненный. Накопление гумуса в гидроморфных почвах обусловлено не только усилением дернового почвообразовательного процесса под травами, но и закономерными изменениями гумусонакопления при смене гидрологического режима. В глеевой среде резко тормозится процесс минерализации и идет накопление органических веществ (Зайдельман, 1998).

У подтопленных почв отмечено заметное снижение всех показателей кислотности и повышение степени насыщенности основаниями. Уменьшение кислотности связано со снижением интенсивности элювиальных процессов и поступлением кальция из грунтовых вод. Определенное значение в этом плане имеет также смена типа растительности (лесной на луговую).

В зоне подтопления с уровнем грунтовых вод более 2 м (застойно-промывной водный режим) в дерново-подзолистых суглинистых почвах отмечено усиление процессов оподзоливания: подзолистый горизонт характеризуется белесо-серой окраской и непрочно-пластинчато-пылеватой структурой, возросла его мощность по сравнению с мощностью слоя в автоморфной дерново-подзолистой почве. Одновременно появился мощный подзолисто-иллювиальный горизонт с обильной белесой кремнеземистой присыпкой на ореховатых отдельностях. Если почва водораздела диагностирована как дерново-неглубокоподзолистая, в условиях застойно-промывного режима она приобрела признаки дерново-глубокоподзолистой почвы.

Вторичная эволюция почв на фоне застойно-промывного режима непременно завершается формированием профилей со светлыми кислыми элювиальными горизонтами, обладающими низким плодородием (Структурно-функциональная роль…, 2003). Модельными и натурными исследованиями выявлено, что возникновение застойно-промывного режима является причиной глубоких деградационных изменений и усиления признаков подзолообразования (Зайдельман, 1998). По-видимому, в зоне подтопления Камским водохранилищем периодически возникающий анаэробис способствовал развитию элювиально-глеевых процессов и увеличению мощности светлого элювиального горизонта в дерново-подзолистых почвах. В.И. Каменщиковой и др. (2002) также установлено увеличение мощности оподзоленных горизонтов подтопленных дерново-подзолистых почв 3-й камской террасы.

По Ф.Р. Зайдельману (1998), в условиях застойно-промывного режима при усилении элювиально-глеевых процессов резко снижается pH, уменьшаются содержание поглощенных кальция, магния, степень насыщенности основаниями, содержание илистой фракции, возрастают гидролитическая кислотность и подвижность алюминия. В дерново-подзолистых суглинистых и супесчаных почвах, оказавшихся в условиях застойно-промывных режимов, возросла величина актуальной и потенциальной кислотности в иллювиальных горизонтах по сравнению с кислотностью зональной почвы. Значительное повышение гидролитической кислотности прослежено также в дерново-подзолистых почвах зоны подтопления на правобережье Камского водохранилища (Каменщикова и др., 2002).

Периодическое подтопление привело к снижению емкости катионного обмена у дерново-подзолистых суглинистых почв по сравнению с емкостью такого обмена у зональной почвы водораздела. Подобное разрушение поглощающего комплекса почв – одно из проявлений подзолистого почвообразовательного процесса, оно связано с кислотным гидролизом тонкодисперсных частиц в верхней части профиля почвы и выносом продуктов разрушения в нижележащие горизонты или грунтовые воды. В профиле дерново-глубокоподзолистой почвы при застойно-промывном режиме возросла мощность элювиального горизонта с низким содержанием ила, по-видимому, с этим связано увеличение содержания илистой фракции в нижних горизонтах (более чем на 40%) по сравнению с его содержанием в почве водораздела. Подобная закономерность в изменении емкости поглощения и гранулометрического состава дерново-подзолистых почв зоны подтопления была отмечена в работе В.И. Каменщиковой и др. (2002).

Изучение почв и почвенного покрова Пермского края вносит определенный вклад в решение проблем генетического почвоведения и прикладной экологии.

Список литературы

Ерёмченко О.З. Динамика почвенно-мелиоративных свойств солонцов Зауралья // Почвоведение. 1991. № 2. С. 89–98.

Ерёмченко О.З. Природно-антропогенные изменения солонцов в Южном Зауралье. Пермь, 1997. 317 с.

Ерёмченко О.З. Природно-антропогенная эволюция солонцов: Автореф. дис…д-ра биол. наук. Новосибирск, 1999. 32 с.

Ерёмченко О.З. Эволюция почв в зоне подтопления Камского водохранилища // Вопросы физической географии и экологии Урала: Межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 2002. С.50–56.

Ерёмченко О.З., Москвина Н.В. Свойства почв и техногенных поверхностных образований в районах многоэтажной застройки г. Перми // Почвоведение. 2005. № 7. С. 782–789.

Ерёмченко О.З., Орлова Н.В., Кайгородов Р.В. Динамика процессов восстановления залежных солонцовых экосистем Южного Зауралья // Экология. 2004. № 2. С. 99–106.

Зайдельман Ф.Р. Процесс глееобразования и его роль в формировании почв. М.: Изд-во МГУ, 1998. С. 86–125.

Каменщикова В.И., Назаров Н.Н., Кувшинская Л.В., Каменщикова Н.Ю. Трансформация свойств дерново-подзолистых почв, находящихся в зоне подтопления Камского водохранилища// Вопросы физической географии и геоэкологии Урала: Межвуз. сб. науч. тр., Пермь, 2002. С. 57–62.

Классификация почв России. М., 2000. 236 с.

Коротаев Н.Я. Почвы Пермской области. Пермь: Кн. изд-во, 1962. 225 с.

Крюгер В.А., Лютин А.А. Почвенно-геоботанические исследования в долине р. Камы и ее притоков в связи с постройкой Левшинской плотины // Изв. Биол. НИИ при Перм. ун-те. 1936. Т. 10, вып. 9–10. С. 417–453.

Матарзин Ю.М., Богословский Б.Б., Мацкевич И.К. Формирование водохранилищ и их влияние на природу и хозяйства: Учеб. пособие. Пермь, 1981. 96 с.

Почва, город, экология. М., 1997. 320 с.

Скрябина О.А. Почвы надпойменных террас реки Камы в пределах Краснокамского района Пермской области // Вопросы физич. географии и геоэкологии Урала; Межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1998. С. 56–69.

Структурно-функциональная роль почв и почвенной биоты в биосфере. М.: Наука, 2003.

Поступила в редакцию 04.05.2006

The basic directions of soil – genetic researches

O.Z. Eremchenco, N.V. Moskvina, N.V. Orlova, R.W. Kaygorodov, O.A. Lymar, A.N. Vlasov

The basic directions of soil – genetic researches at biological faculty in 1930–2005 are described.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 **Биология** **Вып. 5 (10)**

Медико-биологические науки

УДК 612-017.1.018

РОЛЬ IL-1β И ПРОСТАГЛАНДИНОВ В РЕГУЛЯЦИИ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ ЛИМФОЦИТОВ В ПРИСУТСТВИИ ОПИОИДНЫХ ПЕПТИДОВ

С. В. Гейн[a, b], К. Г. Горшкова[b], О. Н. Гейн[b], С. П. Тендрякова[a, b]

[a] Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

[b] Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, 614081, Пермь, ул. Голева, 13

Установлено, что в нефракционированной клеточной культуре β-эндорфин активировал продукцию интерлейкина-1β (IL-1β) и угнетал продукцию интерлейкина-8 (IL-8) в присутствии липополисахарида (ЛПС), не влияя на продукцию α-фактора некроза опухолей (TNF-α) и интерлейкина-6 (IL-6). Лёгкий стимулирующий эффект в культуре лейкоцитов пептид оказывал на спонтанную продукцию IL-1β. Показано, что β-эндорфин способен оказывать как опосредованный, так и прямой эффект на функциональную активность лимфоидных клеток.

Введение

Опиоидный пептид β-эндорфин является производным гипофизарного пептида проопиомеланокортина и обладает широким спектром иммунорегуляторной активности (Panerai, Sacerdote, 1997). Показано, что β-эндорфин в зависимости от влияния различных факторов, таких как тип иммунного ответа (клеточный или гуморальный), доминирование Т-хелперов I или II типов (Th1/Th2), состав клеточного микроокружения, способен оказывать как иммуносупрессивные, так иммуностимулирующие эффекты, выраженность которых может сильно варьировать.

В настоящее время выявлена способность β-эндорфина модулировать функции лимфоцитов, натуральных киллеров (NK-клеток) и макрофагов (Plotnikoff et al., 1999). Роль β-эндорфина в регуляции секреторной функции моноцитов, в частности продукции цитокинов провоспалительной группы (IL-1β, TNF-α, IL-6), выполняющих ключевую роль в запуске и формировании иммунного ответа, остаётся достаточно противоречивой (Plotnikoff et al., 1999). Малоизученной является роль отдельных продуктов, секретируемых моноцитами, в регуляции и формировании направленности эффекта опиоидных пептидов на пролиферативную активность лимфоцитов.

Цель работы – оценка роли IL-1β, IL-6 и простагландинов в β-эндорфин-опосредованной регуляции пролиферативного ответа лимфоцитов.

Методы исследования

Объектом исследования служили моноциты периферической венозной крови здоровых мужчин-добровольцев в возрасте от 22 до 30 лет. Гепаринизированную венозную кровь отстаивали в течение 2 ч при 37°С. Затем верхний слой плазмы с лейкоцитами снимали и центрифугировали при 1500 об/мин в течение 20 мин и ресуспендировали в RPMI 1640 (ICN, США) с добавлением HEPES 10 mM (Sigma, США), L-глутамина 2 mM (Sigma, США), 100 мкг/мл гентамицина и 10% ЭТС (ICN, США). Культивирование осуществляли в 24-луночных планшетах Costar (США) $1*10^6$ клеток в 1 мл питательной среды во влажной атмосфере с 5% CO_2 при 37°С в течение 24 ч в присутствии субоптимальной концентрации фитогемагглютинина (ФГА) (Sigma, США) 2.5 мкг/мл и липополисахарид Escherichia coli O26:B6 (ЛПС) (Sigma, США) 0.1 мкг/мл. β-эндорфин (Sigma, США) вносили в культуры одновременно с ФГА и ЛПС в концентрациях 10^{-7}–10^{-11}М, налоксона гидрохлорид и налтриндола гидрохлорид (ICN, США) – 10^{-6}М. Супернатанты собирали в пробирки Эппендорф и хранили в замороженном состоянии при –20°С.

Оценку выраженности пролиферации производили по стандартной методике с использованием H^3-тимидина в культурах лейкоцитов, активированных ФГА 2.5 мкг/мл, в 96-луночных круглодонных планшетах в течение 72 ч. Каждая культура содержала $2*10^5$ клеток в 0.2 мл среды 199 с добавлением HEPES 10 mM (Sigma), L-глутамина 2 mM (Sigma), 100 мкг/мл гентамицина и 10% ЭТС (ICN). За 18 ч до окончания культивирования в культуры вносили по 2 мкКи H^3-тимидина. Радиоактивность проб определяли на сцинтилляционном счетчике "Guardian" (Wallac, Финляндия). Анти-IL-1β-антитела (Протеиновый контур, Россия) вносили в культуры в концентрации 2 мкг/мл, ингибитор циклооксигеназы – диклофенак натрия – 25 мкг/мл (Ширшев, 1996).

Определение концентрации IL-1β, TNF-α, IL-6, IL-8 в супернатантах клеточных культур производили с использованием наборов ООО «Цитокин» (Санкт-Петербург) в соответствии с методикой, предложенной производителем.

Результаты определяли с использованием многофакторного дисперсионного анализа для парных данных и парного *t*-критерия для межгруппового сравнения. Все данные представлены в виде средней и её стандартной ошибки (M±m).

Результаты и их обсуждение

Как видно из таблицы, в нефракционированной клеточной культуре β-эндорфин (10^{-7}-10^{-11}M) активировал ЛПС-индуцированную продукцию IL-1β, не влияя на синтез IL-6 и TNF-α, одновременно в концентрациях 10^{-7} и 10^{-11} M угнетая продукцию IL-8. Лёгкий стимулирующий эффект пептид оказывал на спонтанную продукцию IL-1β в концентрации 10^{-7}-10^{-9}M. На индуцированную субоптимальной дозой ФГА продукцию исследуемых цитокинов β-эндорфин не влиял.

Влияние β-эндорфина на продукцию IL-1β, TNF-α, IL-6 в нефракционированной клеточной суспензии

Цитокин	Экспериментальное воздействие	Концентрация β-эндорфина, М			
		контроль	10^{-7}	10^{-9}	10^{-11}
IL-1β. пг/мл (n=8)	Без индуктора	193.01±39.16	271.66±77.96*	266.57±49.18*	238.22±50.19
	ФГА 2.5 мкг/мл	228.59±48.19	220.56±51.70	294.13±92.04	246.51±68.065
	ЛПС 0.1 мкг/мл	190.87±54.43	305.76±49.50***	300.95±76.95***	279.41±62.40**
TNF-α. пг/мл (n=8)	Без индуктора	253.72±52.60	286.79±61.43	277.46±67.08	290.90±62.32
	ФГА 2.5 мкг/мл	315.69±56.76	354.26±61.82	328.50±57.27	344.16±64.08
	ЛПС 0.1 мкг/мл	269.59±53.90	297.93±66.45	295.42±68.59	295.49±60.45
IL-6. пг/мл (n=8)	Без индуктора	1115.41±30.54	1084.09±50.23	1101.83±56.55	1109.70±46.66
	ФГА 2.5 мкг/мл	1144.11±24.99	1156.29±32.12	1133.00±31.49	1119.24±39.01
	ЛПС 0.1 мкг/мл	1094.73±36.40	1082.85±28.72	1051.07±36.16	1115.41±33.88
IL-8. пг/мл (n=4)	Без индуктора	1353.68±114.42	1340.28±104.42	1664.63±44.10	1313.30±156.25
	ФГА 2.5 мкг/мл	1443.08±86.30	1519.55±44.95	1578.30±58.88	1147.30±74.92
	ЛПС 0.1 мкг/мл	1699.20±68.25	1278.40±31.34**	1635.43±68.31	1364.28±59.85**

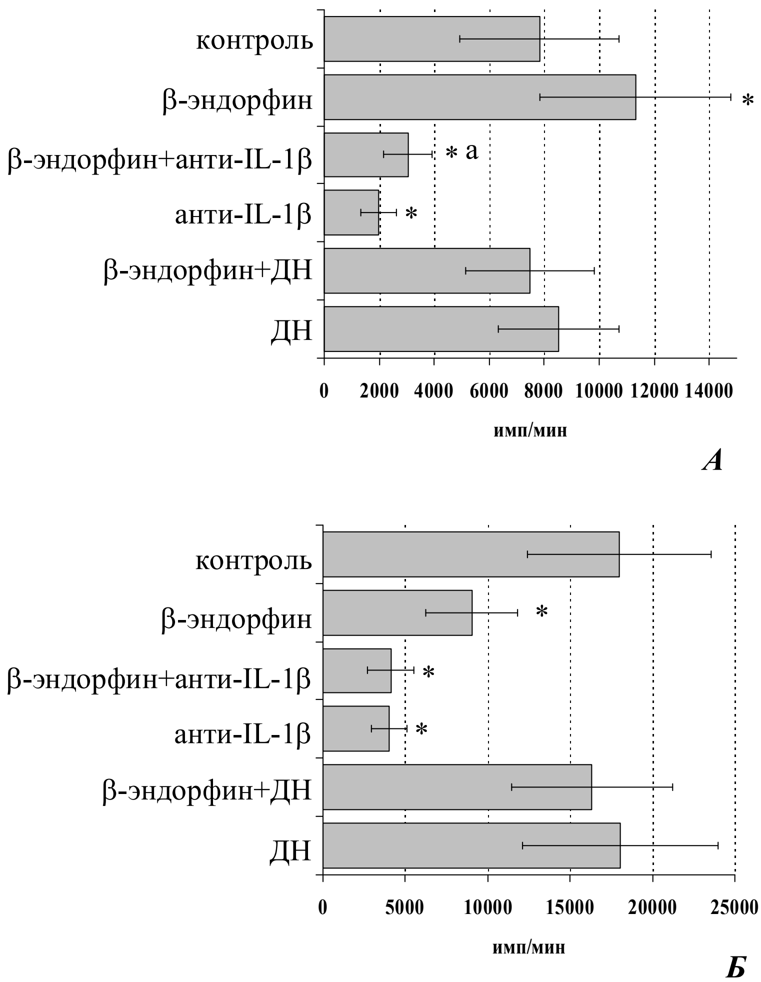
* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$ к контролю.

В дальнейшем мы попытались оценить роль IL-1β, IL-6 и продуктов циклооксигеназного цикла в β-эндорфин-опосредованной регуляции пролиферативного ответа лимфоцитов в присутствии ФГА. Все обследованные здоровые доноры-добровольцы были разделены по индивидуальной чувствительности к β-эндорфину на две группы: у 1-й группы пептид стимулировал пролиферативный ответ, а у 2-й – угнетал его. Как видно из рисунка, *А*, в 1-й группе доноров на фоне моноклональных антител к IL-1β наблюдалось резкое снижение пролиферативной активности, в то же время при внесении в культуры анти-IL-1β-антител в присутствии β-эндорфина наблюдалось усиление пролиферативного ответа, статистически достоверно отличающееся от ответа культур с анти-IL-1β-антителами.

В то же время в условиях угнетения выраженности пролиферации β-эндорфином у 2-й группы доноров (рисунок, *Б*) на фоне анти-IL-1β-антител интенсивность пролиферативного ответа в присутствии β-эндорфина не изменялась.

При культивировании лейкоцитов в присутствии диклофенака натрия как стимулирующий, так и угнетающий эффект β-эндорфина на пролиферативный ответ нивелировался, что подтверждает возможное участии простагландинов, в частности простагландина E_2 (PGE_2), в регуляции функциональной активности лимфоцитов под воздействием опиоидных пептидов (Ширшев, 2002).

Таким образом, β-эндорфин оказывал стимулирующий эффект на уровень IL-1β. Оценка зависимости доза – эффект показала наиболее выраженное влияние β-эндорфина на цитокиновую продукцию в концентрации 10^{-7}M, аналогичное показанному нами ранее влиянию на пролиферативный ответ лимфоцитов (Гейн и др., 2006). Все эффекты β-эндорфина проявлялись преимущественно в нефракционированных культурах, что указывает на необходимость кооперации различных клеточных популяций для реализации эффектов опиоидных пептидов. Другим немаловажным условием получения этих эффектов является активация клеток с рецепторного комплекса CD14/TLR4/MD2 (Fujiharaa et al., 2003), экспрессированного преимущественно на моноцитах. Известно, что активация клеток ведёт к увеличению плотности опиатных рецепторов (Sharp, 2006). Необходимо отметить, что рецепторный комплекс к ЛПС экспрессируется и на гранулоцитах, в частности нейтрофилах (Симбирцев, 2005), которые в настоящем эксперименте присутствовали в смешанной клеточной фракции. Отсутствие влияния β-эндорфина на продукцию цитокинов в культурах с таточно для запуска экспрессии опиатных рецепторов. Ранее нами была показана необходимость присутствия моноцитов в клеточной культуре для реализации стимулирующего воздействия β-эндорфина на пролиферативный ответ (Гейн и др., 2006). Анализ роли IL-1β в регуляции пролиферации показал, что β-эндорфин частично нивелирует



Влияние β-эндорфина на ФГА-индуцированный пролиферативный ответ лимфоцитов в присутствии анти-IL-1β антител и на фоне блокады синтеза простагландинов диклофенаком натрия (ДН) у доноров 1-й (А, n=9) и 2-й (Б, n=11) групп. * – $p<0.05$ к контролю; а – $p< 0.05$ к анти-IL-1β

ФГА может объясняться тем, что основной мишенью для ФГА являются в первую очередь лимфоциты, которые в процессе пролиферации продуцируют факторы (гамма-интерферон, интерлейкин-2), способные активировать моноциты. Известно, что сайты связывания для β-эндорфина, к которым в первую очередь относятся μ- и δ-опитные рецепторы, экспрессируются на лимфоцитах только в процессе активации и преимущественно субоптимальными дозами ФГА или Кон А (Sharp, 2006). Таким образом, моноциты при такой схеме активируются опосредовано, этого может быть недостаточно для запуска экспрессии опиатных рецепторов.

угнетающий эффект анти-IL-1β на пролиферативный ответ. Таким образом, можно говорить о наличии у пептида как опосредованного, так и прямого, независимого от IL-1β (Van den Bergh et al., 1994), ответа на функциональную активность лимфоидных клеток, в то же время направленность этого влияния может напрямую зависеть от функционального состояния моноцитов и факторов, ими синтезируемых.

Работа поддержана грантом программы Президиума РАН «Молекулярная и клеточная биология» и грантом РФФИ № 06-04-49001.

Список литературы

Гейн С.В., Баева Т.А., Гейн О.Н., Черешнев В.А. Роль моноцитов в реализации эффектов β-эндорфина и селективных агонистов μ- и δ-опиатных рецепторов на пролиферативную активность лимфоцитов периферической крови // Физиология человека. 2006. Т. 32, № 3. С. 111–116.

Симбирцев А.С. Толл-белки: специфические рецепторы неспецифического иммунитета // Иммунология. 2005. № 6. С. 368–377.

Ширшев С.В. Механизмы иммуномодулирующего действия гормонов репродукции: Автореф. дис. ... д-ра мед. наук. М., 1996.

Ширшев С.В. Механизмы иммуноэндокринного контроля процессов репродукции. Екатеринбург, 2002.

Fujiharaa M., Muroib M., Tanamotob K. et al. Molecular mechanisms of macrophage activation and deactivation by lipopolysaccharide: roles of the receptor complex // Pharmacology & Therapeutics. 2003. Vol. 100. P. 171–194.

Panerai A.E., Sacerdote P. Beta-endorphin in the immune system: A role at last // Immunol Today. 1997. Vol. 18. P. 317–319.

Plotnikoff N.P., Faith R.E., Murgo A.J. et al. Cytokines: stress and immunity. Boca Raton: FL. CRC Press, 1999.

Sharp B.M. Multiple opioid receptors on immune cells modulate intracellular signaling // Brain, Behavior, and Immunity. 2006. Vol. 20. P. 9–14.

Van den Bergh, Dobber R., Ramlal S. et al. Role of opioid peptides in the regulation of cytokine production by murine $CD4^+$ cells // Cell Immunol.1994. Vol. 154. P. 109–122.

Поступила в редакцию 02.06.2006

Role of il-1β. Il-6 and prostaglandines in regulation of functional activity of lymphocytes under opioid peptides

S.V. Gein, K.G. Gorshkova, O.N. Gein, S.P. Tendryakova

It was determined that in non-fractionated cell culture beta-endorphin promoted the IL-1β production and inhibited IL-8 in LPS presence while not influencing the TNF-α and IL-6 production. Slight stimulating effect in leukocyte culture was exerted by peptide to IL-1β spontaneous production. It is shown that beta-endorphin is able to render both mediated and direct effect on lymphoid cell functional activity.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
2007 Биология Вып. 5 (10)

УДК 612-017.1.018

β-ЭНДОРФИН И СЕЛЕКТИВНЫЕ АГОНИСТЫ ОПИАТНЫХ РЕЦЕПТОРОВ В РЕГУЛЯЦИИ ПРОЛИФЕРАТИВНОГО ОТВЕТА ЛИМФОЦИТОВ. РОЛЬ БЛОКАДЫ ОПИАТНЫХ РЕЦЕПТОРОВ

С. В. Гейн[a ,b], Т. А. Баева[b]

[a] Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15
[b] Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, 614081, Пермь, ул. Голева, 13

Установлено, что опиоидный пептид β-эндорфин, неселективный лиганд δ-, μ-опиатных рецепторов, а также синтетические аналоги энкефалинов DAGO (селективный лиганд μ-опиатных рецепторов) и DADLE (селективный δ-лиганд) в системе *in vitro* оказывали стимулирующее влияние на функциональную активность лимфоцитов в присутствии 2,5 мкг/мл фитогемагглютинина (ФГА). Их эффект усиливался при внесении в культуры неселективного антагониста δ-, μ-опиатных рецепторов налоксона гидрохлорида. Селективный δ-блокатор налтриндола гидрохлорид отменял эффекты β-эндорфина и селективного μ-агониста DAGO.

Введение

Опиоидные пептиды являются одними из важнейших посредников во взаимодействии нервной и иммунной систем и играют ключевую роль в процессах адаптации организмов к меняющимся условиям окружающей среды (Корнева и др., 1988; Madden et al., 1995; Bidlack, 2000; Voccarino et al., 2000). Ведущая роль в процессе формирования адаптации со стороны иммунной системы принадлежит факторам, участвующим в запуске процессов пролиферации и дифференцировки лимфоцитов, непосредственно выполняющих эффекторные функции. Несмотря на то, что изучению влияния опиоидных пептидов на пролиферативный ответ уделено достаточно много внимания (Зозуля и др., 1990; Panerai et al., 1997; Sacerdote, 2003), ряд аспектов данной проблемы остается нерешенным. В частности, остается открытым вопрос о механизмах реализации эффектов β-эндорфина, наиболее активного представителя данной группы соединений, способного связываться одновременно с несколькими типами опиатных рецепторов. Предполагается возможность кооперации опиатных рецепторов в проведении сигналов внутрь клетки (Усенко и др., 2002; Sharp et al., 1998). Цель работы – оценить в системе *in vitro* влияние β-эндорфина на пролиферативный ответ лимфоцитов в условиях блокады опиатных рецепторов неселективным и селективным антагонистами, сравнить эффекты β-эндорфина с эффектами селективных μ- и δ -агонистов DAGO и DADLE соответственно.

Материалы и методы

Лейкоциты периферической крови 10 здоровых мужчин-добровольцев в возрасте от 20 до 33 лет культивировали с фитогемагглютинином Р (ФГА «Sigma», США; 2.5 мкг/мл) в 96-луночных круглодонных планшетах. Каждая культура содержала $2*10^5$ клеток в 0.2 мл полной питательной среды, которую готовили на основе среды 199 с добавлением HEPES 10 mM («Sigma», США), L-глутамина 2 mM («Sigma», США), 100 мкг/мл гентамицина и 10% аутоплазмы. Культивирование осуществляли во влажной атмосфере с 5% CO_2 при 37˚С в течение 72 ч. За 18 ч до окончания культивирования в каждую лунку вносили по 2 мкКи ^{3}Н-тимидина («Изотоп», Санкт-Петербург) в объеме 10 мкл. Содержимое каждой лунки последовательно осаждали на фильтровальную бумагу (Фриммель, 1987) при давлении вакуумного насоса 0.5–1.0 атм. Затем фильтры промывали последовательно 5 мл 0.85% NaCl, 5 мл охлажденной до 4˚С 5% трихлоруксусной кислотой и 5 мл 0.85% NaCl. Радиоактивность проб определяли на жидкостном сцинтилляционном счетчике «Guardian» (Wallac, Финляндия). β-эндорфин («Sigma», США) использовали в концентрации 10^{-7}М; [d-Ala^2,N-Me-Phe^4,Gly^5-ol]-энкефалин (DAGO) («Sigma», США) - 10^{-8}М; [d –Ala^2,d-Leu^5]-энкефалин (DADLE) («Sigma», США) – 10^{-7} М; неселективный антагонист опиатных рецепторов налоксона гидрохлорид («DuPont», США) – 10^{-6}, 10^{-8}, 10^{-10}М; селективный антагонист δ-опиатных рецепторов налтриндола гидрохлорид («ISN», США)-10^{-6},

10^{-8}, 10^{-10}М. Выбор концентраций β-эндорфина, DAGO, DADLE и ФГА основывался на исследованиях, проведенных ранее (Гейн и др., 2003; Гейн и др. 2006).

Статистический анализ результатов проводили с помощью парного t-критерия Стьюдента.

Результаты и их обсуждение

Как представлено на рис. 1, в присутствии ФГА 2,5 мкг/мл β-эндорфин в концентрации 10^{-7}М статистически значимо усиливал пролиферативный ответ по сравнению с контролем. При совместном внесении в клеточные культуры β-эндорфина и неселективного блокатора δ-, μ-опиатных рецепторов налоксона гидрохлорида наблюдалось усиление пролиферации как по сравнению с контролем, так и по сравнению с эффектом изолированного внесения β-эндорфина. Этот феномен имел место при всех используемых нами концентрациях налоксона. Неожиданным оказалось наличие у налоксона самостоятельного стимулирующего влияния на пролиферативную реакцию, чего не наблюдалось у контрольных культур.

Значения, полученные при совместном внесении в культуры селективного δ-антагониста налтриндола и β-эндорфина, статистически значимо не отличались от контрольных цифр, что может свидетельствовать об отмене стимулирующего эффекта опиоида δ-блокатором. Сам налтриндол не оказывал влияния на пролиферативную активность лимфоцитов ни в одной из исследуемых концентраций.

Данные о влиянии DAGO в условиях блокады опиатных рецепторов на выраженность РБТЛ представлены на рис. 2. В культурах с ФГА 2,5 мкг/мл DAGO оказывал самостоятельный статистически значимый стимулирующий эффект на пролиферативный ответ по сравнению с контролем. Как и в случае с β-эндорфином, на фоне блокады опиатных рецепторов налоксоном наблюдалось усиление пролиферативной активности лимфоцитов как по сравнению с таковой у контрольных культур, так и у культур при изолированном внесении DAGO. В данной серии экспериментов мы подтвердили самостоятельный стимулирующий эффект налоксона в концентрации 10^{-6}М на пролиферативный ответ лимфоцитов.

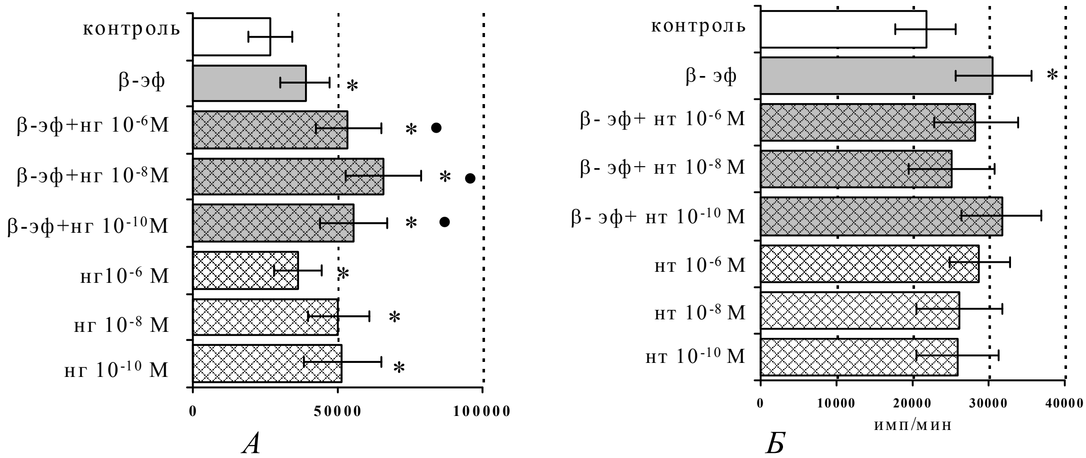


Рис. 1. Влияние β-эндорфина (β-эф) на пролиферативный ответ лимфоцитов в присутствии ФГА 2.5 мкг/мл в условиях блокады опиатных рецепторов налоксона гидрохлоридом (НГ) (*А*) и налтриндола гидрохлоридом (НТ) (*Б*). Здесь и на рис. 2, 3: *по оси абсцисс* – интенсивность пролиферации (имп/мин); * – $p<0,05$ по сравнению с контролем; • – $p<0.05$ по сравнению с пептидом

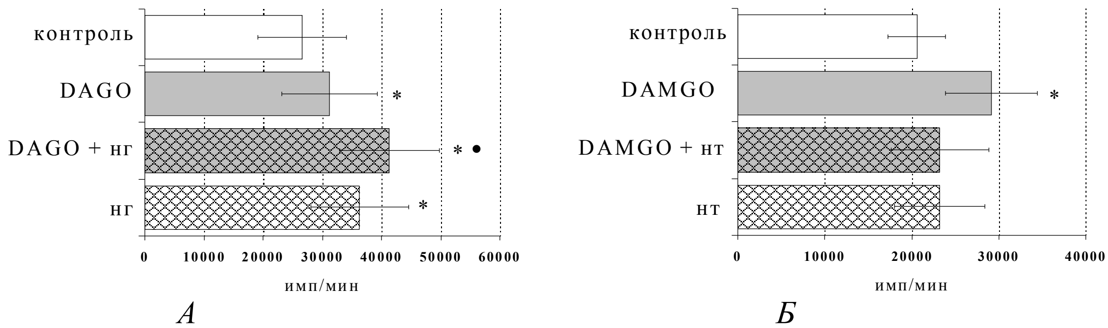
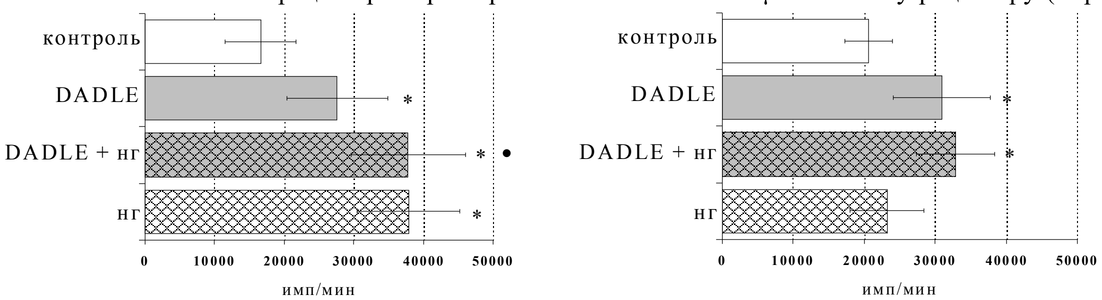


Рис. 2. Влияние DAGO на пролиферативный ответ лимфоцитов в культурах с ФГА 2.5 мкг/мл в условиях блокады опиатных рецепторов налоксона гидрохлоридом (НГ) (*А*) и налтриндола гидрохлоридом (НТ) (*Б*)

В присутствии налтриндола была получена картина, аналогичная таковой в культурах с β-эндорфином. Внесение δ-селективного антагониста в культуры с DAGO отменяло стимулирующий эффект опиоидного пептида. Таким образом, селективный агонист μ-рецепторов оказывал эффект, схожий по своему характеру с эффектом β-эндорфина, при этом для проявления эффектов как β-эндорфина, так и селективного μ-агониста оказалось необходимым присутствие на клетках δ-опиатных рецепторов.

Сходное по характеру, но более слабое по силе воздействие на пролиферативную реакцию было выявлено у синтетического δ-агониста DADLE. Как показано на рис. 3, блокада опиатных рецепторов налоксоном совместно с δ-агонистом в культурах с ФГА 2.5 мкг/мл также значимо усиливала эффект самого агониста. В то же время внесение в культуры с DADLE δ-антагониста не изменяло выраженности пролиферативного ответа лимфоцитов по сравнению с таковой у культур, в которые вносился лишь DADLE, что еще раз подтверждает способность антагонистов опиатных рецепторов при определенных условиях выступать в роли агонистов.

Ранее в литературе неоднократно описывалась возможность как супрессивного, так и активирующего влияния β-эндорфина на выраженность пролиферативного ответа лимфоцитов (Зозуля и др., 1986, 1987, 1990; Manfredi et al., 1993; Гейн и др., 2003). На наш взгляд, стимулирующая направленность эффекта β-эндорфина определяется прежде всего его способностью оказывать как прямое (через стимуляцию μ-,δ-,ε-опиатных рецепторов), так и опосредованное воздействие. Последнее может включать в себя активацию синтеза отдельных цитокинов: интерлейкина 1 (ИЛ-1), интерферона γ (ИФН-γ), интерлейкина 2 (ИЛ-2) (Brown et al., 1986; Bessler et al., 1990; Shahabi et al., 1995), возможное взаимодействие с рецептором к ИЛ-2 (Carr D.J. et al., 1991; Jiang et al., 2000). Определенную роль в воздействии β-эндорфина на клетки иммунной системы могут играть продукты его протеолиза, каждый из которых может обладать собственной иммуномодулирующей активностью (Захарова и др., 2001).



А *Б*

Рис. 3. Влияние DADLE на пролиферативный ответ лимфоцитов в культурах с ФГА 2.5 мкг/мл в условиях блокады опиатных рецепторов налоксона гидрохлоридом (НГ) (*А*) и налтриндола гидрохлоридом (НТ) (*Б*)

Оценка зависимости влияния β-эндорфина, DAGO и DADLE от блокады опиатных рецепторов показала усиление стимулирующих эффектов исследуемых опиоидных пептидов в присутствии налоксона гидрохлорида. С одной стороны, данный феномен может быть связан с наличием у налоксона самостоятельного стимулирующего эффекта на процесс пролиферации лимфоцитов. В работах некоторых авторов ранее уже были отмечены самостоятельные стимулирующие эффекты блокаторов опиатных рецепторов в системе in vivo, однако авторы связывали их с отменой угнетающих эффектов эндогенной опиоидной системы (Manfredi et al., 1993). В нашем случае, вероятнее всего, имеет место суммация эффектов β-эндорфина и налоксона, возможная благодаря наличию в пределах μ-опиатных рецепторов различных доменов связывания для опиатных алкалоидов, β-эндорфина и других опиоидных пептидов, в частности, энкефалинов и их аналогов (Law, 1999). По данным литературы, наибольшая аффинность (специфичность) наблюдается у налоксона именно по отношению к μ-опиатному рецептору (Сергеев и др., 1987; Sacerdote, 2003). По другим данным, его аффинность приблизительно одинакова в отношении как μ-, так и δ-опиатных рецепторов (Law, 1999). Аналогичными свойствами обладает β-эндорфин (Зозуля и др., 1990).

В последние годы появилось предположение, что подтипов опиатных рецепторов с физико-химической точки зрения не существует, а есть явления гомо-, гетеро- и олигомеризации δ- и μ-опиатных рецепторов (Law, 1999). В пользу этой гипотезы свидетельствуют данные, полученные нами при совместном внесении в культуры β-эндорфина и налтриндола гидрохлорида.

Несмотря на сходство эффектов DAGO и β-эндорфина, действие последнего было выражено значительно сильнее. Различие в выраженности эффектов, на наш взгляд, может быть связано с наличием разных сайтов связывания этих пептидов в пределах μ-опиатного рецептора, а также со способностью β-эндорфина взаимодействовать дополнительно с δ- и ε-рецепторами.

Таким образом, полученные в настоящей работе данные указывают на то, что опиоидергическая регуляция пролиферативной активности является сложным многофакторным процессом, в котором как агонисты, так и антагонисты опиатных рецепторов способны проявлять самостоятельные, независимые друг от друга эффекты.

Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН № 10 «Физико-химическая биология» (академик Г.П. Георгиев) – Грант «Молекулярные и клеточные механизмы нейроэндокринной регуляции функций иммунной системы при стрессе».

Список литературы

Гейн С.В., Баева Т.А., Гейн О.Н. и др. Роль моноцитов в реализации эффектов β-эндорфина и селективных агонистов μ- и δ-опиатных рецепторов на пролиферативную активность лимфоцитов периферической крови // Физиология человека. 2006. Т. 32. № 3. С. 111–116.

Гейн С.В., Симоненко Т.А., Черешнев В.А. Влияние β-эндорфина и селективного агониста μ-опиатных рецепторов DAGO на пролиферативную активность лимфоцитов // Докл. АН. 2003. Т. 391. № 1. С. 1–3.

Захарова Л.А., Василенко А.М. Опиоидная система в сочетанной регуляции боли и иммунитета // Изв. АН. Сер. биол. 2001. № 3. 339 с.

Зозуля А.А., Воронкова Т.Л., Пацакова Э. и др. Значение лигандов опиатных рецепторов в регуляции пролиферативной активности лимфоцитов // Фармакол. токсикол. 1987. № 3. С. 58–59.

Зозуля А.А., Пацакова Э., Кост Н.В. и др. Исследование влияния β-эндорфина и миелопептидов на уровень цАМФ и пролиферацию лимфоцитов in vitro // Бюл. эксперим. биол. и мед. 1986. Т. 102, № 12. С. 731–733.

Зозуля А.А., Пшеничкин С.Ф. Опиоидные рецепторы и их лиганды // Итоги науки и техн. ВИНИТИ. Сер. Иммунология. 1990. № 25. С. 48–120.

Корнева Е.А., Шхинек Э.К. Гормоны и иммунная система. М., 1988. 251 с.

Сергеев П.В., Шимановский Н.Л. Рецепторы физиологически активных веществ. М.: Медицина, 1987. 400 с.

Усенко А.Б., Емельянова Т.Г., Мясоедов Н.Ф. Дерморфины – природные опиоиды с уникальной первичной структурой, определяющей специфику их биологической активности // Физиология животных. 2002. № 2. С. 192–204.

Фриммель Г. Иммунологические методы. М.: Медицина, 1987. 472 с.

Bessler H., Sztein M.B., Serrate S.A. Beta-endorphin modulation of IL-1-induced IL-2 production // Immunopharmacol. 1990. Vol. 19. № 1. P. 5–14.

Bidlack J.M. Detection and function of opioid receptors on cells from the immune system // Clin. Diagnos. Lab. Immunol. 2000. Vol. 7, № 5. P. 719–723.

Brown S.L., Van Epps D.E. Opioid peptides modulate production of interferon gamma by human mononuclear cells // Cell Immunol. 1986. Vol. 103, № 1. P. 19–26.

Carr D.J. The role of endogenous opioids and their receptors in the immune system // Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 1991. Vol. 198, № 2. P. 710–720.

Jiang C.L., Xu D., Lu C.L. et al. Interleukin-2: structural and biological relatedness to opioid peptides // Neuroimmunomodul. 2000. Vol. 8, № 1. P. 20–24.

Law P.Y., Loh H.H. Regulation of opioid receptor activities // J. Pharmacol. Experim. Therap. 1999. Vol. 289. № 2. P. 607–624.

Madden K.S., Felten D.L. Experimental basis for neural-immune interactions // Physiological Rev. 1995. Vol. 75, № 1. C. 77–106.

Manfredi B., Sacerdote P., Bianchi M. et al. Evidence for an opioid inhibitory effect on T cell proliferation // J. Neuroimmunol. 1993. Vol. 44, № 1. P. 43–48.

Panerai A.E., Sacerdote P. Beta-endorphin in the immune system: A role at last // Trends Immunol. Today. 1997. Vol. 18, № 7. P. 317–319.

Sacerdote P. Effect of *in vitro* and *in vivo* opioids on the production of IL-12 and IL-10 by murine macrophages // Ann. N.Y. Acad. Sci. 2003. Vol. 992. P. 129–140.

Shahabi N.A., Sharp B.M. Antiproliferative effects of delta opioids on highly purified CD4+ and CD8+ murine T cells // J. Pharmacol. Exp. Ther. 1995. Vol. 273. № 3. P. 1105–1113.

Sharp B.M., Roy S., Bidlack J.M. Evidence for opioid receptors on cells involved in host defense and the immune system // J. Neuroimmunol. 1998. Vol. 83. P. 45–56.

Voccarino A.L., Kastin A.J. Endogenous opiates: 1998 // Peptides. 2000. Vol. 21. P. 1975–2034.

Поступила в редакцию 02.06.2006

β-endorphine and selective agonists of opiate receptors in regulation of lymphocyte proliferative response. Role of opiate receptor blockade

S.V. Gein, T.A. Baeva

It was determined that β-endorphine, DAGO and DADLE *in vitro* system exerted promoting effect on lymphocyte functional activity in presence of PHA 2,5 μg/ml. Their effect was intensified under the introduction of non-selective antagonist naloxone hydrochloride into cultures. Selective δ-inhibitor of naltrindol hydrochloride abolished the effects of β-endorphine and selective μ-agonist DAGO.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

Рецензии

Рецензия на статьи:

В.А. Колбина «Птицы заповедника «Вишерский»; В.А. Колбина «Предварительный обзор сообществ птиц заповедника «Вишерский»; В.А. Колбина, В.В. Семенова «Редкие птицы бассейна реки Вишеры»; В.В. Семенова «Современная численность и распределение охотничье-промысловых зверей на территории Вишерского заповедника», опубликованных в сборнике «Заповедник «Вишерский»: итоги и перспективы исследований (15 лет с основания)». Пермь, 2006. – 157 с.

Сборник посвящен пятнадцатилетию государственного заповедника «Вишерский». Публикации, вошедшие в него, подводят итог деятельности научного отдела заповедника и всех его сотрудников за достаточно продолжительный период. В сборник вошли самые разнообразные статьи, посвященные живой и неживой природе верхнего участка р. Вишеры и всего Красновишерского района. Автор данной рецензии являлся редактором статей по наземным позвоночным и считает необходимым высказать ряд критических замечаний.

Нет никаких сомнений в том, что сотрудники заповедника, особенно заместитель по научной работе В.В. Семенов, прилагают максимум усилий по рекламированию уникальной природы заповедника через выпуск различных буклетов и CD–дисков. Но, к сожалению, их усилия направлены не на охрану территории и познание функционирования северных горных биоценозов, а на привлечение туристов, хотя прямые обязанности сотрудников научного отдела заключаются в организации и проведении научной работы. И все недостатки, которые отмечены в представленных публикациях, являются результатом спешки, использования непроверенных данных «Летописи природы» и сведений респондентов, в том числе и школьного возраста.

В наиболее объёмной статье, посвященной орнитофауне заповедника, В.А. Колбин отмечает, что «Первые орнитологические исследования на территории заповедника были проведены летом 1994 г. орнитологами Пермского университета». При этом он забывает, что действительно первые орнитологические исследования на территории, которую занимает заповедник, были проведены еще в середине XIX в. Североуральская экспедиция Русского географического общества работала здесь под руководством профессора Петербургского университета Э. Гофмана в 1847–1848 и 1850 гг. Зоологические исследования экспедиции выполнялись поручиком Королевской Датской службы Брантом. Впоследствии его материалы анализировались Л.П. Портенко (1937). В последующее время в верховьях р. Вишеры работал С.А. Резцов (1904). Исследования наземных позвоночных сотрудниками кафедры зоологии позвоночных ПГУ начались в 1983 г. Все эти сведения есть в материалах обоснования необходимости создания заповедника «Вишерский», которые должны храниться в архивах заповедника и о существовании которых В.А. Колбин и В.В. Семенов по долгу своих профессиональных обязанностей должны были знать.

Обращает на себя внимание термин «пермские орнитологи», который используется при изложении материала во всех статьях, в связи с чем возникает вопрос: если есть «пермские», то, вероятно, существуют и «вишерские орнитологи» и чем они отличаются?

Что касается конкретных видов птиц, то маловероятно, что на территории заповедника в июне-июле могли наблюдать лебедей-кликунов. Скорее всего, судя по дате, это были молодые лебеди-шипуны, кочующие по территории всей области и регулярно встречающиеся в последнее десятилетие на всей территории Пермского края и прилегающих регионов. Их достаточно сложно отличить от кликунов, поэтому возникают подобные недоразумения. Кликуны – более осторожные птицы и увидеть их практически невозможно.

Серая утка является южным видом, поэтому пролетной в пределах заповедной территории быть не может; скорее всего, наблюдали залетных особей. Кроме того, очень часто её путают с кряквой.

Сомнительно, что выводок хохлатой чернети, нырковой утки мог быть отмечен на территории заповедника. Нырковые утки не могут выводить птенцов в верховьях горных рек, им нужны достаточно глубокие водоёмы и спокойная вода.

При цитировании литературы традиционно делают ссылку на автора конкретного раздела или главы, но Василий Амфимович почему-то ссылается сразу на всю книгу «Животный мир Вишерского края».

Особый интерес представляет статья В.А. Колбина о «сообществах» птиц заповедника, которые автором воспринимаются достаточно своеобразно и упрощенно, но это дело автора. В этой работе бросается в глаза безграмотное и пренебрежительное отношение к зоологической номенклатуре. Как известно, в зоологических работах при изложении материала на русском языке сначала указывается видовое название, затем родовое, а не наоборот, как у ботаников.

Что касается статьи о редких видах птиц, то трудно согласиться с тем, что на болотах, окружающих оз. Нюхти, гнездятся большие кроншнепы десятками пар. Действительно, в указанных местах гнездятся кроншнепы, но не большие, а средние. И это одно из немногих мест Пермского края, где наблюдается концентрация этих малочисленных птиц, занесенных в Красную книгу Пермской области. Мы наблюдаем за этой колонией в течение всего последнего десятилетия.

Статья В.В. Семенова о промысловых млекопитающих заповедника насыщена конкретными количественными данными. И это замечательно. Но многие цифры, приводимые автором, вызывают определенные сомнения. Так, им приводится расчетная численность обыкновенной белки для заповедника в 2001 г. – 20 тысяч особей, что маловероятно. По сведениям охотуправления, за последние десять лет на всей территории Пермской области наблюдается глубокая депрессия численности этого зверька и в целом по региону белки ежегодно добывается около 2 тысяч особей.

Пребывание кабана в заповеднике до января невозможно по причине сурового климата, высокого снегового покрова и высокой уязвимости в зимний период от хищников.

Оказывается, на рассматриваемой охраняемой территории В.В. Семеновым выявлены «миграционные потоки» (!!!) лосей. Автор по своей основной специальности является ихтиологом, он имел в своё время счастье наблюдать нерестовые миграционные потоки лососеобразных рыб на Чукотке. Ну причем здесь лоси, для которых характерны не плотные, но относительно постоянные миграционные *маршруты*. Кроме того, в очерке о лосе (в первоначальном варианте) утверждается, что «В период зимовки наиболее важные факторы, влияющие на численность животных, – охота хищников … росомахи, *медведя*, волка».

Вызывает сомнение факт пребывания на ограниченной территории Молебного камня стада северных оленей свыше тысячи особей. Если это данные респондента М.П. Бахтиярова, то должен быть комментарий. Приводятся сведения о сокращении в летний период поголовья животных в 3–4 раза, с 300–400 особей до 100, но при этом нет анализа и каких-либо объяснений данного явления.

Удивительно точно представлена численность лисицы и волка, по 15 особей. Такое ощущение, что автор лично знаком с каждым зверем. И это вполне возможно, так, Фарли Моуэт (1992), известный канадский зоолог и писатель, в своё время жил в стае волков в течение года и каждого зверя знал в «лицо».

В очерке о соболе В.В. Семенов почему-то приводит данные ЗМУ только за 2001 г., но в то же время уверенно утверждает, что в «последующие годы число хищников продолжало оставаться стабильно высоким», не приводя при этом никаких цифр. Когда речь идет о соболе и кунице, возникает вопрос о качестве данных, полученных в результате зимних учетов. Кроме того, есть кидас, гибрид двух хищников, его как определяли по следам?

Автор в своей статье пытается убедить читателя в том, что по следам может определить пребывание американской норки. А как же он её отличал от европейской? Этих зверьков даже по тушкам сложно отличить. Здесь же на основании анализа «следовой активности зверьков» и отдельных встреч В.В. Семенов очень уверенно заявляет: «американская норка – один из наиболее многочисленных мелких хищников заповедника, численно уступающий лишь соболю и возможно кунице, общая численность составляет около 200 особей».

Удивляет отсутствие в публикациях заместителя директора по науке заповедника «Вишерский» В.В. Семенова литературных источников. Либо он их не знает, либо считает себя первооткрывателем всего биологического разнообразия Урала и основоположником давно существующих методик.

В заключение хочу отметить, что, скорее всего, большая часть приводимых автором количественных показателей является результатом экспертной оценки, которая стала весьма модной в последнее время. Учеты – дело сложное, трудоёмкое, требующее серьезных временных и физических затрат, а экспертная оценка всё упрощает. Действует принцип: я считаю, что в заповеднике обитает 15 (не больше и не меньше) лисиц и 15 волков. И всё! Дело сделано. Но кому нужны эти «данные»? Видимо, только автору для демонстрации своей «активной» деятельности.

Надеюсь, что в будущем высказанные замечания сыграют положительную роль в организации и выполнении научно-исследовательских работ, а также представлении их результатов в виде публикаций.

Список литературы

Моуэт Ф. Не кричи, волки. М., 1992. 160 с.

Портенко Л.А. Фауна птиц внеполярной части Северного Урала. М.; Л., 1937. 240 с.

Резцов С.А. Птицы Пермской губернии (Северный район: уезды Верхотурский и Чердынский) // Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. М., 1904. Вып. 4. С. 43–185.

А. И. Шепель

Пермский государственный университет

Поступила в редакцию 21.12.2006

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2007 Биология Вып. 5 (10)

ВЕРЕЩАГИНА В.А. РАСТЕНИЯ ПРИКАМЬЯ: УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ / В.А. ВЕРЕЩАГИНА, Н.Л. КОЛЯСНИКОВА. – ПЕРМЬ: КНИЖНЫЙ МИР, 2001. – 176 С.

Книги о природе Пермской области, рассчитанные на неподготовленного читателя, появляются в свет не слишком часто. А растениям в этом отношении «везёт» меньше, чем другим живым организмам. За последние 40 лет рецензируемая книга – это второе подобного рода издание[1], построенное, правда, по несколько иным принципам.

В условиях дефицита подобных изданий каждую новую книгу хотелось бы приветствовать. Но это учебное пособие, адресованное «учителям-биологам и учащимся общеобразовательных школ, лицеев и гимназий»[2], приветствовать сложно. Казалось бы, именно в учебном пособии нужны выверенные формулировки и термины, четкость, корректность, непротиворечивость и логичность в изложении материала. Однако даже при общем просмотре этого пособия постоянно сталкиваешься как раз с противоположными ситуациями.

В принципе за прошедшие с момента издания 5 лет, в условиях, когда тираж (23 тыс. экз.) разошелся полностью, можно было бы и не браться за публикацию этой рецензии. Но, как стало известно, авторы ведут переговоры с издательством «Книжный мир» о втором издании этого учебного пособия. И не хотелось бы, чтобы оно повторяло уже обнаруженные ошибки и неточности. Кроме общей концепции пособия я старался не затрагивать спорные вопросы, которых немало в ботанических науках (как, наверное, и в других). Вполне сознательно в большинстве случаев я старался ссылаться на рекомендуемую авторами литературу, так как пытливый читатель, захотевший пополнить свои знания, должен сам обнаружить имеющиеся несовпадения. (В некоторых случаях кажется, что сами авторы эти рекомендуемые издания смотрели не слишком внимательно…)

Общая концепция учебного пособия

Основной объем пособия, вполне естественно, занимают цветковые растения. Вне всякого сомнения, что общая концепция издания принадлежит авторам. Но из 26 описанных семейств цветковых 15% в Прикамье представлены только интродуцированными и отчасти адвентивными видами. Что же касается видов, представленных в семействах, то уже 66% этих видов не свойственны флоре Прикамья – это культивируемые растения. Несколько спасает положение раздел 3, где по большей части представлены виды местной флоры. Но и в этот раздел при возможности включен материал о декоративных интродуцированных растениях (тропические папоротники в качестве комнатных растений). В этой ситуации невольно возникает вопрос, почему пособие называется «Растения Прикамья»? Ведь почти половина объема книги посвящена растениям, совершенно не свойственным Прикамью. Замечу, что практически 2/3 из рекомендуемых изданий – это книги, посвященные культурным растениям.

Введение (с. 5–9)

С. 6. «В суровых условиях тундры насчитывается не более 300 видов цветковых растений». Между тем, по данным «Арктической флоры СССР» (Л.: Наука, 1987, вып. 10, с. 5), **только в тундровой зоне России**, в арктической зоне естественно произрастают 1640 видов (1762 вида и подвида) сосудистых растений, основную массу (более 90%) которых составляют именно цветковые. Только видов сложноцветных, по данным «Арктической флоры», насчитывается 318 видов (там же, с. 53).

С. 8. «(например, научное название пихты – *Abies sibirica* …)». Если быть точным, то научное название пихты – только *Abies*, поскольку речь здесь идет о роде, а приведен вид – пихта сибирская.

1. Растительная клетка (с. 10–16)

С. 10. «Самые длинные, но узкие клетки находятся в волокнистом слое стебля у льна или крапивы. Льняные клетки-волокна в длину могут быть до 6 см, а крапивные – 8». Если вести речь о самых длинных волокнах, то они у рами и кенафа – до 25 см.

С. 10–11. «Разные органы одного и того же растения образованы разными группами клеток, поэтому строение листа не похоже на строение цветка, а клетки корня отличаются от клеток стебля». Если первое сравнение (листа с цветком) до некоторой степени справедливо, то второе – просто не точно, поскольку корень и стебель (особенно при развитом вторичном строении) состоят из одних и тех же клеток и тканей. Анатомические

[1] Растительный мир Прикамья. – Пермь: Кн. изд-во, 1988. – 168 с.

[2] Здесь и далее в кавычках-елочках приведены цитаты из рецензируемого издания, а в кавычках-лапках – цитаты из других источников.

отличия касаются локализации тканей, а не различий в строении клеток.

С. 11. «Промежутки между молекулами целлюлозы могут заполняться различными цементирующими их веществами. От этого одни ткани становятся пробкой, а другие – древесиной». У клеток пробки первичная оболочка не отличается от первичной оболочки клеток древесины: как у тех, так и у других оболочки целлюлозные. Но формирование как пробки, так и древесины происходит за счет формирования вторичной оболочки. В частности, у пробки вторичная оболочка состоит из чередующихся слоев суберина и пленок растительного воска и не связана с «цементирующими их веществами».

2. Органы растения (с. 17–22)

С. 17. «Клетки … объединены в ткани, которые образуют вегетативные органы целого растения». Однако не только вегетативные, но и генеративные органы растения состоят из тканей.

С. 17. «Восходящий ток воды в растениях начинается в тонких корневых волосках. Это мощное о р у ж и е всасывания. (Разрядка моя. – *С.О.*)». Навряд ли к корневым волоскам применим термин оружие. “**Оружие**, общее название устройств и средств, применяемых в вооруженной борьбе для уничтожения живой силы противника, его техники и сооружений.” (БСЭ. 3-е изд. Т. 18. С. 538).

С. 18. Рис. «Движение воды от корневого волоска через ткани корня к сосудам». На рисунке показано прохождение воды через основные клетки эндодермы, которые для растворов непроницаемы. Для проведения растворов в эндодерме существуют пропускные клетки.

С. 18. «О силе и мощи корней можно судить по образованию трещин в асфальте городских улиц, которые пробивает корневая поросль деревьев, особенно тополей» Но корневая поросль – это не корни, а надземные побеги, образующиеся из придаточных почек на корнях тополей и некоторых других древесных пород.

С. 19. Подпись к рисунку «Водопроводная система растения». Ранее она называлась водопроводящей системой.

С. 19. «На самом деле он (лист) продырявлен мельчайшими порами – *устьицами*». Устьицами продырявлен не лист, а эпидерма листа.

С. 20. «Ученые подсчитали, что из 1000 л воды, поступивших в растение, только 1,5–2 л оно использует на питание. Остальные 998 л проходят через растение для того, чтобы обеспечить бесперебойную подачу воды». Не вполне понятно, что имеется в виду под словами “оно использует на питание”. Можно предположить, что это та вода, которая расходуется на образование органических веществ. В этом случае не ясно, откуда взялась цифра 1.5–2 л, поскольку средний расход воды при накоплении 1 кг сухого органического вещества у разных видов растений весьма различен – от 170 кг – у бука, 230 кг – у ели, 320 кг – у березы до 540 кг – у пшеницы, 640 кг – у картофеля, 680 кг – у риса (Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. С. 239, табл. 35). При этом важно отметить, что в растении образуется не сухое, а сырое органическое вещество, содержание воды в котором составляет 30–60% и более.

С. 20. «Таким образом, из простых веществ – воды, углекислого газа – образуются сложные вещества сахар и крахмал». Здесь, как и далее (с. 22), вне всякого сомнения следовало вместо “простых” использовать неорганических, а вместо “сложные” – органические.

С. 21. «… механизм этих реакций крайне сложен и состоит из ряда последовательных реакций, часть которых протекает с поглощением световой энергии (световая фаза), а часть – в темноте (темновая фаза)». Темновая фаза протекает без участия света, но вовсе не обязательно в темноте. В противном случае в высоких широтах во время круглосуточного дня фотосинтез был бы невозможен.

С. 21. Подпись к рисунку «Движение продуктов фотосинтеза». На самом деле на рисунке стрелками разных цветов показано направление движения воды, ассимилятов, выделение кислорода, поступление углекислого газа и, по-видимому, транспирация.

С. 21–22. «Органические вещества, образовавшиеся в листьях, используются растущими органами на дыхание, откладываются в запас». В растущих органах органические вещества в первую очередь используются для роста и дыхания, но никак не запасаются.

С. 22. Подпись к рисунку «Поток биологической энергии». Здесь сделано открытие – установлен новый вид энергии.

3. Предки и современники (с. 23–45)

С. 23. «420 миллионов лет назад … появились на земле предки современных споровых растений». В такой постановке вопрос довольно спорный – водоросли тоже относятся к споровым растениям и в определенном смысле являются предками современных споровых растений, а они появились задолго до этого времени. Пропущено слово «высших» – следовало написать «предки современных высших споровых растений».

С. 23. «Из современных споровых растений мы можем встретить в природе мхи, плауны, хвощи, папоротники». Поскольку географической привязки нет, то можно было бы добавить псилотовидные; см. также предыдущий абзац.

С. 23. «Больше всего болотных мхов». Но на с. 27–28 написано следующее: «… больше всего зеленых лесных мхов, их насчитывается в разных частях света около 14 тысяч видов. Намного меньше болотных белых мхов – около 300».

С. 23. «Древние плауновидные деревья вымерли …. До наших дней сохранились лишь мелкие травянистые сородичи плаунов, приспособившиеся к жизни под пологом леса». Сохранились как раз плауны и другие травовидные плауновидные, а не их сородичи.

С. 24-25. «Зона тайги делится на три подзоны: северотаежные, среднетаежные и южнотаежные леса. Пермская область располагается в подзоне средней и южной тайги.» По современным представлениям, таежная зона делится на четыре подзоны (полосы): северотаежную, среднетаежную, южнотаежную и широколиственно-еловую (подтаежную) (Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 13–15). Пермская область располагается в трех последних (Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1997.). Описывая здесь растительность области, полезно было бы указать и на наличие на территории Пермской области уникального природного явления – самой северной в Европе островной ковыльной Кунгурской лесостепи, тем более что сам термин "лесостепь" вошел в ботанико-географический обиход при изучении и описании П.Н. Крыловым именно этой территории; но этот факт, по-видимому, неизвестен авторам.

С. 26. «А мхи в значительно большей степени, чем другие высшие растения, зависят от воды – росы, дождя, тумана, водяных паров в воздухе». Мнение это достаточно спорно. Например, ряд ботаников считает наиболее чуткими индикаторами влажности климата папоротники, поскольку они чрезвычайно редки в аридных районах. Среди мхов есть пустынные виды, есть даже особый тип аридных пустынь – моховые пустыни.

С. 26. «Мхи чутко реагируют на присутствие в воздухе вредных примесей и служат индикатором загрязнений». Нет ли здесь путаницы с лишайниками? Никогда не слышал и не встречал в литературе указаний на индикаторную роль мхов.

С. 29. Подпись под рисунком (фотографией) «Плеурозиум». На фото 4 вида мхов (слева направо): в верхнем ряду – птилиум и климаций, в нижнем – плеурозиум и ритидиадельфус.

С. 29. «Все зеленые мхи издавна использовались в Прикамье при строительстве домов». Более чем сомнительно использование в строительстве таких зеленых мхов, как бриевые, мниевые, фунариевые и прочие мелкие мхи, коих как раз большинство.

С. 31. «… привлекает в эту кладовую солнца не только человека, но и множество зверей и боровой дичи». По свидетельству зоологов, верховые болота большую часть года (кроме времени созревания ягод) весьма бедны как зверями, так и боровой дичью.

С. 32. «В настоящее время плауновидные в северном полушарии представлены всего одним семейством с единственным родом ***плаун***». В отношении числа семейств и родов у современных плауновидных систематики не имеют единого мнения, но в северном полушарии встречаются как минимум три семейства (плауновые, селагинелловые и полушниковые) с не менее чем 3 родами (Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 104–124).

С. 34. «Стебли и листья хвощей зеленые, в них происходит фотосинтез.» У некоторых видов хвощей листья вообще лишены зеленой окраски; у большинства "листовые пластинки … содержат очень мало хлоренхимы" (Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 138).

С. 35. «На женских заростках образуются яйцеклетки, на мужских – многожгутиковые мужские половые клетки.» Яйцеклетки и сперматозоиды, как справедливо указано на с. 26–27 настоящего пособия, образуются в архегониях и антеридиях, а не на заростках.

С. 36. Описывается щитовник мужской, на фото представлен страусник.

С. 38. «У папоротника Линнея только один лист». Голокучник (научное название этого папоротника) представляет собой "… растения с одиночными, расставленными по ветвящемуся корневищу листьями." (Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 232). Один лист имеют только ужовниковые.

С. 40. Подпись к фотографии «Мужские шишки ели». На фото – ветка ели с мужскими шишками.

С. 41. «К этому семейству относятся четыре самых крупных рода хвойных деревьев – сосна, ель, пихта и лиственница». Самым крупным родом хвойных является род подокарп (Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 369).

С. 41. «Каждая хвоинка в поперечном сечении трехгранная». Хвоинки сосны в поперечном сечении плоско-выпуклые или трехгранные (Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 370).

С. 43. «**Ель обыкновенная и ель сибирская**». В Прикамье встречается только ель сибирская, на западе области нередки образцы, сходные с гибридной елью финской. Ель обыкновенная (точнее, европейская, как справедливо указано далее в тексте) встречается только в западных областях России (Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. С. 53). Поэтому вряд ли здесь необходимо описание ели европейской и ее отличий от ели сибирской.

4. Цветковые растения (с. 46–48)

С. 46, 48. «Основное преимущество цветковых перед голосеменными заключается в том, что они имеют ***цветок***.» «**Итак, вот главные преимущества цветковых растений: цветок, защищающий околоцветником тычинки и завязь с нежными семязачатками;** и т.д.» Здесь указаны не преимущества, а отличительные (диагностические) признаки отдела Цветковых. Основными же преимуществами цветковых, позволившими им "победить в борьбе за существование", по современным представлениям, являются высокая морфологическая пластичность; совершенная проводящая система, в том числе и водопроводящая; разнообразные адаптации к распространению диаспор и проч. (Рейвен П., Эйверт Р., Айкхорн С.

Современная ботаника. М.: Мир, 1990. Т. 2. С. 198–199).

5. Обзор семейств. Двудольные (с. 49–128)

Почему-то нет общей характеристики двудольных подобно характеристике однодольных на с. 129.

С. 49. Паспорт семейства. «**Соцветия**: тычиночные цветки собраны в сережки, пестичные – в колоски.» "… мужские соцветия длинные, сережковидные, во время цветения висячие; женские – короткие, прямостоячие, шишковидные" (Жизнь растений. М.: Просвещение, 1980. Т. 5, ч. 1. С. 312-313; Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. С. 80).

С. 51. «Ветер переносит ее на женские сережки…». Но на с. 49 пестичные соцветия названы колосками.

С. 52. Паспорт семейства. «**Объем и распространение**: около 17000 видов, широко распространенных как в умеренной зоне, так и в тропиках. В Пермской области произрастает около 70 видов.» "18000 видов. Широко распространены по всей суше земного шара." (Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. С. 166). В Пермской области 75 видов бобовых (Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1976. С. 147–157). «**Жизненные формы**: травы, кустарники и деревья». Кроме отмеченных, у бобовых достаточно часто встречаются еще лианы, кустарнички и полукустарники. (Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия, 1986. С. 75). «**Цветок**: цветки обоеполые, с прицветниками». Прицветники – кроющие листья на оси соцветия, из пазух которых выходят цветки. В связи с этим неясно, какое отношение они имеют к цветкам. «Соцветие: цветки пазушные, как у гороха или бобов, или собраны в кисть (люпин).» "Цветки большей частью в кистях, колосьях или головках." (Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. С. 165).

С. 53. «По численности они (бобовые) занимают второе место после сложноцветных …». Второе место по числу видов среди цветковых занимают ятрышниковые (орхидные), насчитывающие 20–25 тыс. видов (Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. С. 316).

С. 58. Паспорт семейства. «**Объем и распространение**: около 2500 видов встречаются на всех континентах, но особенно богаты бурачниковыми тропики и субтропики.» "2000 видов. Широко распространены в тропических, субтропических и умеренных областях, но наибольшего разнообразия достигают в Средиземноморской и Ирано-Туранской областях" (Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. С. 246).

С. 59. Фото при описании рода медуница (без подписи) не имеет отношения к медуницам. Это, скорее всего, незабудка лесная, но из-за небольшого размера фотографии точно сказать нельзя.

С. 60. «Корневища раковых шеек похожи на хвост рака, который, как известно, гурманы называют «раковой шейкой» То, что называют «раковой шейкой», является у рака не хвостом, а брюшком.

С. 61. Паспорт семейства. «**Объем и распространение**: 2500 видов распространены по всему земному шару. В Пермской области произрастает около 40 видов». "3500 видов. Распространение космополитное, но наибольшее разнообразие в Средиземноморской и Ирано-Туранской областях" (Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. С. 256). В Пермской области 45 видов (Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1976. С. 192–198). «**Жизненные формы**: травы, в тропиках деревья, кустарники и полукустарники». Мы живем, видимо, в тропиках, так как 7 видов рода тимьян, растущие у нас, – кустарнички и полукустарнички.

С. 62. Подпись под фото – «Яснотка пурпуровая». Но на фото – не этот вид.

С. 62. Паспорт семейства. «**Объем и распространение**: … В Пермской области 11 видов из родов бузина, калина, жимолость, снежноягодник». Последний род – интродуцент, но пропущен вечнозеленый кустарничковый род линнея, в связи с чем вкралась неточность и в пункт «**Жизненные формы**: в условиях Прикамья – листопадные кустарники».

С. 63. «В Прикамье обычны жимолость татарская с розовыми цветками, снежноягодник, калина обыкновенная». Из жимолостей наиболее часто встречается жимолость обыкновенная, а не культивируемая татарская, приуроченная лишь к населенным пунктам и лесополосам, равно как и снежноягодник; напротив, широко распространена и часто встречается линнея северная.

С. 63. «**Все синеплодные жимолости съедобны**. Они распространены в Сибири, на Алтае, Дальнем Востоке». В Пермской области произрастают 4 вида синеплодных жимолостей (Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1976. С. 212).

С. 65. «Особенно хороша [калина] в пору цветения, когда покрывается белоснежными зонтиковидными соцветиями». Соцветия у калины щитковидные (Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. С. 225).

С. 66. Паспорт семейства. «**Объем и распространение.**» Почему-то не указано число видов в области. «**Жизненные формы**: чаще всего однолетние и многолетние травы». "Преобладают однолетние и многолетние травы. Значительно реже встречаются полукустарники, а кустарники и древовидные жизненные формы встречаются лишь в немногих родах". (Жизнь растений. М.: Просвещение, 1981. Т. 5, ч. 2. С. 302.) «**Стебель**: прямостоячий». "Стебли обычно прямостоячие, реже лежачие, часто с полыми междоузлиями." (Там же). «В строении цветков, соцветий и плодов зонтичные удивительно похожи, это сразу выдает их принадлежность к семейству, которое можно определить как семейство пряных и эфирно-масличных растений». Не ясно, как сходство в морфологическом строении генеративных органов может обусловить принадлежность к хозяйственно-полезной группе растений.

С. 71. Паспорт семейства. «**Жизненные формы**: многолетние и однолетние травы.» “Большинство колокольчиковых – травы, многолетние или реже однолетние,… наземные или редко водные или эпифиты.” (Жизнь растений. М.: Просвещение, 1981. Т. 5, ч. 2. С. 447). «**Стебель**: прямостоячий или вьющийся». “… [Стебли] прямостоячие или иногда вьющиеся” (там же). «**Лист**: листья очередные, цельные, расположение супротивное». Здесь одновременно указаны два типа листорасположения – очередное и супротивное. На самом деле “Листья очередные или иногда супротивные, редко мутовчатые” (там же). «**Соцветие**: метелки, головки, колосья». Но на той же странице, в следующем абзаце: «цветки на верхушках стеблей собраны в кистевидные или метельчатые соцветия (подчеркнуто мной. – *С.О.*)» И действительно, основными типами соцветий у колокольчиковых являются кистевидные и метельчатые соцветия; головки и колосья встречаются лишь иногда (Жизнь растений. М.: Просвещение, 1981. Т. 5, ч. 2. С. 447).

С. 72. Паспорт семейства. «**Корневая система**: корни часто утолщены (корнеплоды) и служат вместилищем запасных питательных веществ». Корневая система у крестоцветных преимущественно стержневого типа. “Корни у некоторых культурных видов имеют мясистые утолщения, как у корнеплодов” (Жуковский П.М. Ботаника. М.: Колос, 1982. С. 447). “Сочные и питательные корнеплоды культурных растений возникли в результате длительного отбора” (Ботаника. Анатомия и морфология растений / А.Е. Васильев, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский, Т.И. Серебрякова. М.: Просвещение, 1978. С. 178).

С. 74. «Все виды капусты делятся на две группы: средиземноморско-европейскую и восточноазиатскую». Если вести речь об овощных капустах, то к ним принадлежат 3 вида – К. огородная, К. пекинская и К. китайская, которые действительно делятся на эти две группы. Но все виды рода капуста (а всего их около 100) на эти группы никак не делятся. Попутно отмечу, что подавляющее большинство ботаников придерживаются той точки зрения, что капуста огородная – это один ботанический вид, а капусты кочанная, цветная, листовая, кольраби и другие являются ее разновидностями. В пособии же представлена (без всяких оговорок) точка зрения Т.В. Лизгуновой, которой придерживаются и некоторые другие овощеводы. «Высока питательная ценность этой овощной культуры [капусты белокочанной]». “Капуста огородная белокочанная … - ценный диетический продукт…” (Энциклопедический словарь лекарственных растений и продуктов животного происхождения. СПб.: Специальная Литература, 1999. С. 146). Энергетическая ценность белокочанной капусты – в 100 г 26 ккал (для сравнения: ржаной хлеб – в 100 г 170 ккал) (Книга о вкусной и здоровой пище. М.: Колос, 1997. С. 310). Исходя из этого вряд ли можно говорить о высокой питательной ценности капусты.

С. 76. «Все виды капусты – двулетние растения». Это опять-таки относится только к овощным капустам, так как к роду капуста относятся “однолетние, двулетние и многолетние растения” (БСЭ. 3-е изд. Т. 11. С. 367).

С. 77. Паспорт семейства. «**Объем и распространение**: один род и 150 видов…». Но на с. 78 написано: «В семействе всего два рода – *смородина* и *крыжовник*». Так сколько же родов в семействе?

С. 85. Паспорт семейства. «**Корневая система**: мочковатая». У лютиковых достаточно часто встречается и стержневая корневая система; довольно часто встречаются утолщенные корни (Жизнь растений. М.: Просвещение, 1980. Т. 5, ч. 1. С. 210). «**Лист**: листья простые, цельные, иногда лопастные и рассеченные». “Листья лютиковых большей частью очередные, реже супротивные, простые, раздельные или лопастные, пальчато- реже перисторассеченные, иногда цельные” (там же). «**Цветок**: … Чашечка часто окрашена, как венчик (калужница, купальница)». Ниже, в формулах цветков у калужницы болотной указан простой, а не двойной околоцветник.

С. 96. Паспорт семейства. «**Объем и распространение**: … В Пермской области 21 вид…». Для Пермской области отмечено 24 вида маревых (Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1997. С. 92–94). «**Цветок**: цветки обоеполые, правильные». “Цветки маревых могут быть и обоеполыми и раздельнополыми даже на одном и том же растении, и в таком случае верхние цветки в соцветии мужские, а нижние женские, но растения могут быть и двудомными и полигамными” (Жизнь растений. М.: Просвещение, 1980. Т. 5, ч. 1. С. 376).

С. 101. Паспорт семейства. «**Объем и распространение**: в водоемах Латинской Америки, Индии, Китая встречается около 40 видов нимфейных». “60–80 видов. Почти космополитно в пресноводных местообитаниях” (Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. С. 45).

«Знаменитый египетский лотос, близкий родственник наших скромных кувшинок, имеет крупные розовые цветки изысканной формы, хороши и желтые лотосы». Род лотос (впрочем, к Прикамью никакого отношения не имеющий) относится к семейству лотосовых, порядку лотосовых, тогда как семейство нимфейных относится к порядку нимфейных, родственному, впрочем, порядку лотосовых.

Сем. 103. Паспорт семейства. «**Объем и распространение**: примерно 2500 видов в Центральной и Южной Америке». “2900 видов. Почти космополитное распространение, но наибольшее разнообразие в тропической Южной Америке” (Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. С. 239). «**Корневая система**: мочковатая, на которой у многих видов образуются клубни». Разве, например, у томата корневая система мочковатая? Клубни (видоизмененные побеги) образуются на столонах, имеющих побеговое происхождение, а не на корнях. «**Лист**: листья очередные, простые, цельные, непарноперистые». Непарноперистые листья относятся к листьям расчлененным, но никак не к цельным. «**Цветок**: … Чашелистики, лепестки, пыльники срастаются». Чашелистики и лепестки у цветков пасленовых действительно срастаются, но тычинки у них свободные, лишь иногда сложенные пыльниками в конус. (Шостаковский С.А. Систематика высших растений. М.: Высшая школа, 1971. С. 245). По этой причине неверна **формула цветка**, где показаны сросшиеся тычинки. «**Плоды**: ягоды». "Плод – ягода или септицидная коробочка, редко плод распадающийся." (Жизнь растений. М.: Просвещение, 1981. Т. 5, ч. 2. С. 414).

«В Пермской области из дикорастущих пасленовых встречается паслен сладко-горький, лазящий полукустарник с лиловыми цветками и яркими красными ягодами.» Кроме паслена сладко-горького, в Пермской области дико произрастают паслен безволосый, белена черная и дурман вонючий, а также далеко не всеми признаваемая как самостоятельный вид белена богемская (Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1997. С. 198–199).

С. 108. Паспорт семейства. «**Объем и распространение**: 40 видов в Восточной Азии и Средиземноморье.» "35-40 видов. Средиземноморье, субтропические, умеренные и частично холодные области Азии, а также западные области Северной Америки (только 2 вида)" (Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. С. 55). «**Жизненные формы**: корневищные травы». "Некоторые виды пионов – листопадные кустарники, но большинство корневищные травы." (Жизнь растений. М.: Просвещение, 1981. Т. 5, ч. 2. С. 16). «**Корневая система**: представлена корневищами с почками возобновления». Не ясно, какое отношение к корневой системе имеют корневища, поскольку они являются видоизмененными побегами.

«**На территории России встречается только один вид пиона**». По данным С.К. Черепанова (Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – Спб.: Мир и семья, 1995. С. 632–633), на территории России встречается не менее 10 видов пионов.

С. 113. «Сочная мясистая стенка плода [шиповника] изнутри покрыта щетинистыми волосками. Внутри плода заключены твердые семена-орешки, угловатые, с острой верхушкой». Плод у шиповника – многоорешек, погруженный в полость кувшиновидного гипантия с сочными стенками, состоящий из односемянных, невскрывающихся плодиков-орешков (Жизнь растений. М.: Просвещение, 1981. Т. 5, ч. 2. С. 180), но никак не семян.

С. 114. «Во флоре Пермской области встречается два вида земляники». Во флоре Пермской области встречается три аборигенных вида земляники – З. лесная, З. мускусная и З. зеленая, или клубника (Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1997. С. 134).

С. 118. Паспорт семейства. «**Объем и распространение**: самое крупное семейство двудольных …». Это самое крупное семейство не только двудольных, но и цветковых и всех других таксонов растений. «**Лист**: листья цельные, лопастные или рассеченные, размер листовой пластинки очень изменчив: от полутора метров до самых мелких. Расположение листьев очередное». "Листья очередные, реже супротивные, иногда мутовчатые, простые, от цельных до различным образом расчлененных, иногда редуцированные, без прилистников" (Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. С. 266). «**Соцветие**: корзинка или головка, окруженные оберткой». "Растения этого семейства обычно нетрудно отличить … по характерному для них соцветию – корзинке" (Жизнь растений. М.: Просвещение, 1981. Т. 5, ч. 2. С. 462). Но есть и другое мнение: "Цветки собраны в рацемозные головки (в русской литературе чаще называют корзинками), которые в свою очередь во многих случаях образуют разного рода сложные соцветия…" (Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. С. 266). В этом случае было бы лучше написать следующим образом: «корзинка, или головка, окруженная оберткой», чтобы показать, что речь идет об одном и том же типе соцветия, а не о разных, как следует из текста.

С. 122. «Знак «*x*» указывает на гибридное происхождение растения». "Н.3.1. Название межвидового гибрида – это бинарная комбинация, состоящая из названия рода и одного эпитета, перед которым ставится знак умножения (×)." (Международный кодекс ботанической номенклатуры. Л.: Наука, 1980. С. 70).

С. 123. Паспорт семейства. «**Жизненные формы**: однолетние или многолетние травы. **Стебель**: жестковолосистый, ползучий или цепляющийся со стеблевыми усиками. **Лист**: листья простые, пальчато- или перисто-лопастные.» "Тыквенные – однолетние или многолетние, вьющиеся или стелящиеся травы, реже кустарники, с очередными, пальчато- или перистолопастными (реже раздельными) простыми листьями. Большинство представителей семейства снабжены усиками, представляющими собой видоизмененные побеги." (Жизнь растений. М.: Просвещение, 1981. Т. 5, ч. 2. С. 54).

С. 128. «В пазухах листьев одиночные, белые, очень нежные трубчатые цветки с колосовидным [*видимо, опечатка – следовало написать* колесовидным] гофрированным [*пропущено* – отгибом] венчиком».

6. Обзор семейств. Однодольные (с. 129–147)

С. 130. Паспорт семейства. «**Корневая система**: характерно наличие луковиц». Луковица – видоизмененный побег, не имеющий отношения к корневой системе. Луковичные, корневищные и проч. – это жизненные формы травянистых растений, а не тип корневой системы. Эта характеристика из всех семейств однодольных правильно приведена только у семейства луковых. «**Стебель**: представлен цветочной стрелкой». Цветочная стрелка – структура, принадлежащая генеративным органам, тогда как стебель – это вегетативный орган.

С. 132. Паспорт семейства. «**Жизненные формы**: многолетние и однолетние травы». "Многолетние или реже однолетние или двулетние травы или вторичнодревесные растения с более или менее одревесневшим стеблем, но без вторичного роста" (Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. С. 333). К тому же на с. 133 совершенно справедливо написано: «Например, тропические бамбуки достигают высоты 40 м, а диаметр их «соломины» может быть более 20 см». «**Корневая система**: …, много корневищных злаков». См. предыдущий абзац о корневищных растениях. «**Цветок**: … Околоцветник представлен чешуями». Вопрос дискуссионный, в связи с чем в пособии подобного уровня его лучше всего было бы не затрагивать, представляя в качестве истины далеко не общепринятую в настоящее время точку зрения.

С. 135. Паспорт семейства. «**Корневая система**: с мясистыми корневищами, клубнями и луковицами». См. предыдущие абзацы. «**Стебель**: представлен цветочной стрелкой». См. выше. «**Цветок**», «**Формула цветка.**» Ни в первом, ни во втором случаях не указано, что листочки околоцветника могут быть в большей или меньшей степени сросшиеся, что в этом семействе встречается достаточно часто (Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982. Т. 6. С. 183).

С. 137. Паспорт семейства. «**Корневая система**: луковичные растения.» См. выше. «**Стебель**: … или безлистная стрелка-цветонос.» См. выше. «**Плоды и семена**: коробочка или ягода.» "Плод – локулицидная коробочка." (Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982. Т. 6. С. 72).

С. 141. «Тюльпаны попали в Европу в XVI в., и долгое время их родиной считали Турцию.» Повидимому, имелась в виду следующая фраза: "Первые культурные тюльпаны попали в Западную Европу в XVI в. из Константинополя. Их называли турецкими тюльпанами…" (Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982. Т. 6. С. 79), поскольку в Южной Европе имеются дикорастущие виды тюльпанов (в частности, *Tulipa sylvestris*, *T. agenensis*) (Davies P., Gibbons B. Field guide to wild flowers of Southern Europe. The Crowood Press, 1993. P. 250–252). Если речь вести о тюльпанах как о ботанических видах, то они человеком в Европу не завозились.

С. 144. Паспорт семейства. «**Объем и распространение**: 650 видов. Дикорастущие луки отсутствуют в Австралии. В Пермской области 19 видов, включая выращиваемые человеком виды и сорта». Не вполне ясно, почему сорта приравниваются к видам; если же речь вести о последних, то их в Пермской области всего 13 (вместе с культивируемыми; дикорастущих видов 7). «**Жизненная форма**: многолетние травы с луковицами». "Луковые – многолетние травы с луковицами, клубнелуковицами или иногда с корневищами." (Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982. Т. 6. С. 94). «**Корневая система**: корни тонкие, нитевидные». Корневая система мочковатого типа. «**Соцветие**: зонтик, кисть, колос.» "Цветки собраны в верхушечные зонтики, за исключением рода милула, у которого соцветие – колос, и гесперокаллиса, имеющего кистевидное соцветие." (Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982. Т. 6. С. 94). Последние два рода в Пермской области не встречаются.

«**Луки – многолетние или двулетние травы с луковицами**». Наблюдается явное противоречие с паспортом семейства, где указано, что луковые – только многолетние травы. И если лук репчатый выращивается в течение двух лет, то это вовсе не значит, что он – двулетнее растение (он – настоящий многолетник, такой же, как и упоминающиеся на с. 145 лук-батун и шнитт-лук).

Общие замечания по паспортам семейств (на с. 49 авторы «благодарят доцента Л. В. Новоселову за участие в проверке паспортов семейств», так что и у трёх «нянек» дитя без глазу…): 1) в одних пунктах паспорта семейства приведены общие характеристики семейства в целом, в других – только встречающиеся у видов местной флоры, причем никаких оговорок не делается (исключение – жимолостные) (примеры см. выше); 2) практически без всяких оговорок в одних случаях дается характеристика семейства в целом, в других – характеристика с учетом видов местной флоры; 3) в ряде паспортов почему-то отсутствуют некоторые пункты, в результате чего полной сравнительной характеристики семейств получить невозможно.

8.4. Рекомендуемая литература (с. 173–174)

Далеко не все библиографические ссылки корректны. «Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. – М., 1956. – Т. 1-3.» Надо: Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. – М.; Л.: Сельхозгиз, 1950–1956. – Т. 1–3.

Приведены Красная книга Среднего Урала (1996) и СССР (1984), но отсутствует единственная имевшая на тот момент юридический статус Красная книга РСФСР (растения). – М.: Росагропромиздат, 1988.

Почему-то в списке отсутствует книга «Растительный мир Прикамья.» – Пермь: Кн. изд-во, 1988.

С. А. Овеснов
Пермский государственный университет

Поступила в редакцию 12.02.2006

Редактор Н. В. Петрова
Корректор А. А. Алексеева

Подписано в печать 13.06.2007. Формат 60×84/8. Бум. ВХИ. Печать ризография.
Усл. печ. л. 24,18. Уч.-изд. л. 28,1. Тираж 500 экз. Заказ 332.

Редакционно-издательский отдел Пермского университета
614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Типография Пермского университета
614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Подписной индекс журнала «Вестник Пермского университета» в каталогах «Роспечати» 20800